

Федеральное государственное автономное образовательное учреждение
высшего образования «Сибирский федеральный университет»

на правах рукописи



Фонти Марина Викторовна

**КЛИМАТИЧЕСКИЙ СИГНАЛ В ПАРАМЕТРАХ ГОДИЧНЫХ КОЛЕЦ
(ПЛОТНОСТИ ДРЕВЕСИНЫ, АНАТОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЕ И
ИЗОТОПНОМ СОСТАВЕ) ХВОЙНЫХ И ЛИСТВЕННЫХ ВИДОВ ДЕРЕВЬЕВ В
РАЗЛИЧНЫХ ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИХ ЗОНАХ ЕВРАЗИИ**

Специальность 03.02.08 «Экология (биология) (биологические науки)»

Диссертация на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Научный консультант:
доктор биологических наук, профессор, академик РАН
Ваганов Евгений Александрович

Красноярск – 2020

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	6
ГЛАВА 1. Аналитический обзор литературы	12
1.1. Рост древесных видов растений в различных природно-климатических зонах	12
1.1.1. Ксилогенез: скорость, продолжительность и видовые особенности	12
1.1.2. Структурно-функциональные изменения ксилемы под воздействием климатических факторов	19
1.1.3. Стабильные изотопы углерода и кислорода в годовых кольцах деревьев	26
1.2. Смена лимитирующего рост фактора в широтных и долготных дендроклиматических исследованиях	34
ГЛАВА 2. Объекты и методы исследования	37
2.1. Описание мест произрастания исследуемых древостоев	37
2.1.1. Европейский трансект	40
2.1.2. Центрально-Сибирский трансект	43
2.1.3. Широтный трансект в криолитозоне Сибири	51
2.2. Анализ радиального прироста деревьев	51
2.3. Мониторинг сезонного роста годовых колец	52
2.4. Анатомическое строение ксилемы	54
2.5. Плотность древесины	59
2.6. Сезонные измерения углеродного баланса экосистемы	61
2.7. Внутрисезонное и погодичное соотношение изотопов углерода в годовых кольцах деревьев	62
2.8. Статистический анализ	65
2.9. Использованные климатические данные и расчет климатических функций отклика	68
2.10. Моделирование параметров годовых колец	69

ГЛАВА 3. Климатически обусловленные изменения параметров годовых колец хвойных и лиственных видов деревьев вдоль Европейского трансекта	71
3.1. Климатический сигнал в параметрах годовых колец сосны обыкновенной, ели европейской и сосны кедровой европейской вдоль Европейского трансекта	71
3.2. Многолетняя динамика радиального прироста и анатомической структуры годовых колец лиственницы европейской и ели европейской в альпийском климате	92
3.3. Особенности роста лиственных видов деревьев вдоль Европейского трансекта	107
3.3.1. Погодичный и внутрисезонный климатический сигнал в годовых кольцах бука европейского в умеренном и средиземноморском климате	107
3.3.2. Сезонные изменения прироста, соотношения изотопов углерода, плотности древесины и анатомической структуры годовых колец бука европейского, клена ложноплатанового и ясеня обыкновенного в умеренном климате	119
3.4. Выводы по Главе 3	126
 ГЛАВА 4. Рост хвойных и лиственных видов деревьев в разных природно-климатических зонах Центрально-Сибирского трансекта	 128
4.1. Сезонное формирование ксилемы лесообразующих хвойных видов деревьев бореальной зоны с севера на юг	128
4.1.1. Особенности ксилогенеза лиственницы Гмелина в подзоне северной тайги Средней Сибири	128
4.1.1.1. Формирование ксилемы годовых колец <i>Larix gmelinii</i> (Rupr.) Rupr. вдоль высотного трансекта	128
4.1.1.2. Влияние погодных условий разных лет роста на формирование годовых колец лиственницы Гмелина	135
4.1.2. Сезонное формирование годовых колец лиственницы сибирской и сосны обыкновенной в зоне южной тайги Средней Сибири	139

4.1.3. Особенности ксилогенеза сосны обыкновенной в лесостепи Южной Сибири	150
4.2. Видовая обусловленность климатического сигнала в параметрах годовичных колец деревьев в средней тайге Центрально-Сибирского трансекта	159
4.2.1. Радиальный рост хвойных и лиственных пород деревьев в подзоне средней тайги Центральной Сибири	159
4.2.2. Влияние климатических факторов и резервных ассимилятов на соотношение изотопов углерода в годовичных кольцах хвойных и лиственных пород деревьев	168
4.2.3. Внутрисезонная динамика $\delta^{13}\text{C}$ и анатомических параметров ксилемы годовичных колец сосны обыкновенной разного возраста	175
4.3. Дендроклиматический потенциал лиственных видов (на примере березы) в разных природно-климатических зонах Центрально-Сибирского трансекта	189
4.3.1. Влияние климатических факторов на радиальный прирост березы (<i>Betula</i> sp.)	189
4.3.2. Определение объема выборки для исследования анатомических параметров годовичных колец березы и получения устойчивого климатического сигнала	195
4.4. Климатически обусловленная динамика радиального прироста и анатомического строения ксилемы лиственницы сибирской в высокогорном Алтае	201
4.5. Выводы по Главе 4	206
ГЛАВА 5. Климатически обусловленные изменения параметров годовичных колец хвойных и лиственных видов деревьев вдоль широтного трансекта в криолитозоне Сибири	208
5.1. Влияние локальных условий произрастания на трансформацию климатического сигнала в параметрах годовичных колец	208
5.1.1. Гидротермические условия произрастания как модифицирующий фактор роста лиственницы Гмелина	208

5.1.2. Система почва-климат-растение в березовых древостоях криолитозоны Сибири	222
5.2. Климатический сигнал в параметрах годовичных колец хвойных и лиственных видов деревьев в смешанном древостое	235
5.3. Многолетняя изменчивость прироста и анатомических параметров годовичных колец деревьев вдоль широтного трансекта в криолитозоне Сибири	246
5.4. Выводы по Главе 5	259
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	261
ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ	264
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ	266
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	267

ВВЕДЕНИЕ

В течение последних десятилетий текущие и прогнозируемые климатические изменения инициировали множество исследований, направленных на оценку экологической значимости лесов в регулировании биосферных процессов и глобального цикла углерода. Древесина является основным наземным биотическим резервуаром для долгосрочного хранения углерода, однако, сезонная динамика накопления древесной биомассы не может быть количественно оценена с помощью методов вихревых пульсаций или спутниковых наблюдений. В связи с этим, понимание этого ключевого компонента цикла углерода и его чувствительность к климату остается ограниченным. Одним из возможных путей установить связь между изменениями окружающей среды и радиальным ростом деревьев является исследование анатомической структуры годовичных колец и их изотопного состава, скорости и продолжительности различных фаз формирования ксилемы, которые фиксируют условия разных промежутков сезона роста и по-разному регистрируют изменения в окружающей среде (Ваганов, Шашкин, 2000; Vaganov et al., 1999, 2006; Vieira et al., 2015; Rossi et al., 2016). Климатические прогнозы предполагают повышение температуры воздуха, уменьшение количества осадков и увеличение частоты экстремальных климатических явлений (IPCC, 2013). Эти условия в различных природно-климатических зонах Северного полушария будут по-разному влиять на рост основных лесообразующих пород.

Моделирование сезонного роста годовичных колец деревьев способствует более глубокому механистическому пониманию водного и углеродного баланса древесных растений и позволяет определить степень, в которой взаимодействие климатических факторов и физиологических процессов отражается в структуре годовичных колец. Имитационное моделирование является инструментом для синтеза современных знаний, позволяя оценить последствия климатических изменений для лесных экосистем, и значимость каждого параметра (CO_2 , температуры воздуха и почвы, количества осадков и влажности почвы, продолжительности фотопериода, количество солнечной радиации и др.) в аккумулировании биомассы. Объединение результатов классического дендроклиматического анализа многопараметрических данных годовичных колец деревьев с результатами имитационного моделирования позволит количественно оценить

последствия изменений окружающей среды на локальном, региональном и глобальном уровне.

Цель работы:

Основной целью исследования являлось определить влияние климатических факторов на структурно-функциональные параметры годовых колец хвойных и лиственных видов древесных растений, произрастающих в различных природно-климатических зонах Евразии.

Задачи:

1. Провести исследования сезонного формирования ксилемы годовых колец хвойных видов деревьев в различных местообитаниях с высоким временным разрешением для установления сроков начала и окончания сезона роста и продолжительности каждой фазы ксилогенеза.
2. Сравнить особенности роста разных видов древесных растений, произрастающих в одинаковых климатических и почвенно-гидрологических условиях.
3. Применить мультипараметрический и междисциплинарный подход для выявления климатических факторов, лимитирующих рост древесных растений в разные периоды сезона роста.
4. Применить модель Ваганова-Шашкина для интерпретации климатического сигнала в годовых кольцах деревьев, полученного в результате дендроклиматического анализа.
5. Оценить влияние факторов неклиматической природы на радиальный рост и параметры годовых колец разных видов деревьев.

Положения, выносимые на защиту:

1. Анализ анатомической структуры и соотношения изотопов углерода позволяет выявить видовые особенности во внутрисезонном климатическом сигнале и участие резервных ассимилятов в формировании ксилемы годовых колец у деревьев из различных природно-климатических зон Евразии.
2. Влияние общих климатических условий определяет синхронность погодичной изменчивости $\delta^{13}\text{C}$ в годовых кольцах хвойных и лиственных пород деревьев, тогда как влияние внутренних факторов, таких как фенологические особенности развития

листового аппарата, сроки начала, окончания и продолжительности ксилогенеза, вклад запасенных и текущих ассимилятов в формирование ксилемы годичных колец, определяет расхождение во внутрисезонной динамике соотношения изотопов углерода.

3. Мультипараметрические исследования хвойных и лиственных видов деревьев вдоль широтных трансектов позволяют оценить их чувствительность и риски акклиматизации к текущим и прогнозируемым климатическим изменениям.
4. Объединение данных сезонного формирования ксилемы с имитационным моделированием роста годичных колец деревьев позволяет определить, как и когда взаимодействие климатических факторов и физиологических процессов отражается в структуре и размере годичных колец.

Научная новизна работы:

Благодаря мультидисциплинарному подходу исследования, связывающего климат, сезонный рост основных лесобразующих пород, структуру древесины и ее функции, а также основываясь на ретроспективном анализе, стало возможным получить новые знания о том, какие структурно-функциональные изменения ксилемы деревьев обусловлены влиянием различных климатических условий, а также оценить, как прогнозируемые климатические изменения будут влиять на рост деревьев и их продуктивность в будущем. Данный подход открывает уникальные возможности для оценки характера и скорости адаптации древесных растений к меняющимся условиям среды.

Теоретическая и практическая значимость:

Полученные результаты предполагается использовать в работе исследовательских коллективов в научных и образовательных организациях, в сфере среднего и высшего профессионального образования (в том числе в научно-исследовательской работе студентов, аспирантов и молодых ученых), в климатологии при верификации региональных климатических моделей.

Результаты исследования сезонного формирования годичных колец деревьев в различных природно-климатических зонах были использованы при создании программы

для магистрантов Сибирского федерального университета на английском языке «Cambial activity and seasonal growth of tree rings».

Полученные данные анатомических параметров ксилемы годичных колец деревьев будут представлены в международной базе данных XCELL (<https://www.wsl.ch/en/employees/fonti.html#tabelement1-tab5>).

Опубликованные данные исследования сезонного формирования лиственницы Гмелина (Брюханова, 2011; Брюханова и др., 2013) являются частью международной базы данных GloboXylo (Wood formation monitoring), координатором которой является др. Сирилл Ратгебер (Dr. Cyrille Rathgeber, INRA Nancy-Lorraine Centre, Франция), и уже были использованы научным сообществом для глобального анализа процессов ксилогенеза у 15 хвойных видов деревьев в Северном полушарии (Cuny et al., 2015).

Личный вклад автора:

Данная работа содержит результаты исследований, проведенных с 2003 г. Постановка целей и задач различных этапов исследования, поиск методов и подходов был осуществлен соискателем или при его активном участии. Соискатель принимал участие в организации и проведении полевых исследований, а также использовал материал, собранный коллегами в рамках междисциплинарных экспедиций. Обработка дендрохронологического материала в лаборатории, измерение различных параметров годичных колец, анализ, интерпретация и обобщение данных были выполнены соискателем.

Апробация работы и публикации

Результаты работы были представлены с 2003 по 2017 гг. на семинарах лаборатории структуры древесных колец Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН и в 2005, 2006, 2009, 2010 гг. на конференциях молодых ученых ИЛ СО РАН (Красноярск, Россия). А также на 6 всероссийских конференциях: «Лесные биогеоценозы бореальной зоны: география, структура, функции, динамика» (2014 Красноярск, Россия), «РусДендро» (2014 Бишкек–Чолпон-Ата, Республика Кыргызстан; 2011 Екатеринбург, Россия), Всероссийская конференция молодых ученых «Экология: традиции и инновации» (2012 Екатеринбург, Россия), «Эколого-географические аспекты лесообразовательного процесса» (2009 Красноярск, Россия), Всероссийская конференция

с международным участием «Новые методы в дендроэкологии» (2007 Иркутск, Россия). И на 22 международных конференциях, совещаниях и школах: Международной конференции Tree Rings in Archaeology, Climatology and Ecology TRACE (2012 Потсдам, Германия; 2017 Светлогорск, Россия; 2019 Неаполь, Италия), Gordon Research Conference «Multiscale Plant Vascular Biology» (2016, Sunday River in Newry ME United States), International Conference EuroDendro (2011 Engelberg, Switzerland; 2015 Antalya, Turkey), EGU General Assembly (2013, 2015 Vienna, Austria), Ecophysiology Techniques Workshop (2014 Lisbon, Portugal), International Conference and School for Young Scientist ENVIROMIS-2014 (2014 Tomsk, Russia), International COST Training School “Modelling drought stress responses” (2014 Ghent, Belgium), International COST Workshop Global analysis of Xylogenesis seasonal dynamics in Conifers (GloboXyloCo2) (2014 Hyytiälä, Finland), International Workshop “The response of Northern Eurasian ecosystems on global climate change: from observations to forecast” (2013 Krasnoyarsk, Russia), International Workshop on Wood Structure in Plant Biology and Ecology (WSE) (2013 Napoli, Italy), International workshop on the impact of climate change on forest and agricultural ecosystems and adaptation strategies (2012 Krasnoyarsk, Russia), International Workshop “The significance of xylem hydraulic plasticity for reconstructing past environments” (2012 Kippel, Switzerland), International conference Boreal forests in a changing world: challenges and needs for actions (2011 Krasnoyarsk, Russia), WordDendro (2010 Rovaniemi, Finland; 2006 Beijing, China), IAWS plenary meeting and conference “Forests as a renewable source of vital values for changing world” (2009 Saint-Petersburg - Moscow, Russia), International conference “Climate changes and their impact on boreal and temperate forests” (2006 Ekaterinburg, Russia), International Workshop “Climate change, the tree growth response, and reconstruction of climate” (2006 Krasnoyarsk, Russia).

Результаты исследований опубликованы в 28 научных статьях в российских и международных журналах, входящих в список ВАК и Web of Science.

Структура и объем диссертации

Диссертационная работа изложена на 318 страницах и включает 95 рисунков и 32 таблицы. Работа состоит из введения, пяти глав, заключения, выводов, списка сокращений и списка используемой литературы. Первая глава представляет собой обзор литературы, вторая глава – описание подходов и методов. Результаты исследований и их

обсуждение представлены в трех главах. Список литературы содержит 532 источника: 111 на русском языке, 418 на иностранных языках, 3 ссылки на метеорологические базы данных.

Благодарности

Автор выражает благодарность научному консультанту, доктору биологических наук, академику РАН Е.А. Ваганову за ценные советы и рекомендации и поддержку на всех этапах проведения исследований. Особую признательность автор выражает коллегам из ИЛ СО РАН, СФУ и других научных организаций за помощь в сборе материала и его обработке, а также конструктивную критику и плодотворные дискуссии: д.б.н. Кирдянову А.В., д.б.н. Чураковой О.В., к.б.н. Прокушкину А.С., к.б.н. Кнорре А.А., д.т.н. Шишову В.В., д.б.н. Николаеву А.Н., д.и.н. Мыглану В.С., к.б.н. Панову А.В., к.б.н. Свидерской И.В., к.б.н. Фахрутдиновой В.В., к.б.н. Овчинникову Д.В., к.б.н. Кириченко Н.И., к.б.н. Бабушкиной Е.А., к.ф.-м.н. Шашкину А.В., д.б.н. Беньковой В.Е., к.б.н. Беньковой А.А., к.б.н. Корец М.А., Калининой Е.В., Наумовой О.В., Тычкову И.И., Попковой М.И и Титову С.В. Измерения соотношения изотопов углерода в годичных кольцах деревьев были проведены при поддержке проф. Э.-Д. Шульце (prof. E.-D. Schulze, Институт им. Макса Планка, Йена, Германия), проф. К. Вирта (prof. C. Wirth, Университет Лейпцига, Лейпциг, Германия), др. Р. Зигвольфа и др. М. Саурпера (Dr. R. Siegwolf, Dr. M. Sauggler, Институт им. Пауля Шеррера PSI, Филлиген, Швейцария). Анатомические измерения древесины были проведены при технической поддержке д.б.н. Силкина П.П., а также др. Г. фон Аркса и др. П. Фонти (Dr. G. Von Arx, Dr. P. Fonti, Швейцарский федеральный институт исследований леса, снега и ландшафта WSL, Бирменсдорф, Швейцария).

Работа проведена при финансовой поддержке грантов Президента Российской Федерации для государственной поддержки молодых российских ученых - кандидатов наук (МК-5498.2012.4 и МК-1589.2014.4), Красноярского краевого фонда науки (2011), РФФИ (17-04-00610), РНФ (14-14-00295 под руководством д.б.н. Кирдянова А.В. и 14-14-00219 под руководством д.т.н. Шишова В.В.), международного фонда INTAS (№06-1000014-6300) и Швейцарского научного фонда (SNSF).

ГЛАВА 1. Аналитический обзор литературы

1.1. Рост древесных видов растений в различных природно-климатических зонах

1.1.1. Ксилогенез: скорость, продолжительность и видовые особенности

Деревья, как долгоживущие организмы, непрерывно фиксируют экологически значимую информацию в структуре годичных колец и, следовательно, представляют собой природные архивы для изучения глобальных изменений в широком временном и пространственном масштабах (Шиятов, 1986; Schweingruber, 1988; Esper et al., 2002; Vaganov et al., 2006; Briffa et al., 2008; Churakova (Sidorova) et al., 2019).

Исследование сезонного формирования годичных колец деревьев представляет возможность установить, как факторы окружающей среды влияют на различные фазы ксилогенеза и как процессы формирования ксилемы определяют последующую анатомическую структуру годичных колец (Лобжанидзе, 1961; Ваганов и др., 1985; Антонова Ваганов, Шашкин, 2000; Ladefoged, 1952; Wilson, 1966; Denne, 1976; Denne, Dodd, 1981; и др.). В последние десятилетия с развитием новых методов обработки образцов (микрокернов из стволов, веток и корней деревьев, высечек после нанесения меток (пиннинга)) в лаборатории, или мониторинга с помощью дендрометров, стало возможным получить уникальный набор данных прироста древесных колец с очень высоким (недельным, суточным, часовым) временным разрешением для нескольких сезонов роста (Deslauriers et al., 2003; Rossi et al., 2006; Mäkinen et al., 2008). Такие наблюдения проводятся непрерывно в течение 10-15 лет в бореальных лесах Канады (под руководством др. С. Росси) и Финляндии (под руководством др. Х. Макинена), альпийском регионе Швейцарии (под руководством др. П. Фонти), Франции (под руководством др. С. Ратгебера), Словении (под руководством др. Е. Гричар) и других регионах. В России исследования формирования ксилемы годичных колец деревьев также имеют широкое распространение и продолжительную историю (Александров, 1936; Антонова и др., 1983; Ваганов и др., 1985; Стасова, 1991; Антонова, 1999; Ваганов, Шашкин, 2000; Чаплыгина, 2007; Брюханова и др., 2013; Кищенко, 2014; Тишин и др., 2016; Калинина и др., 2019; и др.).

Ксилема годичных колец образуется в результате активности вторичной меристемы – камбия – в течение сезона роста и является ключевым элементом

гидравлической и механической архитектуры растения (Tytre, Zimmermann, 2000), связывая циклы воды и углерода (Fonti, Jansen, 2012; Steppe et al., 2015; Deslauriers et al., 2016). Клетки камбия в состоянии покоя характеризуются небольшим радиальным размером (Ваганов и др., 1985; Свидерская, 1999) и толщиной клеточной стенки около 0.1 – 1.0 мкм (Prislan et al., 2011). В целом процесс ксилогенеза включает четыре стадии: 1) деление камбиальных клеток и их появление в зоне ксилемы; 2) растяжение клеток; 3) утолщение и лигнификация их клеточных стенок; 4) появление полностью сформированных клеток в кольце.

Скорость роста зависит от количества клеток в камбиальной зоне и скорости их деления (Ваганов, Шашкин, 2000). У хвойных пород деревьев рост годичного кольца в течение сезона всегда сопровождается изменением численности клеток камбиальной зоны, которая имеет общую для всех видов характерную динамику (Wilson, 1966; Ваганов и др., 1985). В период покоя размер камбиальной зоны у хвойных достигает минимума и составляет 3-6 клеток (Ваганов и др., 1985). После активации камбия в начале сезона роста размер камбиальной зоны увеличивается и число клеток в ней достигает максимальных значений (до 20 и более клеток). В зависимости от условий произрастания и от видовой принадлежности, достигнутый уровень может сохраняться достаточно продолжительное время, в течение которого формируется основное количество трахеид ксилемы, затем размер камбиальной зоны постепенно уменьшается. Данная динамика характерна для регионов с ярко выраженной сезонностью. Увеличение скорости образования новых трахеид сопровождается ростом числа камбиальных клеток, при этом связь между скоростью продукции трахеид и размером камбиальной зоны видоспецифична и зависит от условий места произрастания. В одинаковых климатических условиях размер камбиальной зоны всегда больше у доминантных (или быстрорастущих), чем у угнетенных деревьев (Ваганов и др., 1985; Bannan, 1955; Wilson, 1966; Gregory, Wilson, 1968; Rossi et al., 2008a).

Продукция клеток (и ширина годичного кольца) определяется двумя зависящими от времени кинетическими параметрами: удельной скоростью роста клеток камбиальной зоны и численностью клеток в камбиальной зоне (Ваганов, Шашкин, 2000). Оценить удельную скорость роста (μ) можно двумя способами: 1) по известной динамике скорости продукции клеток $P(t)$ и числа материнских клеток $N_c(t)$. В этом случае $\mu(t) = P(t)/N_c(t)$; 2) по сезонному изменению митотического индекса в камбиальной зоне $MI(t)$. При этом

$\mu(t)$ пропорциональна величине $MI(t)/t_m$ (предполагая при этом, что длительность фазы митоза t_m либо постоянна или изменяется известным образом). Многолетние наблюдения за сезонным формированием годичных колец позволили получить общую динамику кинетических параметров клеточной продукции (Ваганов и др., 1985, 1992). Раньше всего в сезоне достигает максимума удельная скорость продукции клеток, затем максимума достигает абсолютная скорость продукции клеток и численность клеток в камбиальной зоне.

В зоне умеренных и бореальных лесов сезонный рост деревьев часто характеризуется одновершинной кривой и одним непрерывным периодом (Ваганов, Шашкин, 2000; Брюханова и др., 2013; Antonova, Stasova, 1993; Rossi et al., 2007, 2009). Росси с соавторами (Rossi et al., 2016) были проанализированы данные формирования ксилемы (в основном, еженедельного разрешения) основных лесобразующих хвойных пород (10 видов деревьев) бореальной зоны для 39 исследуемых участков Северного полушария, продолжительностью от одного до 13 лет в течение 1998–2014 гг. Фенологические фазы и среднегодовая температура исследуемых местообитаний показали линейную связь, когда период формирования древесины увеличивался с 83.7 дня при среднегодовой температуре $-2\text{ }^{\circ}\text{C}$ до 178.1 дня при температуре $12\text{ }^{\circ}\text{C}/\text{год}$, со скоростью 6.5 дней на каждый $1\text{ }^{\circ}\text{C}$. Минимальная продолжительность сезона роста при этом составила менее 90 дней (Rossi et al., 2016). Схожие результаты были получены для криолитозоны Средней Сибири (среднегодовая температура воздуха $-9\text{ }^{\circ}\text{C}$), где продолжительность ксилогенеза варьировала от 109 до 69 дней (Брюханова и др., 2013). На северной границе леса у сосны сибирской кедровой и ели сибирской продолжительность функционирования камбия составила всего 30–35 дней (Тыртиков, 1956), со второй или третьей декады июня по конец июля, с максимальной активностью в период с наиболее высокими температурами воздуха. Трехлетние наблюдения А.В. Веретенникова (1968) за динамикой прироста годичных колец *Picea exelsa* показали, что деятельность камбия отмечается с первой половины июня до второй половины сентября. Максимальный прирост стволов деревьев по диаметру происходил в июле, когда за несколько дней отложилось до 10 рядов трахеид, что составило треть от всего годичного прироста за сезон.

В различных природно-климатических зонах северного полушария было установлено, что начало ксилогенеза в стволе деревьев не всегда следует за распусканием хвои у хвойных, и может также предшествовать фенологической активности в сезоне (Калинина и др., 2019; Rossi et al., 2009; Moser L. et al., 2010; Michelot et al., 2012; Zhai et al., 2012), что, вероятно, обусловлено возможностью получать фотоассимиляты для построения древесины благодаря хвое прошлых лет (Michelot et al., 2012). Здесь следует отметить, что хвойные листопадные виды отличаются более поздними сроками начала камбиальной активности, по сравнению с хвойными вечнозелеными (Swidrak et al., 2014). Значимое влияние сезонного роста и развития побегов и хвои (листвы) на характер и распределение скорости сезонного роста ксилемы ствола деревьев подтверждается работами по гормональному контролю деятельности боковых меристем (Savidge, 1996). Это влияние можно рассматривать как координацию процессов роста разных тканей и органов древесного растения в годичном цикле, которая также проявляет видоспецифичность. У разных видов существенно отличаются сроки начала, окончания и продолжительность линейного роста побегов и корней, равно как и сроки их максимальных приростов.

Для средиземноморского климата характерен более продолжительный сезон роста древесных растений, при этом лимитирующим фактором выступают засушливые периоды в течение летних месяцев. Рост в течение этого времени замедляется, и восстанавливается только при наличии атмосферных осадков. В этом случае деревья формируют ложные кольца (флуктуации плотности древесины IADF), и характеризуются бимодальной кривой роста (Camarero et al., 2010; de Luis et al., 2011; Viera et al., 2015). Схожей динамикой радиального прироста характеризуются виды деревьев в лесостепной зоне Сибири (Porkova et al., 2018), где, несмотря на относительно короткий, по сравнению со Средиземноморьем, вегетационный период, рост деревьев также лимитируется наличием влаги в течение летних месяцев.

Для тропических и субтропических регионов унимодальный рост древесных растений характерен для относительно влажных местообитаний (Oliveira et al., 2009; Bosio et al., 2016), при этом из-за отсутствия выраженной сезонности, достаточно сложно определить границы колец, сформированных в определенный календарный год. Также

смена засушливых периодов и дождей, или регулярные паводки (Callado et al., 2001) являются причиной формирования множественных флуктуаций плотности в течение одного календарного года (Schmitz et al., 2008; Krepkowski et al., 2001).

Рассматривая особенности ксилогенеза у разных групп деревьев, согласно анатомическому строению ксилемы их годовых колец, следует отметить, что у рассеяннососудистых видов (например, березы, осины, бука) камбий начинает функционировать после того, как листья распускаются, и при достижении ими зрелости – характеризуется максимальной активностью (Лобжанидзе, 1961; Michelot et al., 2012). В камбиальной зоне у растений этой группы образуются тангентально удлиненные овальные просветы будущих сосудов, которые округляются в течение процесса растяжения. Одревеснение (лигнификация) происходит через несколько дней после их образования. Процесс одревеснения начинается прежде всего в сосудах и уже от них распространяется центробежно на соседние волокна и паренхимные элементы ксилемы.

Деятельность камбия у кольцесосудистых лиственных видов опережает распускание почек (Sass-Klaassen et al., 2011; Michelot et al., 2012; Kitin, Funada, 2016), и до 50% ксилемы годового кольца может быть сформировано до момента полного распускания листьев (Zweifel et al., 2006). В нераспустившихся почках уже протекают биохимические и физиологические процессы, вследствие чего камбий получает активные ростовые вещества – ауксин и гетероауксин (Uggla et al., 1998). Формирование сосудов и других сформированных вокруг них древесных элементов в зоне ранней древесины, происходит за счет накопленных в паренхимных клетках запасных веществ. В связи с тем, что в сосудах ранней древесины предшествующих лет у этой группы деревьев развиваются тиллы (например, Bréda, Granier, 1996), только вновь образуемые сосуды могут обеспечить необходимый восходящий поток воды от корней к кроне (Cochard, Tyree 1990).

Продолжительность деятельности камбия и величина прироста древесины в различных по анатомической структуре древесины группах растений неодинаковы (Ваганов, Шашкин, 2000; Ladefoged, 1952; Michelot et al., 2012). Например, результаты исследований Э.Д. Лобжанидзе (1961) показали, что в некоторых случаях деятельность камбия хвойных растений может начаться позже по сравнению с другими породами, но зато она длится долго, до поздней осени. У рассеяннососудистых лиственных растений

камбий позже всех начинает функционировать и раньше всех заканчивает. Такое кратковременное функционирование камбия автор объясняет тем, что у растений этого структурного типа деятельность камбия начинается через несколько дней (иногда через 1-2 месяца) после распускания почек. Кроме того, базипетальное распространение деятельности камбия происходит в очень замедленном темпе, тогда как этот процесс быстро распространяется у кольцесосудистых и хвойных растений. При этом рассеянососудистые лиственные породы характеризуются более быстрым формированием ксилемы, и такое различие предполагает, что годичный прирост древесины зависит не от продолжительности деятельности камбия, а от темпов деления камбиальных клеток.

Время, продолжительность и скорость радиального роста трех видов деревьев в умеренном климате – рассеянососудистого (бука европейского *Fagus sylvatica* L.), кольцесосудистого (дуба скального *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) и хвойного (сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L.) – были сопоставлены с фенологией листвы/хвои и динамикой неструктурных карбогидратов (NSC), что позволило выявить различия у этих видов в распределении углерода в течение сезона роста (Michelot et al., 2012). Было установлено, что радиальный рост бука значительно зависел от продуктов фотосинтеза листвы (раскрытие почек произошло 19 апреля), и NSC характеризовалось низкой вариабельностью в течение вегетационного периода. Появление первых клеток в зоне ксилемы у этого вида наблюдалось уже через два дня после раскрытия почек. Для деревьев дуба высокое снижение содержания крахмала в стволе с апреля по июнь, вероятно, было связано с потребностью в углероде для быстрого образования ранней древесины. Раскрытие почек у данного вида произошло 13 апреля, а появление первых клеток ксилемы наблюдалось на две недели раньше этого события. Для сосны камбиальная реактивация началась примерно за 40 дней до момента разворачивания хвои, и в течение вегетационного периода не наблюдалось снижения содержания NSC. Эти результаты свидетельствовали о том, что хвоя предыдущего года напрямую обеспечивала потребность деревьев в субстратах для текущего радиального прироста. В отличие от предыдущих исследований хвойных пород, еженедельное взятие образцов из стволов деревьев зафиксировало различные, чем денситометры, закономерности внутригодичного роста дуба с двумя фазами, соответствующими росту ранней и поздней древесины. В целом, начало радиального роста деревьев было зафиксировано

значительно раньше для дуба (конец марта) и сосны (начало апреля), чем для бука (третья декада апреля). Дата окончания роста сильно варьировала между деревьями и произошла значительно раньше для дуба ($24 \text{ июля} \pm 8 \text{ дней}$), чем для бука ($12 \text{ августа} \pm 14 \text{ дней}$) и сосны ($28 \text{ августа} \pm 19 \text{ дней}$). Продолжительность роста была значительно больше для сосны ($148 \pm 21 \text{ день}$) по сравнению с продолжительностью роста для бука ($112 \pm 17 \text{ дней}$) и дуба ($116 \pm 6 \text{ дней}$). Как было отмечено, на ширину годичного кольца в значительной степени повлияла продолжительность роста, и особенно дата его окончания (Michelot et al., 2012).

Ранее полученные данные об активности камбия древесных растений свидетельствуют о том, что периодичность его функционирования контролируется факторами внешней среды: теплообеспеченностью, количеством света и влаги (Судачкова, 1977; Ваганов, Шашкин, 2000). Эти факторы оказывают как прямое, так и косвенное влияние на формирование ксилемы годичных колец, через систему метаболических реакций ассимилирующих и проводящих тканей всего организма, регулируя наличие и доступность запасяющих веществ, концентрацию гормонов и их чувствительность (Судачкова, 1977; Ursache et al., 2013). Роль того или иного фактора, контролирующего камбиальную активность древесных видов растений определяется степенью его дефицита в условиях произрастания. Так, одним из важнейших факторов, регулирующих начало и завершение, а также интенсивность камбиальной деятельности древесных видов растений в северных экосистемах является температура воздуха и почвы (Тыртиков, 1956; Antonova, Stasova, 1993; Vaganov et al., 1999; Rossi et al., 2007; Deslauriers et al., 2008; Bryukhanova et al., 2015). Для засушливых местообитаний таким фактором является количество осадков (влажность почвы) (Vieira et al., 2009; Campelo et al., 2015; De Micco et al., 2016a). Под воздействием факторов биотической и абиотической природы, активность камбия замедляет, а в некоторых случаях и полностью прекращает свою деятельность. В первом случае образуются узкие и так называемые ложные кольца (с флуктуацией плотности древесины) (Лобжанидзе, 1961; Крамер, Козловский, 1983; Campelo et al., 2015; Popkova et al., 2018). Во втором случае появляются очень узкие и выпавшие кольца (Баринов и др., 2018; Novak et al., 2011; Wilmking et al., 2012; Dulamsuren et al., 2013). Наличие выпавших колец указывает на отсутствие формирования древесины камбием в течение одного или нескольких календарных лет вследствие неблагоприятных

климатических явлений (Lorimer et al., 1999; Parent et al., 2002), атак вредителей (Sangüesa-Barreda et al., 2014) или болезни (Cherubini et al., 2002).

На продолжительность и интенсивность деятельности камбия и продолжительность ксилогенеза существенное влияние оказывает также положение деревьев в древостое, их возраст и жизненное состояние (Лашкевич, 1965; Кищенко, 2014; Kozlowski, Peterson, 1962; Rossi et al., 2008a; Rathgeber et al., 2011; Zeng et al., 2018).

1.1.2. Структурно-функциональные изменения ксилемы под воздействием климатических факторов

Ксилема хвойных видов имеет относительно простую структуру, и в основном представлена двумя видами клеток – трахеидами, которые составляют примерно 90% общего числа клеток, и паренхимными клетками (Nacke et al., 2015). Функции этих двух групп различны: тогда как трахеиды выполняют в основном механическую и водопроводящую, паренхима – метаболическую и защитную. Ксилема покрытосеменных видов деревьев состоит из сосудов, волокон и паренхимы. Проводимость воды осуществляется сосудами и (при наличии) сосудистыми трахеидами, а волокна обеспечивают механическую поддержку. Клетки паренхимы обеспечивают транспорт метаболитов и их хранение. Сосуды представляют собой многоклеточные трубки, соединенные через перфорационные пластины (Tyree, Zimmermann, 2002). Кольцесосудистая древесина характеризуется большими сосудами в ранней древесине и маленькими – в поздней. Длина сосудов у деревьев этой группы составляет от 1 до 10 м, а диаметр – от 15 до 300 мкм (Zimmermann, 1983). Из-за своих размеров, сосуды ранней древесины подвержены эмболии, вызванной заморозками или засухой, и, чаще всего, могут функционировать только в течение одного года (Cochard, Tyree 1990), при этом небольшие сосуды и волокна более устойчивы к кавитации и могут функционировать в течение нескольких лет. У деревьев с рассеянососудистой древесиной длина сосудов составляет от 1 до 30 см, а диаметр - от 15 до 150 мкм (Zimmermann, 1983), их распространение вдоль кольца относительно равномерное, и ксилема обычно остается функциональной в течение нескольких лет.

Изменчивость анатомической структуры годичных колец деревьев представляет собой адаптивную реакцию организма на изменения окружающей среды для достижения

оптимального баланса между конкурирующими потребностями для выполнения механической, транспортной и запасающей функций (Свидерская и др., 2011; Gartner, 1995; Jagels, Visscher, 2006; Chave et al., 2009). Как было установлено в течение последних десятилетий, трахеиды годичных колец у хвойных видов деревьев и сосуды ксилемы у лиственных деревьев являются основными элементами транспортной системы и, изменения размеров этих параметров к факторам среды влияют на водный баланс растений в целом (Comstock, Sperry, 2000; Hacke et al., 2001, 2006; Pittermann et al., 2006; Sperry et al., 2006; Choat et al., 2008; Fonti, Jansen, 2012). Возможен также риск несвоевременной или несоответствующей адаптации структуры ксилемы к неблагоприятным условиям, что может привести к кавитации (образованию воздушных полостей) и, впоследствии, имплозии (разрыву трахеид) (Hacke et al., 2001). Для того, чтобы избежать таких драматических последствий для дерева, необходимо, чтобы трахеиды (сосуды) имели соответствующие размеры для гарантированного эффективного и безопасного транспорта воды. Поскольку для дерева в целом, помимо гидравлической, большое значение имеет и механическая функция, то оптимизация структуры ксилемы происходит за счет увеличения или уменьшения площади поперечного сечения стенок трахеид и соотношения ранней и поздней древесины в кольце (увеличение или уменьшение ее плотности и изменение механических свойств) (Свидерская и др., 2011).

Уже с середины прошлого века были разработаны и использованы методы измерения анатомических параметров ксилемы древесных видов растений (Яценко-Хмелевский, 1954), которые в последствие развивались и совершенствовались (Ваганов и др., 1983; Силкин, 2010; Munro et al., 1996; Guay, 2013; von Arx, Carrer, 2014; и др.). В дендроклиматических исследованиях анатомической структуры годичных колец используется несколько принципов дендрохронологии, во-первых, когда каждое исследуемое кольцо датировано (имеет определенный календарный год), во-вторых, все деревья в определенном месте произрастания характеризуются общим сигналом, т.е. чувствительны к внешним факторам и показывают постоянную реакцию на климатические изменения. Данные анатомических параметров ксилемы годичных колец (размер люмена трахеид или площади сосудов, толщина и площадь клеточной стенки трахеид, плотность древесины и др.) являются детализированным источником информации о внутри- и погодичных изменениях условий окружающей среды (Ваганов и др., 1985; Силкин, 2010; Фахрутдинова и др., 2017; Фонтти и др., 2018; Fonti et al., 2013;

Ziaco et al., 2016; Belokopytova et al., 2019). Чаще всего эти данные используются для проведения реконструкции климатических условий в прошлом и для анализа динамики водопроводящих и механических параметров ксилемы под воздействием факторов окружающей среды.

Для бореальной зоны, в связи с выраженным лимитированием роста древесных растений температурой воздуха, такие исследования имеют широкое распространение (Ваганов, Шашкин, 2000; Фахрутдинова и др., 2017; Фонти и др., 2018; Wang et al., 2002; St-Germain, Krause, 2008; Ziaco et al., 2016; Belokopytova et al., 2019). В начале столетия впервые были получены сверхдлительные хронологии по анатомическим параметрам годовичных колец *Larix cajanderi* Mayr., произрастающей на северо-востоке Сибири (Panyushkina et al., 2003), которые были использованы для реконструкции температуры июня на основе количества клеток в кольце, и температуры июля-сентября на основе размеров клеточной стенки трахеид в зоне поздней древесины. Также было отмечено, что благодаря внутрисезонному разрешению полученных данных было возможно установить влияние изменяющихся условий начала сезона роста и его продолжительности на анатомическую структуру годовичных колец лиственницы.

Для высокогорных районов Алтая были также получены многовековые хронологии по анатомическим параметрам годовичных колец лиственницы сибирской (Fonti et al., 2015), дендроклиматический анализ которых позволил выявить, что более теплые условия сезона роста способствуют формированию трахеид с большим размером люмена в ранней древесине, более толстых стенок клеток в поздней древесине (и большей плотности древесины), а также более широких колец в целом. Различия в многолетних колебаниях размера люмена трахеид и толщины клеточной стенки в ранней и поздней древесине позволили предположить, что изменения параметров ксилемы в поздней древесине повышают механическую прочность и сопутствуют увеличению размера дерева при более благоприятных климатических условиях.

Анализ анатомической структуры годовичных колец деревьев в криолитозоне Сибири показал, что деревья лиственницы Гмелина на п-ове Таймыр адаптируются к ветровой нагрузке путем формирования ксилемы со сравнительно высокой механической прочностью (за счет увеличения толщины клеточной стенки трахеид), а лиственница Каяндера адаптируется к резко-континентальному климату и сухим условиям через

повышение эффективности водопроведения (и изменения размера люмена) (Бенькова В.Е., Бенькова А.В., 2006).

Для северной территории Западной Сибири была проведена реконструкция продолжительности сезона роста на основе светлых годичных колец деревьев лиственницы (*Larix sibirica* Ledeb.) и ели (*Picea obovata* Ledeb.) (Гурская, Агафонов, 2013). Светлые кольца характеризуются либо более тонкими (и/или не полностью лигнифицированными) клеточными стенками трахеид зоны поздней древесины, либо узкой зоной поздней древесины, и часто встречаются в экстремальных условиях произрастания. Было установлено, что температура воздуха мая и августа объясняет от 20 до 30% изменчивости количества светлых колец у ели, а температура мая или июня и августа – 30-36% у лиственницы.

Результаты исследования анатомической структуры годичных колец хвойных видов деревьев (*Picea obovata*, *Pinus sylvestris* и *Larix sibirica*) в подзоне лесостепи, где радиальный рост лимитируется вначале и конце сезона роста температурой воздуха, а в середине сезона – количеством осадков (Tychkov et al., 2019), указали на общее уменьшение размера люмена трахеид в зоне ранней древесины и толщины клеточных стенок при повышении температуры воздуха и увеличении засухи, независимо от видовой принадлежности и локальных условий произрастания (Fonti, Babushkina, 2016). В частности, увеличение температуры на один градус Цельсия в течение летних месяцев привело к уменьшению люмена клеток ранней древесины и толщины их клеточной стенки на 5%, и, следовательно, снижение гидравлической эффективности не сопровождалось повышением гидравлической безопасности, причиной которого могло быть недостаточное количество субстрата на построение клеток ксилемы. На основании этих результатов можно предположить, что более частые и продолжительные засушливые периоды могут препятствовать формированию оптимальной функциональной структуры ксилемы у хвойных видов деревьев в данных условиях произрастания (Fonti, Babushkina, 2016).

Исследования радиального прироста, плотности древесины и анатомических параметров годичных колец сосны обыкновенной на северной границе леса в Фенноскандии были проведены с 1940 по 2010 гг. для выявления взаимосвязей между параметрами колец и климатическими условиями произрастания (Pritzkow et al., 2014). Так, было установлено, что все полученные хронологии содержали температурный

сигнал, но изменчивость анатомических параметров трахеид также отражала и динамику количества осадков, что не наблюдалось в хронологиях радиального прироста деревьев или плотности древесины. Авторами было установлено, что максимальная плотность древесины содержала самый сильный, по сравнению с другими параметрами ксилемы, климатический сигнал. Несмотря на это, внутрисезонные данные размеров трахеид показали хороший потенциал для проведения дендроклиматических исследований.

Экстремальные климатические события северных экосистем также являются причиной формирования годичных колец деревьев с аномальной структурой – морозобойных и светлых колец (Хантемиров и др., 2000; Баринов и др., 2018; Gurskaya, 2014).

Анатомические исследования *в умеренном климате* были посвящены не только хвойным видам деревьев (Bryukhanova, Fonti, 2013; Liang et al., 2013; Matisons et al., 2019), но также и лиственным, с рассеяннo- и кольцесосудистой древесиной (Sass, Eckstein, 1995; Fonti, García-González, 2004; Fonti et al., 2007; Eilmann et al., 2009). Использование в анализе внутригодичных данных, или средних значений для зоны ранней и поздней древесины позволило выявить факторы среды, наиболее сильно влияющие на рост деревьев в тот или иной период роста. Так, влияние водного стресса на внутрисезонную динамику размера трахеид в годичных кольцах хвойных деревьев исследовал К. Вильперт (Wilpert, 1990). С помощью данных водного потенциала почвы и динамики сезонного роста годичных колец ели европейской был сделан вывод, что уменьшение радиального размера трахеид обусловлено внутрисезонной засухой. Автором было установлено, что в широком диапазоне изменений водного потенциала отклонения в размерах формирующихся трахеид практически не наблюдаются, и только в случае падения водного потенциала, размер клеток в радиальном ряду начинает сначала медленно, затем быстро уменьшаться (Wilpert, 1990), и с увеличением дефицита увлажнения увеличивается относительное число трахеид с небольшим размером, а также уменьшается их средний размер.

Исследования площади сосудов ранней древесины в годичных кольцах *Quercus petraea* и *Quercus pubescens* на трех участках с различным режимом увлажнения показали более высокий климатический сигнал по сравнению с шириной годичных колец, при более низком общем сигнале. При этом изменчивость среднего размера сосудов была

связана с количеством осадков предыдущего года (с июня по сентябрь) на более сухом участке, и количеством осадков в течение апреля-мая для более увлажненных участков (Fonti, García-González, 2008). Для территории юга швейцарских Альп, погодичная динамика первых сосудов ранней древесины *Castanea sativa*, образование которых пришлось на конец апреля – начало мая, отрицательно коррелировала с температурой воздуха февраля и марта, и положительно – с температурой начала апреля (Fonti et al., 2007), что могло быть связано с влиянием температуры воздуха на камбиальную активность через активацию ауксина.

В средиземноморском климате внимание дендроклиматических и анатомических исследований было направлено на выявление лимитирующих рост факторов, влияние которых меняется в течение сезона (Olano et al., 2012). Так, размер трахеид в зоне ранней древесины и толщина их клеточных стенок чаще всего связана с количеством осадков в начале лета, а размер зоны поздней древесины и параметры трахеид определяются условиями второй половины сезона роста, при этом продолжительность и интенсивность засушливого периода и последующее выпадение осадков обуславливает появление ложных колец (внутрисезонных флуктуаций плотности древесины) (Vieira et al., 2009; de Luis et al., 2011; DeSotto et al., 2011; Martin-Benito et al., 2013; De Micco et al., 2016b).

Пачеко А. с соавторами (Pacheco et al., 2016) были проведены исследования сосны алеппской (*Pinus halepensis* Mill.) и можжевельника ладанного (*Juniperus thurifera* L.) в континентальном средиземноморском климате с целью установить, как рост (ширина годичных колец) и анатомические параметры древесины (площадь люмена, толщина клеточной стенки, наличие внутригодичных флуктуаций плотности ксилемы в зоне поздней древесины) реагировали на изменения температуры воздуха, количество осадков и влажности почвы. Было установлено, что ширина годичных колец и средняя площадь люмена трахеид имели схожую межгодовую изменчивость и содержали сходные климатические сигналы. Влажные и прохладные условия поздней зимы и ранней весны оказывали положительное влияние на площадь люмена, особенно у сосны. У можжевельника толщина клеточных стенок трахеид увеличивалась при более сухих условиях в начале лета, а частота флуктуаций плотности в зоне поздней древесины увеличивалась при влажных условиях конца сезона роста, когда формируются более

крупные трахеиды. Наличие почвенной влаги было одним из основных лимитирующих факторов для двух исследуемых видов.

Проведение классического дендроклиматического анализа параметров годовых колец древесных видов *в тропическом климате* представляет собой непростую задачу в связи с тем, что довольно сложно идентифицировать годовые кольца в данных условиях произрастания, что обусловлено отсутствием так называемого годового сезонного цикла, и только некоторые виды деревьев формируют годовые кольца с очевидными границами (Wheeler et al., 2007). Для того, чтобы определить границы годовых колец тропических листопадных и вечнозеленых видов, анатомические параметры ксилемы были рассмотрены в качестве одного из четырех критериев (Nath et al., 2016), что позволило установить связь функционального, экологического и филогенетического сигналов. В качестве параметров, позволяющих идентифицировать зоны ранней и поздней древесины были выбраны средняя площадь сосудов и коэффициент пористости. Основываясь на факте, что листопадные деревья теряют листву и прекращают камбиальную активность в течение засушливых периодов, было выдвинуто предположение, что годовые кольца будут иметь более выраженную границу. Размеры анатомических параметров годовых колец варьировали в зависимости от функциональных задач.

В результате одного из немногих дендроанатомических исследований были получены длительные хронологии для семи анатомических параметров годовых колец у двух видов деревьев Южной Азии *Toona ciliata* M. Roem. и *Lagerstroemia speciosa* (L.) Pers., и проведена оценка их отклика на краткосрочные и длительные колебания климата (Islam et al., 2019). Было установлено, что температура воздуха перед периодом муссонов отрицательно влияла на радиальный прирост, и положительно – на плотность сосудов *T. ciliata*. Средняя площадь сосудов у данного вида отрицательно коррелировала с температурой воздуха перед муссоном в предыдущем году. Для *L. speciosa* была обнаружена значимая связь изменчивости радиального прироста и параметров сосудов с температурой воздуха и количеством осадков предшествующего года. Количество осадков в октябре текущего года способствовало формированию сосудов с большей площадью у двух исследуемых видов деревьев.

Помимо исследования влияния климатических факторов на рост древесных видов с внутрисезонным временным разрешением, анатомические параметры годовичных колец были использованы в реконструкции геоморфологических и гидрологических процессов, вспышек насекомых-вредителей и экстремальных событий неклиматической природы (Свидерская и др., 2004; Pohl et al., 2006; Ballesteros et al., 2010; Copini, 2015).

1.1.3. Стабильные изотопы углерода и кислорода в годовичных кольцах деревьев

В дендроклиматических исследованиях используется погодичная и внутрисезонная динамика соотношения изотопов углерода и кислорода. Каждый из элементов имеет более чем один стабильный (нерадиоактивный) изотоп. В процессе фотосинтеза эти элемента превращаются в углеводы и используются в дальнейшем для обеспечения функционирования и физиологических потребностей организма.

Углерод имеет два стабильных изотопа ^{12}C и ^{13}C , каждый из которых имеет шесть протонов и шесть или семь нейтронов, соответственно. Эти изотопы имеют идентичные химические свойства, но отличаются по массе, что позволяет в физических, химических и биологических процессах отделять их один от другого и выделять сигнал окружающей среды (McCarrol, Loader, 2004).

Отношение ^{13}C к ^{12}C обозначается $\delta^{13}\text{C} = (R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}}-1)1000$ (‰), где R_{sample} и R_{standard} - отношение изотопов $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ образца и международный стандарт Pee Vienna Dee Belemnite (VPDB) (Coplen, 1995). Соотношение изотопов углерода в диоксиде углерода воздуха составляет 8‰. Листья (хвоя) и древесина деревьев, однако, имеет меньшие значения (от 20‰ до 30‰), показывая, что деревья являются обедненными ^{13}C относительно воздуха. Изменение в соотношении изотопов от источника к продукту известно как процесс фракционирования, степень которого контролируется до определенного значения откликом деревьев на условия окружающей среды (McCarrol, Loader, 2004).

Молекулы H_2O меньше чем молекулы O_2 или CO_2 , поэтому мембраны, участвующие в газовом обмене, также проницаемы для воды. Наземные растения имеют водонепроницаемое покрытие и усваивают газы через обмен на поверхности листа так, что воздух входит в поры (устьица), которые прикрыты защитными клетками для уменьшения потерь влаги в течение процесса транспирации. Увеличение количества

углерода и потеря влаги в таком случае тесно связаны. Диоксид углерода во внешней среде может переходить в растворимое состояние и становится доступным для фотосинтетических ферментов, которые используют солнечный свет для продуцирования сахаров. В течение этого преобразования углерода из воздуха в сахара листьев можно выделить две основные стадии фракционирования изотопов. Когда воздух проникает через устьица, молекулы диоксида углерода, которые содержат легкий изотоп углерода, легче для диффузии, чем молекулы, имеющие тяжелый изотоп. Если открытие устьиц чрезвычайно мало (≤ 0.1 мкм), столкновения молекул со створчатыми клетками становится значительным и фракционирование увеличивается, но это свойственно в основном для видов с высокой частотой очень маленьких устьиц (например, для цитрусовых деревьев) (Farquhar, Lloyd, 1993). Вторая стадия фракционирования происходит, когда «внутренний» углекислый газ утилизируется фотосинтетическими ферментами. Биологический процесс стремится к использованию преимущественно легкого изотопа ^{12}C .

Все деревья, используемые в дендроклиматологии, принадлежат к группе C_3 растений (означая, что первый продукт фотосинтеза содержит три атома углерода). У C_3 растений акцептором CO_2 является рибулозо-1,5-бифосфат (РИБФ). Фиксация происходит на РИБФ-карбоксилазе, а первичным ассимилятом служит C_3 -соединение – фосфоглицериновая кислота (ФГК) (Курсанов, 1976; Эдвардс, Уокер, 1986; Ивлев, 2004).

В основу механизма фракционирования изотопов углерода в фотосинтезирующей клетке, предложенного Факуаром с соавторами (Francey, Farquhar, 1982; Farquhar et al., 1989; Brugnoli, Farquhar, 2000), положена идея стационарности углеродных потоков в клетке, в том числе потока CO_2 из среды в клетку. Фракционирование изотопов углерода в последнем, приводящее к изотопной дискриминации ^{13}C и накоплению в биомассе легкого изотопа, происходит при ассимиляции CO_2 и является следствием двух эффектов – небольшого по величине (-4.4‰) изотопного эффекта диффузии молекул CO_2 из среды к месту фиксации и значительно большего (-27‰) изотопного эффекта ферментативного карбоксилирования РИБФ – ключевой реакции фотосинтеза (O’Leary, 1993). Суммарный эффект в рамках модели описывается выражением:

$$\Delta = a + (b - a)(c_i / c_a), \quad (1.1.3.1.)$$

где a – дискриминация изотопов углерода при диффузии CO_2 из среды в клетку, b – фракционирование изотопов углерода при карбоксилировании РиБФ, c_i и c_a концентрация CO_2 в листе и в атмосфере соответственно (Farquhar et al., 1982).

Фракционирование, которое происходит вследствие диффузии и карбоксилирования постоянное. Однако, если внутренний CO_2 становится обогащенным ^{13}C , больше тяжелого изотопа будет ассимилировано в сахарах листы (хвои). У деревьев значение $\delta^{13}\text{C}$ сахаров в листе контролируется преимущественно соотношением c_i к c_a , и если c_i выше относительно c_a , то устьичная проводимость намного выше, чем скорость фотосинтеза и тогда будет значительная дискриминация карбоксилирования в отношении ^{13}C , в результате обуславливающая низкие значения $\delta^{13}\text{C}$. Если скорость устьичной проводимости ниже по сравнению со скоростью фотосинтеза, то внутренняя концентрация CO_2 будет падать и значение дискриминации карбоксилирования будет меньше, приводя к более высоким значениям $\delta^{13}\text{C}$. Влияющие на $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ в годичных кольцах деревьев факторы среды в первую очередь контролируют скорость устьичной проводимости и скорость фотосинтеза. При использовании сахаров для построения тканей дерева происходит дальнейшее фракционирование, и значения $\delta^{13}\text{C}$ целлюлозы и лигнина будут ниже по сравнению с $\delta^{13}\text{C}$ сахаров в листе.

Изменения изотопного состава углерода биомассы растений в рамках модели Фауара объясняется изменением вкладов изотопных эффектов диффузии и карбоксилирования РиБФ в суммарный эффект. Влияние внешних факторов на изотопный состав биомассы, согласно модели, передается через парциальное давление CO_2 в листе c_i . Влияя на величину c_i , внешние факторы изменяют соотношение вкладов изотопных эффектов диффузии и карбоксилирования и соответственно изотопный состав углерода биомассы. Наблюдаемые случаи нарушения пропорциональности между величиной изотопной дискриминации ^{13}C и отношением c_i/c_a привели к появлению различных модификаций модели, учитывающих влияние других клеточных процессов, способных повлиять на изотопный состав углерода биомассы (Lange et al., 1988; Kirchoff et al., 1989; Meinzer et al., 1994; Picon et al., 1996; Duranceau et al., 1999).

Фракционирование изотопов углерода напрямую зависит от фотосинтетической активности дерева. Факторы, регулирующие фотосинтез, оказывают схожее влияние и на этот процесс. Так, в условиях Предбайкалья В.И. Ворониным (2005) было установлено, что интенсивность фотосинтеза хвойных, как в отдельные дни, так и в течение всего

вегетационного периода, определяется погодными условиями и влагообеспеченностью почвы. При этом с увеличением теплообеспеченности в течение сезона, у лиственницы возникает потребность в большем количестве влаги. Если это условие выполняется, то лиственница достигает стабильно высоких значений фотосинтеза (Щербатюк и др., 1991). Ранее было показано, что продолжительность абсолютных максимумов фотосинтеза у этой древесной породы в засушливые вегетационные сезоны сравнительно коротка и захватывает по времени периоды увлажнения в июле и августе. В свою очередь водный дефицит контролирует и регулирующую роль природных факторов в фотосинтезе.

Если увлажнение не является лимитирующим фактором, то регулирующую роль в процессе фотосинтеза играют свет и температура воздуха. При широко открытых устьицах концентрация CO_2 в атмосфере и внутри листьев почти одинакова и в этой ситуации поглощается преимущественно $^{12}\text{CO}_2$, «облегчая» $\delta^{13}\text{C}$. С ростом температуры и возникновением водного дефицита устьица начинают закрываться, при этом фотосинтез начинает лимитироваться количеством CO_2 . Для поддержания фотосинтеза дерево использует также и тяжелый изотоп ^{13}C (Schleser, 1991). Значения $\delta^{13}\text{C}$ становятся тяжелее. Закрытие устьиц, уменьшая транспирацию, увеличивает тем самым температуру растения, что вызывает усиление дыхания его органов (Кайбиянен и др., 1998). И в этом случае древесина также утяжеляется изотопом ^{13}C (Ивлев, 2004; Воронин, 2005; Duranceau et al., 1999).

Соотношение изотопов кислорода и водорода в годовых кольцах деревьев отражает изотопный состав источника воды для растений (McCarrol, Loader, 2004). У кислорода есть три стабильных изотопа, каждый из которых содержит восемь протонов, но от 8 до 10 нейтронов, в результате обеспечивая массой от 16 до 18. В исследованиях окружающей среды используется соотношение $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$. Разница в массе предполагает, что вода, содержащая более легкие изотопы кислорода будут испаряться быстрее, чем содержащая более тяжелые изотопы, таким образом источник воды имеет более тяжелый изотопный состав, чем испаряемая из него вода. Данный эффект зависит от температуры, и при более холодных условиях изотопный состав испаряемой влаги легче, чем при теплых условиях. Процесс конденсации также зависит от температуры. Изотопный состав атмосферных осадков определяется различными факторами (Craig, 1961; Dansgaard, 1964) и зависит от сезона года. При этом поглощённая растениями вода содержит не только

осадки, но и подземные воды, которые могут быть использованы деревьями с глубокой корневой системой (Dawson, 1993; Darling, 2004).

Дискриминация изотопов происходит в листве (или хвое) в процессе транспирации, что приводит к потере легких изотопов и насыщению (обогащению) тяжелыми изотопами, при этом ^{18}O может составлять до 20% (Saurer et al., 1998).

Уровень концентрации тяжелых изотопов кислорода в воде в листьях (хвое) выше у источника воды в процессе транспирации ($\Delta^{18}\text{O}_e$) и описывается следующей формулой:

$$\Delta^{18}\text{O}_e = \varepsilon^* + \varepsilon_k + (\Delta^{18}\text{O}_v - \varepsilon_k) (e_a/e_i), \quad (1.1.3.2.)$$

где ε^* - пропорциональная депрессия давления водяного пара тяжелым H_2^{18}O , ε_k - фракционирование диффузии через устьица и границу листового слоя, $\Delta^{18}\text{O}_v$ - соотношение изотопов кислорода водяного пара в атмосфере (относительно источника воды), e_a и e_i – внутреннее и внешнее водяное давление (Craig, Gordon, 1965; Dongmann et al., 1974; Barbour et al., 2001). ε^* варьирует незначительно под влиянием температуры.

При постоянной температуре, источник воды (почва) и атмосферный пар характеризуются схожим изотопным составом, степень обогащения в течение испарения линейно связана с $1 - e_a/e_i$ (Barbour et al., 2001). Эта модель объясняет изотопное обогащение воды вследствие испарения, однако обратная диффузия насыщения является противоположной при конвекции изотопически легкого источника воды к испарению, что приводит к Пеклет эффекту (Peclet effect) (Barbour, Farquhar, 2000; Barbour et al., 2001).

Целлюлоза годичных колец деревьев формируется из сахаров, поступающих из кроны в ствол, и смешивающихся с водой в ксилеме. Степень обмена зависит от нескольких физиологических процессов (Barbour, Farquhar, 2000; Barbour et al., 2001). Сигнал, содержащийся в $\delta^{18}\text{O}$ целлюлозы годичных колец отражает изменение атмосферных осадков и влажности воздуха.

Соотношение стабильных изотопов углерода и кислорода в годичных кольцах проводилось для широкого спектра географических условий и видов деревьев, отражая как различия условий произрастания, так и видовые особенности, связанные со строением ксилемы (у хвойных, кольцесосудистых и рассеяннососудистых групп) и морфологией листвы (хвои) (Barbour et al., 2002; McCarrol, Loader, 2004; Helle, Schleser, 2004).

Начиная со второй половины девятнадцатого столетия изменения $\delta^{13}\text{C}$ показывают устойчивый тренд по уменьшению содержания ^{13}C в древесине, который обусловлен

глобальным изменением соотношения изотопов углерода в атмосфере вследствие выбросов от сжигания ископаемого топлива, обогащенного более легким изотопом ^{12}C (De Silva, 1979; Stuiver et al., 1984; Leavitt, Long, 1985; Tang et al., 1999).

В зоне бореальных лесов исследования стабильных изотопов углерода и кислорода проводились для выявления лимитирующих рост древесных видов биотических, абиотических и антропогенных факторов. Так, для территории Северной Азии из-за усиления глобального загрязнения атмосферы антропогенным CO_2 в древесине хвойных было зафиксировано нарастание концентрации изотопа ^{12}C с 50-60-х гг. XX в. (Воронин и др., 2003). Для Предбайкалья обогащение древесины изотопом ^{12}C началось с 20-х гг. XX в. В конце 80-х гг. XX в. в Монголии и Предбайкалье началось резкое утяжеление древесины хвойных изотопом ^{13}C на фоне продолжающегося активного поступления в атмосферу преимущественно ^{12}C . Тенденция к этому была отмечена и в Якутии. Во всех рассматриваемых регионах наблюдался стремительный рост (от незначительной до очень тесной) связи динамики соотношения изотопов углерода с температурой воздуха за последние 20 лет (Воронин и др., 2003).

Николаевым А.Н. и соавторами (Николаев и др., 2006) были получены длительные (1595-2001 гг.) хронологии по ширине годичных колец, плотности древесины и соотношению стабильных изотопов углерода $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ в годичных кольцах лиственницы Каяндера (*Larix cajanderi* Mayr.) для территории Восточной Якутии. Дендроклиматический анализ параметров годичных колец показал, что $\delta^{13}\text{C}$ содержит отличный от других параметров климатический сигнал и является дополнительным источником информации об изменениях условий произрастания деревьев. Было установлено, что погодичное соотношение изотопов углерода положительно коррелирует с температурой воздуха и количеством осадков в ноябре предшествующего года и температурой воздуха в июле текущего года. При этом корреляция с количеством осадков летних месяцев (июня и июля) отрицательная, что соответствует принципам модели фракционирования стабильных изотопов древесными растениями (Farquhar et al., 1982). При этом связь $\delta^{13}\text{C}$ с температурой и осадками ноября предшествующего года может быть объяснена тем, например, что корневое дыхание в период интенсивного промерзания верхних корнеобитаемых слоев почвы и/или ствольное дыхание в период резкого падения температуры в ноябре может привести к утяжелению изотопного

состава, используемого в качестве субстрата для формирования ксилемы годовых колец в начале сезона роста (Николаев и др., 2006).

На юге центральной Сибири в зоне лесостепи длительные хронологии по ширине годовых колец, плотности древесины и изотопного состава ($\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$) были получены для лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) за период с 1850 по 2005 гг. (Knorre et al., 2011). Дендроклиматический анализ показал, что количество осадков является лимитирующим фактором, определяющим динамику исследуемых параметров годовых колец. Количество осадков в июне значительно коррелирует с шириной годового кольца и максимальной плотностью древесины, в июле – с $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$. Кроме того, $\delta^{18}\text{O}$ было положительно связано с температурой воздуха в июле. Соотношения изотопов углерода и кислорода в древесине и целлюлозе продемонстрировали негативные тренды в течение последних 100 лет, причиной которых могло быть смещение начала вегетационного периода к более ранним срокам (до 1 недели) и использование осадков, накопленных в почве с октября предшествующего года (Knorre et al., 2011).

Исследования максимальной плотности древесины и соотношения изотопов углерода в годовых кольцах ели сизой были проведены на Аляске с 1800 по 1996 гг. для реконструкции летних температур (с мая по сентябрь) (Barber et al., 2000). Полученные данные были сопоставлены с инструментальными измерениями климатических параметров с 1906 по 1996 гг. Анализ связи показателей годовых колец со среднемесячными данными температуры воздуха и количеством осадков показал, что $\delta^{13}\text{C}$ имеет наибольшие значения корреляции с летними температурами текущего года, и объясняет 46.3 % климатической составляющей. При этом калибровочный и верификационный периоды показали высокий коэффициент корреляции. На основе полученных данных было возможно установить естественные изменения климата и оценить степень антропогенного влияния.

Внутрисезонная изменчивость соотношения изотопов углерода в годовых кольцах деревьев бореальной зоны была исследована для того, чтобы установить участие текущих ассимилятов и запасенных веществ в формировании ксилемы годовых колец и оценить влияние климатических факторов на рост деревьев с высоким временным разрешением (Kagawa et al., 2006; Rinne et al., 2015a, 2015b). Лиственные (*Betula pubescens* Ehrh., *Populus tremula* L.), хвойные листопадные (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) и хвойные вечнозеленые виды (*Pinus sylvestris* L., *Picea obovata* Ledeb., *Picea abies* (L.) H. Karst.)

были исследованы для определения физиологической обусловленности климатических реакций, связанной с фенологией и структурно-функциональными особенностями древесины (Брюханова и др., 2011; Rinne et al. 2015b). Анализ внутрисезонной динамики $\delta^{13}\text{C}$ в кольцах голосеменных деревьев в Скандинавии (Vaganov et al., 2009) и в центральной и восточной Сибири (Kagawa et al., 2003, 2006; Rinne et al. 2015b; Fonti et al., 2018) показали, что не только температура, но и влажность почвы и количество осадков могут влиять на динамику $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ в древесине годовичных колец.

В умеренном климате соотношение изотопов углерода и кислорода в целлюлозе годовичных колец разных видов деревьев показало возможность реконструкции изменений летних температур и количества осадков в прошлом (Loader, Switsur, 1996; Saurer et al., 1997, 1997a; Robertson et al., 1997; Gagen et al., 2007; Treydte et al., 2007). Для трех лиственных (*Fagus sylvatica*, *Fraxinus excelsior* и *Quercus petraea*) и трех хвойных видов деревьев (*Abies alba*, *Picea abies* и *Pinus sylvestris*), произрастающих в Швейцарии, были получены длительные хронологии $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$, для которых были установлены существенные положительные связи с температурой воздуха, и отрицательные – с количеством осадков (Saurer et al., 2008). Значения корреляции было схожим для всех исследуемых видов за исключением ясеня, параметры которого содержали незначительную климатическую информацию. Авторами было установлено, что объединение хронологий для разных видов деревьев увеличивает потенциал изотопных исследований для расширения климатических реконструкций в умеренном климате.

Динамика сезонных условий **в средиземноморском климате** обуславливает изменения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$ в древесине (и целлюлозе) годовичных колец деревьев. Так, исследования дуба каменного (*Quercus ilex* L.) и алеппской сосны (*Pinus halepensis* Mill.), которые представляют два различных функциональных типа деревьев, широко распространенных в Средиземноморье, показали различную стратегию данных видов при засушливых условиях (Ferrio et al., 2003). Были обнаружены значительные различия в соотношении изотопов углерода и эффективности использования воды, и установлено, что *P. halepensis* более чувствителен, чем *Q. ilex*, к наличию влаги, демонстрируя более быстрое увеличение iWUE в ответ на засушливые условия.

Соотношение изотопов углерода в годовых кольцах сосны обыкновенной в Тоскане (Италия) характеризовалось более высокими значениями для внутрисезонных флуктуаций плотности древесины по сравнению с другими частями кольца, указывая на недостаток влаги в течение периода их формирования (De Micco et al., 2007). Интерпретация дендрохронологических, анатомических и изотопных данных была использована авторами в качестве перспективного подхода для датирования годовых колец в данном регионе и получения климатической информации с внутрисезонным разрешением.

За последние несколько лет было проведено несколько обзорных исследований о соотношении стабильных изотопов основных химических элементов *в тропических экосистемах* (van der Sleen et al., 2017; Bird et al., 2019). Первые измерения $\delta^{13}\text{C}$ в древесине тропических видов деревьев (Leavitt, Long, 1991) показали внутригодовые колебания, аналогичные тем, которые были обнаружены в других климатических регионах. В деревьях *Tectona grandis* и *Pinus caribea* из Пуэрто-Рико, $\delta^{13}\text{C}$ были выше в зоне ранней древесины и понижались в поздней древесине. Тиковое дерево также было исследовано в Центральной Яве, Индонезия (Poussart, Evans, Schrag 2004), но при этом не было обнаружено столь четкой внутригодовой динамики $\delta^{13}\text{C}$ по сравнению с данными, полученными ранее. Измерения соотношения изотопов углерода с высоким разрешением и объединение с данными по кислороду позволило выявить изменения в водном режиме древесных растений с выраженной и невыраженной границей колец для мангровых видов (Verheyden et al., 2004). Согласно модели Факуара (Farquhar et al., 1982), значение $\delta^{13}\text{C}$ возрастает в результате высокой эффективности использования воды (iWUE) и низкой доступности, что позволяет использовать данный параметр для изучения динамики увлажнения и ее влияния на рост древесных видов в исследуемом регионе.

1.2. Смена лимитирующего рост фактора в широтных и долготных дендроклиматических исследованиях

С развитием дендроклиматологии для ученых из разных стран представляло интерес оценить климатически обусловленные закономерности роста древесных растений на больших территориях. Как было отмечено ранее, построение дендроклиматических

профилей на территории Евразии, простирающихся в широтном — по северной границе леса — и долготном направлениях позволило выявлять региональные и локальные закономерности годичных приростов древесных видов, а также повторяемость экстремальных значений прироста и связанных с ними климатических явлений (Колчин, Черных, 1977; Битвинскас, 1978а; Черных, 1996). Уже в середине прошлого века были заложены долготные профили по линиям Мурманск — Литва — Карпаты, а также вдоль Урала; широтный же профиль пересекал территорию от Литвы до Дальнего Востока (Битвинскас, 1978б).

Большое междисциплинарное исследование было проведено в лесных экосистемах Енисейского меридиана от 70° с.ш. до 57° с.ш. (Плешиков и др., 2002). Сбор образцов древесных кернов деревьев сосны, лиственницы и ели проводился в зоне притундровых лесов, и подзонах северной и средней тайги. Степень влияния основных климатических факторов, и их реконструкция на основе полученных связей была проведена для длительных периодов.

В течение последних десятилетий дендрохронологические и дендроклиматические исследования в канадских Кордильерах (49°-65° с.ш.) были проведены на участках, чувствительных к температуре воздуха на верхней границе леса (*Picea engelmanni*, *P. glauca*, *Larix lyallii*, *Pinus albicaulis* и *Abies lasiocarpa*) и чувствительных к условиям увлажнения на нижней границе леса (*Pseudotsuga menziesii* и *Pinus ponderosa*). Данные, полученные для второй группы, были использованы для пространственной реконструкции количества осадков и повторяемости засушливых периодов за последние три-четыре столетия (Watson, Luckman, 2005), и развития сети индекса засушливости (PDSI) (Cook et al., 2004).

Развитие дендрохронологической сети *Nothofagus pumilio* в южных Андах увеличило как пространственный охват (примерно от 30°35' до 50° ю.ш.), так и временной интервал для высокогорных районов (Villalba et al., 2003). Положение исследуемых участков вдоль трансекта длиной около 2000 км в направлении с севера на юг представило возможность изучить изменчивость прироста нотофагуса в зависимости от климатических факторов вдоль градиента температуры от субтропических центральных Анд до субантарктической Огненной Земли.

В настоящее время все больше научных групп объединяют полученные данные и знания для различных природно-климатических зон с целью найти общие закономерности или значительные различия в адаптации древесных растений к меняющимся условиям среды. Применение многопараметрического (исследование ширины годичных колец, анатомических параметров ксилемы, плотности древесины, соотношения изотопов углерода и кислорода в древесине (или целлюлозе) годичных колец) и мультидисциплинарного подходов (дендрохронологии, экологии, биохимии и физиологии растений, математического моделирования, геоинформационных технологий) в изучении климатически обусловленных изменений роста основных лесообразующих видов деревьев Евразии представляет собой большой потенциал и уникальную возможность получить биологически обоснованные структурно-функциональные связи в системе растение-климат.

ГЛАВА 2. Объекты и методы исследования

2.1. Описание мест произрастания исследуемых древостоев

Исследования хвойных и лиственных видов деревьев проводились вдоль двух меридиональных трансектов: Европейского (I) – от Флакалиден (Швеция) до Коллелонго (Италия) протяженностью ~ 2500 км), Центрально-Сибирского (II) – с севера на юг от Игарки до Монгун-Тайги ~ 2000 км), и одного широтного трансекта в криолитозоне Сибири (III) – от Туры до Спасской Пади (~ 1500 км) (Рисунок 2.1.1.). Выбор трансектов обусловлен сменой климатических условий, когда континентальность климата изменяется с запада на восток, а температура воздуха – с севера на юг.

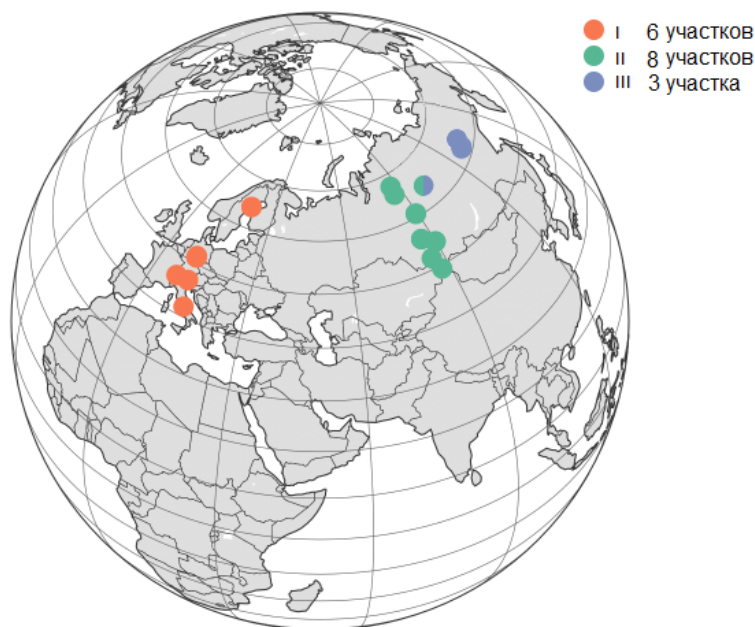


Рисунок 2.1.1. Положение исследуемых участков вдоль трансектов: I – Европейский трансект (оранжевые точки), II – Центрально-Сибирский трансект (зеленые точки), III – криолитозона Сибири (синие точки).

Исследуемые участки Центрально-Сибирского трансекта и криолитозоны Сибири находятся в следующих биомах России согласно типу растительности: тундре, тайге и лесостепи (Огуреева и др., 2018). Согласно международной классификации Р. Уиттекера (Whittaker, 1975), основанной на соотношении средней годовой температуры воздуха и количества атмосферных осадков, все участки (18) расположены в пяти биомах (Рисунок 2.1.2.).

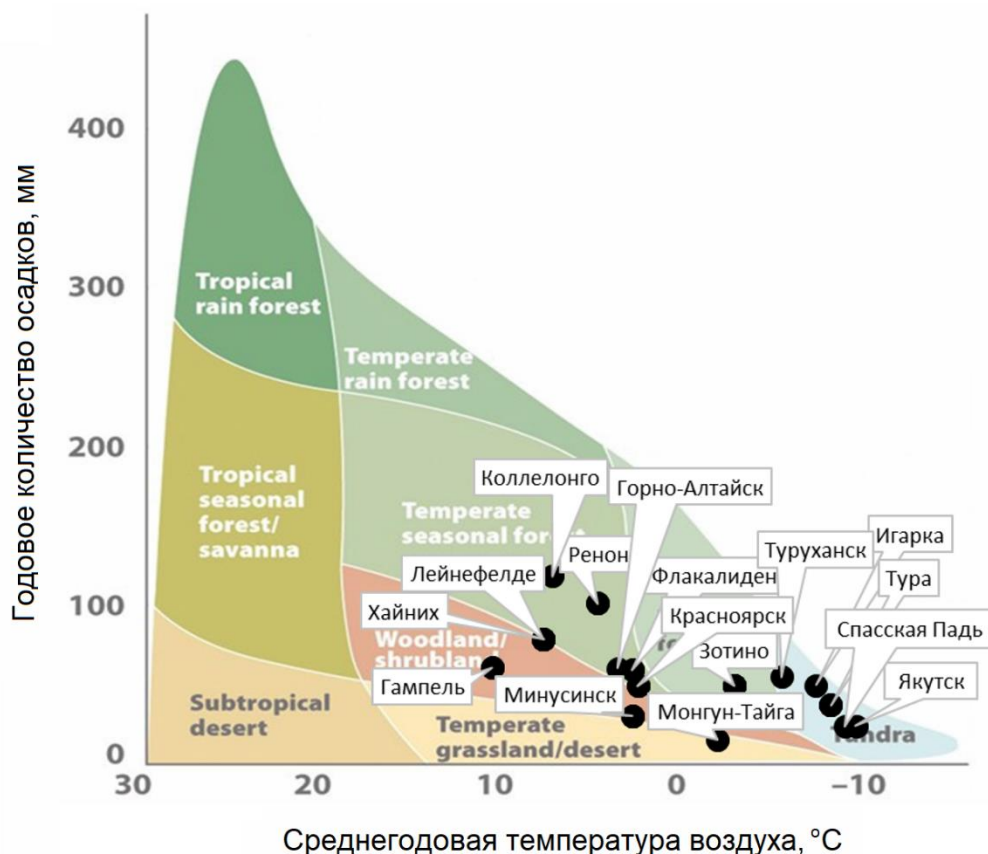


Рисунок 2.1.2. Распределение биомов Земли согласно Р. Уиттекеру (Уиттекер, 1980; Whittaker, 1975) на основе среднегодовой температуры воздуха (ось абсцисс) и среднегодового количества осадков (ось ординат) (видоизменено из *The Economy of Nature*, Sixth Edition. ©2010 W.H. Freeman and Company). Биомы: тундра (Tundra), тайга (Boreal forest), луга/пустыни в умеренном климате (Temperate grassland/desert), редколесья и кустарники (Woodland/Shrubland), леса в умеренном климате (Temperate seasonal forest), дождевые леса в умеренном климате (Temperate rain forest), субтропические пустыни (Subtropical desert), тропические леса/саванна (Tropical seasonal forest/Savanna), тропические дождевые леса (Tropical rain forest). Информация о каждом исследуемом участке приведена в Таблице 2.1.1.

Далее приведено подробное описание лесорастительных условий для каждого участка с севера на юг для Европейского и Центрально-Сибирского трансектов, а также с запада на восток для криолитозоны Сибири.

Таблица 2.1.1.

Географическое положение, климатические условия, видовой состав и список измеренных параметров годичных колец исследуемых древостоев (Т – средняя годовая температура воздуха, Р – средне многолетнее количество осадков, ШГК – ширина годичных колец)

Трансект	№	Участок	Страна	с.ш.	в.д.	м н.у.м.	Т, °С	Р, мм/год	Вид	Лиственный/ Хвойный	ШГК	Плотность древесины x-ray/ расчетная	$\delta^{13}\text{C}$ -сезон	$\delta^{13}\text{C}$	Анатомия	Ксилогенез
I	1	Флакалиден	Швеция	64°12'	19°45'	310	1,9	590	<i>Picea abies</i> (L.) H. Karst	X	+	+	+	-	+	-
I	1	Флакалиден	Швеция	64°12'	19°45'	310	1,9	590	<i>Pinus sylvestris</i> L.	X	+	+	+	-	+	-
I	2	Лейнефелде	Германия	51°19'	10°22'	450	6,8	780	<i>Fagus sylvatica</i> L.	Л	+	+	+	-	-	-
I	3	Хайних	Германия	51°04'	10°27'	445	6,8	780	<i>Picea abies</i> (L.) H. Karst	X	+	-	+	-	+	-
I	3	Хайних	Германия	51°04'	10°27'	445	6,8	780	<i>Fagus sylvatica</i> L.	Л	+	+	+	-	-	-
I	3	Хайних	Германия	51°04'	10°27'	445	6,8	780	<i>Acer pseudoplatanus</i> L.	Л	+	+	+	-	-	-
I	3	Хайних	Германия	51°04'	10°27'	445	6,8	780	<i>Fraxinus excelsior</i> L.	Л	+	+	+	-	-	-
I	4	Гампель	Швейцария	46°18'	7°44'	800	9,6	604	<i>Larix decidua</i> Mill.	X	+	-	-	-	+	-
I	4	Гампель	Швейцария	46°18'	7°44'	800	9,6	604	<i>Picea abies</i> (L.) H. Karst	X	+	-	-	-	+	-
I	5	Ренон	Италия	46°36'	11°28'	1730	3,8	1008	<i>Picea abies</i> (L.) H. Karst	X	+	+	+	-	+	-
I	5	Ренон	Италия	46°36'	11°28'	1730	3,8	1008	<i>Pinus cembra</i> L.	X	+	+	+	-	+	-
I	6	Коллелонго	Италия	41°50'	13°35'	1560	6,3	1180	<i>Fagus sylvatica</i> L.	Л	+	+	+	-	-	-
II	7	Игарка	Россия	67°28'	86°34'	20	-8,2	494	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	Л	+	-	-	-	-	-
II	8	Туруханск	Россия	65°47'	85°57'	35	-6,3	546	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	Л	+	-	-	-	-	-
II	9	Зотино	Россия	60°41'	89°19'	90	-3,7	493	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	Л	+	-	+	-	+	-
II	9	Зотино	Россия	60°41'	89°19'	90	-3,7	493	<i>Populus tremula</i> L.	Л	+	-	+	-	-	-
II	9	Зотино	Россия	60°41'	89°19'	90	-3,7	493	<i>Pinus sylvestris</i> L.	X	+	+	+	-	+	-
II	9	Зотино	Россия	60°41'	89°19'	90	-3,7	493	<i>Picea obovata</i> L.	X	+	-	+	-	-	-
II	9	Зотино	Россия	60°41'	89°19'	90	-3,7	493	<i>Abies sibirica</i> L.	X	+	-	-	-	-	-
II	10	Красноярск	Россия	56°01'	85°56'	536	1,6	491	<i>Larix sibirica</i> Ledeb.	X	-	+	-	-	+	+
II	10	Красноярск	Россия	56°01'	85°56'	536	1,6	491	<i>Pinus sylvestris</i> L.	X	-	+	-	-	+	+
II	11	Минусинск	Россия	54°22'	89°55'	319	1,9	300	<i>Larix sibirica</i> Ledeb.	X	+	+	-	-	+	-
II	11	Минусинск	Россия	54°22'	89°55'	319	1,9	300	<i>Pinus sylvestris</i> L.	X	+	-	-	-	-	+
II	11	Минусинск	Россия	54°22'	89°55'	319	1,9	300	<i>Betula pendula</i> Roth.	Л	+	-	-	-	+	-
II	12	Горно-Алтайск	Россия	51°58'	85°58'	290	2,7	600	<i>Betula pendula</i> Roth.	Л	+	-	-	-	-	-
II	13	Монгун-Тайга	Россия	49°23'	87°24'	2250	-2,8	150	<i>Larix sibirica</i> Ledeb.	X	+	+	-	-	+	-
II/III	14	Тура	Россия	64°16'	100°9'	589	-9,0	370	<i>Larix gmelinii</i> (Rupr.) Rupr.	X	+	+	-	+	+	+
II/III	14	Тура	Россия	64°16'	100°9'	589	-9,0	370	<i>Picea obovata</i> Ledeb.	X	+	+	-	+	+	-
II/III	14	Тура	Россия	64°16'	100°9'	589	-9,0	370	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	Л	+	-	-	+	+	-
III	15	Якутск	Россия	62°08'	128°39'	230	-10,4	238	<i>Larix cajanderi</i> Mayr.	X	+	+	-	-	+	-
III	16	Спасская Падь	Россия	62°15'	129°37'	220	-9,8	233	<i>Pinus sylvestris</i> L.	X	+	+	-	-	+	-

2.1.1. Европейский трансект

Флакалиден – участок относится к бореальным лесам северной Швеции (64°12' с.ш., 19°45' в.д.) и расположен на ледниковой морене с неглубоким органическим слоем почвы на каменистой материнской породе. Почвы имеют мощность менее 50 см и классифицируются как суглинистые (Linder, 1995; Lundmark et al., 1998). Климат района исследования характеризуется как морской умеренный, среднемесячная температура воздуха колеблется от -8.7 °С в феврале до 14.4 °С в июле, среднегодовая температура 1.9°С, общее количество осадков 587 мм/год, более трети которого выпадает в виде снега. Насаждения представлены, в основном, елью европейской. Возраст ели достигает 31 года (плотность 2100 шт/га). Рост деревьев ограничен не только погодными условиями, но и наличием питательных веществ в почве (в основном азота).

Хайних и Лейнефелде – два исследуемых участка в Германии расположены на расстоянии 30 км друг от друга. Насаждения в Хайних представлены, в основном, буком (*Fagus sylvatica* L.), в пологе встречаются представители рода *Fraxinus* и *Acer* а также *Picea abies*. Возраст бука в 2000 г. составлял 250 лет (плотность 334 шт/га, средние диаметр 27 см и высота 33 м), возраст ели составил 80 лет (средние диаметр 40 см и высота 31 м) (Knohl et al., 2003).

В Лейнефелде возраст древостоя – 114 года (2003 г.), плотность 224 шт/га, средние диаметр 40 см и высота 34 м, встречаются единичные экземпляры дуба черешчатого (*Quercus robur*). Глубина почвы в Лейнефелде составляет 40-90 см (Mund, 2004), почвы классифицируются как однородные суглинки (FAO, 1998).

Плотность букового древостоя в Лейнефелде в три раза меньше, чем в Коллелонго, поэтому площадь сечения ниже, несмотря на более высокие значения диаметра на уровне груди и высоты полога (Таблица 2.1.1.2.).

Участок Хайних является национальным парком, на котором не проводились рубки ухода около 40 лет. Плотность древостоя, обусловленная разновозрастной структурой, выше, чем на участке Лейнефелде. Значения диаметров деревьев бука на высоте 1.3 м выше, чем на других двух участках (Лейнефелде и Коллелонго), и достигают 0.9 м (Таблица 2.1.1.2.). Почвы, мощностью 50-70 см, классифицируются как наносные суглинки (Mund, 2004).

Таблица 2.1.1.2.

Площадь сечения и плотность букового древостоя на трех исследуемых участках (Хайних (НАI) и Лейнефелде (LEI), Германия, Коллелонго (COL) Италия) (модифицировано из Skomrkova et al., 2006)

Участок	НАI	LEI	COL
Площадь сечения (м ² /га)	34.2	35.2	39.4
Плотность древостоя (> 7 см) (шт/га)	334	224	775
Высота полога (м)	34.0	36.9	21.2
Диаметр на высоте 1.3 м			
см	шт/га		
0-5	141	0	75
6-10	99	8	80
11-15	49	4	165
16-20	30	0	140
21-25	34	0	105
26-30	19	0	115
31-35	22	8	65
36-40	33	28	50
41-45	19	56	25
46-50	25	80	10
51-55	16	28	0
56-60	15	12	0
61-65	14	0	0
66-70	7	0	0
71-75	4	0	0
76-80	3	0	0
81-85	2	0	0
86-90	1	0	0

Климат районов исследования в Германии умеренно-континентальный, со средним количеством осадков 750–800 мм в год и среднегодовой температурой около 7 °С (<http://carbodat.ei.jrc.it>).

Гампель – участок расположен на северном склоне долины р. Роны (пос. Гампель, кантон Вале, Швейцария, 800 м н.у.м., 46°18' с.ш., 7°44' в.д.). Климат района континентальный, со среднегодовой температурой 9.6 °С, и суммой осадков за год 604 мм (данные за период 1958–2006 гг. согласно метеостанции Метеосвисс Сион, 492 м н.у.м.,

расположенной в 30 км от участка исследования). Летние месяцы обычно сухие с небольшим количеством осадков (до 45 мм в месяц), дневные температуры с июня по сентябрь достигают 25–35 °С. Лес на участке смешанный, представлен *Larix decidua* Mill., *Picea abies* (L.) Karst. и *Pinus sylvestris* L., возрастом 120–180 лет и высотой деревьев 20–25 м. В рамках исследования были выбраны по 15 доминантных деревьев лиственницы европейской и ели европейской.

Ренон – исследования образцов древесины ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) и кедровой сосны европейской (*Pinus cembra* Pall.) проводились на участке в северной Италии (46°36' с.ш., 11°28' в.д., 1730 м). Насаждения представлены, в основном, елью европейской (85%), а также кедровой сосной европейской (12%) и лиственницей европейской (*Larix decidua* Mill.) (3%). Возраст ели достигает 182 года, плотность 745 шт/га, средние диаметр 17 см и высота 29 м (Cescatti, Marcolla, 2004). Почвы, развитые на каменистых подстилающих породах, имеют мощность 60 см и классифицируются как подзолистые. Климат района исследования горный, среднегодовая температура 4.1°С, общее количество осадков 1010 мм/год (<http://www.bgc-jena.mpg.de>).

Коллелонго – климат района исследования в Италии средиземноморский горный, среднегодовая температура 6.3°С, общее количество осадков 1180 мм год⁻¹ (<http://www.knmi.nl/samenw/eca>). Участок представлен одновозрастным буковым древостоем (110 лет в 2002 г.), плотность 775 шт/га, средние диаметр 24.6 см и высота 21.2 м. Почвы, развитые на известковых подстилающих породах, классифицируются как аккумулятивно-гумусовые и имеют мощность 40-100 см. Условия окружающей среды в данном районе и параметры древостоя типичны для буковых лесов в Центральном Апеннинском полуострове (Scartazza et al., 2004).

Образцы древесины на участках Флакалиден, Хайних, Лейнефелде и Коллелонго были собраны в рамках проекта А. фон Гумбольдта под руководством д.б.н., академика РАН Е.А. Ваганова.

2.1.2. Центральнo-Сибирский трансект

Игарка – район исследования находится в Туруханском районе Красноярского края за полярным кругом в зоне распространения вечной мерзлоты и относится к районам Крайнего Севера. По данным метеорологической станции (с 1936 по 2012 гг.) среднегодовая температура воздуха составляет минус 9°C, осадков выпадает менее 400 мм в год (<http://aisori.meteo.ru/ClimateR>). Район исследования находится в зоне притундровых лесов (Плешиков, Ваганов, 2002). Преобладают леса из лиственницы даурской, кустарники представлены ерником из различных видов кустарниковых берез. Образцы березы пушистой были собраны под руководством к.б.н. Прокушина А.П.

Туруханск – участок исследования находится недалеко от пос. Туруханск (север Красноярского края) в таёжной зоне. Климат района исследования резко континентальный субарктический. Среднегодовая температура воздуха составляет – 6.3 °С, количество осадков 546 мм/год. Среднегодовая отрицательная температура и низкие зимние температуры обуславливают широкое распространение вечной мерзлоты. В лесном покрове преобладают древостои лиственницы Гмелина V класса бонитета. Послепожарное восстановление может проходить через смену пород (различные виды берез) (Плешиков, Ваганов, 2002). Образцы березы пушистой были собраны под руководством к.б.н. Прокушина А.П.

Тура - исследования лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.), ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) и березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.) проводились в зоне сплошного распространения многолетне-мерзлых грунтов Средней Сибири, на расстоянии 10 км от пос. Тура Эвенкийского района Красноярского края (64°29' с.ш. 100°45' в.д.). Район расположен в области резко-континентального климата. По данным метеорологической станции пос. Тура (с 1936 по 2012 г.) среднегодовая температура воздуха составляет минус 9°C, количество осадков – менее 400 мм в год. Зима длится примерно 8 месяцев в году, и с декабря по февраль температуры могут опускаться ниже минус 60°C. Средняя температура января минус 35°C, а средняя температура июля 17°C. На исследуемой территории преобладают лиственничные насаждения V класса бонитета, зеленомошной группы типов леса (Абаимов и др., 1997). Участок исследования

расположен на плакоре в лиственничнике багульниково-разнотравном, тип почв – аллювиальные гумусовые. Средний возраст деревьев составил 110 лет, высота стволов 9 м, средний диаметр – 11.5 см.

Исследование различных фаз ксилогенеза годичных колец *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. в 2008 г. проводилось на трех участках, расположенных на расстоянии 20 м друг от друга, что предполагает одинаковый температурный режим воздуха. Несмотря на такое близкое расстояние, участки различаются по таксационным параметрам древостоев, гидротермическому режиму почвы и развитию живого напочвенного покрова (Таблица 2.1.2.1.).

Первый участок находится на береговой кромке (БК) и характеризуется максимальной глубиной деятельного слоя почвы – 160 см. Второй участок заложен в долине временного водотока (ДВ) шириной около 5 м, расположенной ниже уровня береговой кромки на 2.5 м и надпойменной террасы на 1 м. Данный участок характеризуется избыточным увлажнением почвы в течение всего вегетационного периода. Небольшая глубина сезонного оттаивания многолетней мерзлоты обусловлена ее высокой льдистостью и наличием моховой подушки толщиной до 40 см, препятствующей прогреву минерального слоя почвы. Деревья в русле временного водотока растут на микроповышениях и имеют сильноразветвленные поверхностные корни. Третий участок выбран на поверхности надпойменной террасы (ПТ), где глубина деятельного слоя почвы достигает 80 см. Для исследования особенностей ксилогенеза лиственницы Гмелина на трех участках были выбраны доминантные деревья, характеризующиеся общим возрастом (60 лет), параметрами деревьев в пределах каждого участка, и произрастающих на расстоянии не более 10 м друг от друга.

Таблица 2.1.2.1.

Описание мест произрастания и параметры исследуемых древостоев лиственницы Гмелина (Брюханова и др., 2013)

Номер участка	Тип леса	Местоположение в рельефе	Тип почвы	Толщина мохового покрова и подстилки,	Сезонно-талый слой, см *	Номер дерева	Высота дерева, м	Диаметр дерева, см
1	Лиственничник бруснично-зеленомошный	Береговая кромка (БК)	Аллювиальная гумусовая	1-2	48 / 160	1-1	18.1	27.0
						1-2	14.8	21.0
						1-3	16.3	21.0
2	Лиственничник кустарничково-зеленомошный с подлеском ивы	Долина временного водотока (ДВ)	Аллювиальная торфяно-глеевая	20-40	0 / 40	3-1	10.7	10.7
						3-2	8.4	9.1
						3-3	8.8	9.2
3	Лиственничник бруснично-зеленомошный	Поверхность надпойменной террасы (ПТ)	Аллювиальная гумусовая	1-5	40 / 80	6-1	19.3	16.3
						6-2	20.1	16.1
						6-3	22.5	17.0

* *Примечание.* Слева от косой черты данные на 03.06.2008 г., справа – на 12.09.2008 г.

В течение сезона роста 2011 г. сбор образцов древесины (микрочернов) проводился на двух участках, расположенных на расстоянии 10 км друг от друга на высоте 589 м н.у.м. (PL – плакор) и 140 м н.у.м. (ST – поверхность надпойменной террасы). Для исследования динамики формирования ксилемы лиственницы Гмелина на каждом участке были выбраны доминантные деревья, возраст которых составил 100 и 60 лет для PL и ST, соответственно (Брюханова и др., 2011).

Сезонный сбор образцов в разные годы, измерение глубины активного слоя почвы и температуры почвы проводился д.б.н. А.В. Кирдяновым, к.б.н. А.П. Прокушкиным, С.В. Титовым и сотрудниками Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, проводивших полевые исследования на Эвенкийском стационаре ИЛ СО РАН в течение полевого сезона с мая по сентябрь.

Зотино – исследовались образцы древесины сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), пихты сибирской (*Abies sibirica* L.), березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.) и осины обыкновенной (*Populus tremula* L.), собранные на четырех участках в подзоне средней тайги Центральной Сибири (30-15 км севернее пос. Зотино Туруханского района Красноярского края, 60°75' с.ш., 89°38' в.д.). Три участка (березняк разнотравный, осинник разнотравно-зеленомошный, сосняк лишайниковый) находились на западном берегу р. Енисей, и один участок (пихтач разнотравно-зеленомошный) на восточном (Рисунок 2.1.2.1, Таблица 2.1.2.2).

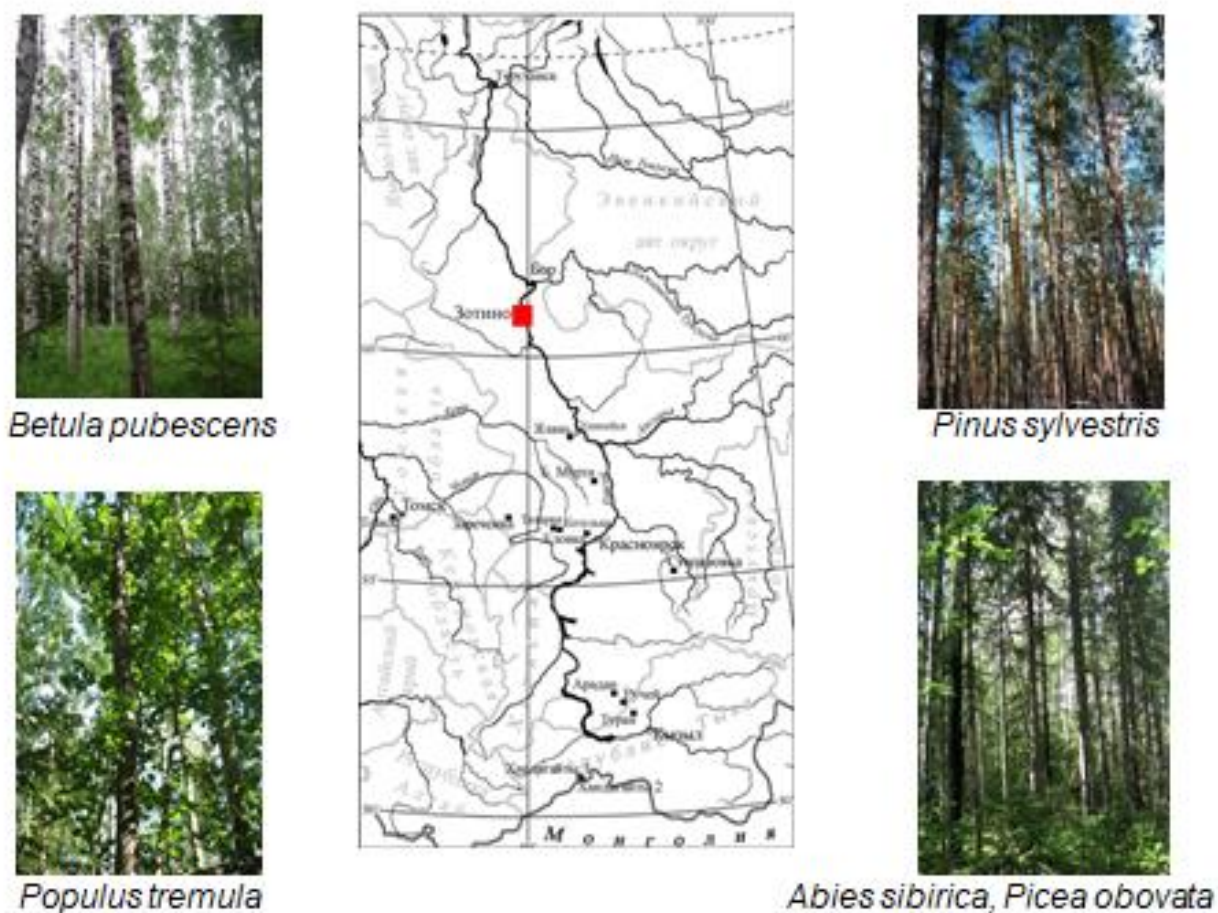


Рисунок 2.1.2.1. Расположение исследуемого участка Зотино и фотографии исследуемых древостоев (автор фото с *Pinus sylvestris* Вирт К.).

Таблица 2.1.2.2.

Описание мест произрастания и параметры исследуемых древостоев (Скомаркова и др., 2009)

	<i>Pinus sylvestris</i> L. (С)	<i>Picea obovata</i> L. (Е)	<i>Abies sibirica</i> L. (П)	<i>Populus tremula</i> L. (О)	<i>Betula pubescens</i> Ehrh. (Б)
Тип леса	Сосняк лишайниковый	Пихтарник разнотравно-зеленомошный	Пихтарник разнотравно-зеленомошный	Осинник разнотравно-зеленомошный	Березняк разнотравный
Тип почв	Песчаные	Дерново-подзолистые	Дерново-подзолистые	Суглинистые	Суглинистые
Состав древостоя	10С	7П2Е1К*	7П2Е1К*	8О2Б	10Б
Средний диаметр (см)	-	23.2	21.6	20.0	21.5
Средняя высота (м)	-	28.6	22.1	20.1	21.2
Возраст (лет)	362	212	138	70	67

*Примечание. К – сосна кедровая сибирская (*Pinus sibirica* Du Tour.)

В соответствии с данными близлежащей метеорологической станций Бор (61°45' с.ш., 91°13' в.д.). среднегодовая температура за период с 1936 по 1996 составила -3.7°C, общее количество осадков за год 540 мм. Продолжительность вегетационного периода (количество дней со среднесуточной температурой выше 5°C) – 147 дней, средняя температура этого периода – 11.5°C (Wirth et al., 2002). Согласно климатическому анализу Госсена – Валтера (Walter, Leith, 1967), интервалов с выраженным дефицитом увлажнения в течение сезона роста не было выявлено.

На территории к западу от Енисея преобладают сосновые леса (*Pinus sylvestris* L.). Они покрывают 67% территории и имеют средний возраст более 200 лет (плотность 470 шт га-1). В лесной подстилке доминирует лишайник. 19% территории занимают березовые леса (*Betula pubescens* E.), 13% - заболоченные территории и небольшие озера и 1% - темнохвойные леса (по берегам рек). Почти все сосновые леса – пирогенной природы.

К востоку от Енисея преобладают темнохвойные леса: 36% территории занимает ель (*Picea obovata* L., *Abies sibirica* L.), 28% - сосна кедровая сибирская (*Pinus sibirica* Du Tour), 26% – береза (*Betula pubescens* E.), 4 % лиственница (*Larix sibirica* L.), 1.5% - осина (*Populus tremula* L.) и 4% - открытые участки. Как и на левом берегу, здесь преобладают

зрелые лесные массивы. Лесная подстилка в основном представлена болотным мхом в темнохвойных и травой – в лиственных лесах.

Исследования сосны обыкновенной разного возраста (УТ – молодые деревья (20 лет), ОТ – старые деревья (200 лет)) были проведены в одновозрастных древостоях на расстоянии 1 км друг от друга. Почвы на участке ОТ аллювиальные пирогенного происхождения (Furyaev et al., 2001). Напочвенный покров представлен видами *Cladina* spp., *Cladonia* spp. и *Vaccinium* spp. (Wirth et al., 1999; 2002). Средний диаметр у старых деревьев на высоте 1.3 м от поверхности почвы составил 27 см, а высота деревьев – 22 м. У молодых деревьев эти параметры составили 11 см и 5 м, соответственно. Напочвенный покров молодого древостоя представлен *Chamaenerion angustifolium* L., *Carex ericetorum* Poll., *Solidago dahurica* Kitag. и *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng. (Панов и др., 2012).

Красноярск – исследования лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) и сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) проводились на базе государственного природного заповедника «Столбы» (55°53' с. ш., 92°46' в. д., 200 и 536 н.у.м.) при сотрудничестве с научным отделом заповедника (под руководством зам. директора по науке к.б.н. Кнорре А.А.). Климат района исследования резко-континентальный, среднегодовая температура -0.13 °С, количество осадков 660 мм/год (данные метеостанции «Столбы» за период 1947–2016). В 2012 году сотрудниками заповедника были заложены временные пробные площади для проведения совместных исследований внутрисезонных и погодичных процессов формирования ксилемы хвойных пород и для оценки связи их динамики с сезонными фазами вегетации растений. Участки отбирались по принципу приуроченности к постоянным фенологическим площадкам заповедника и двум локальным метеостанциям, расположенным на кордонах Лалетино и Нарым. Участок Лалетино (LAL) включал в себя два местообитания - LAL-1 (левобережье реки, нижняя часть юго-восточного склона, крутизна 10°, тип леса - сосново-березовый разнотравно-злаково-осочковый) и LAL-2 (правобережье ниже Банного лога, нижняя часть западного склона, крутизна 45°, тип леса - светлохвойный злаково-осочковый. Участок Нарым (NAR) был выбран на водоразделе ручьев Фокинский-Таволожный, в верхней части восточного склона крутизной 5°, тип леса - светлохвойно-березовый крупнотравно-злаково-осочковый, микрорельеф бугристо-западинный (описание предоставлено Кнорре А.А.).

4 доминантных дерева каждого вида (лиственница и сосна) были выбраны на участке NAR. Для участка LAL-1 были выбраны 4 дерева сосны, а для LAL-2 – 4 лиственницы. Возраст деревьев для NAR и LAL был одинаков, и составил 90 лет у сосны и 105 лет у лиственницы. Диаметр и высота деревьев составили 30 см и 25 м для лиственницы, 43 см и 22 м для сосны, соответственно.

Хронологии по ширине годичных колец для хвойных видов были получены А.А. Кнорре и Р.У. Конурбаевой (2012), сбор микрокернов древесины в течение сезонов роста 2012-2014 гг. был проведен к.б.н. Кнорре А.А.

Минусинск – исследования сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) проводились в зоне лесостепи Южной Сибири (53°39' с.ш., 91°35' в.д., 319 м н.у.м.) при сотрудничестве с коллегами из научно-образовательной лаборатории Дендроэкологии и экологического мониторинга (Хакасский технический институт, филиал СФУ, г. Абакан, под руководством к.б.н. Д.И. Жирновой). Описание участка и сбор материала были выполнены под руководством к.б.н. Бабушкиной Е.А.

Климат района характеризуется как резко-континентальный, среднегодовая температура 1.2 °С, количество осадков 343 мм/год (данные метеостанции «Минусинск» за период 1936–2015 (<https://meteo.ru>)). В качестве объекта исследования был выбран разновозрастный древостой: тип леса - мезоксерофильный бор, напочвенный покров лишайниковый, осоково-злаково-разнотравный фитоценоз. Подлесок имел проективное покрытие 30% и был представлен караганой древовидной (*Caragana arborescens* Lam.), кизильником черноплодным (*Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt) и шиповником иглистым (*Rosa acicularis* Lindl.). Травяно-кустарничковый ярус имел проективное покрытие 40-50% и состоял из следующих видов: касатик русский (*Iris ruthenica* Ker.-Gawl.), тимофеевка степная (*Phleum phleoides* (L.) H. Karst.), мятлик луговой (*Poa pratensis* L.), прострел желтеющий (*Pulsatilla flavescens* (Zucc.) Juz.), василисник малый (*Thalictrum minus* L.) и др. Образцы древесины (керны) были взяты для 20 деревьев на участке возрастным буром из стволов на высоте 1.3 м от уровня почвы. По пять деревьев II и V класса возраста (30 и 95 лет, соответственно) были выбраны для последующего мониторинга сезонного роста ксилемы. Класс возраста для сосны обыкновенной – 20 лет.

Горно-Алтайск – образцы березы повислой (*Betula pendula* Roth.) были собраны на участке, расположенном в 20 км от г. Горно-Алтайск в одновозрастном чистом березовом древостое. Высота деревьев составила 25 м, с диаметром стволов на уровне 1.3 м от поверхности почвы - 40 см. Район исследования находится в межгорной котловине, окруженной сглаженным низкогорным рельефом северных отрогов Алтая высотой от 400 до 650 метров. Климат района резко-континентальный, с длительной и холодной зимой и жарким коротким летом.

Монгун-Тайга – исследования лиственницы сибирской *Larix sibirica* Ldb. проводились в республике Тыва, в горном массиве Монгун-Тайга. В климатическом районировании Алтае-Саянская горная страна выделяется как Алтае-Саянская климатическая область умеренного пояса (Алисов, 1956). Климат района исследования резко континентальный, с малым количеством осадков и отрицательными среднегодовыми температурами воздуха. Для района исследования характерна большая амплитуда перепада суточных температур, постоянные холодные ветра и малоснежные зимы. Сезонная мерзлота охватывает массив на высоте 2200-2400 м (Чистяков и др., 2008). Зимой характерны температурные инверсии. Местами в горных долинах температура не опускается ниже -8 -15°C, тогда как в котловинах падает до -50°C. Средняя температура января составила -30°C, а средняя температура июля 10°C (Ефимцев, 1957). Основными климатообразующими факторами для данной территории являются чрезвычайно разнообразный рельеф и циркуляция атмосферы. Керны живых деревьев лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ldb.) были собраны в 2008 г. на верхней границе леса (2280 и 2340 м н.у.м.) в рамках экспедиции под руководством д.и.н. Мыглана В.С. Полученные хронологии по ширине годичных колец были использованы для реконструкции летних температур (Mygлан et al., 2012, Sidorova et al., 2012). Древостои очень разрежены, часто представлены одиночно стоящими деревьями либо крутинами. Возраст деревьев достигал 600 лет.

2.1.3. Широтный трансект в криолитозоне Сибири

Тура – см. Главу 2.1.2.

Якутск и Спасская падь – климат территории Центральной Якутии, к которой приурочены два исследуемых участка, резко-континентальный, среднегодовая температура воздуха -9.8°C , количество осадков 233 мм в год (согласно данным метеостанции «Якутск» с 1936 по 2012 г.). Средняя температура января минус 41°C , июля – 19°C . Описание участков предоставлено д.б.н. Николаевым А.Н.

Участок Спасская Падь был выбран около научного стационара Института биологических проблем криолитозоны СО РАН «Спасская Падь» ($62^{\circ}15'$ с.ш., $129^{\circ}37'$ в.д., 220 м над уровнем моря) в 25 км к северо-востоку от Якутска. Здесь преобладает сосняк толокнянково-брусничной группы типов леса. Почвы супесчаные оподзоленные, с нормальной степенью дренированности, максимальная глубина деятельного слоя почвы 50 см. На данном участке группой ученых под руководством д.т.н. Шишова В.В. были собраны образцы сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) кодоминантных деревьев возрастом около 218 лет, высотой 20 м, диаметром ствола на высоте груди 26 см.

Участок Якутск с координатами $62^{\circ}08'$ с.ш., $128^{\circ}39'$ в.д., 230 м над уровнем моря расположен на расстоянии 60 км в западном направлении от Якутска и представлен преимущественно лиственничными насаждениями с развитым подлеском голубично-зеленомошной группы типов леса. Тип почвы - мерзлотно-таежный палевый суглинистый, сезонная глубина оттаивания 50 см. Образцы лиственницы Каяндера (*Larix cajanderi* Mayr.) были собраны с доминантных деревьев без видимых повреждений. Возраст деревьев составил 199 лет, высота стволов 15 м и диаметр 25 см.

2.2. Анализ радиального прироста деревьев

Собранный дендрохронологический материал предварительно проходил обработку перед дальнейшим анализом и измерениями. Образцы (керны, высечки или сегменты спилов деревьев) были размещены в зажиме или на деревянном держателе так, чтобы поперечная волокнам древесины (торцевая поверхность) была параллельна верхней поверхности зажима. Далее образцы подрезались при помощи скальпеля со

сменными лезвиями, либо с использованием санного микротомы (Gärtner, Nievergelt, 2010), часть образцов с широкими годичными кольцами была отполирована наждачной бумагой с высокой зернистостью (600). Перед измерением ширины годичных колец была проведена предварительная датировка и маркировка годичных колец под бинокляром (Leica производство Германия) при 20-60 кратном увеличении.

Измерение ширины годичных колец подготовленных образцов производилась с помощью полуавтоматической компьютерной установки LINTABV-5.0 (Rinn, 1996, Рисунок 2.2.1.) с точностью измерений до 0.01 мм. Для выявления выпавших и ложных колец была использована программа TSAP 3.6 (Holmes et al., 1986; Rinn, 1996) и TSAPWin (Rinn, 2011). Проверка качества датировки выполнялась в программе COFECHA (Holmes, 1983, 1992) и пакета dplR (Bunn, 2008) в программной среде R (R Core Team, 2019).

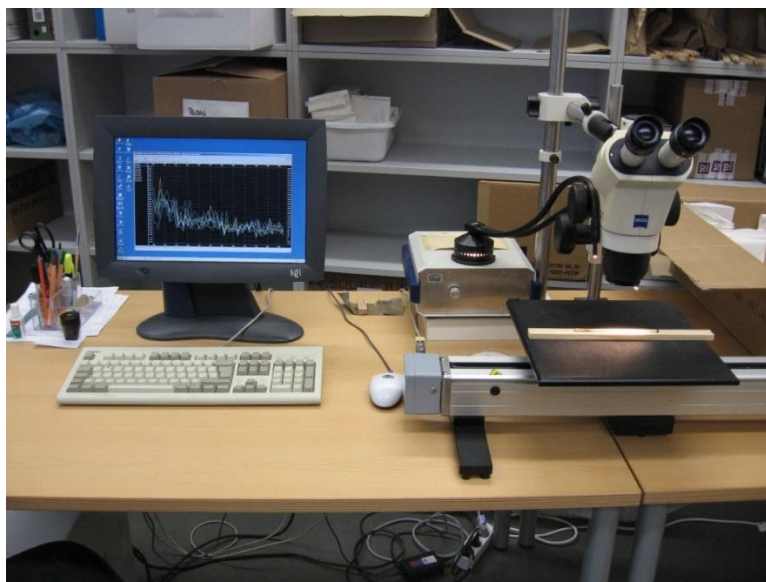


Рисунок 2.2.1. Установка для измерения ширины годичных колец деревьев LINTABV-5.0.

2.3. Мониторинг сезонного роста годичных колец

С начала апреля до середины сентября в течение нескольких лет за период 2007-2008 гг. и 2011-2014 гг. для хвойных деревьев трех исследуемых участков (Тура, Красноярск, Минусинск) были взяты микрокерна древесины длиной около 1 см (включающие 2-3 годичных кольца последних лет роста) спирально по окружности ствола с шагом 5 см на высоте 1.3 м от поверхности почвы с периодичностью 1 раз в

неделю в течение сезона роста. Непосредственно сразу после сбора образцы помещались в фиксирующую жидкость (глицерин-спирт-вода в соотношении 1:1:1). Всего в течение вегетационного периода сбор сезонных образцов древесины проводился от пятнадцати до двадцати двух раз.

Тонкие срезы древесины (15 мкм) были получены с помощью санного микротомы Thermo Scientific Microm HM 450. Срезы окрашивались раствором астра-голубого (2% раствор) и сафранина (1% раствор) для выявления лигнифицированных и нелигнифицированных тканей. Размеры различных зон формирующихся колец, число и размеры клеток были определены с помощью системы анализа изображений и программного пакета AxioVision SE64 Rel. 4.9.1 (Carl Zeiss, Йена, Германия). В каждом годовичном кольце измерялись 3 ряда клеток от внутренней границы к внешней, затем значения усреднялись.

В работе выбрана следующая схема разделения клеток на зоны (Рисунок 2.3.1.):

- 1) камбиальная зона;
- 2) зона растяжения клеточной стенки (живые клетки);
- 3) зона первичной лигнификации клеточной стенки (живые клетки);
- 4) зона зрелых трахеид (мертвые клетки).

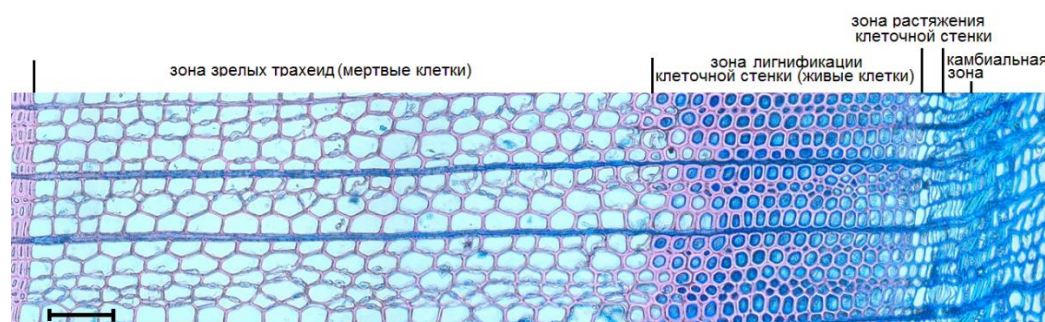


Рисунок 2.3.1. Схема зон дифференциации клеточной структуры годовичного кольца лиственницы Гмелина (образец 2, 01.08.2011, шкала на фотографии равна 100 мкм) (Брюханова, 2011).

Камбиальная зона состоит из узких клеток с тонкими нелигнифицированными первичными клеточными стенками и окрашивается астра-голубым в синий цвет. Зона растяжения клеточной стенки состоит из более широких клеток с тонкими нелигнифицированными первичными клеточными стенками (окрашенными в синий цвет). Зона первичной лигнификации клеточной стенки состоит из более широких клеток с утолщающимися клеточными стенками на начальной стадии лигнификации,

характеризующихся красными включениями сафранина. Зона зрелых трахеид состоит из мертвых клеток с полностью лигнифицированными клеточными стенками, отсутствием протопласта, и окрашивается полностью в красный цвет. Подробное деление формирующегося кольца с выделением отдельных зон растяжения и первичной лигнификации было возможно благодаря применению поляризационного фильтра.

Мониторинг радиального прироста деревьев бука европейского на участке НАІ в Германии проводился сотрудниками института им. Макса Планка (г. Йена, Германия) в течение двух сезонов роста 2002 и 2003 гг. для 17 деревьев с различным диаметром ствола с помощью автоматических кольцевых дендрометров. Для последующего анализа в работе использовались данные для пяти доминантных деревьев с недельным временным разрешением, которые были выражены в процентном соотношении от годового прироста (Bougiaud et al., 2004). Благодаря наличию сезонного мониторинга прироста стволов деревьев было возможно привести внутригодовые значения плотности древесины и соотношения изотопов углерода к абсолютной временной шкале.

2.4. Анатомическое строение ксилемы

Первым этапом в анатомическом анализе структуры годичных колец было получить качественные тонкие срезы (20 мкм) древесины. Керны хвойных и лиственных видов размягчали кипячением в воде, а затем получали поперечные срезы, включающие несколько годичных колец, с помощью санного микротомы. Полученные срезы помещали на предметное стекло в каплю глицерина. Качество срезов проверялось под микроскопом и часть срезов отбраковывалось. Окраска срезов проводилась раствором метиленового синего (Пирс, 1962) или сафранина в течение 2-3 мин (Фурст, 1979; Ваганов и др., 1985). Завершающим этапом была окантовка препаратов (позволяющая на длительное время сохранять среду).

В 2004 – 2008 гг. изображения срезов древесины были получены при помощи системы анализа изображений (Image System) (Carl Zeiss, Jena) с увеличением 40х, а измерения параметров трахеид хвойных видов деревьев были проведены с помощью ряда программ (SuperMoment, Lineyka, ProcessorKR), разработанных д.б.н. Силкиным П.П. (Силкин, 2010). Программа SuperMoment была предназначена для автоматической

компиляции отдельных линейных размеров структурных элементов трахеид на экране монитора. ProcessorKR производила обработку измеренных величин (вычисление ширины годичного кольца, датировку клеточных данных, стандартизацию клеточных размеров, усреднение в пределах кольца и т.п.). Программа Lineika.exe работала со стандартным графическим файлом, содержащим изображение годичного кольца (Силкин, 2010). Принцип измерения расстояния был основан на подсчёте количества точек между концами измеряемого отрезка с последующим умножением их количества на размер точки изображения, где произведение равно искомому расстоянию. Lineika.exe имела два режима измерения – ручной и полуавтоматический. В процессе измерения оба режима можно было чередовать в любой последовательности. Ручной режим измерения являлся вспомогательным и применялся в тех случаях, когда невозможно использовать полуавтоматический режим, например, в случае некачественного изображения годичного кольца (Силкин, 2010).

С 2009 г. измерения проводились в Институте леса им. В.Н. Сукачева при помощи системы анализа изображений AxioScore и программного обеспечения AxioVision 4.8.2 и SE64 Rel 4.9.1 (Carl Zeiss, Германия). В каждом годичном кольце измерялись 5 рядов клеток от внутренней границы к внешней, и затем измерения стандартизовались и усреднялись (Ваганов и др., 1985; Vaganov, 1990). Измерялись радиальные размеры клеток (D), толщина клеточной стенки (CWT), тангентальные размеры клеток (T), по которым затем рассчитывались такие характеристики трахеид как площадь клеточной стенки (CWA), характеризующая накопление органического вещества клеточной стенкой:

$$CWA = 2CWT(T+D-2CWT) \quad (2.4.1.)$$

и площадь люмена (LUM), характеризующая водопроводящую способность трахеид:

$$LUM = DT - CWA \quad (2.4.2.)$$

Эффективность выполнения водопроводящей функции (CON) оценивалась по объемной скорости потока жидкости в трахеиде (Свидерская и др., 2011). По уравнению Хагена-Пуазейля объемная скорость ламинарного потока жидкости пропорциональна четвертой степени его радиуса, или второй степени площади поперечного сечения. Таким образом, эффективность водопроведения CON пропорциональна второй степени площади люмена:

$$CON = LUM^2 \quad (2.4.3.)$$

При расчетах мы не рассматривали сопротивление концевых пор, влияющих на величину водопроведения (Sperry et al., 2006).

Поскольку годовые кольца как в одном, так и в разных деревьях содержат разное число клеток и имеют разную ширину, для того чтобы провести сравнительный анализ их структуры, необходимо было нормировать исходные трахеидограммы к единому стандартному числу клеток (от 10 до 30 в зависимости от возраста деревьев и условий произрастания), согласно (Ваганов и др., 1985; Vaganov, 1990).

Нормировка “сжимает” или “растягивает” исходную трахеидограмму по абсциссе (подгоняет её к стандарту) и оставляет без изменения по ординате, сохраняя радиальные размеры клеток. Детали структуры кольца не испытывают нарушений при нормировке. Нормированная трахеидограмма получается преобразованием исходной последовательности размеров клеток в радиальном ряду $\{d_i\}, i = 1, \dots, N$ в последовательность $\{d_i^*\}, i = 1, \dots, k$, причём $k = \varepsilon N$, где ε – число клеток стандарта, а затем в последовательность $\{d_i^H\}, i = 1, \dots, \varepsilon$, содержащую ε членов. Общий вид промежуточной последовательности: $\{d_i^*\} = \underbrace{d_1, \dots, d_1}_{\varepsilon} \underbrace{d_2, \dots, d_2}_{\varepsilon} \dots \underbrace{d_N, \dots, d_N}_{\varepsilon}$

Члены нормированной трахеидограммы (размеры клеток) находятся по формуле:

$$d_i^H = \frac{1}{N} \sum_{j=N(i-1)+1}^{N_i} d_j^* \quad (2.4.4.)$$

где $i = 1, 2, \dots, \varepsilon$ (Ваганов и др., 1985). Для получения нормированной трахеидограммы, представляющей вариации размеров клеток в разных частях годового кольца, записывается 5 случайно выбранных радиальных рядов клеток в кольце.

После 2012 г. измерения анатомических параметров лиственных видов и длительные хронологии для хвойных видов деревьев были проведены при сотрудничестве со Швейцарским научно-исследовательским институтом леса, снега и ландшафта (WSL, Бирменсдорф, Швейцария) с помощью системы анализа изображений Olympus и программного пакета Image-Pro Plus (Media Cybernetic, Inc., Silver Spring, MD, USA), а также уникального программного обеспечения ROXAS (von Arx G., Carrer M., 2014), позволяющего в автоматическом режиме получить данные для каждой клетки на изображении (и измерить до 30 000 клеток на одном изображении). На Рисунке 2.4.1. А и

Б приведен пример измерений для хвойного (сосна обыкновенная) и лиственного (береза пушистая) видов. Выходной файл программы содержит более 30 параметров структуры годичных колец, сгруппированных согласно их уровню организации (для образца в целом, для каждого измеренного года, для индивидуальной клетки (трахеиды или сосуда)) в формате Excel.

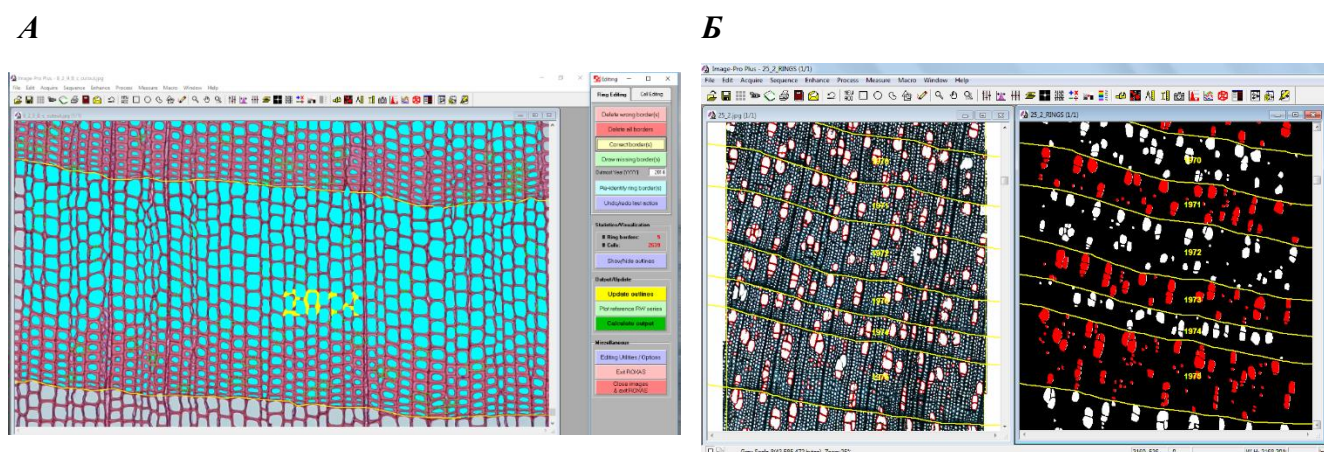


Рисунок 2.4.1. Пример измерений анатомических параметров ксилемы с помощью программы Roxas для А – хвойного (сосна обыкновенная) и Б – лиственного (береза пушистая) видов.

Для большинства исследуемых хвойных видов деревьев согласно индексу Морка (Denne, 1989), на основе соотношения толщины двойной клеточной стенки и радиального размера люмена трахеид (LD), в каждом кольце были установлены размеры зон ранней ($EW, 2CWT < LD$) и поздней ($LW, 2CWT > LD$) древесины, для каждой из которых были рассчитаны средние значения линейных и площадных параметров трахеид. Для двух видов хвойных, произрастающих в швейцарских Альпах, был применен дополнительный подход, позволяющий выделить зоны ранней, переходной и поздней древесины (Bryukhanova, Fonti, 2013), и исключить из анализа переходную зону, содержащую смешанный климатический сигнал. Используя ядерную оценку плотности (Kernel Density Estimation), непараметрический способ оценки плотности случайной величины, в программной среде R (R Core Team, 2019) было определено пороговое значение для разделения годичного кольца на раннюю и позднюю древесину, представляющее собой минимальную частоту распределения соотношения радиального размера люмена трахеид

к толщине двойной клеточной стенки, которое составило 2.21 для лиственницы европейской и 2.5 для ели европейской (Рисунок 2.4.2.).

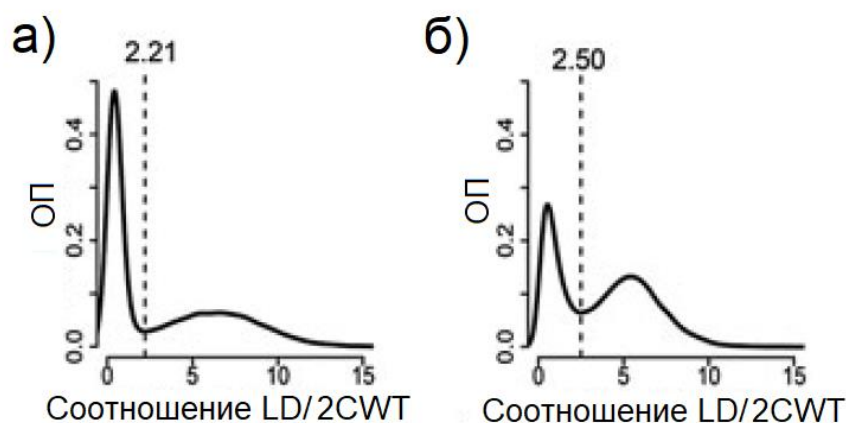


Рисунок 2.4.2. Определение зон ранней и поздней древесины у лиственницы европейской (а) и ели европейской (б) на основе оценки плотности (ОП) соотношения радиального размера люмена (LD) к толщине двойной клеточной стенки ($2CWT$) (Bryukhanova, Fonti, 2013).

Переходная зона была определена в диапазоне $LD/2CWT$ от 1.5 до 3.0 для лиственницы и 1.5 – 2.5 для ели (Рисунок 2.4.3.).

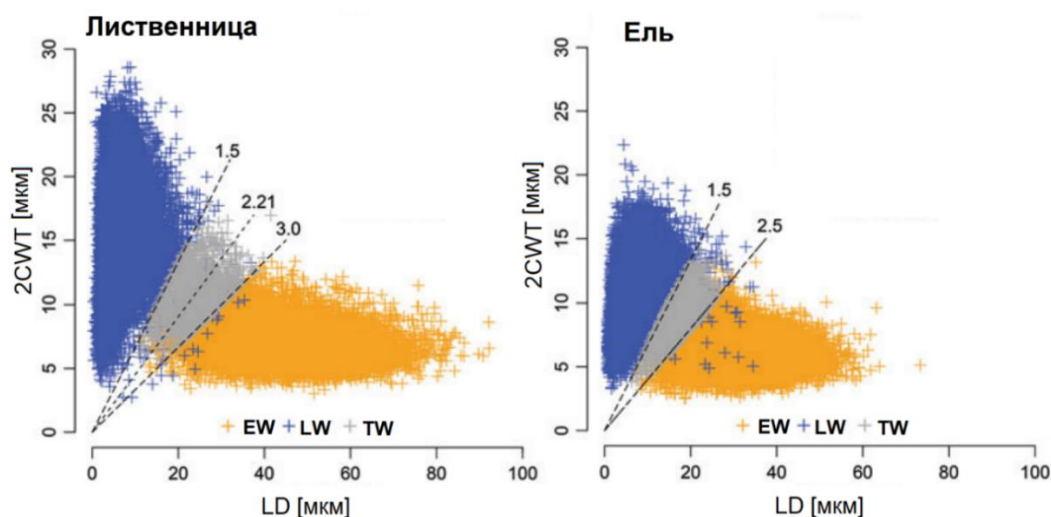


Рисунок 2.4.3. Определение зон ранней (EW), переходной (TW) и поздней древесины (LW) у лиственницы европейской и ели европейской на основе соотношения радиального размера люмена трахеид (LD) к толщине двойной клеточной стенки ($2CWT$) (Bryukhanova, Fonti, 2013).

Для лиственных видов (с рассеяннососудистой древесиной), разделение на раннюю и позднюю древесину не проводилось. Для лиственных видов с кольцесосудистой

древесиной часть кольца без больших сосудов была отнесена к поздней древесине. В работе для сопоставления анатомических параметров хвойных и лиственных видов деревьев были использованы площадь люмена у хвойных и площадь сосудов у лиственных, и площадь клеточной стенки у хвойных и непроводящая площадь ксилемы у лиственных.

2.5. Плотность древесины

Плотность древесины рассматривались как показатели механической прочности. Анатомическая (расчетная) плотность древесины оценивалась как отношение площади клеточной стенки к общей площади поперечного сечения клетки (Ваганов, 1996), причем для упрощения расчетов форма клетки была принята прямоугольной:

$$DEN = \frac{2CWT(D + T - 2CWT)}{DT} \quad (2.5.1.)$$

где D – радиальный размер клетки, CWT – толщина клеточной стенки, T – тангентальный размер клетки.

Для нескольких видов деревьев были проведены денситометрические измерения и получены различные параметры профилей плотности древесины годичных колец хвойных и лиственных пород, когда в дендроклиматических расчетах чаще всего использовалась максимальная плотность древесины (MAXD).

Методический подход был предложен Полге и Ленцем (Polge, 1966; Polge, Keller, 1969; Lenz et al., 1976). Процесс измерений включал получение рентгенографических снимков древесных образцов и измерение оптической плотности негативов на микроденситометре (Schweingruber, 1988).

С помощью специальной двухфрезерной установки «Denndrocut» были получены тонкие (1.2 мм толщиной) пластинки из кернов или частей спилов деревьев, строго перпендикулярно направлению волокон (сосудов, трахеид). Для удаления смолистых веществ образцы предварительно прошли спиртовую экстракцию в аппарате Сокслета (Оболенская и др., 1991) и водную экстракцию. Затем образцы были высушены до воздушно-сухого состояния, что позволило сократить содержание воды в древесине до 9-10% от сухого веса и предотвратить ошибки в результате измерений (Lenz et al., 1976; Schweingruber, 1993).

Снимки древесных образцов были получены в специально оборудованной комнате при значительном расстоянии источника излучения от объекта (2.5 м). При таком расстоянии достигается облучение образцов практически параллельным пучком, что приводит к четкости изображения границ годовичных колец на снимке. Образцы лиственных видов деревьев (*Acer pseudoplatanus* L., *Fagus sylvatica* L. и *Fraxinus excelsior* L.) были подвергнуты рентгеновскому излучению в течение 1 ч. Для облучения использовалось мягкое рентгеновское излучение: 8.5 кВ напряжения при токе 15 мА на рентгеновской трубке. Образцы ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) и кедровой сосны европейской (*Pinus cembra* Pall.) были подвергнуты рентгеновскому излучению в течение 37 мин при соответствующем напряжении и силе тока (Polge, 1966; Schweingruber, 1988). Для каждой серии образцов одновременно на снимке располагается эталон, снимок которого обеспечивает градуировку почернения рентгеновского негатива в единицах плотности.

Измерение детальных (с шагом 10 мкм) профилей плотности внутри годовичных колец по всему древесному образцу было проведено с помощью денситометра DENDRO–2003 (Schweingruber, 1988; Kirdyanov, 1999). Аппарат соединен с компьютером для выбора направления сканирования и ориентации светового зонда. Поскольку древесина бука европейского и клена ложноплатанового – рассеяннососудистая, а ясеня обыкновенного – кольцесосудистая, в ряде случаев размеры светового зонда при фотометрировании рентгеновских негативов сопоставимы с размерами сосудов, измерение плотности для каждого годовичного кольца лиственных видов проводилось в трехкратной повторности с некоторым смещением линии сканирования, затем для получения средней кривой плотности проводилась стандартизация полученных данных, по которой и определялись значения максимальной плотности (Vaganov, 1990; Ваганов, Шашкин, 2000).

2.6. Сезонные измерения углеродного баланса экосистемы

Прямые непрерывные исследования углеродного баланса экосистем получили развитие в последние десятилетия в связи с совершенствованием приборного и программного обеспечения метода микровихревых пульсаций (eddy covariance), основанного на регистрации высокочастотных ковариаций между вертикальной составляющей скорости ветра и концентрацией углекислого газа (Раунер, 1972; Шибистова и др., 2002; Wofsy et al., 1993; Aubinet et al., 2000).

В работе были использованы измерения углеродного баланса, проводимые сотрудниками института им. Макса Планка (г. Йена, Германия) на участках Хайних (HAI) и Лейнефелде (LEI) в Германии. Потоки CO₂, тепла и влаги наряду с основными микрометеорологическими параметрами постоянно измерялись, используя метод микровихревых пульсаций на высоте 43.5 м от земной поверхности, с сентября 1999 и с апреля 2002 г. для каждого из участков, соответственно. Система измерения потоков включала акустический анемометр (Gill Solent R3, Gill Instruments, Lymington, UK) и CO₂/H₂O инфракрасный газовый анализатор быстрого реагирования (IRGA) (LiCor 6262-3, LiCor Inc. Lincoln, NE, USA) (Knohl et al., 2003). Высокое временное разрешение измерений потоков при турбулентных условиях было использовано для расчета дыхания экосистемы (R_E), основываясь на экспоненциальной статистической модели

$$R_E = k e^{aT} e^{b\theta} \quad (2.6.1.)$$

где T – температура почвы (°C) на глубине 2 см, θ – влагосодержание почвы (vol. %), k , a и b – установочные параметры.

Валовая первичная продукция (GPP, gross primary productivity) была рассчитана как сумма чистой первичной продукции (NEE) и дыхания экосистемы (R_E).

Соотношение изотопов углерода в ассимилируемом углероде было рассчитано как $\delta^{13}\text{C}_{\text{ассимилятов}} = \delta_{\text{air}} - \Delta_{\text{canopy}}$, где δ_{air} – соотношение изотопов углерода в CO₂ тропосферного воздуха (приблизительно -7.9 ‰, как было измерено на участке Хайних EU-project AEROCARB), Δ_{canopy} – дискриминация полога (canopy discrimination), которое было рассчитано как отношение концентрации CO₂ при карбоксилировании (c_c) к концентрации CO₂ в атмосфере (c_a), согласно Факуару с соавторами (Farquhar et al., 1989):

$$\Delta_{\text{canopy}} = \bar{a} + (b - \bar{a}) \frac{c_c}{c_a} \quad (2.6.2.),$$

где \bar{a} - сумма фракционирований изотопов углерода при диффузии CO₂ из воздуха в клетку, b – фракционирование изотопов углерода при карбоксилировании РибФ.

Концентрация CO₂ при карбоксилировании (c_c) была вычислена из отношения валовой первичной продукции (GPP) к общей проводимости полога (g_c)

$$c_c = \left(c_a - \frac{GPP}{g_c} \right) \quad (2.6.3.)$$

Общая проводимость полога включает в себя аэродинамическую, устьичную и мезофильную проводимости. Аэродинамическая проводимость была рассчитана с использованием постоянных турбулентных измерений. Мезофильная проводимость была взята из литературных источников (0.6 микромоль/м²с, согласно Epron et al., 1995) и соотнесена с индексом листовой поверхности. Устьичная проводимость была рассчитана из постоянных измерений методом микроволновых пульсаций с помощью инвертированного уравнения (Collatz et al., 1991). Более подробное описание дано Кнолем и Бухманн (Knohl, Buchmann, 2005).

2.7. Внутрисезонное и погодичное соотношение изотопов углерода в годичных кольцах деревьев

Проведение внутрисезонных измерений соотношения изотопов углерода (¹³C/¹²C) в годичных кольцах проводился в Институте биогеохимии Макса Планка (Йена, Германия) с помощью метода сканирования годичных колец, используя лазерную абляцию и масс-спектрометрию (Schulze et al., 2004, Рисунок 2.7.1.).

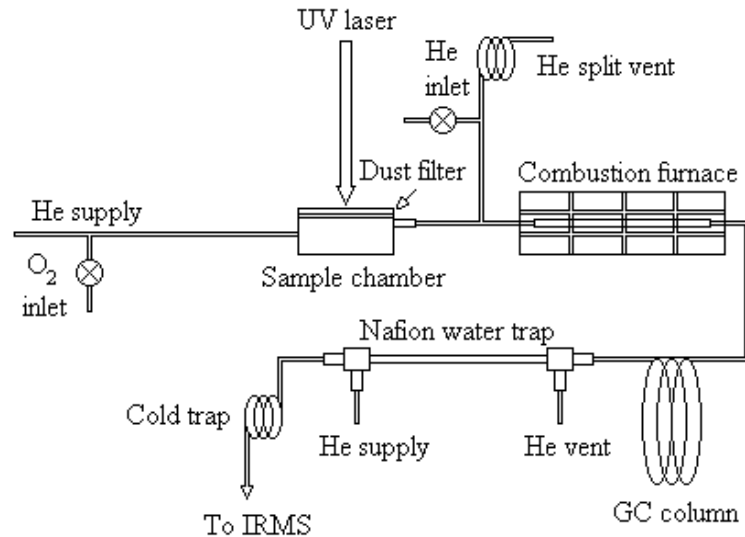


Рисунок 2.7.1. Схема установки для проведения лазерной абляции древесных образцов (Schulze et al., 2004).

Исследовались по 5 деревьев хвойных и лиственных видов на участках в России, Германии, Италии и Швеции. Для абляции был использован Nd:YAG 266 nm UV-лазер (Merchantek-NewWave, Fremont, CA), соединенный с масс-спектрометром. Местоположение каждого выжига в годичном кольце было зафиксировано с помощью камеры, расположенной на лазерной установке. Образцы древесины были помещены в стеклянную (кварцевую) камеру, заполненную гелием.

Для качественного разделение на CO₂ и H₂O образцы были подвергнуты нагреванию до 700°C в алюминиевой трубке, содержащей CuO как источник кислорода. Полученный газ проходил через GC-колонку (HayeSep D, Bandera, Texas), где происходило отделение CO₂ от других газов. Воду удаляли через фильтр. Соотношение изотопов углерода было выражено в ‰ и измерялось относительно стандарта Vienna Pee Dee Belemnite (VPDB) (Coplen, 1995). Пространственное разрешение лазерных выжигов вдоль годичного кольца варьировало от 80 до 150 мкм в зависимости от величины радиального прироста (Рисунок 2.7.2.). Поскольку ширина годичных колец существенно различается у различных деревьев и для разных лет у одного дерева, и профили содержания изотопов в разных кольцах имеют разное число первичных измерений, для проведения сравнительного анализа была использована процедура стандартизации, описанная ранее (Ваганов и др., 1985; Vaganov, 1990).

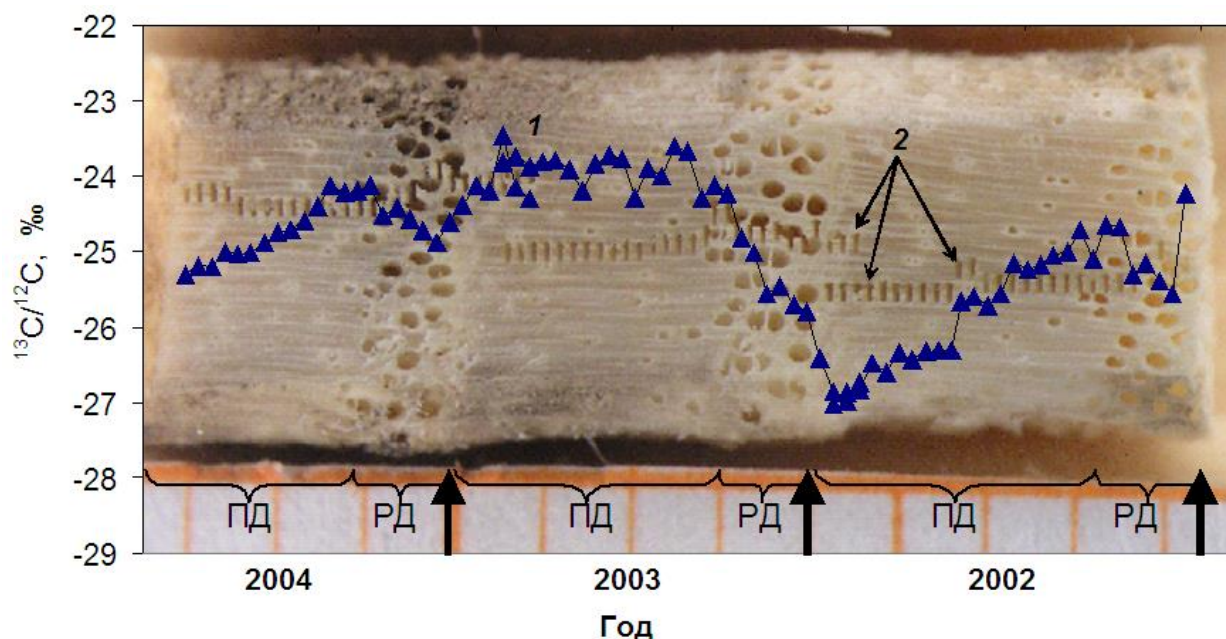


Рисунок 2.7.2. Часть керн ясеня обыкновенного (кольцесосудистая древесина) с выжигами после проведения лазерной абляции для 2002-2004 гг. 1 – данные $\delta^{13}\text{C}$, 2 – лазерные выжиги. РД – ранняя древесина, ПД – поздняя древесина годичного кольца (Брюханова и др., 2010).

Измерение $\delta^{13}\text{C}$ с погодичным разрешением для деревьев лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.), березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.) и ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) с участка «Тура» было проведено в лаборатории атмосферной химии Института им. Пауля Шеррера (Виллиген, Швейцария). Первым этапом подготовки материала (кернов деревьев) было проведение процедуры экстракции в аппарате Сокслетта в течение 24 ч в растворе этанола и метанола 1:1. Затем, для каждого образца под биноклем было проведено фрагментированное отделение годичных колец при помощи скальпеля. Годичные кольца с 1936 по 2012 гг. были подготовлены в результате этой процедуры. Выбранный временной интервал обусловлен наличием метеоданных с ближайшей к участку метеостанции для проведения дальнейшего анализа. Каждый образец (пул годичных колец пяти деревьев, что обусловлено очень узкими годичными кольцами и недостаточным количеством материала для проведения анализа) был измельчен в мельнице. Полученная навеска использовалась для анализа целлюлозы. Материал для каждого календарного года взвешивался при помощи весов (примерно 5 мг) и упаковывался в отдельные пакеты из термостойкого материала (F57, США), а затем помещался в специальные огнеупорные колбы, которые ставились в ванну с

деионизированной водой, нагретой до 70°C, и под действием ультразвука промывались в течение 2 часов в 5 % растворе NaOH для удаления липидов, смол и гемицеллюлозы, и в течение 36 часов в 7 % растворе NaClO₂ для удаления лигнина. Затем пакеты с образцами древесины были высушены в течение 24 часов при температуре 50°C в сушильном шкафу. Экстракция α-целлюлозы выполнялась по общепринятой методике (Loader et al., 1997). Далее, образцы целлюлозы для каждого отдельного года были взвешены (0.1 – 0.3 мг) и помещены в жестяные капсулы для измерения соотношения изотопов углерода ¹³C/¹²C. Для лиственницы Гмелина также было измерено соотношение изотопов кислорода ¹⁸O/¹⁶O в целлюлозе годовых колец для периода 2000-2009 гг., для чего навеска образца по 0.6-0.8 мг для каждого года была помещена в серебряные капсулы.

Измерение стабильных изотопов углерода и кислорода проводилось при помощи масс-спектрометра Дельта С, фирмы Финниган, Бремен, Германия, соединенного с элементным анализатором (EA-1110, Италия). Содержание изотопов определялось путем сжигания образцов при температуре 1080° С (Saurer et al., 1997), что гарантирует высокую точность данных для δ¹³C (σ ± 0.1‰) и δ¹⁸O (σ ± 0.2‰). δ¹³C и δ¹⁸O рассчитывалось согласно стандартному уравнению:

$$\delta \text{ образца } (\text{‰}) = (R_{\text{образца}}/R_{\text{стандарта}} - 1)1000, \quad (2.7.1.)$$

где R - отношение ¹³C/¹²C и ¹⁸O/¹⁶O в образце к стандарту VPDB для углерода и VSMOW для кислорода.

2.8. Статистический анализ

Статистический анализ изменчивости прироста деревьев (временных рядов) проводится с помощью расчета оценочных показателей (Тишин, 2015; Fritts, 1976; Methods ..., 1990).

Для количественной характеристики годовых колебаний прироста использован коэффициент чувствительности (Douglass, 1919):

$$Ks = \frac{1}{n-1} \sum_{t=1}^{t=n-1} \left(\frac{2(x_{t+1} - x_t)}{x_{t+1} + x_t} \right) \quad (2.8.1.)$$

где x – ширина годового кольца, или индекс прироста за год t; n – длительность ряда (лет).

Коэффициент чувствительности позволяет оценить относительные различия в изменчивости соседних колец, т.е. показывает степень воздействия в основном внешних факторов на изменение величины прироста, тогда как величина среднеквадратического отклонения позволяет увидеть амплитуду погодичной изменчивости радиального прироста деревьев. Считается, что чем выше коэффициент чувствительности и среднеквадратическое отклонение, тем более сильный климатический сигнал зафиксирован древесной хронологией. При среднем коэффициенте чувствительности более 0.3 серия считается чувствительной (Ferguson, 1969), а при величине среднеквадратического отклонения, превышающей значение 0.2, данный временной ряд пригоден для дендроклиматических реконструкций (Erlandsson, 1936; Шиятов, 1986).

Для оценки тесноты связи между временными рядами деревьев (хронологиями) вычисляется коэффициент корреляции (коэффициент Пирсона), который характеризует линейность связи между сравниваемыми рядами (Fritts, 1976).

Средний межсерийный коэффициент корреляции является оценочным показателем при анализе взаимосвязи между множеством деревьев и используется при тестировании индивидуальных серий и отдельных хронологий (Holmes, 1986).

Кросскорреляционный анализ помогает оценить тесноту связи (с переменным шагом запаздывания) при перекрестном датировании, выявлении ложных и выпавших колец (Holmes, 1983).

Коэффициент синхронности (Huber, 1943) в дендрохронологических исследованиях позволяет оценить сходство сравниваемых временных рядов и определить степень воздействия общих факторов на радиальный прирост индивидуальных деревьев:

$$S = \frac{n^+}{n-1} 100\%, \quad (2.8.2.)$$

где n^+ - количество совпавших по направлению годичных отрезков двух хронологий, n – длительность сравниваемого интервала времени (в годах).

Выраженный сигнал популяции EPS (expressed population signal (Wigley et al., 1984; Briffa, Jones, 1990)) является критерием оценки надежности хронологии. Значение этого параметра показывает, в какой степени полученная хронология отражает гипотетическую, представленную бесконечным количеством деревьев (Wigley et al., 1984).

$$EPS = \frac{tRbt}{tRbt+(1-Rbt)}, \quad (2.8.3.)$$

где t – количество деревьев; Rbt - среднее значение коэффициента корреляции между отдельными сериями. При значениях $EPS \geq 0.85$ хронология считается достаточно представительной (Briffa, Jones, 1990).

Индивидуальная изменчивость абсолютных и индексированных значений радиального прироста может содержать значительную автокорреляционную составляющую вследствие физиологических причин (Fritts, 1976). Обычно такую составляющую достаточно адекватно моделируют авторегрессионным (AR) процессом (Methods ..., 1990) или процессом авторегрессионного скользящего среднего (ARMA) (Guiot, 1986).

Основным методическим приемом в дендроклиматологии является процедура стандартизации, которая заключается в нормировании (индексировании) абсолютных величин погодичного прироста к некоему теоретическому значению, при котором преобразование исходных данных описывается функцией:

$$I_t = R_t / G_t, \quad (2.8.4.)$$

где I_t – индекс годичного кольца в год t ,

R_t – абсолютное значение годичного прироста (мм) в год t ,

G_t - теоретическое значение возрастного тренда в год t (Methods ..., 1990; Ваганов и др., 1997).

Следует отметить, что стандартизация абсолютных значений годичного прироста деревьев, основанная на подавлении эффекта возрастной (биологической) кривой роста, представляет собой процедуру фильтрации низкочастотной составляющей в многолетних колебаниях прироста (Douglass, 1919; Fritts, 1976).

Для стандартизации используются два подхода: 1) аппроксимирующая кривая возрастных изменений прироста подбирается индивидуально для каждого дерева (Methods ..., 1990); 2) используется обобщенная возрастная кривая, построенная по всей совокупности анализируемых индивидуальных кривых прироста. В данной работе была выполнена стандартизация по первому методу при помощи программы ARSTAN (Holmes, 1983, 1986).

Для оценки сходства хронологий для деревьев из различных местообитаний, или различных параметров годичных колец одного древостоя в работе использовался метод главных компонент.

Значимость различий между средними значениями параметров годовых колец деревьев оценивали с помощью t-теста.

Взаимосвязь между анатомическими параметрами древесины и соотношением изотопов углерода и их зависимость от климатических переменных для хвойных видов деревьев Европейского трансекта были проанализированы с помощью линейных моделей смешанных эффектов с использованием lmer функции в пакете R lme4 (Bates, Sakar, 2006; Bates et al., 2015) для того, чтобы учесть различия в наборе данных из-за различного количества исследованных деревьев на участке и различных лет роста.

Для статистической обработки данных сезонного формирования годовых колец хвойных был использован пакет в программной среде R – CAVIAR (Rathgeber et al., 2018), специально предназначенный для проверки, визуализации и обработки данных ксилогенеза. Благодаря новым и обновленным функциям исходные данные можно последовательно проверять, стандартизировать и моделировать (используя логистические регрессии и функции Гомпертца) для описания фенологии древесины и внутригодовой динамики формирования годовых колец.

2.9. Использованные климатические данные и расчет климатических функций отклика

Анализ влияния климатических факторов на погодичную изменчивость ширины годовых колец, соотношения стабильных изотопов углерода и кислорода в древесине/целлюлозе годовых колец, плотности древесины и анатомических параметров трахеид (сосудов) проводился на основе коэффициентов корреляции Пирсона между обобщенными индексными хронологиями рассматриваемых видов и среднемесячными климатическими данными (количеством осадков и температурой воздуха с ближайших к исследуемым участкам метеорологических станций либо с сайта Королевского метеорологического института Голландии (<https://climexp.knmi.nl>)). Метеоданные для российских метеостанций были получены на сайте Российского исследовательского института гидрометеорологической информации – Мирового центра данных (описание данных: <http://meteo.ru/data>; точка доступа к данным: <http://aisori.meteo.ru/ClimateR>; Булыгина и др., 2014). Расчеты проводились в программе Statistica (Боровиков, 1997) и программной среде R (R Core Team, 2019).

В связи с тем, что для северных территорий сезон роста очень короткий, был использован дополнительный анализ, основанный на корреляции параметров годовых колец со скользящим средним (20-30-тидневное окно со сдвигом 5 дней (Симанько и др., 2013; Fonti et al., 2007)). Данный подход позволил получить корреляционные связи с более точным временным (внутрисезонным) разрешением.

Для проведения дендроклиматического анализа был также использован стандартизированный индекс отношения количества осадков к эвапотранспирации (индекс засушливости) SPEI (The Standardized Precipitation Evapotranspiration Index, Vincente-Serrano et al., 2010).

2.10. Моделирование прироста годовых колец деревьев

В работе применен модифицированный алгоритм имитационной модели роста древесных растений Ваганова-Шашкина (Ваганов, Шашкин, 2000) – VS-осциллограф (Тычков и др., 2012; Shishov et al., 2016). VS-модель основана на нескольких гипотезах (Ваганов, 1996; Ваганов, Шашкин, 2000; Vaganov et al., 2006). Во-первых, основной целью внешнего воздействия является камбиальная зона, в которой происходит активное деление клеток. Внешнее воздействие влияет на линейную скорость роста камбиальных клеток (и клеточный цикл) в камбиальной зоне. Под ростом камбиальной клетки после деления подразумевается достижение ею радиального размера 8-10 мкм (Bannan, 1964) перед тем, как перейти в зону растяжения ксилемы. Во-вторых, основные внешние факторы, влияющие на темпы роста камбиальных клеток, являются температура воздуха, влажность почвы и солнечная радиация. Отношения между темпами роста годовых колец $Gr(t)$ и внешних факторов описывается следующим уравнением (Ваганов, Шашкин, 2000):

$$Gr(t) = G_l(t) \min(G_T(t), G_W(t)) \quad (2.10.1.),$$

где $G_l(t)$, $G_T(t)$ и $G_W(t)$ - частные скорости роста, которые зависят от солнечной радиации (I), температуры воздуха (T) и влажности почвы (W), соответственно. В качестве входящих данных используются суточные климатические данные количества осадков и температуры воздуха. В-третьих, для расчета скорости роста используется

принцип лимитирующих факторов, то есть скорость роста на определенном интервале времени не может быть выше, чем позволяет лимитирующий фактор. В-четвертых, изменения скорости роста клеток в камбиальной зоне в основном предварительно определяют параметры формируемых трахеид (радиальный диаметр и толщину клеточной стенки). В целом, модель имитирует только климатически обусловленную изменчивость ширины и структуры годичных колец.

VS-модель многопараметрическая, и главная трудность заключается в определении биологически обоснованных параметров модели, которые позволяют получить хорошую согласованность между исходной древесно-кольцевой хронологией и имитационной кривой. При использовании VS-осциллографа в модели был использован ряд параметров (Ваганов, Шашкин, 2000; Тычков и др., 2012; Anchukaitis et al. 2006; Evans et al. 2006; Shishov et al., 2016), а также суточные климатические данные (количество осадков и температура воздуха) с ближайших к исследуемым участкам метеорологических станций.

ГЛАВА 3. Климатически обусловленные изменения параметров годовых колец хвойных и лиственных видов деревьев вдоль Европейского трансекта

3.1. Климатический сигнал в параметрах годовых колец сосны обыкновенной, ели европейской и сосны кедровой европейской вдоль Европейского трансекта

Исследование различных параметров годовых колец (их ширины, плотности древесины, соотношения изотопов углерода, анатомических характеристик ксилемы) сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), ели европейской (*Picea abies* (L.) H. Karst.) и сосны кедровой европейской (*Pinus cembra* L.) в лесных экосистемах Европейского трансекта (Таблица 2.1.1., Ваганов и др., 2007 а,б; Vaganov et al., 2009) было проведено для того, чтобы (1) установить связь между их погодичной вариабельностью и климатическими параметрами; (2) сравнить долгосрочные связи с краткосрочными наблюдениями; (3) проанализировать сезонную изменчивость $\delta^{13}\text{C}$ в годовых кольцах деревьев с различными темпами роста; и (4) установить степень влияния условий текущего и предшествующего года на параметры годовых колец.

Исследование было проведено на трех участках в Швеции (FLA), Германии (NAI) и Италии (REN). Сумма температур воздуха в течение сезона роста была самой высокой для участка Хайних (NAI), и самой низкой – для Флакалиден (FLA), также как и продолжительность сезона роста, рассчитанная на основе порога среднесуточных температур 5 °C (Mikola, 1962; Leikola, 1969; Hughes et al., 1999; Jones, Briffa 1992; Vaganov et al., 2006), который составил 211 дней в Германии (NAI), что на 20% меньше на альпийском участке (REN, 167 дней), и на 34% короче в Швеции (FLA, 141 день) (Рисунок 3.1.1.). Годовое количество осадков уменьшалось вдоль трансекта с юга на север. Исследуемые насаждения различались по возрасту и плотности насаждения. Как известно, распределение лесов в глобальном пространственном масштабе связано с распределением осадков, однако рост деревьев не только определяется климатическими условиями, но также зависит от наличия питательных веществ (Linder, 1995; Schulze et al., 2006). Деревья на бореальном участке (FLA) имеют гораздо меньшую концентрацию азота в хвое (0.68 ммоль/г) по сравнению с другими участками (0.84 и 0.94 ммоль/г для REN и NAI соответственно), что указывает на его дефицит (Oren, Schulze, 1989).

Согласно климатическим диаграммам Госсена-Валтера (Walter, Lieth, 1967) все участки характеризуются положительным гидрологическим балансом. В течение 1999-

2003 гг. для трех участков температура воздуха вначале сезона роста менялась незначительно (Рисунок 3.1.1.), тогда как осенью понижалась гораздо раньше на бореальном участке. Сезоны роста 1999 и 2002 гг. в Швеции были охарактеризованы как засушливые в связи с тем, что сумма осадков за этот период составила на 30% меньше среднего (для нескольких лет наблюдений), тогда как для участков в Германии и Италии засушливыми были 2001 и 2002 гг.

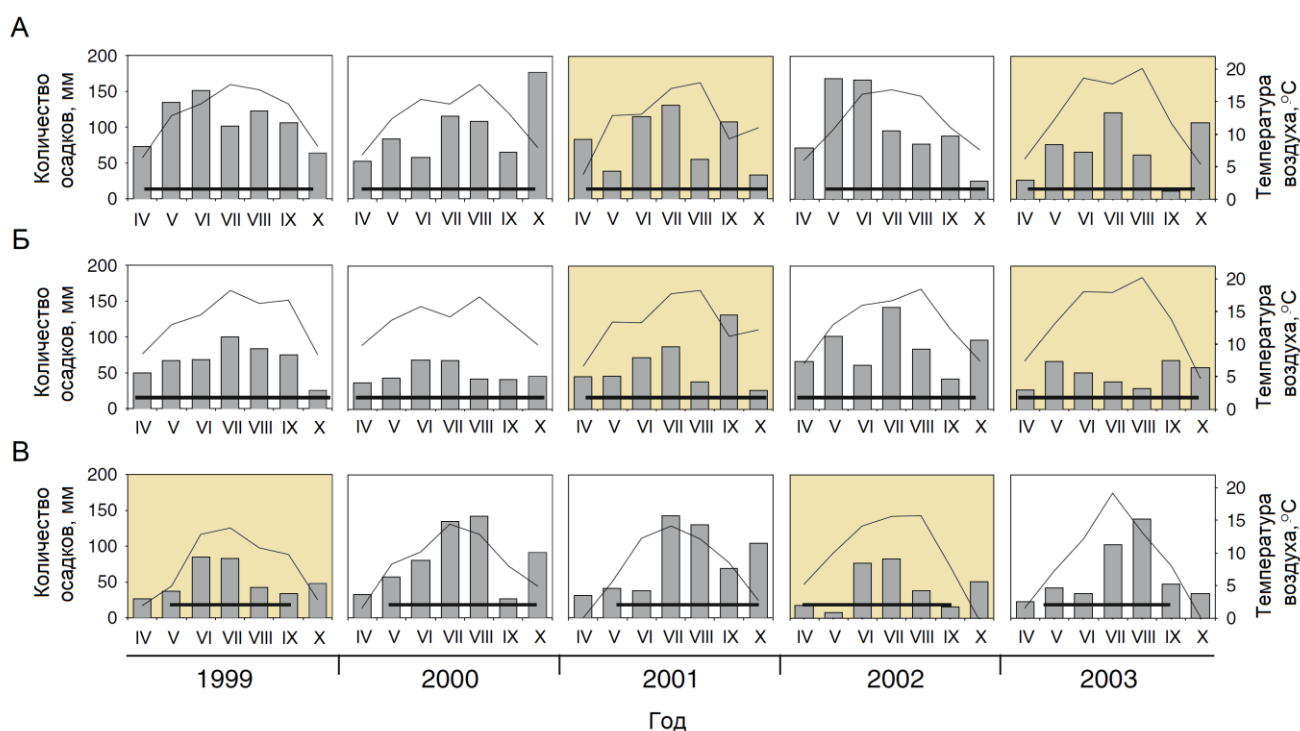


Рисунок 3.1.1. Изменение количества осадков (столбцы) и среднемесячной температуры воздуха (линии) и с апреля по октябрь для периода с 1999 по 2003 гг. для участков Ренон (А), Хайних (Б) и Флакалиден (В). Горизонтальные черные линии показывают продолжительность сезона роста, рассчитанного на основе климатических данных. Желтым отмечены годы с выраженной засухой (модифицировано из Vaganov et al., 2009).

Для проведения дендроклиматического анализа были использованы хронологии по ширине годичных колец и плотности древесины, полученные в лаборатории структуры древесных колец ИЛ СО РАН, а также хронологии из открытой международной базы данных ITRDB, полученные Ф.Х. Швайнгрубером в конце 1970-х для участков, близко расположенных к исследуемым Хайних и Флакалиден (Andreasberg Harz Schlucht и Gallejour Glommerstark соответственно, <http://www.ncdc.noaa.gov/paleo/ftp-treering.html>).

Основные статистические характеристики хронологий по ширине годичных колец и максимальной плотности древесины приведены в Таблице 3.1.1. Средний радиальный прирост сосны и ели на участке Ренон составил 1.00 и 0.97 мм, соответственно. Максимальная плотность древесины меньше в годичных кольцах сосны. Следует отметить, что погодичная вариабельность ширины годичных колец значительно выше, чем у максимальной плотности древесины. Процент объясненной дисперсии главной компонентой выше для бореального участка Флакалиден (55% для сосны и 61% для ели) и участка Хайних (61% для ели), и намного ниже для участка Ренон (35% и 32% для сосны и ели соответственно).

Климатически обусловленная изменчивость максимальной плотности древесины выше для HAI и FLA (55 и 70 %, соответственно), по сравнению с участком REN (от 38 % до 54 %). Согласно автокорреляции 1-го порядка, прирост текущего года от 29 % до 58 % зависит от прироста предшествующего года (коэффициенты для всех участков находятся в диапазоне от 0.54 (HAI, ель) до 0.76 (FLA, ель). Климатически обусловленные изменения ширины годичных колец у сосны (35.2 %) и у ели (32.3 %) для альпийского участка меньше по сравнению с бореальным и умеренным. На слабость климатического влияния также указывают низкие значения коэффициентов чувствительности.

Таблица 3.1.1.

Статистические параметры хронологий по ширине годичных колец (ШГК) и максимальной плотности древесины (MAXD) сосны обыкновенной, сосны кедровой европейской и ели европейской для исследуемых участков вдоль Европейского трансекта (модифицировано из Vaganov et al., 2009)

Участок	Вид	Параметр	Число образцов	Межсерийный коэффициент корреляции	Стандартное отклонение	Коэффициент чувствительности	Процент объясненной дисперсии главной компонентой
Ренон	<i>Picea abies</i>	ШГК	13	0.32	0.20	0.10	32.3
		MAXD	8	0.60	0.06	0.07	54.2
	<i>Pinus cembra</i>	ШГК	8	0.28	0.18	0.13	35.2
		MAXD	3 ^{*)}	0.30	0.06	0.06	37.7
Хайних ^{**)}	<i>Picea abies</i>	ШГК	14	0.68	0.21	0.16	61.2
		MAXD	14	0.74	0.08	0.09	69.7
Флакалиден ^{**)}	<i>Picea abies</i>	ШГК	13	0.71	0.46	0.20	61.1
		MAXD	13	0.64	0.09	-	-
	<i>Pinus sylvestris</i>	ШГК	18	0.58	0.23	0.18	55.3
		MAXD	18	0.67	0.09	0.09	55.2

Примечание. * отмечено недостаточное количество образцов для статистически надежной хронологии максимальной плотности.

^{**) Данные хронологий из международной базы данных ITRDB (F.H.Schweingruber)}

В результате дендроклиматического анализа за период от 70 до 100 лет было установлено, что на погодичную вариабельность радиального прироста и максимальной плотности древесины на всех исследуемых участках влияет, главным образом, температура воздуха (Рисунок 3.1.2.).

Так, на участке REN радиальный прирост сосны коррелирует с температурой июля ($R = 0.31$, $p < 0.01$) и августа ($R = 0.36$, $p < 0.01$), а на ширину годичных колец ели европейской положительное влияние оказывает температура мая ($R = 0.32$, $p < 0.01$) и июля ($R = 0.29$, $p < 0.01$). С температурой второй половины лета положительно коррелирует максимальная плотность древесины (с августа по сентябрь), при этом наивысшую положительную статистически значимую связь показывает MAXD ели с температурой сентября, и отрицательную – с осадками сентября. На радиальный прирост деревьев, произрастающих в Германии, положительное влияние оказывает температура мая, а максимальная плотность древесины значимо коррелирует как с температурой мая, так и с температурой воздуха июля и августа. Наиболее значимое влияние температуры воздуха на формирование годичных колец следует отметить для северного участка FLA. Так, радиальный прирост сосны коррелирует с температурой июля и августа ($R = 0.60$ и $R = 0.25$, $p < 0.01$, соответственно), а на ширину годичных колец ели положительное влияние оказывает температура мая и июня ($R = 0.26$ и $R = 0.37$, $p < 0.01$, соответственно). Максимальная плотность древесины значимо коррелирует с температурой сезона роста, при этом наивысшую связь показывает MAXD сосны с температурой августа (положительную) и осадками августа (отрицательную). Эти данные схожи с результатами дендроклиматического анализа для районов, где радиальный прирост деревьев лимитируется каким-либо одним фактором (Шиятов, 1986; Ваганов и др., 1997; Briffa et al., 1998; Myglan et al., 2012). В целом, было установлено, что связь радиального прироста и плотности древесины исследуемых видов с климатическими факторами не очень высока, и обусловлена как условиями произрастания, так и видовыми особенностями. Для ширины годичных колец температура конца сезона роста важна для деревьев на участке в Италии, и начала сезона роста – для деревьев на участках в Швеции и Германии (также как и количество осадков для двух последних участков).

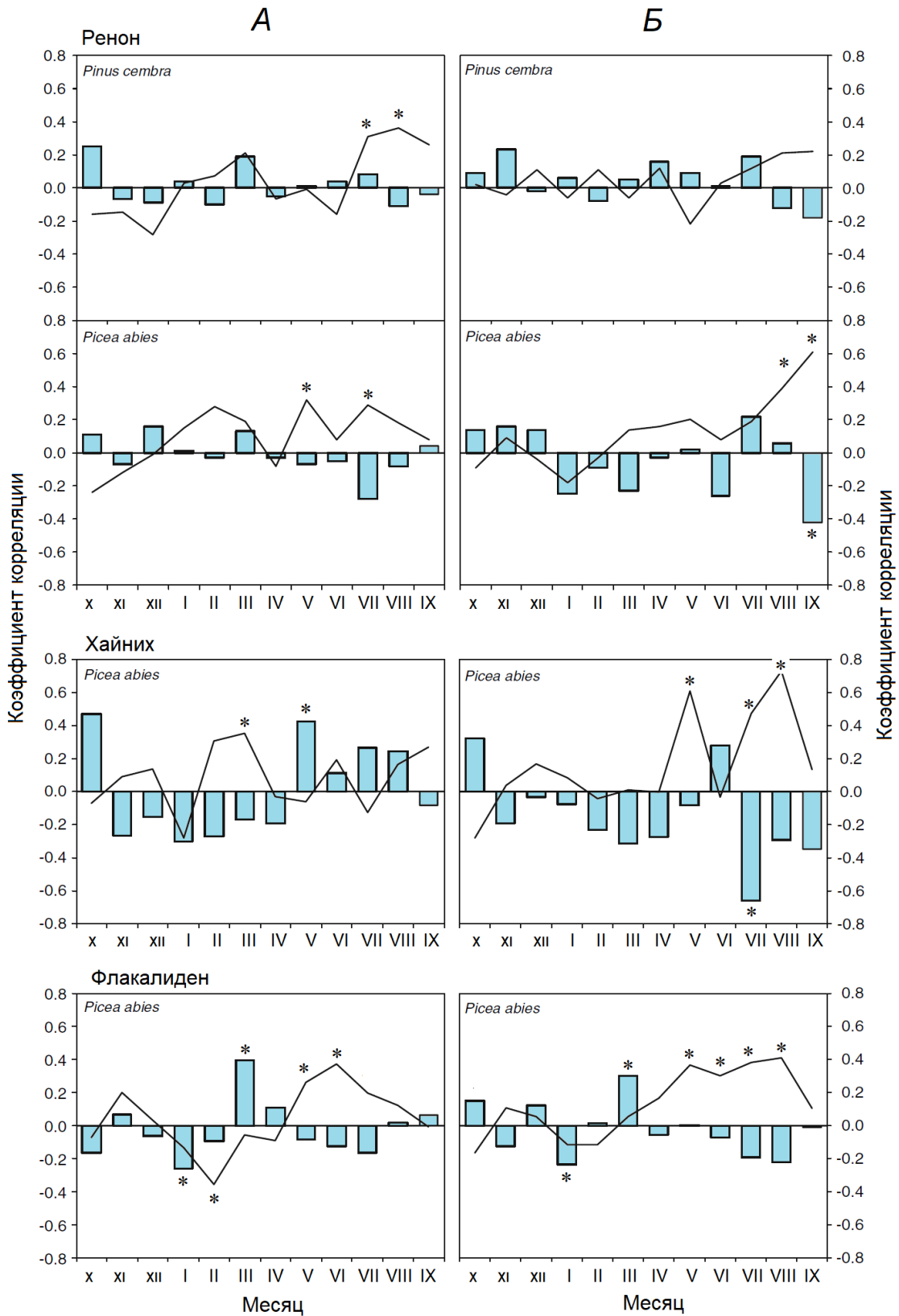


Рисунок 3.1.2. Коэффициенты корреляции хронологий по ширине годичного кольца (А) и максимальной плотности древесины (Б) с климатическими данными: линии – корреляция с температурой воздуха, столбцы – корреляция с количеством осадков, * – значимые при $p < 0.01$ (модифицировано из Vaganov et al., 2009).

Сопоставление ширины годовых колец (абсолютных значений в мм) ели европейской со средним значением $\delta^{13}\text{C}$ (‰) показало общую тенденцию (Рисунок 3.1.3.). При этом результаты оказались довольно неожиданными, т.к. наиболее высокие значения соотношения изотопов углерода, указывающие на лимитирование фотосинтеза устьичной проводимостью, соотносятся с более широкими годовыми кольцами. Наклоны регрессионных линий для разных видов деревьев и для разных участков схожи и находятся в диапазоне от 0.73 до 0.95. Наиболее высокие значения $\delta^{13}\text{C}$ у ели из Италии могут указывать на водный стресс, связь с которой не была обнаружена при расчете коэффициентов корреляции между длительными хронологиями, что может быть обусловлено сопоставлением параметра годовых колец с ежемесячными климатическими данными, которые в свою очередь нивелируют разнородность погодных условий в течение месяца (и краткосрочные экстремальные погодные явления в этом случае не могут быть учтены).

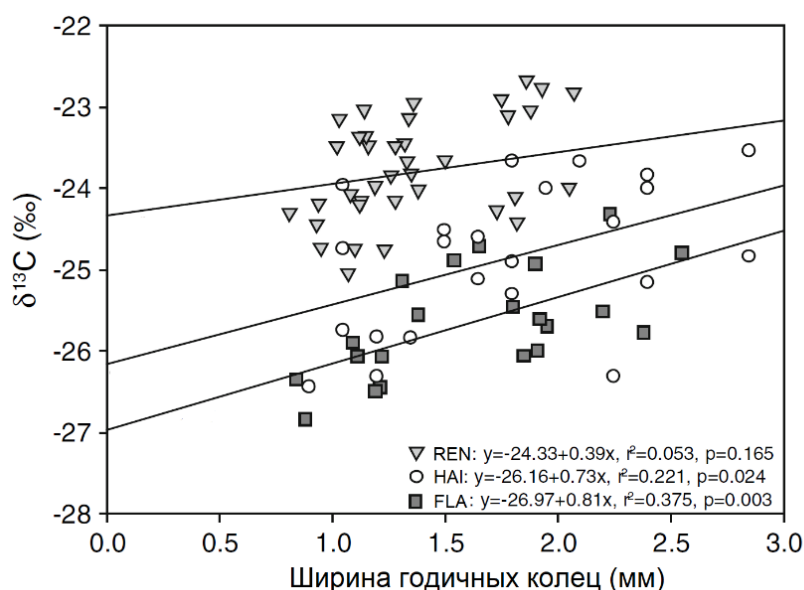


Рисунок 3.1.3. Зависимость соотношения изотопов углерода в годовых кольцах ели европейской от радиального прироста: REN – Италия, HAI – Германия, FLA – Швеция (модифицировано из Vaganov et al., 2009).

Измерения толщины клеточной стенки (CWT) и радиального размера трахеид (D) внутри годовых колец ели и сосны на участке в Италии (REN) за период 1999-2003 гг. показали, что при схожих значениях D , CWT выше у ели, чем у сосны (Таблица 3.1.2.).

Таблица 3.1.2.

Средние и среднеквадратичные значения клеточных характеристик годовых колец ели и сосны на участке Ренон (D - радиальный размер трахеид, CWT - толщина клеточной стенки, LUM - площадь люмена, CWA - площадь клеточной стенки) (Ваганов и др., 2007а)

Вид	D мкм	CWT мкм	LUM мкм ²	CWA мкм ²
<i>Picea abies</i>	34.5±0.88	3.8±0.06	598.7±21.92	436.0±8.10
<i>Pinus cembra</i>	32.0±0.42	3.3±0.22	598.9±12.53	361.9±23.76

В среднем, толщина клеточной стенки у сосны изменялась от 2.9 до 3.5 мкм, а у ели от 3.2 до 3.9 мкм. При этом CWT сильнее, чем D , варьирует для разных лет роста. Максимальные значения площади люмена немного выше у ели (1063 – 1225 мкм²), чем у сосны (956 – 1058 мкм²). Также расчеты показали, что LUM высоко коррелирует с радиальным размером клеток ($R = 0.98$, $p < 0.01$), а CWA – с толщиной клеточной стенки ($R = 0.75$, $p < 0.01$).

Расчет коэффициентов корреляций между анатомическими параметрами годовых колец и средними месячными климатическими данными позволил установить отрицательное влияние большого количества осадков в апреле и высоких температур в мае на средний размер трахеид в ранней древесине годовых колец ели европейской ($R = -0.40$ и -0.51 соответственно, $p < 0.05$) и на площадь клеточной стенки трахеид ($R = -0.47$ и -0.51 соответственно, $p < 0.05$). В свою очередь повышение осадков в июне оказало положительное влияние на толщину и площадь клеточных стенок в зоне ранней древесины ($R = 0.50$ и 0.57 соответственно, $p < 0.05$) и радиальный размер трахеид ($R = 0.56$). Для поздней древесины значимыми оказались условия конца сезона роста: положительное влияние температуры сентября на толщину клеточной стенки и площадь клеточной стенки ($R = 0.62$ и 0.44 соответственно, $p < 0.05$) и отрицательное – на средний размер клеток и площадь люмена ($R = -0.33$ и -0.48 соответственно, $p < 0.05$) (Рисунок 3.1.4.).

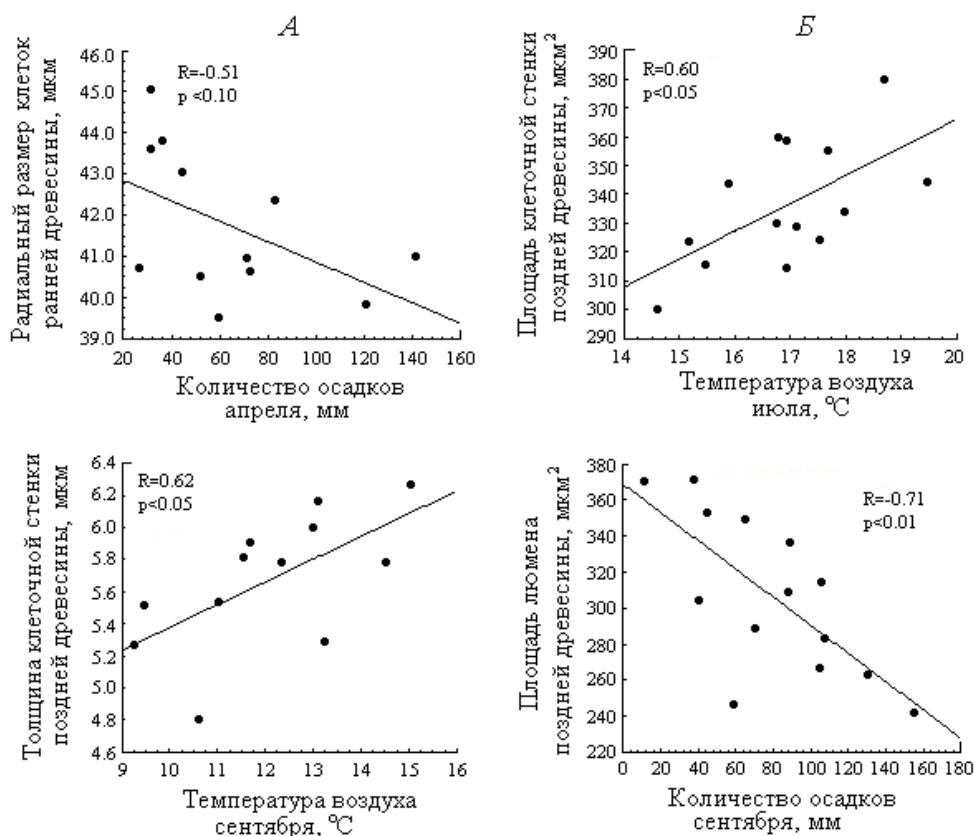


Рисунок 3.1.4. Взаимосвязь анатомических параметров годичных колец ели европейской (А) и сосны кедровой европейской (Б) с участка Ренон с количеством осадков и температурой воздуха.

Для сосны следует отметить положительное влияние осадков июня на средний размер трахеид и площадь люмена в ранней древесине ($R = 0.66$ и 0.52 соответственно, $p < 0.05$) и отрицательное влияние температуры апреля на толщину и площадь клеточной стенки ($R = -0.41$ и -0.44 соответственно, $p < 0.05$). Для поздней древесины отмечается положительное влияние температуры июля на CWT и CWA ($R = 0.58$ и 0.60 соответственно, $p < 0.05$), а также положительное влияние осадков сентября на толщину клеточной стенки ($R = 0.61$), и отрицательное – на средний размер клеток и площадь люмена ($R = -0.51$ и -0.71 соответственно, $p < 0.05$) (Рисунок 3.1.4.).

Сопоставление внутригодичной динамики площади люмена и соотношения изотопов углерода в годичных кольцах ели европейской и кедровой сосны европейской в альпийском климате для годичных колец деревьев разной интенсивности роста выявило значительные различия (Рисунок 3.1.5.).

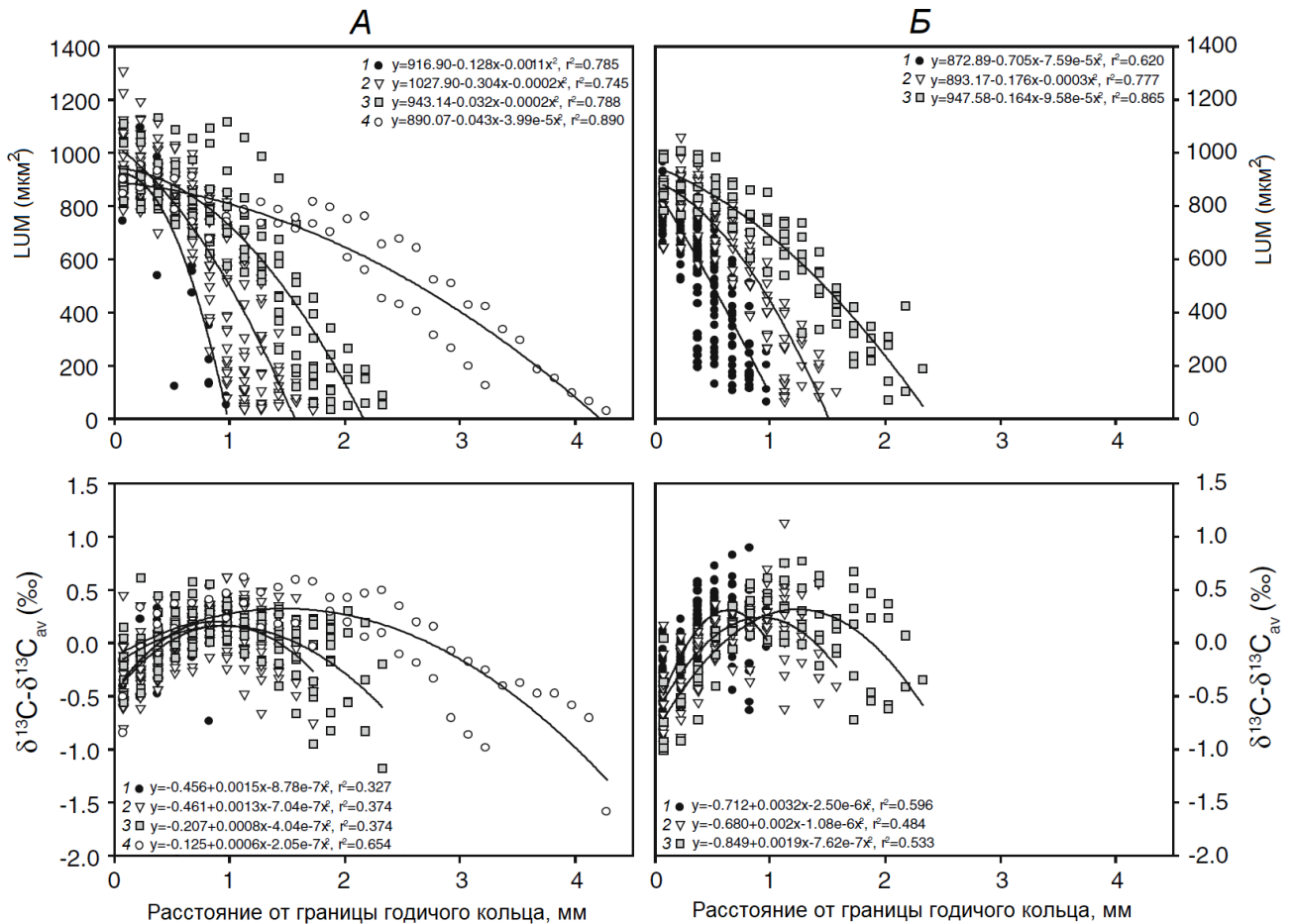


Рисунок 3.1.5. Внутрисезонное распределение площади люмена и $\delta^{13}\text{C}$ в годичных кольцах ели европейской (А) и кедровой сосны европейской (Б) на участке Ренон: 1 – узкие кольца, 2 – средние, 3 – широкие, 4 – очень широкие (модифицировано из Vaganov et al., 2009).

Для того, чтобы сопоставить данные $\delta^{13}\text{C}$ с параметрами анатомической структуры годичных колец как для одного года, так и для разных лет, измерения соотношения изотопов углерода внутри каждого годичного кольца были выражены в отклонениях от среднего значения для данного годичного кольца и нормированы по их положению в годичном кольце. С помощью данной процедуры стало возможным устранить составляющую вариабельности и сосредоточится на закономерностях сезонной динамики внутри годичных колец разной ширины у исследуемых видов.

В данном исследовании внутригодовые изменения площади люмена (LUM) имеют наибольший интерес для сопоставления с сезонной динамикой $\delta^{13}\text{C}$, так как LUM характеризует водопроводящую способность трахеид, и ее максимальным значениям соответствуют максимальные величины водопотребления. В исследуемых условиях это

происходит во время оптимального сочетания тепла и влаги и максимальной скорости ассимиляции. Обеспечивая восходящий поток воды и минеральных элементов от корней к кроне, размер люмена трахеид влияет на процессы фотосинтеза и транспирации, и, косвенно, на фракционирование изотопов углерода (Cienciala et al., 1994; Lambers et al., 1998; Hubbard et al., 2001; Sperry et al., 2002).

Средние значения $\delta^{13}\text{C}$ в годовых кольцах разной ширины (узкие – до 1.10 мм, средние – 1.10-1.70 мм, широкие – 1.70-2.20 мм, и очень широкие – больше 2.20 мм) у ели и сосны представлены в Таблице 3.1.3.

Таблица 3.1.3.

Средние среднеквадратичные вариации соотношения изотопов углерода в годовых кольцах разной ширины у ели европейской и сосны кедровой европейской (участок REN, Италия) (Ваганов и др., 2007б)

ШГК (мм)	Количество годовых колец	Ель $\delta^{13}\text{C}\pm\sigma$	Количество годовых колец	Сосна $\delta^{13}\text{C}\pm\sigma$
<1.10 мм	5	-23.74±0.81	43	-24.63±0.70
1.10-1.70 мм	25	-23.94±0.65	14	-23.88±0.85
1.70-2.20 мм	9	-23.64±0.96	6	-24.81±0.55
>2.20 мм	2	-25.37±0.48		

Изменение площади люмена внутри годовых колец носит закономерный характер. Максимальных значений LUM достигает в первой четверти годового кольца, затем уменьшается к его границе. В среднем размеры люмена у ели выше, чем у сосны, отражая как различия исследуемых видов в водопотреблении, так и указывая на интенсивность процессов фотосинтеза и транспирации. Сезонные изменения $\delta^{13}\text{C}$ внутри годовых колец ели и сосны гораздо сложнее динамики анатомических параметров. В годовых кольцах сосны соотношение изотопов углерода в начале сезона имеет наименьшие значения, затем неуклонно повышается. При этом в узких кольцах такое повышение наблюдается практически до внешней границы кольца, в средних кольцах в зоне поздней древесины наблюдается некоторое понижение, а в широких кольцах это снижение содержания $\delta^{13}\text{C}$ после достижения максимума отмечается примерно с середины годового кольца.

Сходный характер изменений содержания $\delta^{13}\text{C}$ наблюдается и в годовых кольцах ели, однако заметно выделяются широкие кольца, в которых участок подъема соотношения изотопов углерода очень короткий (в самом начале годового прироста), а затем $\delta^{13}\text{C}$ постоянно уменьшается к границе годового кольца (завершению сезона роста). Следует отметить важную особенность сезонной динамики изотопов углерода в годовых кольцах сосны кедровой европейской – начальные величины $\delta^{13}\text{C}$ в зоне ранней древесины годового кольца значимо ниже, чем в период окончания роста при формировании последних клеток зоны поздней древесины. Только для очень широких годовых колец наблюдаются их схожие значения. Так как шкалы приведенных для разных параметров графиков одинаковы, то несложно заметить некоторое смещение максимума сезонной динамики $\delta^{13}\text{C}$ в более раннюю зону годового кольца при увеличении его ширины. В целом амплитуда изменчивости $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ составляет от 0.8 до 1.6 ‰ в зависимости от условий сезона роста.

На Рисунке 3.1.6. приведена сезонная изменчивость $\delta^{13}\text{C}$ у деревьев ели европейской разной энергии роста для трех исследуемых участков. Во-первых, следует отметить высокую вариабельность соотношения изотопов углерода в годовых кольцах деревьев. Во-вторых, наблюдается некая общность внутрисезонной динамики. Так, для быстро растущих деревьев, $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ в ранней древесине в среднем было схожим для всех исследуемых участков и составило $24.9 \pm 0.6\text{‰}$. При этом у деревьев на участке REN наблюдается понижение к границе кольца, в том числе для сухих лет 2001 и 2003. На участке НАI года с выраженной засухой (2001 и 2003) отличаются от влажных лет тем, что значения $\delta^{13}\text{C}$ повышаются к концу сезона роста. На участке в Швеции соотношение изотопов углерода у быстрорастущих деревьев показывает схожую динамику с понижением значений к концу года, но не фиксирует засушливые условия, как в очень сухом 2002 году. Медленно растущие деревья имеют более стабильный характер по сравнению с быстрорастущими деревьями, когда $\delta^{13}\text{C}$ последовательно возрастает в течение сезона роста.

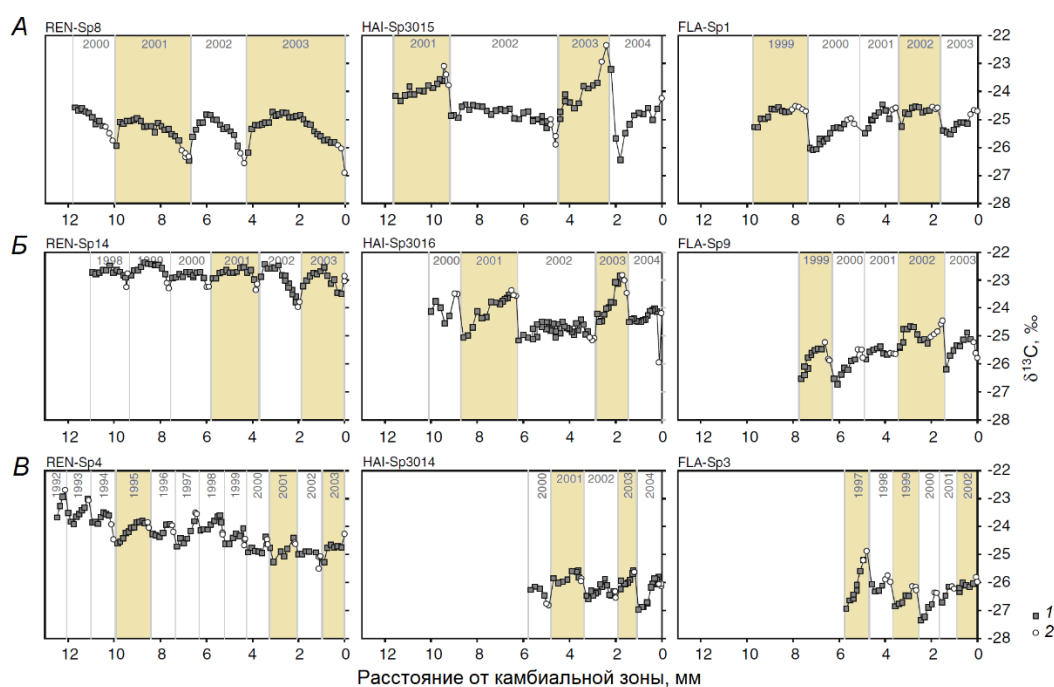


Рисунок 3.1.6. Сезонная изменчивость $\delta^{13}\text{C}$ у быстрорастущих (А), умеренно (Б) и медленно растущих (В) деревьев ели европейской на трех исследуемых участках (REN – Италия, HAI – Германия, FLA – Швеция). 1 – зона ранней древесины, 2 – зона поздней древесины. Желтым выделены календарные годы с выраженным периодом засухи в течение сезона роста (модифицировано из Vaganov et al., 2009).

Для того, чтобы установить, как климатические особенности тех или иных лет роста влияют на сезонную динамику $\delta^{13}\text{C}$ и площадь люмена, для исследуемых участков был выбран общий интервал времени с 1999 по 2003 г. Сезонная динамика *LUM* ели европейской на участках FLA и REN показывает резкий переход от зоны ранней к зоне поздней древесины. В отличие от них, на участке HAI площадь люмена у ели изменяется равномерно в течение всего сезона роста. Для каждого участка характерно относительно небольшое изменение *LUM* в разные годы. Следует отметить, что ширина зоны ранней древесины больше для бореального участка FLA и альпийского участка REN (800–1000 мкм), чем для участка в умеренном климате HAI (700–900 мкм). *LUM* в зоне поздней древесины для всех участков изменяется в диапазоне от 50 до 100 мкм².

Следует отметить высокую внутрисезонную изменчивость $\delta^{13}\text{C}$ для участка в Германии. В 2000 и 2002 гг. $\delta^{13}\text{C}$ достигает наивысших значений в зоне ранней древесины и затем уменьшается. В 2001 и 2003 гг. значения $\delta^{13}\text{C}$ постоянно увеличиваются в течение сезона роста и достигают максимума в последних клетках поздней древесины.

Количество осадков в течение лета, особенно в августе, оказало влияние на значения $\delta^{13}\text{C}$, при этом количество осадков в сентябре (например, 2003 г.) не изменило соотношение изотопов углерода в зоне поздней древесины.

Наименьшая амплитуда изменений $\delta^{13}\text{C}$ внутри годовых колец ели на участке в итальянских Альпах отмечается в 2000 г., в 2002 и 2003 гг. подъем $\delta^{13}\text{C}$ в ранней древесине выше, чем в 1999 и 2001 гг. В 1999-2002 гг. в поздней древесине годовых колец ели четко выражено снижение $\delta^{13}\text{C}$, тогда как в 2003 г. наблюдается некоторое повышение в зоне поздней древесины. Относительное снижение $\delta^{13}\text{C}$ в зоне поздней древесины годовых колец сосны отмечается только в 2000 и 2003 гг. Сопоставление сезонных кривых $\delta^{13}\text{C}$ в годовых кольцах ели с сезонным ходом температуры показывает определенное сходство, с выраженным расхождением только во второй половине 2003 г., когда наблюдается засушливый период. В годовых кольцах сосны такого соответствия не наблюдается. Следует отметить важную видовую особенность графиков $\delta^{13}\text{C}$ для рассмотренных 5 лет. Так, $\delta^{13}\text{C}$ в самом начале зоны ранней древесины годовых колец ели соответствует значениям $\delta^{13}\text{C}$ в зоне поздней древесины предшествующего годового кольца. В годовых кольцах сосны начальный уровень $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ значительно ниже, чем достигнутый к концу годового кольца предшествующего года роста, то есть наблюдается скачок $\delta^{13}\text{C}$ при переходе от одного годового кольца к последующему в сторону уменьшения $\delta^{13}\text{C}$. Такой перепад постоянен год от года и в среднем составляет 0.6-0.8 ‰.

В годовых кольцах ели на участке FLA в начале сезона $\delta^{13}\text{C}$ характеризуется низкими значениями, и затем неуклонно повышается. При этом в узких кольцах такое повышение наблюдается практически до внешней границы кольца, в средних кольцах в зоне поздней древесины наблюдается некоторое понижение, а в широких кольцах это снижение после достижения максимума отмечается примерно с середины годового кольца. Такая внутрисезонная динамика характерна для 1999, 2001 и 2003 гг. В 2000 г. наблюдается рост $\delta^{13}\text{C}$ до границы годового кольца, и максимальные значения соотношения изотопов углерода соответствуют последним клеткам поздней древесины. В 2002 г. распределение изотопов внутри годового кольца ели имеет сложный характер и изменяется в пределах 1‰. Сезонная динамика $\delta^{13}\text{C}$ в годовых кольцах сосны обыкновенной имеет свои особенности. В 2000, 2001 и 2003 гг. соотношение изотопов углерода постоянно уменьшается с середины к границе годового кольца.

Сопоставление внутрисезонной динамики различных параметров годовых колец ($\delta^{13}\text{C}$, *LUM*, *CWA*) ели европейской с участка REN с сезонной динамикой первичной продукции экосистемы (*GPP*), преобразованных к абсолютной временной шкале, для двух лет роста (2002 и 2003) показало отсутствие значительной связи между всеми параметрами. В 2002 г. *GPP* достигла максимума в середине июня, тогда как в 2003 г. максимальная скорость была отмечена в конце мая – начале июня. В конце 2003 г. данные $\delta^{13}\text{C}$ показали относительно высокие значения, обусловленные засухой в конце сезона роста. Уменьшение соотношения изотопов углерода в конце сезона роста, указывающее на увеличение открытия устьиц, не совпадает с трендом *GPP* и уменьшением площади клеточной стенки. Тренд $\delta^{13}\text{C}$ в конце сезона роста указывает на то, что происходит перераспределение текущих ассимилятов, обеспечивающих как формирование клеточных стенок трахеид, так и резерв на следующий год. При этом очевидно, что только насыщенные фракции углеводов используются для формирования клеток древесины. В свою очередь, облегченный состав углеводов, образованных в предшествующий год, используется для построения клеток ранней древесины весной следующего года. Только в конце сезона значения $\delta^{13}\text{C}$ изменяются и коррелируют с *GPP* и климатическими условиями роста. Можно предположить, что запасующие углеводы больше используются при формировании широких колец, чем узких. Таким образом, различия $\delta^{13}\text{C}$ между поздней и ранней древесиной могут увеличиваться с изменением ширины годичного кольца.

Для того, чтобы проверить гипотезу о влиянии условий предшествующего года ($t-1$) на рост деревьев в текущем году (t), были построены графики зависимости $\delta^{13}\text{C}$ от $\delta^{13}\text{C}-1$ (Рисунок 3.1.7.). Угол тренда оказался близок к 1.0 для ели европейской с участка REN (0.87), и намного ниже для участков HAI и FLA (0.40 и 0.48, соответственно). Значение коэффициентов, близких к 1.0 указывают на то, что изотопный состав первых сформированных трахеид в зоне ранней древесины практически совпадает с изотопным составом последних трахеид предыдущего годичного кольца. Низкие значения регрессионных коэффициентов означают, что первые сформированные трахеиды обогащены ^{13}C по сравнению с изотопным составом последних трахеид предшествующего года.

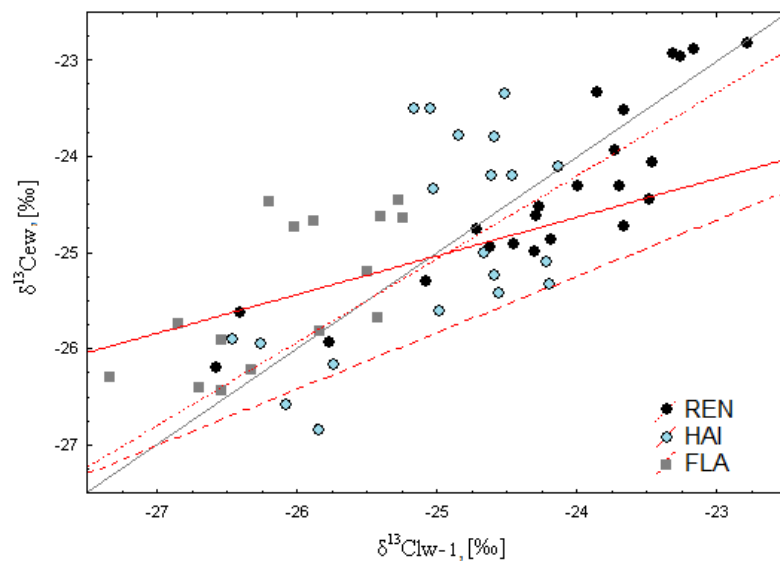


Рисунок 3.1.7. Зависимость соотношения изотопов углерода в первых клетках ранней древесины ($\delta^{13}C_{ew}$) от величины $\delta^{13}C$ в поздней древесине предшествующего годичного кольца ($\delta^{13}C_{lw-1}$) ели европейской для трех исследуемых участков (REN – Италия, HAI – Германия, FLA – Швеция). Серой линией указано соотношение 1:1 (модифицировано из Vaganov et al., 2009).

Для того, чтобы получить биологическое обоснование этой связи, было проведено измерение $\delta^{13}C$ как в клетках ксилемы, так и в паренхиме сердцевинных лучей (Таблица 3.1.4.). Первоначальной гипотезой было то, что клетки лучей содержат более «тяжелые» запасенные углеводы (насыщенные ^{13}C), по сравнению с клетками ксилемы того же кольца. Однако, для всех исследуемых участков было обнаружено, что соотношение изотопов углерода в сердцевинных лучах было на 0.1 – 0.2 ‰ ниже, чем в ксилеме. Такая разница наблюдалась для паренхимы возраста 1-3 лет, и на четвертый год значения $\delta^{13}C$ совпадали для двух типов клеток. Можно предположить, что использование в анализе данных для древесины в целом повлияло на полученный результат о перераспределении углеводов между ксилемой и паренхимой годичных колец.

Таблица 3.1.4.

Различия между соотношением изотопов углерода в клетках ксилемы (кс) и паренхимы (п) для зон ранней (EW) и поздней древесины (LW) годовичных колец ели европейской для трех исследуемых участков (HAI – Германия, REN – Италия, FLA – Швеция) (модифицировано из Vaganov et al., 2009)

Год	EW/LW	HAI	HAI	HAI	REN	REN	REN	FLA
		$\delta^{13}\text{C}_{\text{Ккс}}$	$\delta^{13}\text{C}_{\text{П}}$	$\delta^{13}\text{C}_{\text{Ккс-П}}$	$\delta^{13}\text{C}_{\text{Ккс}}$	$\delta^{13}\text{C}_{\text{П}}$	$\delta^{13}\text{C}_{\text{Ккс-П}}$	$\delta^{13}\text{C}_{\text{Ккс-П}}$
2001	EW	-25.51 ± 0.42	-25.98 ± 0.42	-0.01 ± 0.02				
		-25.44 ± 0.79	-25.54 ± 0.80	-0.11 ± 0.14				
		-25.62 ± 0.56	-25.69 ± 0.58	0.07 ± 0.17				0.16
2002	EW	-25.84 ± 0.37	-25.95 ± 0.31	0.11 ± 0.12	-24.66 ± 1.20	-24.68 ± 1.20	0.01 ± 0.05	0.21
		-25.37 ± 0.62	-25.60 ± 0.68	0.23 ± 0.13	-24.36 ± 0.85	-24.48 ± 0.83	0.12 ± 0.13	
		-23.91 ± 1.39	-24.10 ± 1.34	0.18 ± 0.12	-24.31 ± 1.35	-24.40 ± 1.35	0.08 ± 0.15	
2004	EW	-26.11 ± 0.61	-26.26 ± 0.69	0.15 ± 0.12				
		-25.44 ± 0.79	-25.54 ± 0.80	0.09 ± 0.07				

Результаты, полученные с помощью линейных моделей смешанных эффектов (linear mixed-effect models) для изучения взаимосвязи между параметрами годовичных колец и $\delta^{13}\text{C}$, а также их связи с климатическими условиями для трех участков, 22 лет и 760 отдельных наблюдений, показали, что площадь клеточной стенки и размер люмена трахеид связаны с соотношением изотопов углерода в ранней и поздней древесине. Влияние климатических факторов на эти параметры более сложное и обусловлено локальными условиями произрастания. Дефицит водяного пара (*VPD*) и поступающая солнечная радиация (*R*) были важными параметрами, объясняющими вариации прироста деревьев в толщину, и варьировали для каждого участка. Значения $\delta^{13}\text{C}$ также различались для трех исследуемых условий, и в целом не коррелировали с количеством осадков или температурой воздуха, но были связаны с *VPD*, *R* и продолжительностью сезона роста, рассчитанного на основе лимитирования 5° C.

Сопоставление погодичных изменений $\delta^{13}\text{C}$ в годичных кольцах ели европейской (Рисунок 3.1.8. А) выявило четко выраженный широтный эффект, когда соотношение изотопов углерода изменяется от менее отрицательных (тяжелых) значений к более отрицательным (легким) для временных серий с севера на юг. Несмотря на то, что деревья на участке в итальянских Альпах получают солнечной радиации на 20–40 % больше, чем на других участках исследования, значения ширины годичных колец находятся в диапазоне изменений таковых для участков HAI и FLA (Рисунок 3.1.8. Б).

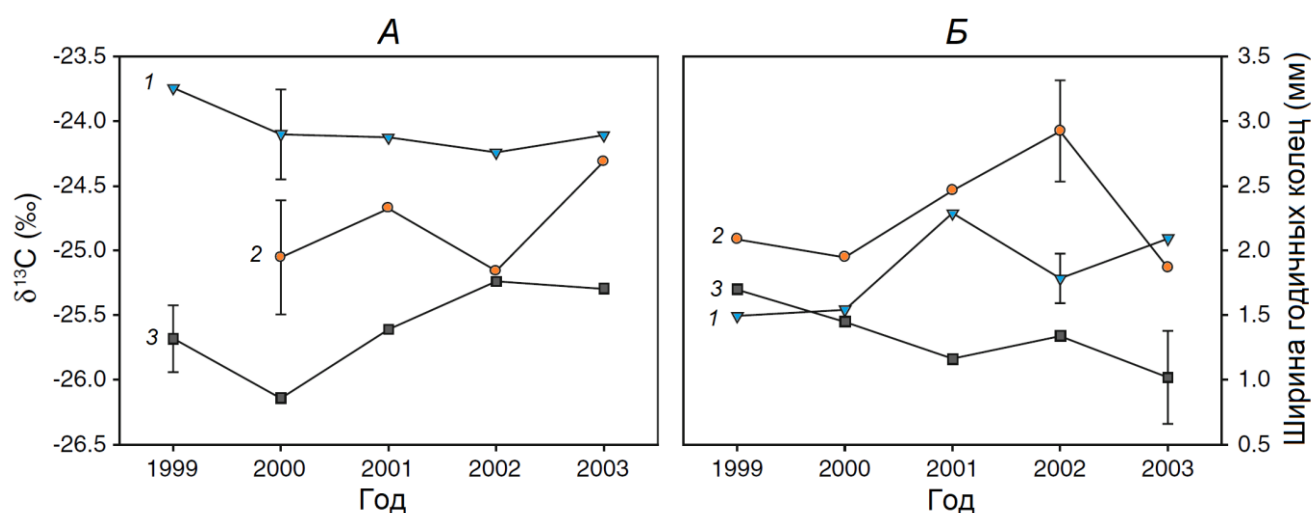


Рисунок 3.1.8. Погодичные изменения соотношения изотопов углерода (А) и ширины годичных колец (Б) ели европейской на трех исследуемых участках (1 – REN Италия, 2 – HAI Германия, 3 – FLA Швеция). Планками погрешности обозначено стандартное отклонение (модифицировано из Vaganov et al., 2009).

При этом деревья на участке REN испытывают стресс из-за недостатка влаги в течение сезона роста при наибольшем, по сравнению с другими участками, количестве осадков. Годичные кольца ели с участка FLA характеризуются наименьшим радиальным приростом и легким изотопным составом, что может быть обусловлено дополнительными (не климатическими) факторами, одним из которых является дефицит азота в почве. Самая высокая концентрация азота в хвое деревьев наблюдалась для участка REN. Результаты совпадают с полученными ранее экспериментальными данными для *Pinus sylvestris* L. (Högberg et al. 1993; Betson et al. 2007), *Picea abies* Karst. (Högberg et al. 1993) и *Picea glauca* (Moench) Voss. (Livingston et al., 1999). Механизм, лежащий в основе этих наблюдений, включает в себя влияние концентрации азота на процессы

карбоксилирования (Livingston et al., 1999) и рост чувствительности деревьев к климатически обусловленному водному стрессу (Högberg et al. 1993; Betson et al. 2007).

Как показали результаты данного исследования, длительные изменения прироста годовичных колец и максимальной плотности древесины имеют как видовую так и локальную (разные условия произрастания) специфику и обусловлены в основном температурой и количеством осадков в начале и конце сезона роста. Напротив, ширина годовичных колец за короткий период не показала статистически значимой связи с климатическими параметрами. Высокая корреляция наблюдалась для ШГК, $\delta^{13}\text{C}$, LUM с продолжительностью сезона роста, поступающей солнечной радиацией и VPD . Исследования показали значимые различия $\delta^{13}\text{C}$ для быстро- и медленно растущих деревьев, которые являются доминантными в пологе леса, что исключает влияние почвенного дыхания на вариации соотношения изотопов углерода. Наиболее вероятно, что основным фактором, влияющим на этот параметр является VPD .

Начальная гипотеза заключалась в том, что сезонная динамика $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ позволит идентифицировать годы с засушливым сезоном роста, как было описано ранее для *Pinus halepensis* (Ferrio et al., 2003), *Larix gmelinii* (Kagawa et al., 2003), *Pinus ponderosa* (Adams, Kolb, 2004) и *Pinus pinaster* (De Micco et al., 2007). Наблюдения показали, что $\delta^{13}\text{C}$ зафиксировало сигнал в годовичных кольцах быстрорастущих деревьев ели на участке в Германии (НАI) в очень сухом 2003 г., однако для медленно растущих доминантных деревьев такого эффекта не наблюдалось, также как и для деревьев с других участков. Наоборот, увеличение $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ было отмечено для ели на участке FLA для влажного сезона роста. Сезонные изменения изотопов углерода для этого участка не были обусловлены засухой. В целом, в данных условиях в августе выпадает меньшее количество осадков, но оно не влияет на c_i/c_a полога, также как и это значение не оказывает влияние на $\delta^{13}\text{C}$ в древесине годовичных колец. В связи с этим возникла гипотеза, что «утяжеление» соотношения изотопов углерода в конце сезона обусловлено перераспределением ассимилятов на рост («легкая» фракция) и запас («тяжелая» фракция). Соотношение изотопов углерода в годовичных кольцах ели на участке Ренон имеет более сложный характер, по сравнению с бореальным участком в Швеции, и обусловлено не только климатическими факторами. Одним из предположения является то, что быстро- и медленно растущие деревья имеют различную глубину корневой системы (доступ к

почвенной влаге). На участке НА1 $\delta^{13}\text{C}$ повышается в течение года, с одновременным уменьшением количества осадков на 20% и снижением солнечной радиации на 40%.

Интересным результатом является тесная связь $\delta^{13}\text{C}$ в ранней древесине годичного кольца с $\delta^{13}\text{C}$ в поздней древесине предшествующего годичного кольца, указывая на эффект переноса запасящихся веществ (Helle, Schleser, 2004; Skomarkova et al., 2006). Использование углеводов и жиров для роста в ряду последовательных лет было подтверждено Килем и соавторами (Keel et al., 2007) в ходе эксперимента с опылением ^{13}C лиственных деревьев. Для хвойных деревьев ряд исследователей получили отличающиеся результаты метаболизма жиров (Hoell, 1985; Sudachkova et al., 2004). Различия в накоплении запасящихся углеводов и их перераспределении у хвойных и лиственных деревьев может быть объяснено количеством паренхимных клеток, которых больше у второй группы (Schweingruber et al., 2007). Однако было продемонстрировано, что хвойные используют запас текущего года на рост в следующем году, и что до 42% новой древесины деревьев лиственницы может быть образовано за счет запасенных веществ (Von Felten et al., 2007). Использование резервов для построения годичных колец было подтверждено также Хансеном и Бекком (Hansen, Beck, 1994), проводившим эксперимент с меткой ^{14}C для сосны обыкновенной. Процесс использования запасов был биохимически сложным, так как крахмал зимой был трансформирован в различные растворимые углеводы, такие как мальтотриоза, галактоза, арабиноза и рамноза, как механизм морозостойкости.

Внутрисезонное распределение соотношения изотопов углерода внутри годичных колец исследуемых хвойных видов также свидетельствует о перераспределении текущих и запасенных ассимилятов. В зоне ранней древесины $\delta^{13}\text{C}$ возрастает от минимальных значений до максимальных (в диапазоне ~ 1 ‰) в сочетании с максимальными значениями LUM. В данных условиях это происходит во время оптимального сочетания тепла и влаги и, следовательно, максимальной скорости ассимиляции. Если бы в формировании ксилемы максимально использовались углеводы текущего года, то характер изменения $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ соответствовал таковому в годичных кольцах листопадных пород (Helle, Schleser, 2004). Но для хвойных вечнозеленых видов наблюдаемая динамика $\delta^{13}\text{C}$ в первой половине годичного кольца обусловлена постепенным увеличением ассимилятов текущего года и уменьшением использованных резервных веществ. При полном переходе на ассимиляты текущего года соотношение изотопов углерода имеет

более легкий состав. Особенности сезонной динамики $\delta^{13}\text{C}$ и параметров ксилемы в годичных кольцах ели и сосны в разные по климатическим условиям годы свидетельствует о возможности извлечения информации о внутрисезонных изменениях условий роста деревьев, что существенно повышает ценность изотопных измерений не только для анализа напряженности физиологических процессов, но и выявления ведущих климатических факторов, определяющих эту напряженность на разных интервалах сезона роста.

3.2. Многолетняя динамика радиального прироста и анатомической структуры годовичных колец лиственницы европейской и ели европейской в альпийском климате

Понимание процесса адаптации гидравлической архитектуры дерева к меняющимся условиям среды возможно через сопоставление структуры различных тканей (ксилемы, флоэмы и др.) и выполняемых ими функций (Maherali et al. 2004; Beikircher, Mayr 2009; Barnard et al. 2011). Целью исследования анатомической структуры годовичных колец *Larix decidua* и *Picea abies*, произрастающих в Швейцарских Альпах (Bryukhanova, Fonti, 2013) являлось установить, как деревья регулируют свою проводящую систему в зависимости от климатических условий роста в течение длительного периода (с 1960 по 2010 г.). Расположение участка исследования и годовой ход температуры и количества осадков представлены на Рисунке 3.2.1.

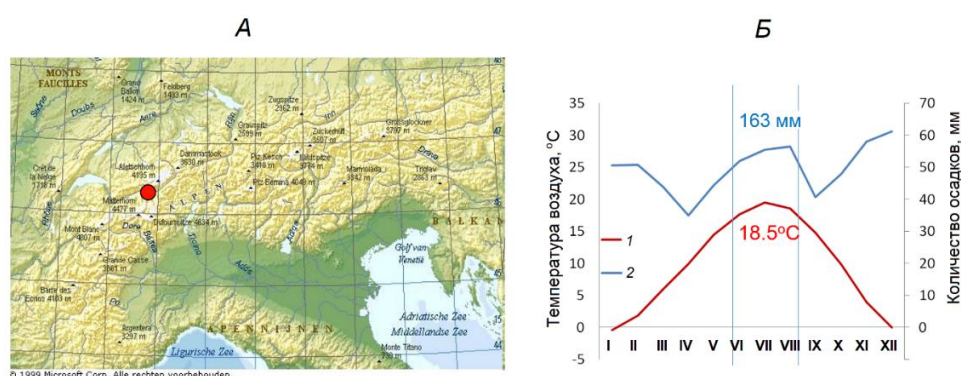


Рисунок 3.2.1. Положение исследуемого участка (А) и климатодиаграмма Госсена-Вальтера (Б). 1 – температура воздуха, 2 – количество осадков. Климатические данные получены с метеостанции г. Сион с 1960 по 2010 г.

Измеренные параметры трахеид (радиальный размер люмена (LD) и толщина двойной клеточной стенки ($2CWT$)) были использованы для расчета 30 дополнительных параметров, которые были отнесены к четырем функциональным группам, представляющим интенсивность роста, гидравлическую проводимость, безопасность водопроведения и механическую прочность, а также затраты на «строительство» проводящей системы (Таблица 3.2.1.).

Таблица 3.2.1.

Описание измеренных и расчетных анатомических параметров ксилемы исследуемых деревьев (модифицировано из Bruyukhanova, Fonti, 2013)

Параметр	Описание	Единица измерения	Формула	Уровень организации
Измеренные параметры ксилемы				
LD	Радиальный размер люмена	мкм	-	Клетка
2CWT	Толщина двойной клеточной стенки	мкм	-	Клетка
D	Радиальный размер клетки	мкм	$D=LD+2CWT$	Клетка
Интенсивность роста				
ШГК	Ширина годичного кольца	мм	$\sum D$	Ряд
EW	Ширина зоны ранней древесины	мм	$\sum D_E$	Ряд
LW	Ширина зоны поздней древесины	мм	$\sum D_L$	Ряд
nEW	Количество клеток в ранней древесине	шт.	-	Ряд
nLW	Количество клеток в поздней древесине	шт.	-	Ряд
Эффективность водопроведения				
MTD.E	Радиальный размер клетки в ранней древесине	мкм	$CP3HAЧ(D_E)$	Ряд
MTLD.E	Радиальный размер люмена в ранней древесине	мкм	$CP3HAЧ(LD_E)$	Ряд
MaxLD.E	Радиальный размер люмена наибольших трахеид ранней древесины	мкм	$МАКС(LD_E)$	Кольцо
LD90.E	Среднее значение радиального размера люмена трахеид для 90-го перцентиля* ранней древесины	мкм	$Q_{90}(LD_E)$	Кольцо
Cond.E	Гидравлическая проводимость клеток ранней древесины	мкм ⁴	$\sum (LD^4_E)$	Ряд
Cond5.E	Гидравлическая проводимость 5 наибольших клеток ранней древесины	мкм ⁴	$\sum (LD^4_{E1-E5})$	Кольцо
HD.E(d _h)	Гидравлический диаметр трахеид ранней древесины	мкм	$\sum ((LD^5_E) / \text{СУММ}((LD^4_E)))$	Ряд
Безопасность водопроведения и механическая прочность				
MTD	Радиальный размер клетки в поздней древесине	мкм	$CP3HAЧ(D_L)$	Ряд
MTLD.L	Радиальный размер люмена в поздней древесине	мкм	$CP3HAЧ(LD_L)$	Ряд
MT2CWT.E	Толщина двойной клеточной стенки в ранней древесине	мкм	$CP3HAЧ(2CWT_E)$	Ряд
Max2CWT.E	Максимальная толщина двойной клеточной стенки в ранней древесине	мкм	$МАКС(2CWT_E)$	Кольцо
Max2CWT.L	Максимальная толщина двойной клеточной стенки в поздней древесине	мкм	$МАКС(2CWT_L)$	Кольцо

Параметр	Описание	Единица измерения	Формула	Уровень организации
2CWT90.E	Толщина двойной клеточной стенки для 90-го перцентиля ранней древесины	мкм	$Q_{90}(2CWT_E)$	Кольцо
2CWT90.L	Толщина двойной клеточной стенки для 90-го перцентиля поздней древесины	мкм	$Q_{90}(2CWT_L)$	Кольцо
MT2CWT.L	Среднее значение толщины клеточной стенки в поздней древесине	мкм	$CP3HAЧ(2CWT_L)$	Ряд
CWA.E	Площадь клеточной стенки в ранней древесине	мкм ²	$CP3HAЧ(2CWT_E(T_E+De-2CWT_E))$	Ряд
CWA.L	Площадь клеточной стенки в поздней древесине	мкм ²	Т-тангентальный размер трахеид = 30 мкм $CP3HAЧ(2CWT_L(T_L+D_L-2CWT_L))$	Ряд
TtoB	Отношение толщины двойной клеточной стенки к поперечному размеру люмена (thickness to span ratio, $(t/b)^2_h$) (Hacke et al., 2001)	индекс	Т-тангентальный размер трахеид = 30 мкм $CP3HAЧ(2CWT/LD)^2_{(Dh\pm 10\text{мкм})}$	Кольцо
PerLW	Процент поздней древесины в кольце	%	Dh-гидравлический диаметр LWW / ШГК	Ряд
LDrange.E	Диапазон радиального размера люмена в ранней древесине между 10-ым и 90-ым перцентилем	мкм	$Q_{90}(LD_E) - Q_{10}(LD_E)$	Кольцо
2CWTrange.E	Диапазон толщины двойной клеточной стенки в ранней древесине между 10-ым и 90-ым перцентилем	мкм	$Q_{90}(2CWT_E) - Q_{10}(2CWT_E)$	Кольцо
L50	Размер люмена при потере проводимости на 50%	мкм	LD_E при 50% Cond.E	Кольцо
Затраты на «строительство» проводящей системы				
Ratio5.E	Соотношение LD/2CWT для пяти наибольших трахеид в ранней древесине	-	$CP3HAЧ(LD_{E1-E5}/CWT_{E1-E5})$	Кольцо
Carb.E	Отношение площади клеточной стенки к гидравлической проводимости в ранней древесине	мкм ⁻²	$\sum (CWA_E/Cond.E)$	Ряд
RatioEVLW	Отношение радиального размера клеток в ранней и поздней древесине	-	$CP3HAЧ(D_E)/CP3HAЧ(D_L)$	Ряд

Для каждого параметра путем усреднения были получены хронологии с погодичным расширением. Для того, чтобы сконцентрироваться только на высокочастотных сигналах, для каждой индивидуальной хронологии была проведена процедура стандартизации (детрендинг) (Cook, Kairiukstis, 1990).

Затем индивидуальные хронологии были усреднены. Качество общего сигнала оценивалось путем расчета коэффициента корреляции между отдельными деревьями (*Rbt*). Для того, чтобы оценить сходство между хронологиями для 30 параметров, был использован метод главных компонент. Значимость основных компонент была проверена методом Scree plot (Horn 1965).

Индивидуальные хронологии каждого вида характеризуются понижением прироста до 1950-х гг., обусловленного возрастным трендом, и его последующим повышением после проведения рубки ухода (Рисунок 3.2.2.).

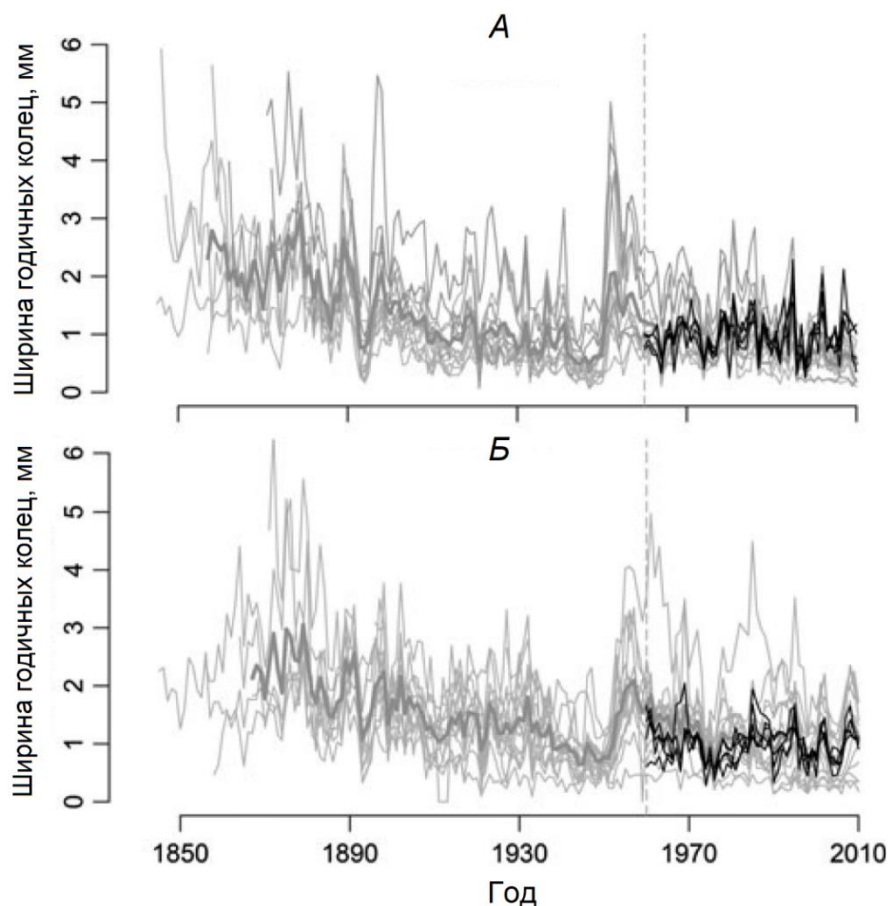


Рисунок 3.2.2. Индивидуальные хронологии ширины годичных колец лиственницы европейской (А) и ели европейской (Б) (тонкие серые линии), и обобщенные хронологии для каждого вида (толстые серые линии). Образцы, выбранные для анатомического анализа, обозначены черными линиями (для периода с 1960 по 2010 г.) (модифицировано из Bryukhanova, Fonti, 2013).

Ширина годовых колец в среднем составила 0.91 мм для лиственницы и 0.81 мм для ели (Таблица 3.2.2.). Общий сигнал (*Rbt*), полученный для детрендированных индивидуальных серий был 0.56 и 0.42 для лиственницы и ели, соответственно. Коэффициент корреляции хронологий двух видов составил 0.60 ($p < 0.05$). Рассматривая период с 1960 по 2010 г., следует отметить отсутствие какого-либо выраженного фактора, напрямую оказывающего влияние на ход роста деревьев. Коэффициент корреляции пяти деревьев каждого вида, для которых был проведен анатомический анализ, со средней хронологией, составил 0.92 для лиственницы и 0.88 для ели ($p < 0.05$).

Таблица 3.2.2.

Статистические параметры (среднее значение, диапазон между минимальным и максимальным значением) ширины годовых колец (*ШГК*), радиального размера люмена (*LD*), радиального размера трахеид (*D*) и толщины клеточной стенки (*CWT*) для зон ранней (*EW*) и поздней (*LW*) древесины (модифицировано из Bryukhanova, Fonti, 2013)

	ШГК, мм	Количество клеток, шт	LD, мкм	D, мкм	CWT, мкм
Лиственница					
EW	0.58	11	45.55	52.75	3.60
	0.10–1.45	2–31	10.59–92.24	16.89–100.79	1.52–8.46
LW	0.33	15	7.30	22.65	7.68
	0.01–1.31	1–50	0.34–49.10	5.96–55.76	1.37–14.29
Кольцо	0.91	26	23.80	35.64	5.91
	0.12–2.36	4–69	0.34–92.23	5.96–100.79	1.37–14.29
Ель					
EW	0.60	16	32.26	38.24	2.93
	0.05–2.11	2–55	7.49–73.38	11.78–78.51	1.25–6.65
LW	0.21	11	9.20	19.75	5.23
	0.06–1.79	2–73	0.68–35.05	4.90–47.19	1.64–11.18
Кольцо	0.81	26	22.89	30.73	3.91
	0.12–3.00	7–92	0.68–73.38	4.90–78.50	1.26–11.17

Для периода 1960-2010 гг. было измерено 31 888 трахеид у лиственницы и 31 005 трахеид у ели, что в среднем составило 130 для каждого годового кольца. Было установлено, что радиальный размер люмена на 38%, а толщина клеточной стенки на 20% больше у лиственницы, чем у ели.

В работе был использован подход, позволяющий разделить параметры трахеид (радиальный размер люмена и толщину двойной клеточной стенки) на группы согласно

их размеру с шагом 1 мкм, и построить графики распределения для каждого годичного кольца (Рисунок 3.2.3.).

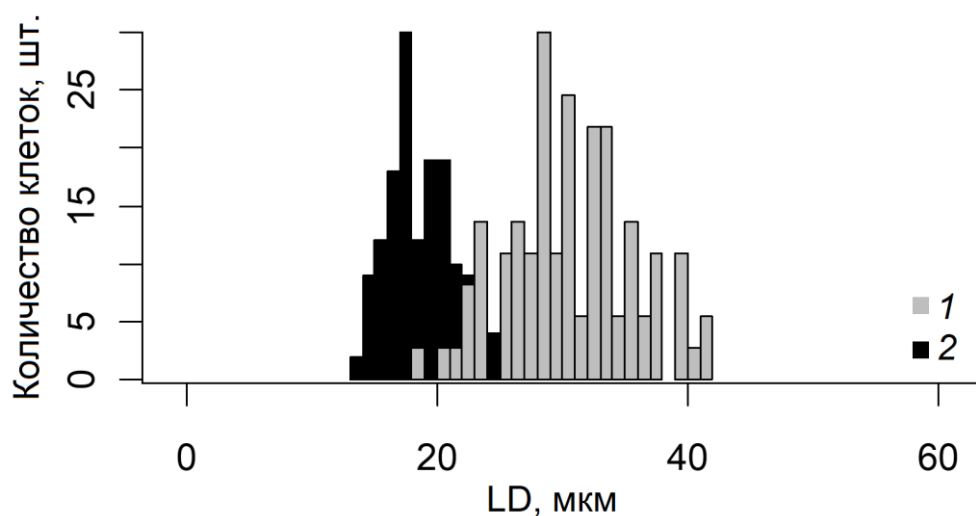


Рисунок 3.2.3. Распределение классов радиального размера люмена (LD) в годичном кольце лиственницы европейской в 2010 г. 1 – ранняя древесина, 2 – поздняя древесина.

Распределение размеров люмена трахеид и толщины их двойной клеточной стенки в годичных кольцах лиственницы европейской и ели европейской за период 1960-2010 гг. показали, что их частота для каждого размерного класса сильно варьирует как в ранней, так и в поздней древесине для каждого вида (Рисунок 3.2.4.). Изменение количества трахеид в каждом классе, а особенно радиальный размер люмена в верхнем пределе распределения, играет ключевую роль в эффективности и безопасности водопроведения. Так, например, средний размер люмена в ранней древесине ($MTLUM.E$) изменяется в диапазоне от 41.7 до 51.4 мкм (23 %) и от 28.13 до 34.55 мкм (23 %) у лиственницы и ели, соответственно. Схожее распределение наблюдалось для других параметров трахеид, и составило 23 и 28 % для толщины двойной клеточной стенки в ранней древесине ($MTWALL.E$), 94 и 61 % для $LDrange.E$ и 49 и 31 % для $2CWTrange.E$, у лиственницы и ели соответственно. Данные параметры в конечном итоге определяют гидравлические свойства годичного кольца (Таблица 3.2.3.).

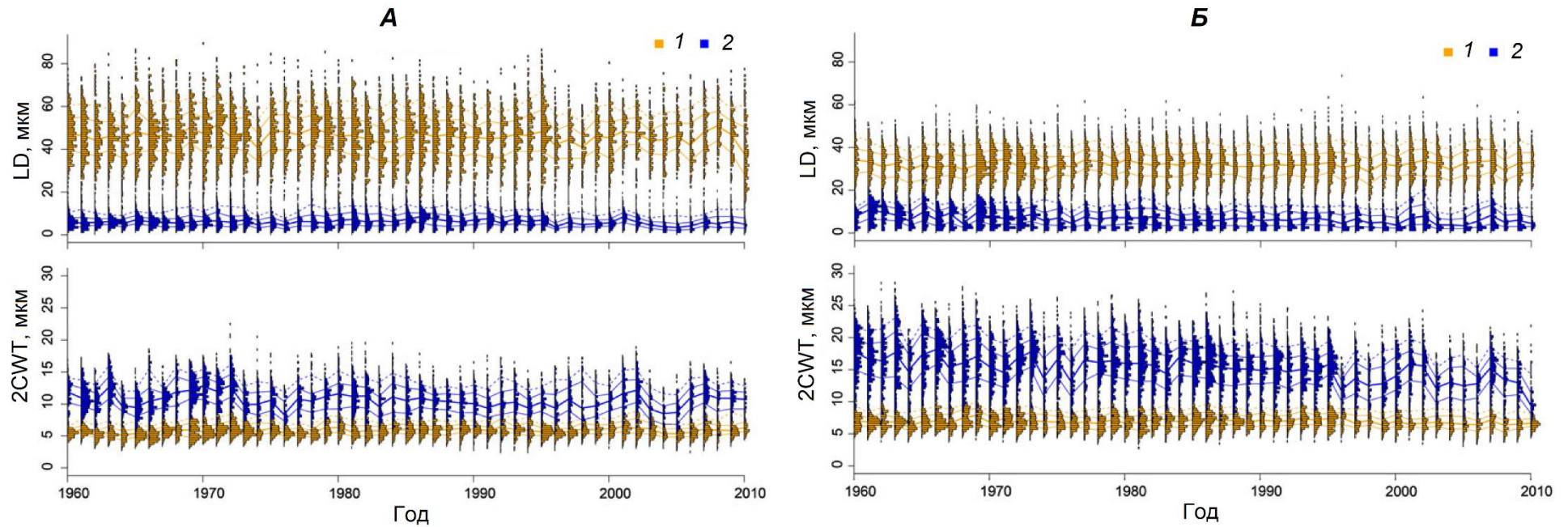


Рисунок 3.2.4. Распределение радиального размера трахеид (LD) и толщины двойной клеточной стенки ($2CWT$) в зонах ранней (1) и поздней (2) древесины годовых колец лиственницы европейской (А) и ели европейской (Б). Относительное количество трахеид представлено для всех размерных классов с шагом 1 мкм. Сплошные линии указывают среднее значение, пунктирные линии – 10 и 90 процентиль соответственно (Bryukhanova, Fonti, 2013).

Таблица 3.2.3.

Статистические параметры хронологий анатомической структуры годичных колец исследуемых видов (описание параметров приведено в Таблице 3.2.2., *ШГК* – ширина годичного кольца, *Rbt* исх. – корреляция между исходными хронологиями деревьев, *Rbt* детрен. – корреляция между детрендированными хронологиями) (модифицировано из Bryukhanova, Fonti, 2013)

		<i>Лиственница</i>						<i>Ель</i>					
	Ед. изм.	Мин	Срзнач	Макс	Rbt исх.	Rbt детрен.	Коррел. с ШГК	Мин	Срзнач	Макс	Rbt исх.	Rbt детрен.	Коррел. с ШГК
<i>Интенсивность роста</i>													
ШГК	мм	0.328	0.915	1.510	0.50	0.47	1.00	0.409	0.807	1.584	0.23	0.33	1.00
EWW	мм	0.215	0.568	0.890	0.53	0.45	0.97	0.333	0.600	1.071	0.21	0.31	0.97
LWW	мм	0.072	0.318	0.615	0.41	0.44	0.92	0.054	0.166	0.472	0.15	0.16	0.83
nEW	шт.	4.4	10.6	16.3	0.47	0.40	0.96	9.3	15.8	27.8	0.24	0.33	0.95
nLW	шт.	4.5	14.2	25.1	0.42	0.45	0.94	4.1	9.0	22.1	0.16	0.19	0.83
<i>Эффективность водопроведения</i>													
MTD.E	мкм	48.03	54.09	57.91	0.17	0.21	0.70	34.22	37.32	40.15	0.02	0.11	0.57
MTLD.E	мкм	41.70	47.10	51.40	0.18	0.20	0.67	28.13	31.45	34.55	0.03	0.09	0.53
MaxLD.E	мкм	49.09	60.48	67.94	0.39	0.33	0.74	35.58	42.01	46.56	0.12	0.24	0.70
LD90.E	мкм	50.98	58.6	64.36	0.23	0.24	0.66	34.21	39.49	43.34	0.06	0.15	0.55
Cond.E	мкм ⁴	1.6E+07	6.8E+07	1.3E+08	0.54	0.45	0.93	1.0E+07	2.3E+07	4.1E+07	0.12	0.23	0.89
Cond5.E	мкм ⁴	3.6E+07	8.7E+07	1.4E+08	0.31	0.24	0.72	1.2E+07	2.0E+07	3.4E+07	0.11	0.20	0.63
HD.E	мкм	45.15	52.75	57.71	0.31	0.30	0.71	30.94	35.71	38.95	0.09	0.19	0.55
<i>Безопасность водопроведения и механическая прочность</i>													
MTD	мкм	15.38	21.07	24.12	0.44	0.37	0.83	12.52	16.65	20.25	0.18	0.18	0.72
MTLD.L	мкм	4.41	6.56	8.09	0.28	0.25	0.72	4.49	6.52	9.73	0.18	0.18	0.58
MT2CWT.E	мкм	6.31	6.99	7.73	0.00	0.06	0.38	5.08	5.87	6.76	0.07	0.15	0.42

		<i>Лиственница</i>						<i>Ель</i>					
	Ед. изм.	Мин	Срзнач	Макс	Rbt исх.	Rbt детрен.	Коррел. с ШГК	Мин	Срзнач	Макс	Rbt исх.	Rbt детрен.	Коррел. с ШГК
Max2CWT.E	мкм	7.82	9.02	10.07	0.15	0.16	0.64	6.49	7.59	8.92	0.12	0.20	0.63
Max2CWT.L	мкм	11.91	18.20	22.20	0.46	0.31	0.80	9.16	11.96	15.21	0.16	0.19	0.66
2CWT90.E	мкм	7.51	8.47	9.42	-0.01	-0.04	0.27	6.03	7.04	8.06	0.10	0.17	0.53
2CWT90.L	мкм	12.68	17.95	21.36	0.42	0.28	0.78	9.50	12.14	15.16	0.16	0.19	0.64
MT2CWT.L	мкм	10.40	14.51	17.25	0.42	0.30	0.79	8.03	10.12	12.49	0.14	0.17	0.63
CWA.E	мкм ²	454.4	535.2	611.8	0.05	0.11	0.64	298	359.8	418.1	0.07	0.17	0.53
CWA.L	мкм ²	366.4	533.8	630.1	0.44	0.35	0.82	279.5	373.5	471.1	0.15	0.17	0.69
TtoB	индекс	0.050	0.074	0.104	0.17	0.20	-0.34	0.087	0.124	0.208	0.16	0.19	-0.15
PerLW	%	0.141	0.321	0.413	0.34	0.34	0.52	0.100	0.191	0.286	0.07	0.06	0.34
LDrange.E	мкм	16.61	23.32	32.25	0.31	0.24	0.42	12.52	16.32	20.15	0.22	0.26	0.34
2CWTrange.E	мкм	2.21	2.74	3.29	-0.04	-0.01	0.03	1.35	2.20	2.99	0.06	0.10	0.56
L50	мкм	46.44	54.77	61.83	0.27	0.27	0.55	32.02	36.78	40.16	0.08	0.08	0.48
<i>Затраты на «строительство» проводящей системы</i>													
Ratio5.E	-	7.70	9.78	11.39	0.21	0.21	0.50	6.04	8.17	10.33	0.15	0.15	0.11
Carb.E	мкм ⁻²	7.3E-05	1.1E-04	2.2E-04	0.29	0.28	-0.66	2.2E-04	3.6E-04	7.0E-04	0.10	0.15	-0.45
RatioEWLW	-	2.30	2.63	3.25	0.35	0.24	-0.71	1.87	2.33	2.98	0.26	0.22	-0.51

Погодичная динамика радиального размера люмена и толщины двойной клеточной стенки отразилась в динамике расчетных параметров трахеид для четырех функциональных групп. Невысокое значение общего сигнала для некоторых параметров, используемых для анатомического анализа, явилось основанием предположить, что общий отклик у деревьев отсутствует (Таблица 3.2.3.). Коэффициент корреляции *Rbt* находился в диапазоне от 0.50 до отрицательных значений для некоторых параметров ксилемы из группы безопасности водопроведения. В целом, *Rbt* был выше для лиственницы, чем для ели, и для параметров группы интенсивности роста и гидравлической проводимости, чем для других параметров.

Распределение измеренных и расчетных параметров вдоль двух главных компонент было использовано для установления сходства между хронологиями (Рисунок 3.2.5.)

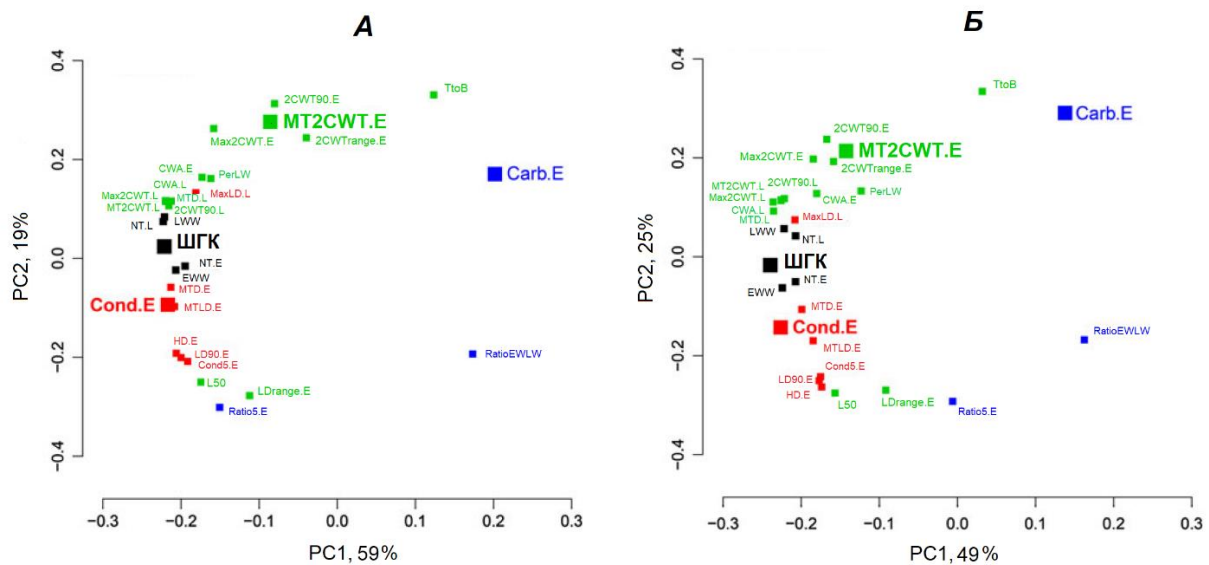


Рисунок 3.2.5. Распределения анатомических параметров (см. Таблицу 3.2.1.) годовых колец лиственницы европейской (А) и ели европейской (Б), полученное методом главных компонент (РСА). Параметры представляют четыре функциональные группы (черные – интенсивность роста, красные – гидравлическую проводимость, зеленые – безопасность водопроведения и механическую прочность, синие – затраты на строительство проводящей системы). Параметры, выделенные жирным шрифтом, использованы в последующем дендроклиматическом анализе, и представлены на Рисунке 3.2.7. (Bryukhanova, Fonti, 2013).

Результаты анализа показали, что первые две компоненты объясняют 78 и 74% дисперсии лиственницы и ели соответственно. Это также позволяет сделать вывод, что в анатомических параметрах годовых колец исследуемых видов содержится сигнал схожий с тем, который зафиксирован в изменчивости ШГК. Исключение составил параметр Carb.E. Корреляционный анализ между ШГК и другими параметрами представлен в Таблице 3.2.3. и Рисунке 3.2.6.

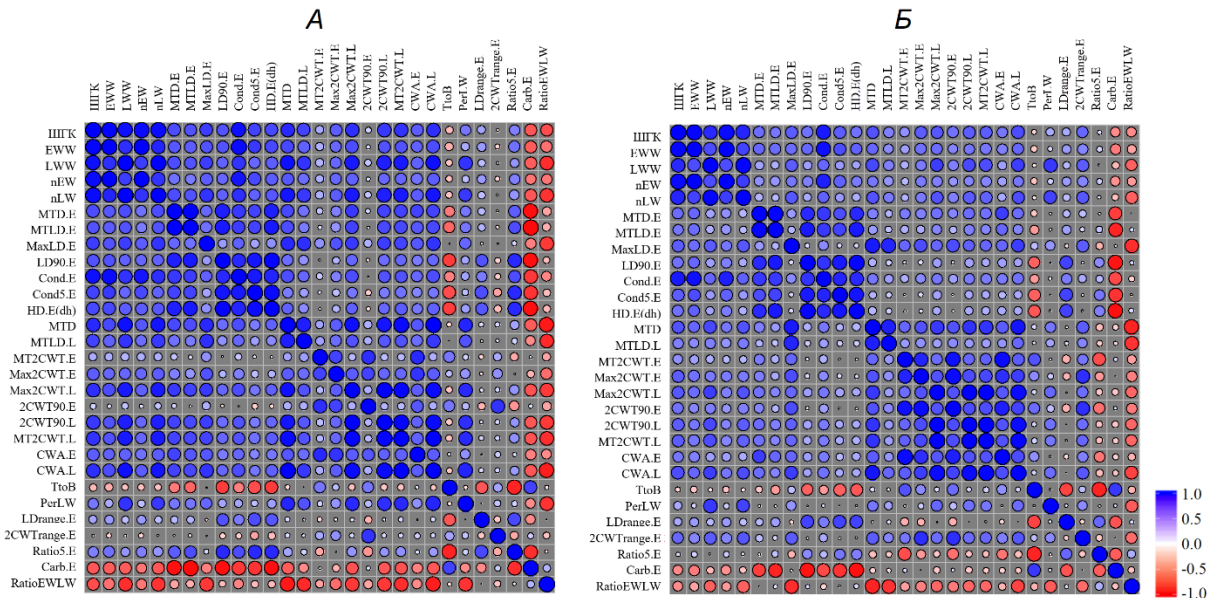


Рисунок 3.2.6. Корреляционная матрица параметров годовых колец лиственницы европейской (А) и ели европейской (Б).

Дендроклиматический анализ был проведен путем расчета коэффициентов корреляции Пирсона между обобщенными хронологиями параметров годовых колец хвойных и среднемесячной температурой воздуха, количеством осадков и дефицита влажности почвы. Климатические параметры были получены с ближайшей к участку метеостанции в г. Сион, данные дефицита влажности почвы были получены с помощью АЕТ-калькулятора, программы для расчета водного баланса с использованием модифицированного метода Торнтвейта (Schenk et al., 2008). Для расчета был использован один параметр для каждой функциональной группы (ШГК, Cond.E, MTD.E and Carb.E).

Результаты анализа показали, что параметры годовых колец фиксируют смешанный сигнал, когда корреляции с температурой воздуха и количеством осадков относительно невысоки (при $p < 0.05$) (Рисунок 3.2.7.).

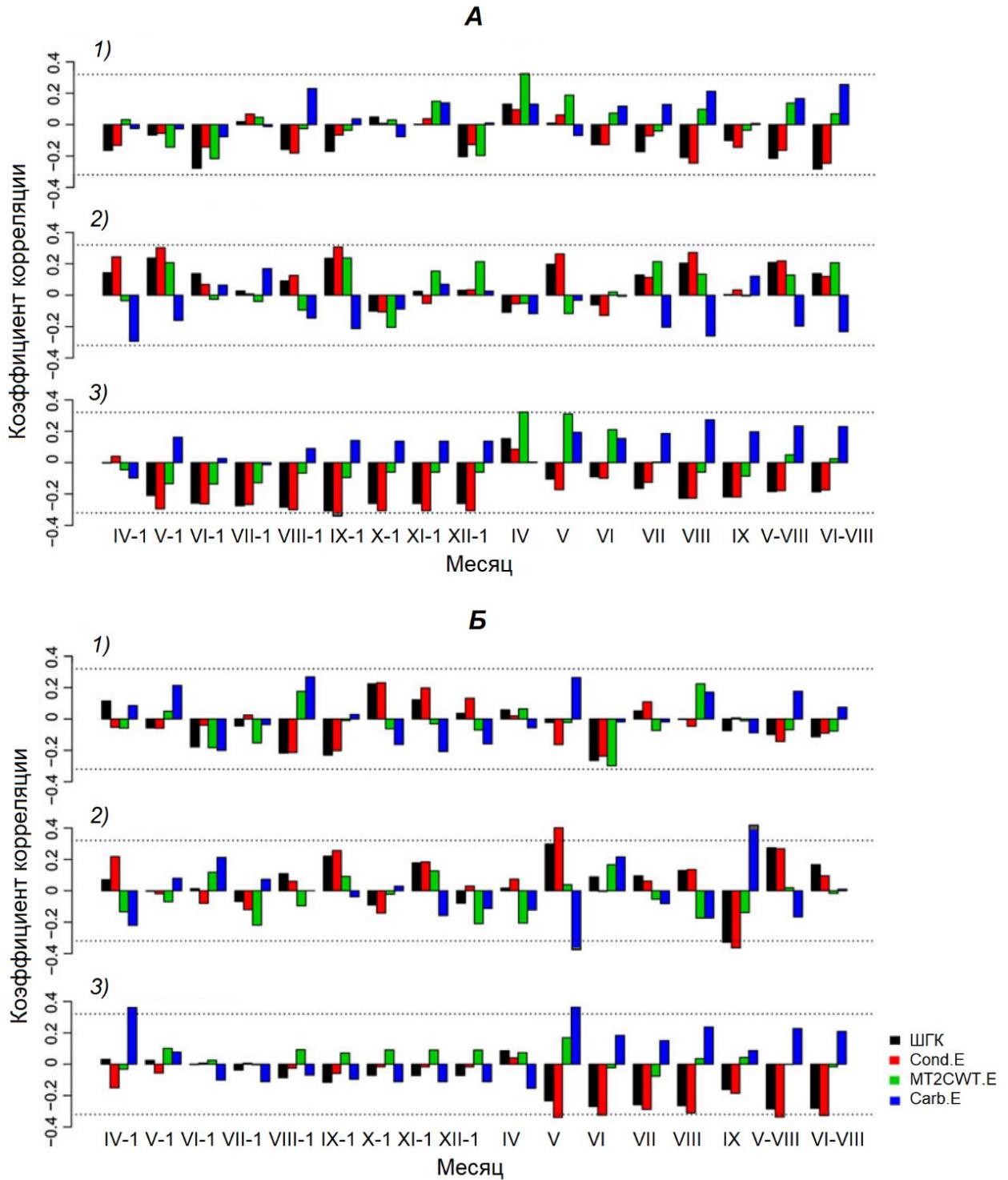


Рисунок 3.2.7. Коэффициенты корреляции параметров годовых колец лиственницы европейской (А) и ели европейской (Б) с температурой воздуха (1), количеством осадков (2), и дефицитом влажности почвы (3) с апреля по декабрь предшествующего года, и с апреля по сентябрь текущего, а также в среднем за период с мая по август и с июня по август текущего года. Расчеты проведены для периода с 1960 по 2010 гг. Пунктирной линией обозначены критические значения коэффициентов при $p < 0.05$ (модифицировано из Bryukhanova, Fonti, 2013).

Более высокие значения коэффициентов корреляции были получены с индексом влажности почвы для летних месяцев. Прирост годичных колец и гидравлическая проводимость клеток ранней древесины показали схожий отклик на изменения влажности почвы, но условия предыдущего года (сезона роста) были более значимы для лиственницы, чем для ели. Положительная связь была обнаружена между CARB.E и влажностью почвы для двух исследуемых видов и MT2CWT.E только для лиственницы.

Результаты исследования анатомической структуры годичных колец лиственницы европейской и ели европейской в Швейцарских Альпах показали, что расчетные параметры трахеид, описывающих эффективность водопроведения, имеют высокую пластичность (т.е. высокую погодичную вариабельность), согласованность между деревьями, и высокую корреляцию с величиной годичного прироста. В целом, засушливые условия в течение сезона роста вызывают повышение «стоимости на строительство» проводящей системы, рост гидравлической безопасности, и при этом уменьшение роста и эффективности водопроведения.

Несмотря на то, что достаточно сложно установить длительные тренды для такой относительно короткой хронологии, следует отметить, что колебания прироста и параметров ксилемы во многом обусловлены погодичной вариабельностью климата. В связи с тем, что параметры трахеид были измерены с 1960 г., когда деревья были уже относительно зрелыми (Рисунок 3.2.2.), и высота и крона деревьев в этом возрасте претерпевала незначительные изменения, стабильность гидравлических параметров ксилемы может быть обусловлена связанной с этим стабильностью проводящей системы, когда вода поднимается по трахеидам на определенную высоту (Anfodillo et al., 2006).

Предполагая, что погодичная изменчивость прироста деревьев связана с погодичными колебаниями климатических условий, следует ожидать схожий отклик у всех деревьев в древостое (Fritts, 1976). Однако, полученный в работе общий сигнал (*Rbt*) для хронологий анатомических параметров годичных колец указал и на индивидуальные особенности деревьев, отличаясь от значений, используемых при реконструкции климата, но оставаясь в диапазоне для хронологий анатомических параметров ранее изученных хвойных (Yasue et al., 2000; Panyushkina et al., 2003; Eilmann et al., 2009) и лиственных видов (Garcia-Gonzalez, Eckstein, 2003; Fonti, Garcia-Gonzalez, 2004, 2008). Можно предположить, что при увеличении выборки (количества трахеид в годичном кольце) и их группировки согласно появлению в ксилеме в течение сезона, можно уменьшить шум

и получить более высокий общий сигнал. Следует также помнить и о других факторах неклиматической природы (микротопографические условия роста, статус деревьев, конкуренция и др.), которые могут влиять на отклик каждого индивидуального дерева.

Адаптируясь к количеству доступной влаги, деревья регулируют соотношение заболони в древесине ствола, уменьшая гидравлическое напряжение (Barnard et al., 2011), модифицируя морфологию корней и кроны, для того, чтобы достигнуть адекватного водного баланса согласно нуждам растения (Meier, Leuschner, 2008; Markesteijn, Poorter, 2009; Klein et al., 2011), или увеличивают запас воды в стволе (Cermak et al., 2007; Meinzer et al., 2009; Martin et al., 2010). Различия индивидуальных деревьев в этом случае могут объяснить часть общего сигнала.

Результаты дендроклиматического анализа показали, что на прирост и изменчивость параметров трахеид, описывающих эффективность водопроведения, оказывает влияние наличие доступной влаги в летние месяцы. Даже при относительно невысоких коэффициентах корреляции (при $p < 0.05$), данные параметры отрицательно коррелировали с температурой воздуха и дефицитом влаги в почве, и положительно - с количеством осадков. Данные наблюдения хорошо согласуются с ранее полученными результатами для анатомических параметров хвойных видов (Weber et al., 2007; Eilmann et al., 2009; Markesteijn, Poorter, 2009; Dobbertin et al., 2010; DeSoto et al., 2011) и гидравлических показателей, измеренных для вновь сформированной ксилемы (Ladjal et al., 2005; Awad et al., 2010). Менее сильный, но значимый положительный отклик на дефицит увлажнения наблюдался для параметров лиственницы из группы безопасности водопроведения (MT2CWT.E) и группы затрат на «строительство» проводящей системы (Carb.E). Оба исследуемых вида, несмотря на время (с запаздыванием на один год для лиственницы) и силу отклика (выше сигнал в годичных кольцах лиственницы, чем ели), а также различный метаболизм (листопадный и вечнозеленый виды), показали схожий тип регулирования их анатомического строения.

Недостаток воды в почве оказывал влияние на все четыре группы анатомических параметров ксилемы. При засухе деревья формировали более узкое годичное кольцо с меньшим количеством клеток меньшего размера. Такие, даже относительно небольшие изменения в структуре годичных колец, оказывали значительное влияние на их гидравлические свойства. Учитывая, что параметры трахеид имеют значение в определении гидравлических и механических функций ксилемы, таких как

водопроведение и устойчивость к кавитации (Tyree, Zimmermann, 2002), изменения размеров люмена и клеточной стенки играют большую роль в системе растение – вода и накоплении углерода в течение сезона роста. Несмотря на схожий климатический сигнал, содержащийся в параметрах годовых колец в одной и той же функциональной группе, каждый параметр имеет особенное значение. Так, небольшое увеличение радиального размера трахеид приводит к большим изменениям проводимости, вследствие прямой связи величины потока и радиуса люмена в четвертой степени. Сравнивая наименьшее и наибольшее годовое кольцо у одного и того же дерева, было установлено, что гидравлическая проводимость клеток ранней древесины у них отличалась в 22 раза у лиственницы и в 23 раза у ели, изменения параметра $TtoV$ для этих колец отличались в 77 и 82 раза, соответственно.

Другие анатомические параметры, которые не были рассмотрены в работе, например, длина трахеид (Mäkinen et al., 2008) и строение пор (Hacke, Jansen, 2009; Schoonmaker et al., 2010), могут в дальнейшем помочь исследовать гидравлические свойства ксилемы исследуемых видов. В связи с тем, что транспорт воды у хвойных видов осуществляется в заболони, содержащей несколько годовых колец, с уменьшением роли каждого годового кольца от коры к сердцевине (Spicer, Gartner, 2001), значение годовых изменений параметров ксилемы должно быть пересмотрено согласно их относительному вкладу в процесс в целом.

3.3. Особенности роста лиственных видов деревьев вдоль Европейского трансекта

3.3.1. Погодичный и внутрисезонный климатический сигнал в годичных кольцах бука европейского в умеренном и средиземноморском климате

Мультипараметрический подход в дендроклиматических и дендроэкологических исследованиях в последние десятилетия развивается параллельно с новыми методами исследования параметров годичных колец (относительной, анатомической, рентгеновской плотности древесины, изотопного и химического состава древесины и/или целлюлозы и др.). Данные анатомической структуры и соотношения изотопов углерода в годичных кольцах являются косвенными источниками информации об углеродном цикле в лесах и запасании углерода в стволах древесных растений и отражают климатические особенности сезонов роста, в течение которых происходило формирование ксилемы годичных колец (Hughes, 1995; Leavitt, Long, 1989; Walcroft et al., 1997; McCarrol, Loader, 2004; Vaganov et al., 2006).

В задачи исследования (Скомаркова и др., 2006; Skomarkova et al, 2006; Mund et al., 2010) входило построение хронологий по ширине и максимальной плотности древесины годичных колец бука европейского (*Fagus sylvatica* L.) и выявление климатических факторов, влияющих параметры годичных колец данного вида в умеренном (Германия, участки HAI и LEI) и средиземноморском (Италия, участок COL) климате Европейского трансекта (Таблица 2.1.1.), а также установление связи сезонных изменений плотности древесины с сезонным изменением соотношения изотопов углерода.

Основные статистические характеристики полученных хронологий по ширине и максимальной плотности древесины приведены в Таблице 3.3.1.1.

Таблица 3.3.1.1.

Статистические параметры хронологий по ширине (ШГК) и максимальной плотности (MAXD) годовых колец у бука европейского. HAI – Хайних и LEI – Лейнефелде Германия, COL – Коллелонго, Италия (модифицировано из Skomarkova et al., 2006)

	ШГК			MAXD		
	HAI	LEI	COL	HAI	LEI	COL
Значение (мм или мг/см ³)	1.68	1.60	1.49	930	990	930
Стандартное отклонение	0.26	0.29	0.19	0.03	0.02	0.02
Количество образцов, шт.	12	12	12	12	12	12
Межсерийный коэффициент корреляции	0.49	0.46	0.50	0.20	0.21	0.22
Коэффициент чувствительности	0.23	0.15	0.18	0.02	0.02	0.02
Процент объясненной дисперсии главной компонентой	37.96	31.93	43.74	21.03	19.61	27.95
Автокорреляция 1-го порядка	0.45	0.42	0.30	0.15	0.05	0.30

Средний радиальный прирост бука на участках HAI и LEI имеет схожее значение (1.68 и 1.60 мм, соответственно), и превышает таковой для деревьев с участка COL (1.49 мм). Максимальная плотность древесины выше для деревьев в Лейнефелде, чем для двух других участков. Климатически обусловленные изменения ширины годовых колец бука на исследуемых участках изменяются в диапазоне от 32 до 43%, а максимальной плотности древесины – не превышают 28%, на что указывает и низкий средний коэффициент межсерийной корреляции. Автокорреляция первого порядка для ШГК составила 0.3-0.4, означая, что 10-15% прироста текущего года обусловлены условиями предыдущего года. Это также является показателем того, что резервные углеводы могут участвовать в формировании ксилемы текущего годового кольца, как было отмечено ранее для лиственных видов (Kozłowski, Pallardy, 1997). Автокорреляция первого порядка была статистически не значима для максимальной плотности древесины. Несмотря на высокую вариабельность, можно наблюдать тренд, когда при росте ШГК наблюдается и увеличение MAXD для двух исследуемых климатических условий (Рисунок 3.3.1.1.).

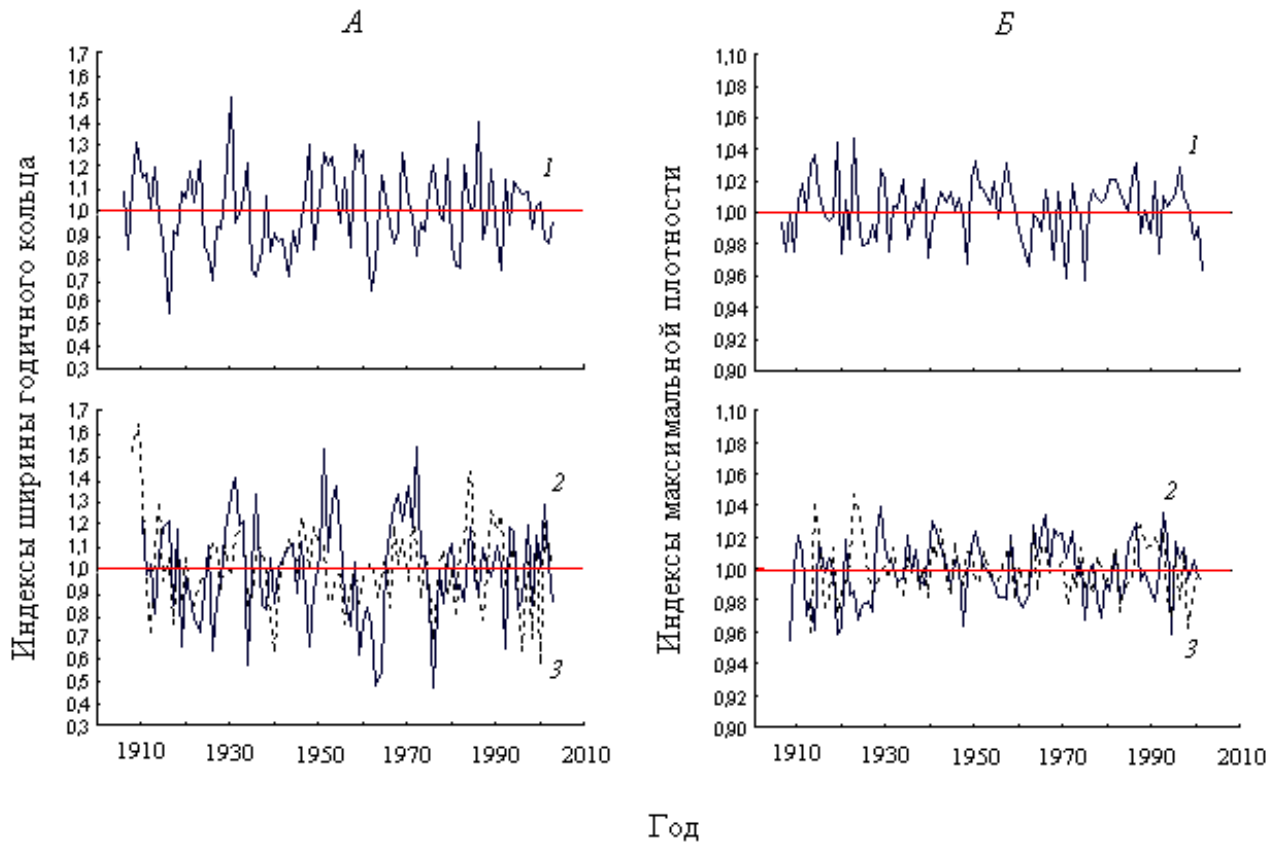


Рисунок 3.3.1.1. Обобщенные хронологии по ширине годичных колец (А) и максимальной плотности древесины (Б) бука европейского на трех исследуемых участках: 1 – COL Италия, 2 – NAI и 3 – LEI Германия (модифицировано из Skomarkova et al., 2006).

Также на Рисунке 3.3.1.1. А наблюдается периодичность радиального роста деревьев на участках в Германии, составляющая примерно 20 лет, и некоторые из этих вариаций могут быть обусловлены плодоношением (Hilton, Paskam, 2003; Mund et al., 2010).

Коэффициенты корреляции хронологий по ширине годичных колец и максимальной плотности древесины со среднемесячными климатическими переменными за период с 1900 по 2005 г. показали, что на погодичную вариабельность параметров годичных колец влияет как температура, так и количество осадков (Рисунок 3.3.1.2.).

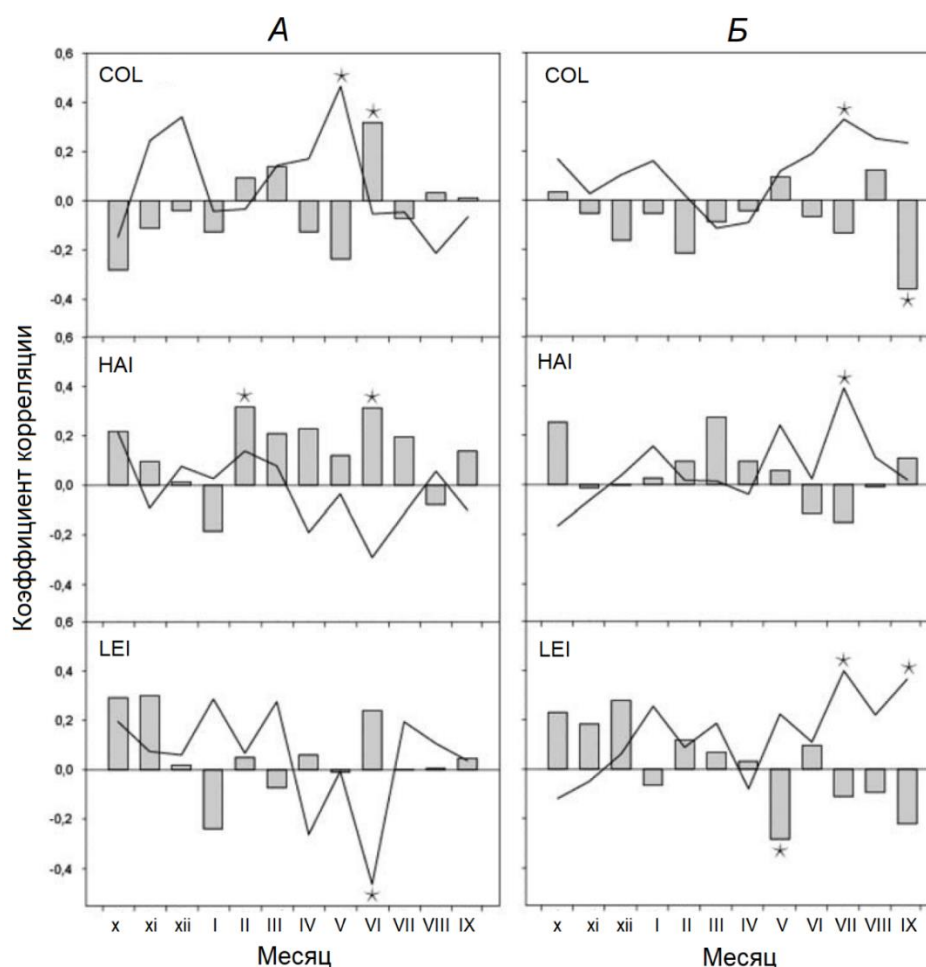


Рисунок 3.3.1.2. Коэффициенты корреляции обобщенных хронологий бука европейского по ширине годичных колец (А) и максимальной плотности древесины (Б) с климатическими данными: линии – корреляция с температурой воздуха, столбцы – с количеством осадков за месяц, * значимые при $p < 0.05$. COL – Коллелонго, Италия, HAI – Хайних и LEI – Лейнефельде Германия (модифицировано из Skomarkova et al., 2006).

Для участка COL в центральной части Италии характерно основное выпадение осадков в осеннее - зимний период, что обуславливает достаточный запас влаги в самом начале вегетационного периода. Высокие температуры воздуха способствуют быстрому истощению запасов в середине лета. В связи с этим радиальный прирост деревьев положительно откликается на температуру воздуха в мае (начало сезона) и количество осадков в июне, так как условия первой половины сезона роста критически важны для активности камбия и производства новых элементов древесины (Sass, Eckstein, 1995; Bouriaud et al., 2004; Scartazza et al., 2004; Vaganov et al., 2006). Для участков в Германии количество осадков в течение года распределяются относительно равномерно, засушливый период не выделяется, и поэтому радиальный прирост бука положительно

откликается на осадки июня и отрицательно – на высокие температуры этого же месяца, которые ускоряют иссушение почвы. Климатический отклик максимальной плотности древесины для всех исследуемых участков показывает, что более плотная древесина формируется в годы с более теплой второй половиной лета, что соответствует срокам формирования поздней древесины в годичных кольцах бука в данных условиях Центральной и Южной Европы (Bouriaud et al., 2004). Деревья бука, произрастающие в НАI и LEI, несмотря на сходные почвенные условия и близкое расстояние, показывают несколько различающиеся климатические отклики. Эти различия могут быть обусловлены тем, что на участке Хайних в последние 50 лет не проводились выборочные рубки, деревья имеют разную высоту и размер крон, и конкуренция между деревьями, формирующими основной полог, более выражена, в то время как на участке Лейнефелде выборочные рубки проводились периодически и деревья в насаждении подвержены меньшей конкуренции (Bascietto et al., 2004). Согласно Диакону и соавторам (Diaconu et al., 2015) различная степень разреживания букового леса на юго-западе Германии оказала значимое влияние на рост и параметры деревьев, не только на уровне индивидуумов, но и древостоя в целом.

Различия в климатическом отклике были отмечены и для максимальной плотности древесины. При этом значимая корреляция максимальной плотности с температурой воздуха второй половины сезона (с июля по сентябрь) свидетельствует о том, что на участке Лейнефелде формирование годичных колец бука в течение вегетационного периода продолжается дольше, чем на участке Хайних, что может быть обусловлено плотностью насаждения (Zahner, Oliver, 1962; Kramer, Kätsch, 1982; Hauser, 2003).

На Рисунке 3.3.1.3. представлены профили плотности древесины и внутригодовой вариабельности $\delta^{13}\text{C}$ в годичных кольцах бука для двух контрастных по климатическим условиям лет (влажного 2002 и сухого 2003). Наименьшие значения плотности древесины наблюдались в начале каждого сезона роста, затем медленно повышались к границе годичного кольца. Внутрисезонные вариации были обусловлены формированием в разные сроки сезона древесины с разной частотой сосудов. Сезонные изменения соотношения изотопов углерода показали схожую с плотностью динамику в 2003 году, и противоположную – в 2002, когда максимальные значения $\delta^{13}\text{C}$ наблюдались в зоне ранней древесины, а минимальные – на границе годичного кольца. Следует отметить резкий переход значений $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ на границе годичных колец.

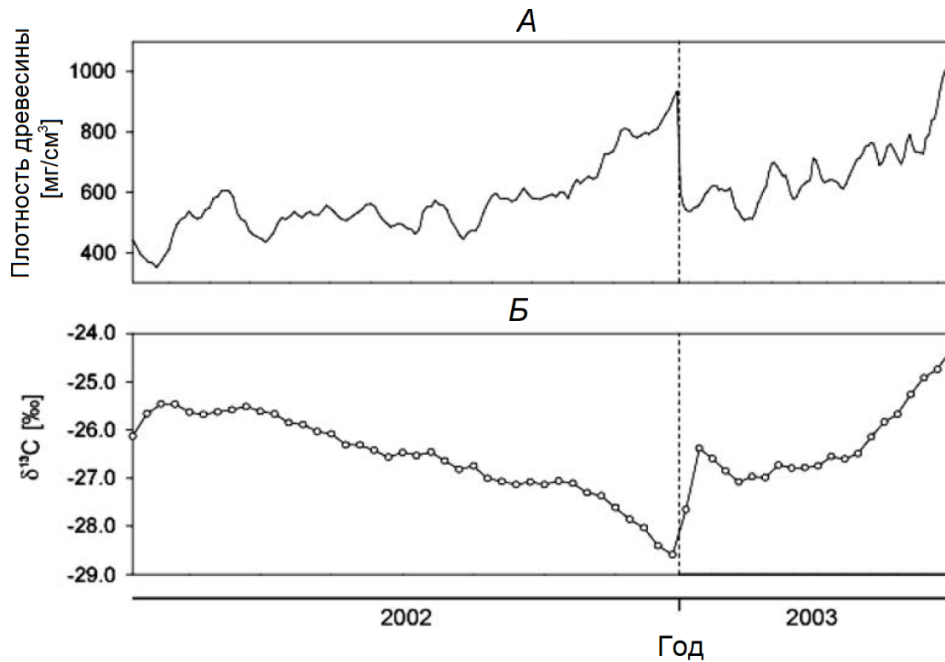


Рисунок 3.3.1.3. Внутрисезонная изменчивость плотности древесины (А) и $\delta^{13}\text{C}$ (Б) внутри годичных колец бука европейского в 2002 и 2003 г. (участок Хайних, Германия, образец №7) (модифицировано из Skomarkova et al., 2006).

В целом для нескольких сезонов роста (с 1990 по 2004 г.) все измеренные годичные кольца по характеру профилей плотности древесины и соотношению изотопов углерода можно было отнести к двум группам: 1) с отрицательной связью, когда минимальным величинам плотности древесины соответствуют максимальные значения $\delta^{13}\text{C}$, а в течение сезона ход сравниваемых кривых противоположен; 2) со значимой положительной связью, когда $\delta^{13}\text{C}$ следует за сезонными изменениями плотности древесины. Положительная или отрицательная корреляция между параметрами характерна практически для всех исследуемых деревьев на каждом из участков (исключение составили 4 годичных кольца из 87, т.е. менее 5%). При этом для НАI и LEI в одни и те же календарные годы наблюдается схожая корреляция (для 5 лет – отрицательная и только для 2003 г. – положительная). Для Коллелонго число лет с положительной связью гораздо выше (9), чем для участков в Германии. Два года (1994 и 2003) отличаются общей положительной связью между изменениями плотности древесины и соотношением изотопов углерода, что связано с климатическими условиями сезонов роста, когда на диаграммах Госсена–Валтера как в Италии, так и в Германии четко выделяются засушливые периоды в июне - июле.

Сезонный тренд ассимиляции CO_2 пологом (GPP), плотности древесины и $\delta^{13}\text{C}$ показан для участков HAI и LEI в Германии для влажного 2002 и сухого 2003 года (Рисунок 3.3.1.4.). Осадки распределялись равномерно в течение сезона роста в 2002 г. по сравнению с 2003 г. (Рисунок 3.3.1.4. А), когда с мая по август выпало на 50% меньше осадков в 2003 г. (181 мм), чем в 2002 г. (389 мм). Максимальные суточные температуры при этом достигали 25°C и 19°C в 2003 г. и в 2002 г., соответственно (Ciais et al., 2005). Для многих районов Европы 2003 год был экстремально жарким с 1500 г. н.э. (Luterbacher et al., 2004).

GPP и проводимость полога (g_c) различались для двух лет (Рисунок 3.3.1.4. Б). В 2003 г. скорости потоков были очень высокими в мае и начале июня, с резким понижением в период с июня по август. Проводимость полога заметно уменьшилась в сухой период сезона роста 2003 г. В течение августа фотосинтез и проводимость полога вновь достигли высоких значений, и скорости потоков были одинаковы для двух лет в конце сезона роста. Фенологические стадии развития листвы происходили примерно в одно и то же время для двух лет наблюдений. GPP и g_c изменялись синхронно, и соотношение GPP/ g_c оставалось постоянным. Таким образом, $\delta^{13}\text{C}$ ассимилятов было одинаково для двух лет (-26 ‰) (Рисунок 3.3.1.4. В), за исключением небольшого роста в конце мая и начале августа 2003 г., когда проводимость полога понижалась быстрее, чем фотосинтез.

Согласно данным дендрометров, рост годовых колец начался в первой половине мая (для 2002 и 2003 гг. почти одновременно), и достиг максимума в конце мая – начале июня (Рисунок 3.3.1.4. В). В 2002 г. 45% годового кольца сформировалось к июлю, тогда как в 2003 г. пик роста наступил значительно раньше (конец мая – начало июня). В 2002 г. значения $\delta^{13}\text{C}$ в древесине годовых колец для участка Лейнефельде изменялись в пределах 1 ‰, в то время как для участка Хайних наблюдалось значительное уменьшение $\delta^{13}\text{C}$ в течение сезона роста (Рисунок 3.3.1.4. Г). В 2003 г. $\delta^{13}\text{C}$ в годовых кольцах бука для двух участков постоянно увеличивалось, достигнув наивысших значений в конце сезона. Средний уровень $\delta^{13}\text{C}$ увеличился на 0.5 ‰ в 2003 г., по сравнению с 2002 г. Рост почти прекратился в течение периода засухи в 2003 г.

Плотность древесины (Рисунок 3.3.1.4. Д) меньше варьировала для разных деревьев, и увеличивалась в течение сезона роста. Максимальная плотность имела схожие значения для сухого и влажного года, но была сформирована раньше в сухой год.

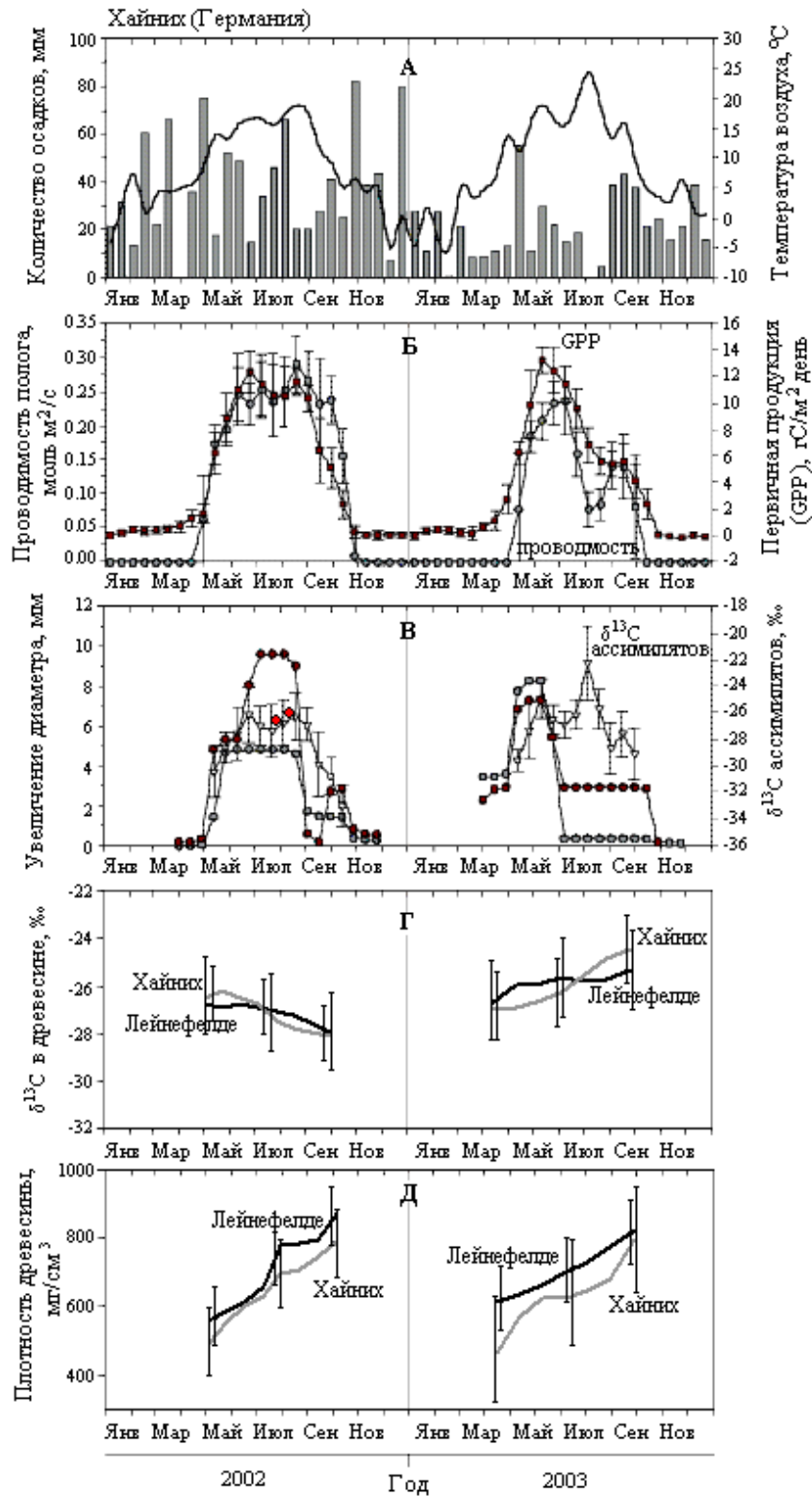


Рисунок 3.3.1.4. Сезонные изменения температуры воздуха (линии) и количества осадков (колонки) (А), проводимость полога и общая первичная продукция (GPP) (Б), сезонный прирост стволов деревьев и $\delta^{13}\text{C}$ ассимилятов (В), $\delta^{13}\text{C}$ древесины (Г) и плотность древесины (Д) годовичных колец бука (участки HAI и LEI, Германия) для 2002 и 2003 г. (модифицировано из Skomarkova et al., 2006)

Соотношение изотопов углерода в годичных кольцах бука значительно варьировало между деревьями, и изменялось в пределах от -30.5 ‰ до -25.5 ‰. Такой разброс значений $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ в древесине у индивидуальных деревьев сложно объяснить. Можно предположить, что тренд увеличения $\delta^{13}\text{C}$ в годичных кольцах связан с увеличением площади кроны относительно диаметра ствола. Это значит, что деревья, имеющие большую крону относительно размера заболони (проводящей древесины), более чувствительны к засухе, чем деревья с меньшей кроной, вследствие более сложных процессов обмена воды внутри дерева. Важно отметить, что деревья в лесах, где проводятся рубки ухода, с высокой плотностью насаждения и одновозрастной структурой имеют более высокие значения $\delta^{13}\text{C}$ относительно их размера крон, чем деревья в разновозрастных древостоях в тех же условиях произрастания. Это обусловило значения $\delta^{13}\text{C}$ для участка LEI (-25.27 ‰ \pm 1.59) и COL (-25.20 ‰ \pm 0.54) выше, чем для HAI (-26.14 ‰ \pm 1.39). Различия между двумя соседними участками Германии, вероятно, обусловлены структурой насаждения, которая характерна для участков с текущими (Лейнефелде) или предшествующими (Коллелонго) рубками ухода. Таким образом, климатический сигнал в измерениях $\delta^{13}\text{C}$ можно выделить более точно, зная о густоте древостоя и структуре крон.

Исследуемые деревья бука европейского показали большую вариабельность значений ширины годичных колец для индивидуальных деревьев, тогда как средние значения ширины колец статистически не различались для сухого и влажного года для участков в Германии и Италии. Данный феномен был подробно исследован Хеншелем и соавторами (Hentschel et al., 2016). Только медленно растущие деревья в COL отреагировали на засуху в 2003 г. Значения соотношения изотопов углерода значительно варьировали в 2003 году у разных деревьев, тогда как в 2002 г показали общий характер изменений.

Очевидно, что у бука в исследуемых районах изменчивость радиального прироста, максимальной плотности древесины и соотношения изотопов углерода определяется разными климатическими факторами. При этом следует отметить и факторы неклиматической природы (плодоношение), которые оказывают значимое влияние на радиальный рост деревьев бука и модифицируют климатический сигнал (Hackett-Pain et al., 2015).

Ширина годовичных колец бука в исследуемых условиях показывает связь с температурой воздуха и увлажнением в начальный период роста, максимальная плотность – с условиями в завершающий период сезона, а изменения $\delta^{13}\text{C}$ в большей степени отражают текущие условия в течение сезона роста, в основном, режим увлажнения, значение которого отмечалось неоднократно (Warren et al., 2001; Leavitt, 2002; Kagawa et al., 2003; De Micco et al., 2007). Можно полагать, что если в течение сезона роста недостаток влаги не является лимитирующим фактором, то профиль изменчивости $\delta^{13}\text{C}$ отрицательно связан с профилем плотности древесины, и, следовательно, продукция большего числа сосудов в древесине сочетается с более тяжелым изотопным составом. К завершению сезона скорость роста падает, число сосудов уменьшается, плотность древесины возрастает, $\delta^{13}\text{C}$ становится «легче». Такой характер изменения соотношения изотопов углерода получен для бука и дуба (Helle, Schleser, 2004). В условиях сезонного лимитирования по влаге, несмотря на формирование древесины с большей частотой сосудов, во вновь формируемой древесине отмечается нарастание содержания тяжелого изотопа ^{13}C , и связь между плотностью и $\delta^{13}\text{C}$ становится положительной. Такая связь чаще отмечается для годовичных колец бука в более сухих условиях Италии, чем для более увлажненных участков в Германии. Полученные нами данные дают основание для более детального анализа имеющейся теории фракционирования изотопов (Farquhar et al., 1989). При прочих постоянных условиях изменчивость $\delta^{13}\text{C}$ можно рассматривать как индикатор изменения отношения A к g , где A – скорость ассимиляции, g – устьичная проводимость (Francey, Farquhar, 1982; Scheidegger et al., 2000; Kagawa et al., 2003; Hentschel et al., 2016). В ряде работ анатомические особенности годовичных колец хвойных были связаны со скоростью сезонного роста (Hughes, 1995; Ваганов, Шашкин, 2000; Cuny et al., 2014). Для лиственных пород таких работ значительно меньше, однако прямые сопоставления скорости сезонного роста, например, для березы показали, что большая частота сосудов соответствует более высокой скорости роста и наоборот (Ваганов и др., 1975). Более поздние работы по динамике сезонного роста бука свидетельствуют, что скорость радиального роста выше в период формирования ранней, с большей частотой сосудов древесины, чем в период формирования поздней древесины (Bouriaud et al., 2004; Ćufar et al., 2008). Если предположить, что скорость роста ксилемы в течение сезона определяется скоростью ассимиляции, то профили плотности можно рассматривать в таком случае как обратные сезонным изменениям интенсивности ассимиляции. Тогда при

отрицательной связи профилей плотности и соотношения изотопов углерода следует, что основная причина сезонных изменений $\delta^{13}\text{C}$ – изменения в скоростях ассимиляции, а фактор устьичной проводимости мало влияет на эти вариации (устьичная проводимость находится в условиях оптимального увлажнения). В засушливые годы профили плотности остаются по характеру такими же, как и в более влажные, однако характер изменения $\delta^{13}\text{C}$ меняется на обратный. Тогда, согласно теории, основной естественной причиной смены характера связи могут явиться изменения устьичной проводимости (Farquhar et al., 1989; Brugnoli, Farquhar, 2000; McCarrol, Loader, 2004), и, следовательно, такие сезоны можно идентифицировать, сравнивая профили плотности и $\delta^{13}\text{C}$. Такое проявление (лимитирование устьичной проводимостью) может наблюдаться только в узком диапазоне изменений устьичной проводимости (Ponton et al., 2002).

Особый вопрос в интерпретации данных соотношения изотопов углерода представляет участие запасающих веществ в формировании древесины годичных колец (Hemming et al., 2001; Helle, Schleser, 2004; Scartazza et al., 2004; Rinne et al., 2015b). Расчетные (смоделированные) данные $\delta^{13}\text{C}$ ассимилятов на участке HAI (Skomarkova et al., 2006) показали расхождения с сезонным трендом $\delta^{13}\text{C}$ в древесине годичных колец бука. Так, в 2002 г. соотношение изотопов углерода в древесине было изначально выше смоделированных значений, указывая на то, что ксилема годичных колец была сформирована при участии ассимилятов из другого источника. Далее $\delta^{13}\text{C}$ ассимилятов повышалось, а в древесине – понижалось, достигнув в середине сезона значений, на 2 ‰ ниже, чем у ассимилятов. В конце сезона роста $\delta^{13}\text{C}$ ассимилятов возросло, а в древесине осталось прежним, предполагая, что текущие ассимилянты не были немедленно использованы на построение ксилемы годичных колец в конце сезона роста. В последующем 2003г. древесина в самом начале сезона роста, как и в 2002 г., была обогащена ^{13}C , указывая на то, что для формирования древесины были использованы запасенные с прошлого года углеводы. Расчетное соотношение изотопов углерода ассимилятов в течение сезона постоянно увеличивалось, достигнув максимальных значений в августе (при закрытии устьиц в течение засушливого периода), в то время как $\delta^{13}\text{C}$ в древесине оставалось постоянным, осенью наблюдалось такое же расхождение, как и для влажного 2002 г. Сопоставление смоделированных значений $\delta^{13}\text{C}$ ассимилятов и измеренных данных $\delta^{13}\text{C}$ в древесине годичных колец показало, что около 30-40%

годового кольца в той или иной степени обусловлено участием запасенных веществ и перераспределением текущих продуктов фотосинтеза (т.е. 10-20% в начале сезона роста испытывает влияние резервов, и 10-20% в конце сезона роста не использует весь пул ассимилятов, запасая их на следующий год).

Вероятность влияния запасаемых с прошлого года веществ на изотопный состав формируемой в текущем году древесины возможно в самый начальный период сезона, что можно увидеть на многолетних профилях изменчивости $\delta^{13}\text{C}$. Важно отметить, что сезонный характер изменения $\delta^{13}\text{C}$ внутри годовых колец соседних лет роста вызывает сомнения в целесообразности (во всяком случае для бука, произрастающего в исследованных районах) использования средних для годового кольца или для ранней или поздней древесины измерений изотопного состава, поскольку средние величины могут быть весьма близкими (например, 2002 и 2003 г.), но характер изменения $\delta^{13}\text{C}$ внутри годового кольца – диаметрально противоположным.

В целом, различные параметры годовых колец (ШГК, плотность древесины, $\delta^{13}\text{C}$) откликаются на различные климатические факторы в течение сезона роста и могут дополнять друг друга в дендроклиматическом анализе. Сопоставление сезонных кривых плотности древесины и соотношения изотопов углерода поможет выявить годы с выраженной засухой. Понимание всей метаболической цепи и приоритета между различными физиологическими процессами (ассимиляцией, дыханием, накоплением и перераспределением ассимилятов и формированием древесины) поможет усовершенствовать модель фракционирования изотопов углерода и его связь с климатом.

3.3.2. Сезонные изменения прироста, соотношения изотопов углерода, плотности древесины и анатомической структуры годичных колец бука европейского, клена ложноплатанового и ясеня обыкновенного в умеренном климате

В данном исследовании (Брюханова и др., 2010) внимание было сосредоточено на сопоставлении параметров годичных колец (ШГК, $\delta^{13}\text{C}$ и плотности древесины) трех лиственных видов деревьев (бука европейского (*Fagus sylvatica* L.), клена ложноплатанового (*Acer pseudoplatanus* L.) и ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.), произрастающих в смешанном древостое на участке Хайних (НАИ, Германия, Таблица 2.1.1.). Представляло интерес рассмотреть, какие климатические факторы влияют на изменение этих параметров, а также провести сравнительный анализ связи внутрисезонных изменений плотности древесины и изотопного состава в зависимости от разных погодных условий нескольких лет роста.

В ходе полевых работ керны древесины были взяты из 12 доминантных деревьев каждого вида. Ранее полученные коэффициенты корреляции между параметрами годичных колец бука европейского и климатическими данными (Скомаркова и др., 2006; Skomarkova et al., 2006; Глава 3.3.1.) показали, что на погодичную вариабельность ШГК положительно влияют осадки июня ($R = 0.32$, $p > 0.05$), а на максимальную плотность древесины (MAXD) - температура июля ($R = 0.38$, $p > 0.05$). При условии, что 30–50% его годичного кольца формируется в июне (Bouriaud et al., 2004), климатические условия конца сезона роста становятся более значительны для максимальной плотности древесины. Значимой корреляции прироста двух других видов со среднемесячным количеством осадков или колебаниями температуры не наблюдалось, что может быть обусловлено индивидуальными особенностями отклика каждого вида на условия окружающей среды (в том числе не климатическими факторами).

Внутри годичных колец ясеня, бука и клена изменения плотности древесины существенно различаются (Рисунок 3.3.2.1.). Так, у ясеня (кольцесосудистая древесина) плотность минимальна в зоне крупных сосудов ранней древесины, затем резко повышается при формировании зоны поздней древесины, где крупные сосуды практически не наблюдаются, что обусловлено функциональными различиями каждой зоны. Для ряда колец зона поздней древесины очень мала или полностью отсутствует (Рисунок 3.3.2.1. А). У бука отмечается выраженная тенденция постепенного увеличения

плотности от внутренней границы годичных колец к внешней, совпадающая с уменьшением числа крупных сосудов по мере роста годичного кольца. У клена более крупные сосуды разбросаны равномерно, поэтому практически не изменяется для 90-95% годичного кольца и резко увеличивается на границе, где концентрируются мелкие трахеиды. Плотность древесины бука изменяется в диапазоне 379-988 мг/см³, у клена – 427-722 мг/см³, у ясеня – 241-779 мг/см³.

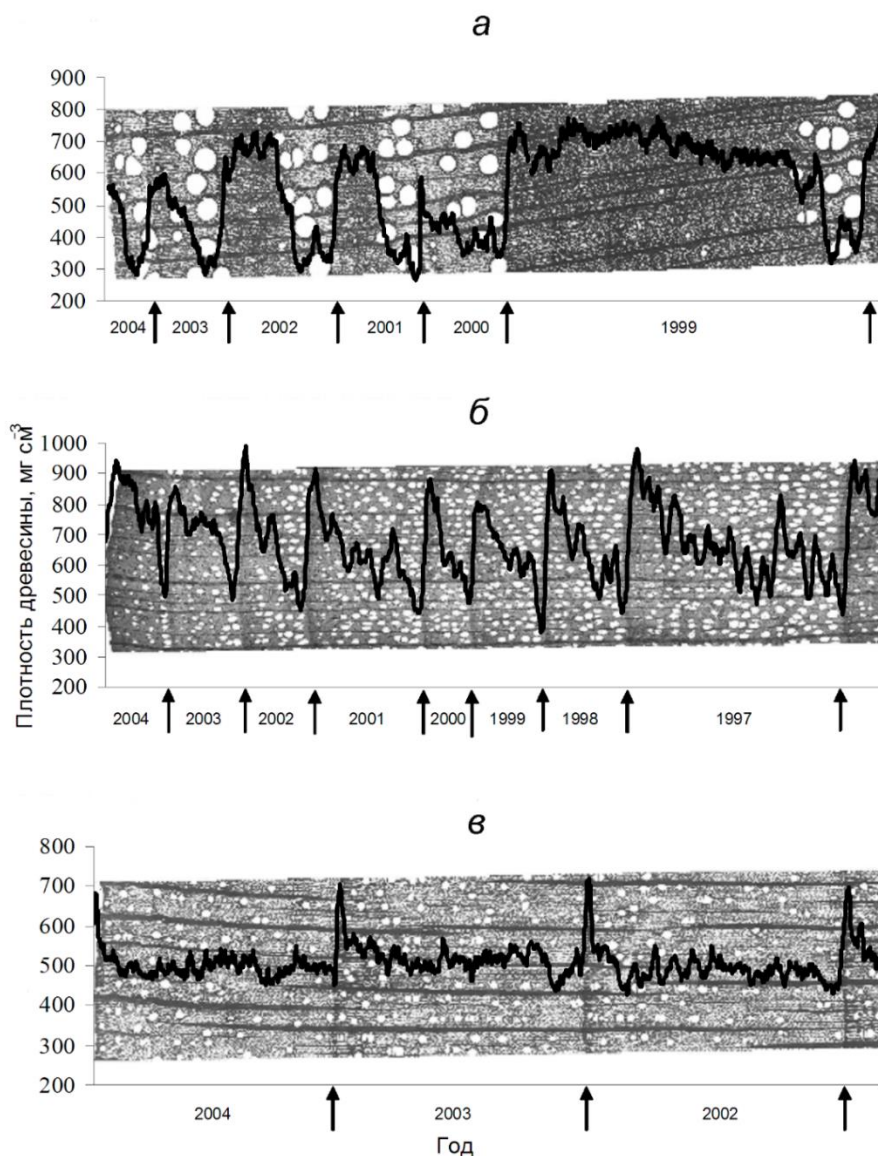


Рисунок 3.3.2.1. Профили плотности древесины годичных колец исследуемых видов: *а* – ясень обыкновенный (кольцесосудистая древесина), *б* – бук европейский (рассеяннососудистая древесина), *в* – клен ложноплатановый (рассеяннососудистая древесина). Стрелками указаны границы годичных колец (Брюханова и др., 2010).

Наличие почвенной влаги является ключевым параметром изменения размеров сосудов внутри годичного кольца, находящихся под влиянием тургорного давления, но не может быть единственным лимитирующим фактором в исследуемых условиях, так как роль выпавших осадков и их распределение в течение сезона роста непосредственно зависит от почвенной влагоемкости. Если засуха имела место в конце сезона роста, когда большая часть кольца была сформирована, или завершилась фаза растяжения клеток/сосудов, данные условия в меньшей степени влияют на размер сосудов, и в большей – на величину их клеточной стенки (на накопление органического вещества). Таким образом, для идентичных по ширине годичных колец может наблюдаться различная плотность древесины.

Сравнивая погодичные изменения ширины годичных колец у трех исследуемых видов, следует отметить отсутствие какой-либо синхронности (Рисунок 3.3.2.2. А). Однако погодичная изменчивость соотношения изотопов углерода выявляет общий характер, несмотря на различия в абсолютных значениях $\delta^{13}\text{C}$ (Рисунок 3.3.2.2. Б, Таблица 3.3.2.1.).

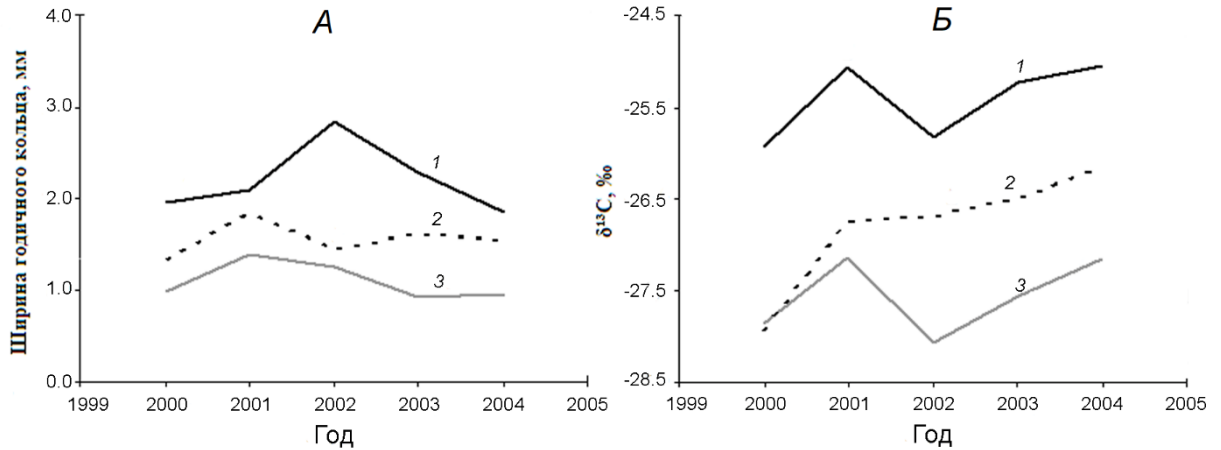


Рисунок 3.3.2.2. Ширина годичных колец (А) и соотношение изотопов углерода (Б) внутри годичных колец ясеня обыкновенного (1), клена ложноплатанового (2) и бука европейского (3) в 2000 – 2004 гг. (модифицировано из Брюханова и др., 2010).

Наиболее «тяжелой» по изотопному составу является кольцесосудистая древесина ясеня обыкновенного, а наименее – рассеяннососудистая древесина бука, для которой также характерны минимальные значения соотношения изотопов углерода внутри годичных колец (-31.74 ‰). При этом максимальных значений $\delta^{13}\text{C}$ достигает в годичных кольцах

клена (-22.37 ‰). Наибольшие колебания изменчивости изотопов углерода внутри годовых колец у разных деревьев одного вида характерны для бука (до 8‰), для клена они составляют до 6‰, а для ясеня в пределах 5‰.

Таблица 3.3.2.1.

Средние среднеквадратичные вариации $\delta^{13}\text{C}$ в годовых кольцах исследуемых видов (Брюханова и др., 2010)

Вид	Число годовых колец	$\delta^{13}\text{C} \pm \sigma$
Клен ложноплатановый	60	-26.68±2.07
Бук европейский	60	-27.33±1.36
Ясень обыкновенный	60	-25.20±0.96

Значимая синхронность в погодичных изменениях изотопного состава годовых колец при отсутствии таковой для радиального прироста имеет биологическое обоснование. Период формирования листовой у исследуемых лиственных видов деревьев в условиях Центральной Европы не превышает одного месяца и достаточно синхронизирован по срокам пробуждения почек и разворачивания листьев (Ladefoged, 1952; Wesolowski, Rowinski, 2006). Несмотря на то, что исследуемые виды относятся к двум группам – с рассеяннососудистой и кольцесосудистой древесиной – что обуславливает временные различия как в фенологии листовой, так и сроках начала ксилогенеза (Suzuki et al., 1996), основной период формирования ксилемы годовых колец (биосинтез целлюлозы, лигнина и других составляющих клеточной стенки), происходит при сформировавшемся ассимиляционном аппарате древесного растения (Lachaud, Bonnemain, 1981; Pilcher, 1995; Robertson et al., 1997; Gindl et al., 2000; Helle, Schleser, 2004; Scartazza et al., 2004). И при внутрисезонных различиях кривых $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ для данных видов, обусловленных различным участием запасящихся и новых ассимилятов для построения ранней древесины, средние значения $\delta^{13}\text{C}$ имеют схожую динамику (Рисунок 3.3.2.2. Б).

Внутрисезонные изменения соотношения изотопов углерода в годовых кольцах исследуемых видов схожи для 2001, 2003 и 2004 гг. и имеют высокие коэффициенты корреляции (Таблица 3.3.2.2.). Исключением является только 2000, когда внутрисезонные изменения $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ имеют общий характер у клена и бука, и отличаются у таковых для

ясеня, и 2002, когда, наоборот, ясень и бук показывают весьма схожую внутрисезонную динамику $\delta^{13}\text{C}$, а клен – существенно отличающуюся (Брюханова и др, 2010).

Таблица 3.3.2.2.

Коэффициенты корреляции между сезонными изменениями $\delta^{13}\text{C}$ в годичных кольцах исследуемых видов (*К* – клен, *Б* – бук, *Я* – ясень, жирным шрифтом обозначены значимые корреляции при $p < 0.05$) (Брюханова и др., 2010)

	2000			2001			2002			2003			2004		
	<i>К</i>	<i>Б</i>	<i>Я</i>	<i>К</i>	<i>Б</i>	<i>Я</i>	<i>К</i>	<i>Б</i>	<i>Я</i>	<i>К</i>	<i>Б</i>	<i>Я</i>	<i>К</i>	<i>Б</i>	<i>Я</i>
<i>К</i>	1			1			1			1			1		
<i>Б</i>	0.68	1		0.96	1		-0.38	1		0.32	1		0.48	1	
<i>Я</i>	-0.38	0.17	1	0.69	0.69	1	0.41	0.67	1	0.44	0.71	1	0.59	0.52	1

Как было обнаружено ранее, корреляция внутрисезонной динамики плотности древесины годичных колец бука с изменением изотопного состава отрицательная для более влажных и нормальных по увлажнению лет и положительная – для сухих лет (Глава 3.3.1, Скомаркова и др., 2006; Skomarkova et al., 2006). Более сложная связь отмечается для годичных колец ясеня, когда для первой половины годичного кольца она положительная независимо от условий среды, а для второй половины – отрицательная, т.е. плотность древесины увеличивается, а $\delta^{13}\text{C}$ уменьшается. Для клена статистически значимой связи между изменениями плотности древесины и $\delta^{13}\text{C}$ не было обнаружено, так как сезонная динамика плотности древесины год от года изменяется незначительно в отличие от внутрисезонной динамики соотношения изотопов углерода.

Для того, чтобы проверить гипотезу об использовании резервных ассимилятов в формировании древесины годичных колец в начале сезона роста (Jäggi et al., 2002; Helle, Schleser, 2004; Scartazza et al., 2004; Kagava et al., 2006), была рассчитана корреляция между соотношением изотопов углерода в последних клетках поздней древесины годичного кольца предшествующего года и в первых клетках ранней древесины нового (последующего) годичного кольца (Рисунок 3.3.2.3.). Полученные данные подтвердили данную гипотезу для исследуемых видов, с наивысшей связью для деревьев клена и бука, и более слабой – для деревьев ясеня.

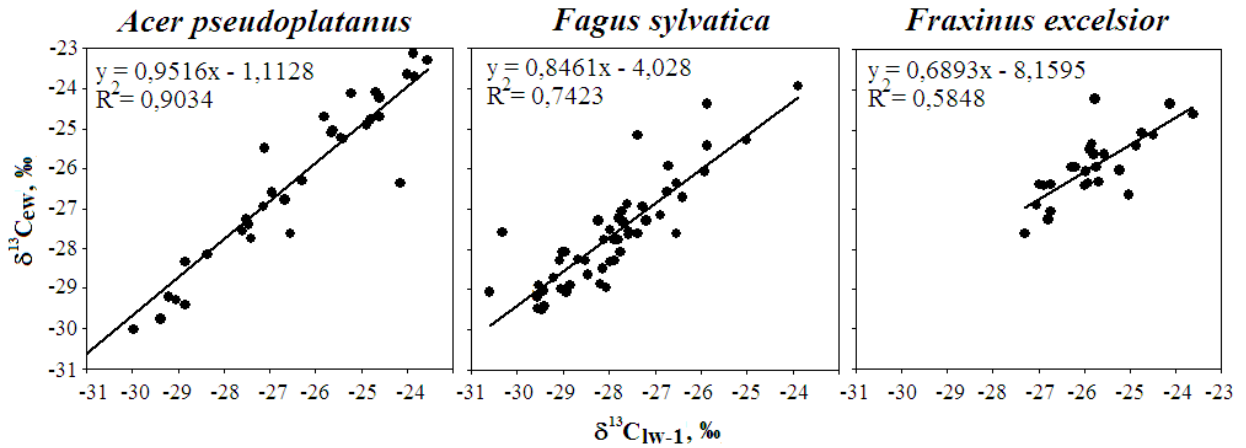


Рисунок 3.3.2.3. Зависимость соотношения изотопов углерода в ранней древесине годовичного кольца ($\delta^{13}C_{ew}$) от соотношения изотопов углерода в поздней древесине предыдущего годовичного кольца ($\delta^{13}C_{lw-1}$) ясеня (*Acer pseudoplatanus*), бука (*Fagus sylvatica*) и клена (*Fraxinus excelsior*).

Такое отклонение может быть объяснено тем, что наряду с резервными ассимилятами в формировании первых элементов ксилемы годовичного кольца текущего года вовлечены и текущие ассимиляты, продуцируемые формирующейся листвой. Они могут быть более «утяжеленными» по изотопному составу вследствие того, что устьичный аппарат находится в стадии формирования в период интенсивного роста листьев. Если опираться на индивидуальные регрессии, то можно предположить, что у бука в сезоне должен быть максимальный по длительности период от начала роста листвы до полного формирования устьичной сети, поэтому для построения древесины в этот период используются запасенные ассимиляты. У клена период от начала развития листвы до формирования устьичной сети сокращен (или устьичная сеть начинает функционировать в период ее формирования), а у ясеня – наиболее быстрое развитие листвы и сокращен период до начала функционирования устьичной сети, поэтому листва поставляет используемые для построения клеток ксилемы углеводы, утяжеленные ^{13}C . Такое предположение согласуется и с различиями средних величин $\delta^{13}C$, представленных в Таблице 3.3.2.1.

Радиальный рост исследуемых видов, произрастающих в условиях умеренно-континентального климата Центральной Германии, содержит смешанный климатический сигнал и имеет видовую особенность отклика на условия окружающей среды. Данные

соотношения изотопов углерода в годичных кольцах разных по анатомическому строению древесины видов деревьев позволяют получить дополнительную информацию о внутрисезонных изменениях условий роста древесных растений и использовании резервных ассимилятов для инициации ростовых процессов. Погодные условия сезона роста, влияющие на дискриминацию изотопов углерода, оказывают сходное влияние на изотопный состав продуктов фотосинтеза, которые затем участвуют в построении древесины. В этом проявляется как сходство в погодичных изменениях $\delta^{13}\text{C}$ у трех исследуемых видов, так и сходство во внутрисезонных изменениях соотношения изотопов углерода. При этом установлено, что полученные данные $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ внутри годичных колец свидетельствуют об использовании резервных углеводов в формировании древесины годичных колец в начале сезона роста, но для разных исследуемых видов соотношение резервных ассимилятов и ассимилятов текущего года значительно различается.

3.4. Выводы по Главе 3

1. Климатический отклик хвойных и лиственных видов деревьев вдоль Европейского трансекта имеет видовые особенности как во времени (регистрация погодных условий в течение разных периодов сезона роста), так и в пространстве (положение участков с севера на юг обуславливает изменение лимитирующего рост фактора).
2. На погодичную вариабельность ширины годичных колец и максимальной плотности древесины хвойных видов деревьев, произрастающих на трех участках в умеренном и средиземноморском климате вдоль Европейского трансекта влияет, главным образом, температура воздуха. Наиболее сильное влияние температуры на формирование годичных колец можно отметить для участка Флакалиден в Швеции. В условиях Итальянских Альп динамика радиального прироста хвойных видов деревьев слабо отражает колебания климатических факторов, что обусловлено близким к оптимальным по термическому режиму и увлажнению условий. Что касается временной составляющей, температура конца сезона роста важна для деревьев на участке в Италии, и начала сезона роста – для деревьев на участках в Швеции и Германии (также как и количество осадков для двух последних участков).
3. Сезонная динамика $\delta^{13}\text{C}$ четко выявляет перераспределение продуктов фотосинтеза и использование резервных ассимилятов в построении ксилемы годичных колец у хвойных видов, при этом данные $\delta^{13}\text{C}$ хорошо соотносятся с данными статистических характеристик древесно-кольцевых хронологий, показывая, что до 25-50% массы годичного кольца может формироваться за счет резервных ассимилятов при участии хвои прошлых лет.
4. Быстро- и медленно растущие деревья показывают различия в сезонной динамике $\delta^{13}\text{C}$ в годичных кольцах, что дополняет результаты стандартного дендроклиматического анализа для насаждений в различных условиях произрастания.
5. Несмотря на схожий климатический сигнал, содержащийся в одной и той же функциональной группе анатомических параметров годичных колец хвойных видов деревьев, каждый параметр имеет особенное значение. Небольшое увеличение радиального размера трахеид приводит к большим изменениям проводимости, вследствие прямой связи величины потока и радиуса люмена в четвертой степени. Было установлено, что гидравлическая проводимость клеток ранней древесины

отличалась у наименьшего и наибольшего годичного кольца в 22 раза у лиственницы и в 23 раза у ели.

6. Полученные для лиственных видов деревьев результаты мультипараметрического анализа свидетельствуют, что разные характеристики годичных колец (ширина, плотность древесины, изменение соотношения изотопов углерода) откликаются на разные климатические факторы и суммарно дополняют друг друга при анализе особенностей сезонов роста: в исследуемых местоположениях в Германии и Италии радиальный прирост стволов деревьев в основном определяется стартовыми условиями и условиями в первую половину сезона, максимальная плотность древесины зависит от температуры во вторую половину сезона роста, а внутригодовые изменения $\delta^{13}\text{C}$ отражают сезонную динамику увлажнения.
7. Сочетая анализ внутригодовых профилей плотности древесины бука и изменения $\delta^{13}\text{C}$ для отдельных годичных колец, можно выявить напряженность в водном режиме дерева в течение активной части сезона, позволяя более точно установить периоды с недостаточным увлажнением. Для клена ложноплатанового в связи с особенностями анатомического строения годичных колец, такой связи обнаружено не было.
8. Связь сезонной изменчивости структуры годичных колец бука и соотношения изотопов углерода в древесине может быть использована для выявления особенностей процессов накопления и перераспределения запасующих веществ. Расчетные данные показали, что около 20-30% массы годичного кольца бука может формироваться за счет резервных ассимилятов предшествующего года.
9. Структура древостоя (проведение рубок ухода) может изменять значения $\delta^{13}\text{C}$ в древесине годичных колец через изменение отклика растений на влияние климатических факторов. Также следует отметить модификацию климатического отклика годичных колец в результате плодоношения.
10. Мультипараметрический (ширина годичных колец, анатомическое строение ксилемы, плотность древесины, соотношение изотопов углерода) и междисциплинарный (дендроклиматология и биохимия) подход представляет возможность выявления ведущих климатических факторов, лимитирующих физиологические процессы древесных растений на разных интервалах сезона роста и в разных климатогеографических условиях.

ГЛАВА 4. Рост хвойных и лиственных видов деревьев в разных природно-климатических зонах Центрально-Сибирского трансекта

4.1. Сезонное формирование ксилемы лесообразующих хвойных видов деревьев бореальной зоны

4.1.1. Особенности ксилогенеза лиственницы Гмелина в подзоне северной тайги Средней Сибири

4.1.1.1. Формирование ксилемы годичных колец *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. вдоль высотного трансекта

За последние десятилетия в дендрохронологических исследованиях и работах по физиологии древесных растений внимание все чаще обращено к параметрам анатомической структуры годичных колец (Кузьмин и др., 2011; Свидерская и др., 2011; Брюханова и др., 2014; Fonti et al., 2013; Prendin et al., 2018). Тем не менее, подобные исследования трудоемки, и для понимания процессов формирования ксилемы часто отсутствуют дополнительные сведения об условиях роста деревьев с высоким (неделя, день) временным разрешением. В рамках исследования (Брюханова, 2011) был проведен анализ сезонного роста и формирования ксилемы годичных колец лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) в зоне сплошного распространения мерзлоты Средней Сибири в зависимости от гидротермического режима почв. В течение сезона роста 2011 г. сбор микрокернов проводился на двух участках, расположенных на расстоянии 10 км друг от друга на высоте 140 м н.у.м. (ST – поверхность надпойменной террасы) и 589 м н.у.м. (PL - плакор) (Таблица 2.1.1.).

Данные количества клеток в каждой зоне формирующихся годичных колец показаны на Рисунке 4.1.1.1.1.

Количество клеток в камбиальной зоне весной и осенью для деревьев с участка PL варьировало от четырех до шести. Камбиальные клетки начали активно делиться в 2011 г. в начале июня (Рисунок 4.1.1.1.1. А), а для деревьев с участка ST - камбиальная активность началась до первого дня сбора материала (до 24 мая). По сравнению с данными для района исследования в 2008 г. (Брюханова и др., 2013), в 2011 г. сроки инициации камбиальной активности были зафиксированы намного раньше в сезоне.

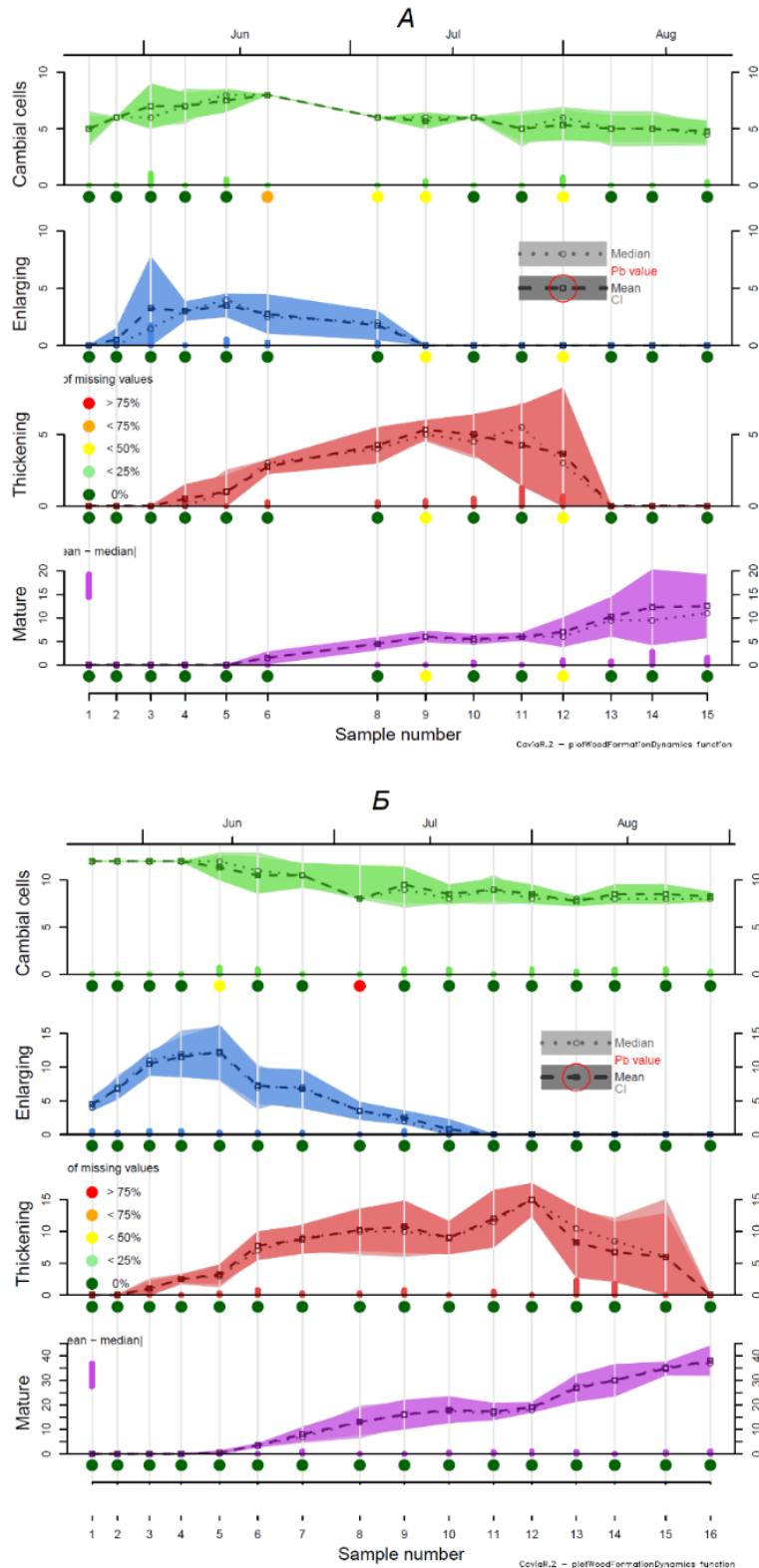


Рисунок 4.1.1.1.1. Изменение числа клеток в камбиальной зоне (Cambial cells), зоне растяжения трахеид (Enlarging), зоне утолщения клеточной стенки трахеид (Thickening) и зоне зрелых трахеид (Mature) в годичных кольцах деревьев лиственницы в двух местообитаниях (*A* – плакор, *B* – поверхность надпойменной террасы), в течение сезона роста 2011 г. (визуализация и стандартизация данных выполнена в пакете CAVIAR (Rathgeber et al., 2018)).

Процесс растяжения клеток ксилемы был отмечен 2 июня для деревьев с участка PL. На участке ST для данного периода уже было несколько трахеид в данной зоне. 13 июня для всех исследуемых деревьев на двух участках было отмечено максимальное количество клеток в зоне растяжения. Процесс растяжения закончился на участке ST на две недели позже, чем на участке PL (Рисунок 4.1.1.1.2.).

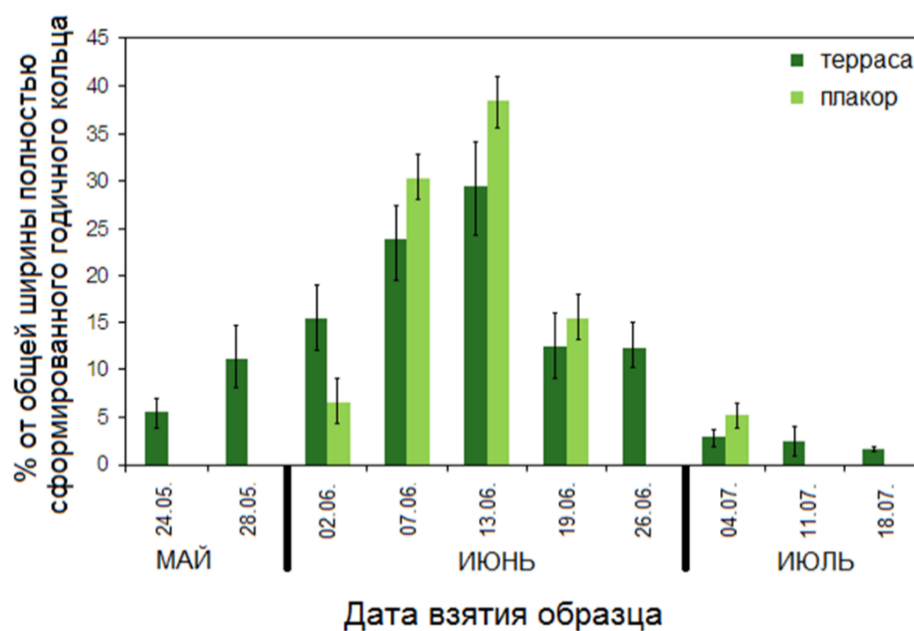


Рисунок 4.1.1.1.2. Изменение числа клеток (\pm стандартное отклонение) в зоне растяжения в годовых кольцах деревьев лиственницы в двух местообитаниях (терраса, плакор) в течение сезона роста 2011 г. (% от общей ширины полностью сформированного кольца).

Формирование вторичной клеточной стенки и начало лигнификации было отмечено 2 и 7 июня для участков ST и PL, соответственно. Продолжительность процесса лигнификации была на 3 недели короче в древостое на плакоре, по сравнению с деревьями на надпойменной террасе (1 и 22 августа, соответственно).

Появление зрелых трахеид с полностью сформированной вторичной клеточной стенкой в ранней древесине было зарегистрировано 13 и 19 июня для деревьев с участка ST и PL, соответственно (Рисунок 4.1.1.1.3.). Максимальное количество клеток ксилемы (до 35) было сформировано лиственницей, произрастающей на участке на надпойменной террасе.

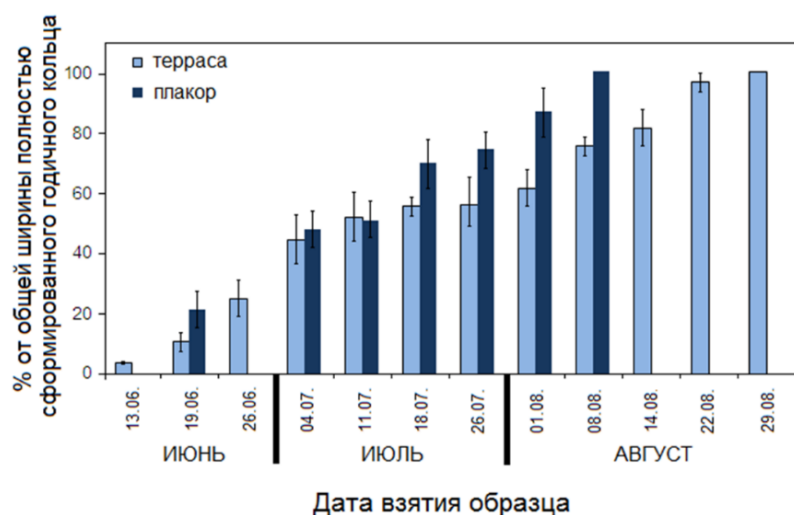


Рисунок 4.1.1.1.3. Изменение числа клеток (\pm стандартное отклонение) в зоне зрелых трахеид в годовичных кольцах деревьев лиственницы в двух местообитаниях (терраса, плакор) в течение сезона роста 2011 г. (% от общей ширины полностью сформированного кольца).

Следует отметить высокую скорость формирования трахеид деревьями на участке PL (на основе их процентного соотношения) (Рисунок 4.1.1.1.4.), когда более 60% годовичного кольца было сформировано до конца июня.

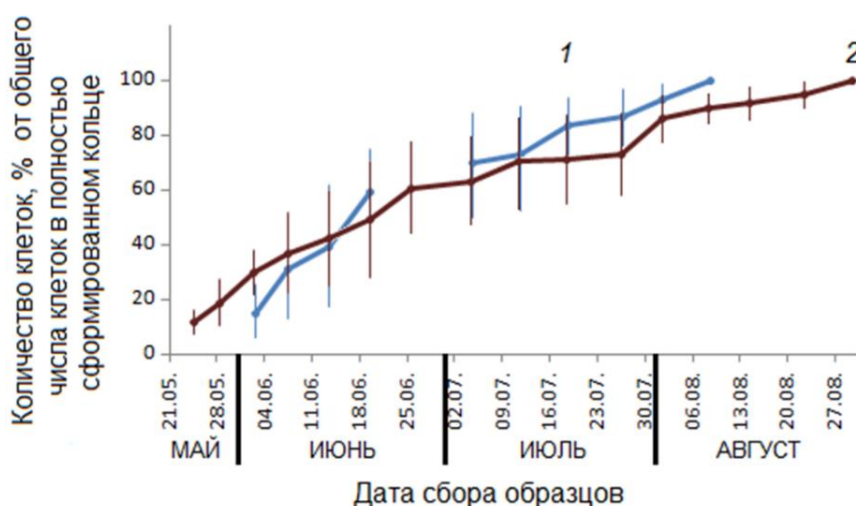


Рисунок 4.1.1.1.4. Изменение числа клеток (\pm стандартное отклонение) в годовичном кольце деревьев лиственницы в течение сезона роста 2011 г. (% от общего количества клеток в полностью сформированном кольце). 1 - плакор, 2 - поверхность надпойменной террасы (модифицировано из Брюханова, 2011).

Как известно для данного региона (Табакова и др., 2011; Kirdeyanov et al., 2013), особенности мест произрастания лиственных деревьев (микрорельеф, состав и величина напочвенного покрова, глубина деятельного горизонта почвы и др.) трансформируют степень воздействия внешних факторов на радиальный прирост деревьев. Так, было отмечено, что различия в напочвенном покрове исследуемых деревьев на участке PL и ST обуславливают различную степень прогревания поверхности почвы и глубину ее деятельного горизонта (Рисунок 4.1.1.1.5.).

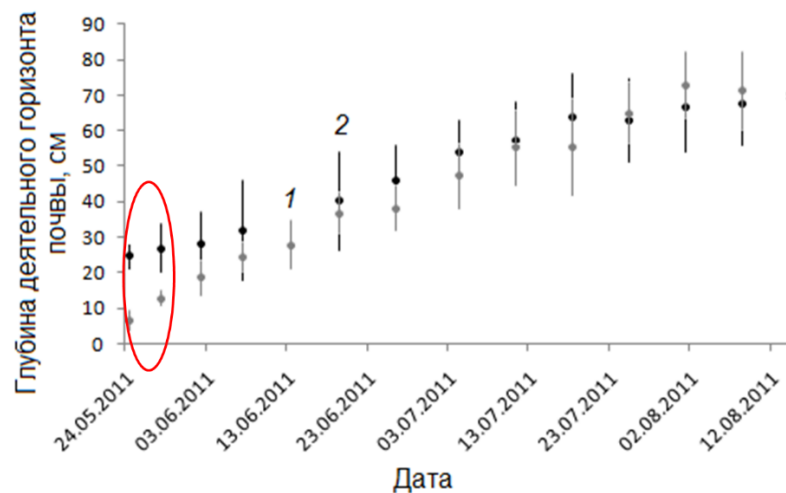


Рисунок 4.1.1.1.5. Глубина деятельного горизонта почвы (\pm стандартное отклонение): 1 - плакор, 2 - поверхность надпойменной террасы. Красным овалом обозначен период в начале роста со статистически значимыми различиями для двух участков (модифицировано из Брюханова, 2011).

Для деревьев, произрастающих на плакоре, пониженная температура почвы и небольшая глубина ее деятельного горизонта в начале вегетационного периода (Рисунок 4.1.1.1.6. А) являются причиной поздней инициации камбиальной активности, короткого срока его функционирования, и лимитируют количество образуемых клеток.

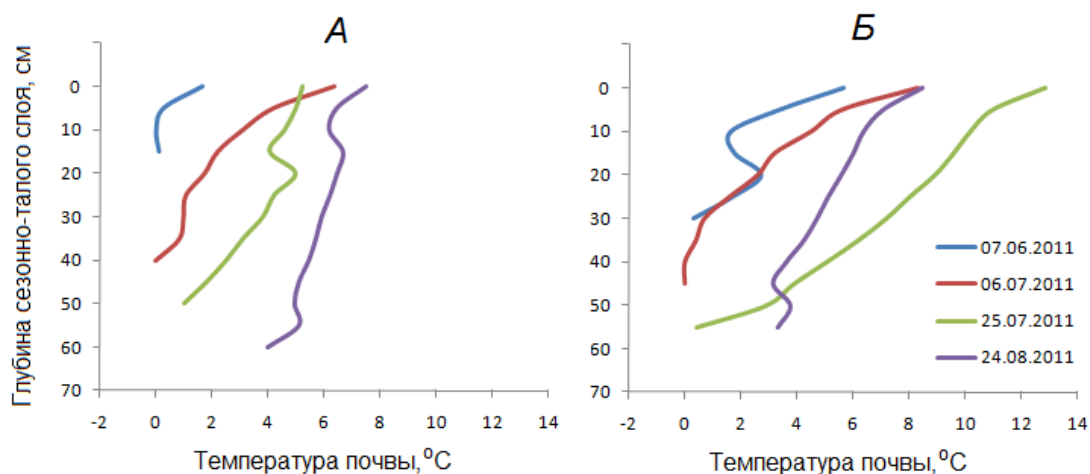


Рисунок 4.1.1.1.6. Температура почвы для разных горизонтов сезонно-талого слоя: *A* - плакор, *B* - поверхность надпойменной террасы (модифицировано из Брюханова, 2011).

На основе прямых измерений можно сделать вывод, что повышение температуры почвы в июне (Рисунок 4.1.1.1.6. *B*) на плакоре стимулировало продолжительность камбиальной активности и оказало значимое влияние на последующие стадии формирования древесины лиственницы Гмелина, что подтвердило гипотезу о тесной связи температурных условий почвы и радиального прироста деревьев. Данные наблюдений ксилогенеза позволили установить, что продолжительность каждой фазы формирования ксилемы на участке ST превышала от нескольких дней до трех недель такую для лиственницы, произрастающей на плакоре.

Следует отметить, что не только температура почвы, но и ее влажность оказывает значительное влияние на процессы роста деревьев. Механизм поступления осадков в почву в криолитозоне обусловлен величиной напочвенного покрова, который играет изолирующую функцию. В связи с тем, что на участке ST его толщина составила 2-5 см, атмосферные осадки беспрепятственно попадают в почву, способствуя более глубокому оттаиванию мерзлоты в течение сезона роста, что оказывает влияние на продолжительность процессов формирования ксилемы годовых колец лиственницы.

Рассматривая северные экосистемы, следует отметить, что древесина стволов деревьев может составлять до 90% их надземной биомассы (Kajimoto et al., 2010), а продуктивность непосредственно связана с величиной радиального прироста и количеством материала, используемого для построения клеточных стенок трахеид (Мелехов, 1979; Антонова, Стасова, 1990). В течение сезона роста 2011 г. деревьями с участка на плакоре было сформировано на 70% клеток ксилемы меньше, чем на

надпойменной террасе (Рисунок 4.1.1.1.7.). Учитывая идентичные климатические условия и разницу в гидротермических условиях почв на двух участках можно предположить, что под влиянием более высоких температур корнеобитаемого слоя почвы произойдет рост биомассы стволов лиственницы Гмелина.

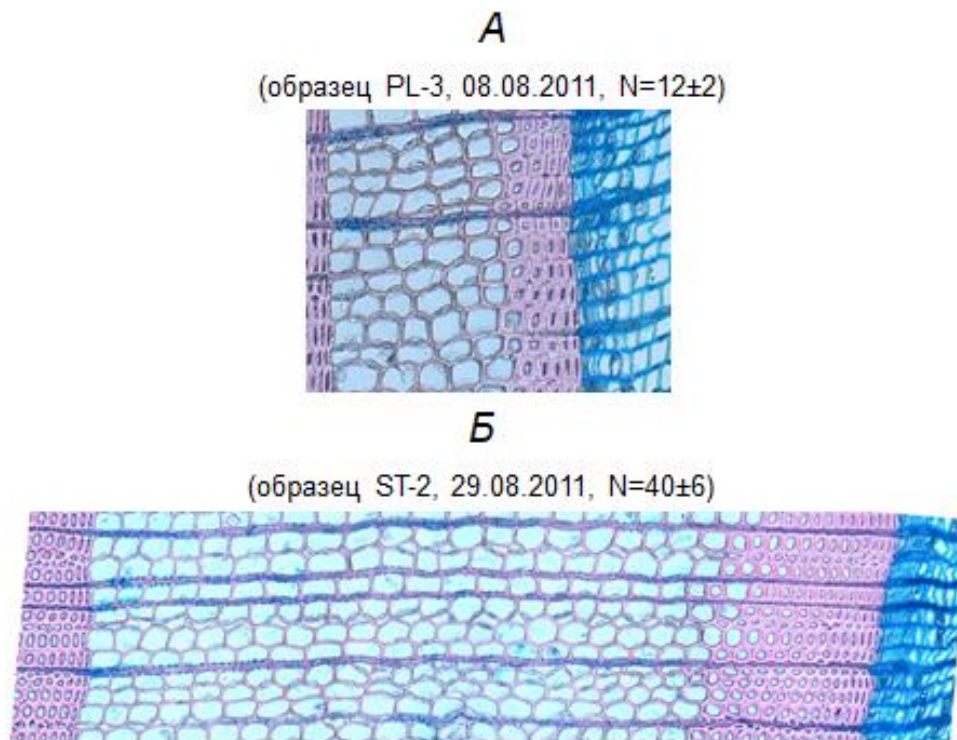


Рисунок 4.1.1.1.7. Фотографии микросрезов годовичных колец лиственницы Гмелина, сформированных в течение сезона роста 2011 г. *А* - плакор, *Б* - поверхность надпойменной террасы. *N* – количество клеток ксилемы в радиальном ряду \pm стандартное отклонение.

Полученные данные ксилогенеза для сезона роста 2011 года подтвердили, что определяющее влияние на начало и продолжительность различных фаз формирования древесины годовичных колец лиственницы Гмелина в исследуемых условиях произрастания оказывает температура почвы и глубина ее деятельного горизонта. Особенности топоэкологических условий двух выбранных участков обуславливают различия в скорости образования, растяжения и лигнификации трахеид годовичных колец лиственницы от нескольких дней до трех недель. В целом можно заключить, что при изменении гидротермического режима почв в криолитозоне будут происходить изменения в сезонном росте годовичных колец деревьев, оказывающие непосредственное влияние на их продуктивность.

4.1.1.2. Влияние погодных условий разных лет роста на формирование годовичных колец лиственницы Гмелина

Исследования сезонной динамики формирования годовичных колец лиственницы Гмелина, а также параметров анатомической структуры ксилемы, были продолжены и в 2012 г., что позволило сопоставить результаты ксилогенеза для разных по климатическим условиям лет (2011 и 2012 гг.) (Рисунок 4.1.1.2.1.).

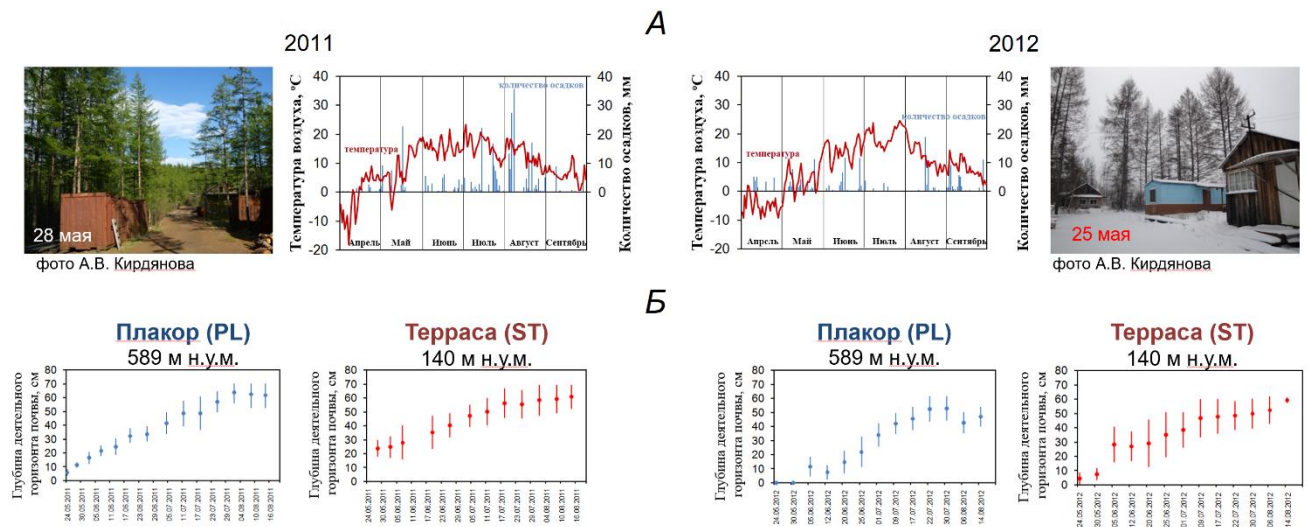


Рисунок 4.1.1.2.1. *А* – Фотографии начала сезона роста в районе исследования в конце мая, и графики сезонного хода температуры и количества осадков с апреля по сентябрь, и *Б* – глубина деятельного горизонта почвы (\pm стандартное отклонение) для двух исследуемых древостоев (PL – плакор, ST – поверхность надпойменной террасы).

В течение двух сезонов роста (еженедельно с конца мая по конец августа) сбор образцов древесины проводился 15 и 13 раз в 2011 и 2012 г., соответственно.

Подсчет количества клеток ксилемы в различных зонах формирующегося годовичного кольца лиственницы Гмелина были проведены для тонких (10 мкм) поперечных срезов древесины, полученных с помощью микротомы. Для последнего сезонного образца были измерены радиальные размеры трахеид (D), толщина клеточной стенки (CWT), тангентальные размеры клеток (T), по которым затем рассчитывались такие характеристики трахеид как площадь клеточной стенки (CWA), характеризующая накопление органического вещества клеточной стенкой, и площадь люмена (LUM), характеризующая водопроводящую способность трахеид.

Нетрудно видеть различия в сроках начала и продолжительности различных фаз формирования годичных колец лиственницы Гмелина в 2011 и 2012 гг. (Таблице 4.1.1.2.1.).

Таблица 4.1.1.2.1.

Продолжительность различных фаз формирования годичных колец лиственницы Гмелина в 2011 и 2012 году (PL – плакор, ST – поверхность надпойменной террасы, K_n и K_o – начало и окончание камбиальной активности, P_n и P_o – начало и окончание фазы растяжения трахеид, L_n и L_o – начало и окончание фазы лигнификации клеточной стенки, Z_n и Z_o – начало и окончание появления зрелых трахеид в ксилеме)

Год	Участок	24.05	28.05	02.06	07.06	13.06	19.06	26.06	05.07	12.07	19.07	26.07	01.08	08.08	14.08	22.08	29.08	07.09	13.09
2011	PL	K_n		P_n	L_n		Z_n	K_o	P_o				L_o	Z_o					
	ST			L_n		Z_n					P_o	K_o			L_o	Z_o			
2012	PL					K_n	P_n	L_n	Z_n	K_o	P_o			L_o	Z_o				
	ST		K_n		P_n		L_n	Z_n		K_o	P_o						L_o	Z_o	

В результате анализа наблюдений было установлено, что позднее начало камбиальной активности было обусловлено пониженной температурой воздуха и низкими температурами активного горизонта почвы весной 2012 г., что также привело к более позднему началу каждой фазы ксилогенеза. Однако, несмотря на относительно неблагоприятные условия начала вегетационного периода в 2012 г. и запаздывание процессов растяжения и лигнификации на 1-2 недели, в течение сезона роста произошла компенсация (за счет благоприятных условий летних месяцев), и количество сформированных клеток в годичных кольцах лиственницы Гмелина соответствовало таковому для 2011 г. Следует отметить, что не только параметры ширины годичных колец (и количество трахеид) были относительно близки для разных по климатическим условиям лет, но также и анатомические параметры клеток ксилемы характеризовались схожими значениями (Рисунок 4.1.1.2.2., Таблица 4.1.1.2.2.).

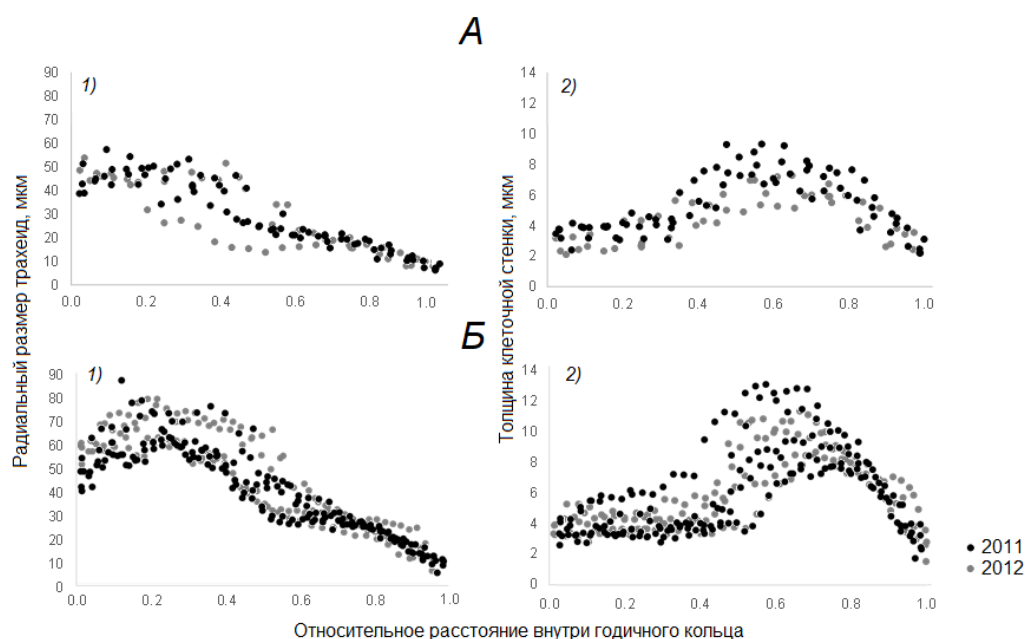


Рисунок 4.1.1.2.2. Изменение радиального размера трахеид (1) и толщины клеточной стенки (2) внутри годовых колец лиственницы Гмелина, сформированных в 2011 и 2012 гг. относительно расстояния внутри годовичного кольца на плакоре (А) и поверхности надпойменной террасы (Б).

Таблица 4.1.1.2.2.

Среднеарифметические показатели параметров трахеид лиственницы Гмелина, сформированной в 2011 и 2012 гг. (PL – плакор, ST – поверхность надпойменной террасы, ШГК – ширина годовичного кольца; LD – радиальный размер люмена; D – радиальный размер трахеиды; CWT – толщина клеточной стенки)

Год	Участок	ШГК, мкм	Число клеток в ряду	LD, мкм	D, мкм	CWT, мкм
2011	PL	403	12±2	21.4	30.0	4.3
	ST	1716	40±6	34.0	46.4	6.2
2012	PL	460	13±4	20.0	30.4	5.2
	ST	1523	37±10	28.0	41.4	6.7

Полученные для двух разных по климатическим условиям лет результаты могут быть обусловлены так называемым компенсационным механизмом (Cunyu et al., 2019). Авторы проводили исследования скорости и продолжительности формирования годовичных колец лиственницы европейской и ели европейской на нескольких участках вдоль высотного трансекта в Швейцарских Альпах. Ими было установлено, что

кинетические параметры ксилогенеза (скорость и продолжительность) компенсируют друг друга. То есть при укороченном сезоне роста (и продолжительности различных фаз ксилогенеза), увеличивается скорость их прохождения, и наоборот, при более продолжительном сезоне роста наблюдается замедление процессов формирования годичных колец. Однако, эффект компенсации в основном работает для клеток зоны ранней древесины, и отсутствует для процесса утолщения клеточной стенки трахеид в зоне поздней древесины (Cuny et al., 2014), формирование клеток которой в большей степени зависит от текущих климатических условий (в частности, температуры воздуха), что является очевидным основанием для использования параметров поздней древесины (максимальной плотности древесины или размера клеточных стенок трахеид) в дендроклиматических исследованиях. В целом, несмотря на компенсационный механизм, анатомическая структура годичных колец, сформированных при разных термических условиях, различна. Деревья, произрастающие в более холодных местообитаниях характеризуются меньшим размером трахеид, меньшим размером люмена и толщиной клеточной стенки.

Данные ксилогенеза лиственницы Гмелина за 2011 и 2012 гг. были использованы в глобальном исследовании формирования годичных колец хвойных видов в Северном полушарии (Cuny et al., 2015). В результате работы было установлено, что накопление стволовой древесной биомассы отстает от увеличения диаметра стволов деревьев более чем на один месяц. Задержка во времени ставит под вопрос эквивалент данных радиального прироста стволов деревьев и увеличения древесной биомассы. Также следует отметить, что эти два процесса демонстрируют дифференциальную чувствительность к условиям окружающей среды.

4.1.2. Сезонное формирование годичных колец лиственницы сибирской и сосны обыкновенной в зоне южной тайги Средней Сибири

Основной целью исследования (Калинина и др., 2019) было установить влияние температуры воздуха на сроки инициации камбиальной активности лиственницы сибирской (хвойного листопадного вида) и сосны обыкновенной (хвойного вечнозеленого вида), произрастающих на двух участках высотного трансекта в низкогорном и среднегорном поясах южной тайги (Лалетино – LAL (200 м н.у.м.) и Нарым – NAR (536 м н.у.м.), соответственно), а также оценить различия в скорости формирования годичных колец исследуемых видов деревьев в рассматриваемых местообитаниях.

Проведение исследований на участках вдоль высотных трансектов (Körner 2007; Moser et al., 2010) представляет особое экологическое значение для интерпретации отклика деревьев на прошлые и прогнозируемые изменения климата, так как начало и продолжительность роста деревьев меняются в течение сезона в зависимости от положения исследуемых древостоев (высоты над уровнем моря) и обусловленных этим температур воздуха (до 0.5 °C каждые 100 м высоты). Для условий, где фиксируется значительное потепление климата весеннего периода в последние десятилетия, и температура воздуха становится определяющим фактором при установлении сроков начала и продолжительности вегетационного периода (Овчинникова и др., 2011), такой дизайн исследований позволяет оценить изменения прироста основных лесобразующих пород деревьев, которые могут быть вызваны потеплением климата.

Камбиальная зона исследуемых деревьев в 2012 г. в состоянии покоя (весной и осенью) состояла из 4-8 клеток. С 12 мая, синхронно для двух исследуемых видов на участке LAL, было отмечено начало деления клеток камбия. Сумма температур воздуха за 10 дней, предшествующих делению, составила 79.34 °C, а сумма температур поверхности почвы 38.17 °C (данные с локальной метеостанции LAL). На участке NAR (536 м над ур. м.) камбиальная активность лиственницы началась 18 мая, а у сосны на неделю позже, при сумме средних температур воздуха и поверхности почвы 64.6 и 46.9 °C, соответственно (для периода с 15 по 24 мая, данные с локальной метеостанции NAR) (Рисунок 4.1.2.1. и 4.1.2.2.).

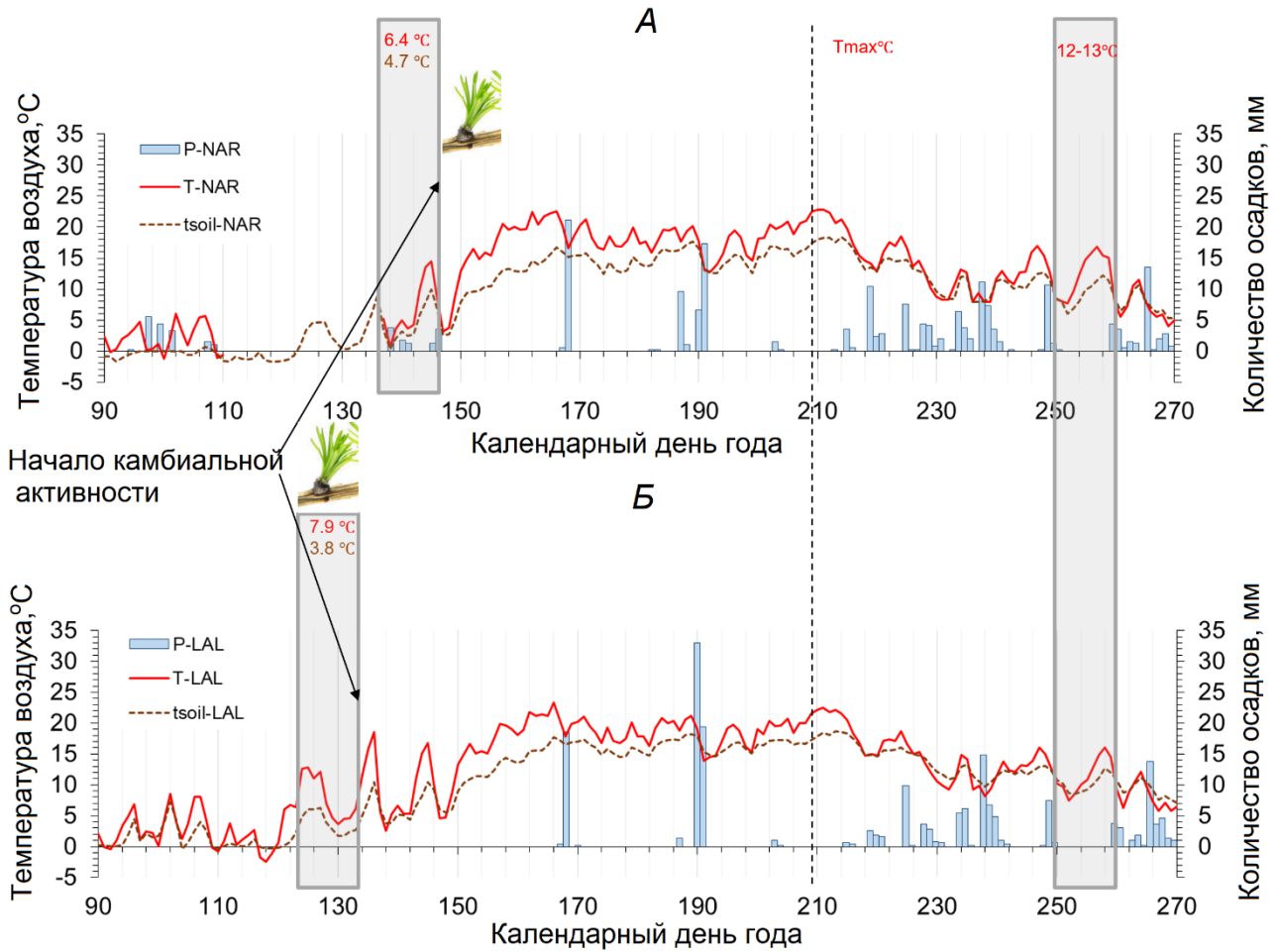


Рисунок 4.1.2.1. Суточные изменения температуры воздуха (T), температуры поверхности почвы (t_{soil}) и количества осадков (P) с локальных метеостанций на участках Нарым (A , пробел в метеоданных с 23.04.2012 по 14.05.2012) и Лалетино (B). Серыми прямоугольниками выделен 10-тидневный период до начала камбиальной активности и до завершения формирования годичных колец. Штриховой линией обозначен период с максимальными температурами воздуха. Схематично обозначен период распускания хвои лиственницы (модифицировано из Калинина и др., 2019).

Продолжительность камбиальной активности наблюдалась в течение 63 дней для двух видов с участка NAR и 70 и 77 дней – для лиственницы и сосны соответственно с участка LAL (Рисунок 4.1.2.2.).

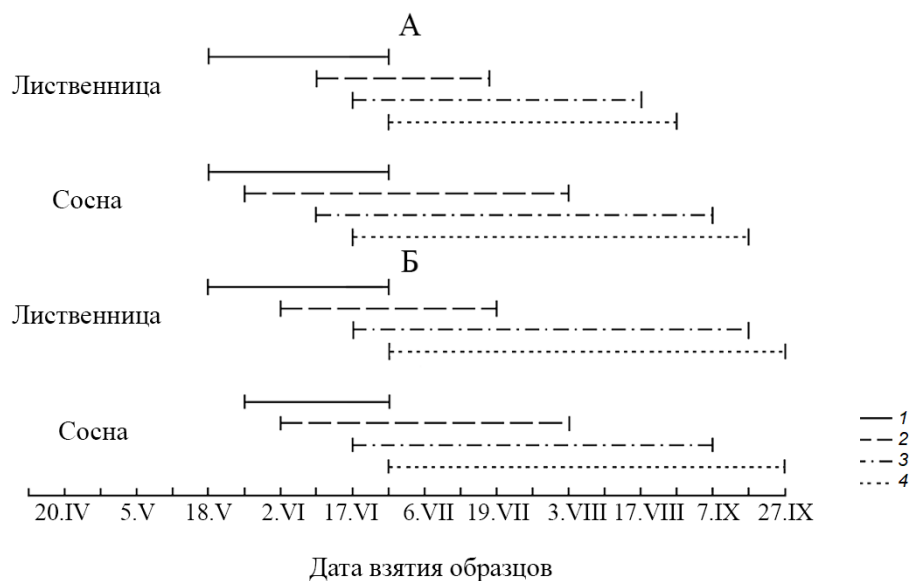


Рисунок 4.1.2.2. Продолжительность различных фаз формирования годичных колец лиственницы сибирской и сосны обыкновенной в 2012 г. А – Лалетино, Б – Нарым. 1 – камбиальная активность, 2 – растяжение трахеид, 3 – утолщение и лигнификация клеточных стенок, 4 – появление зрелых трахеид.

В этот период среднее количество клеток в зоне для деревьев лиственницы составило 9, а для сосны 11 на каждом из участков. Максимальная активность камбиальной зоны деревьев на участке NAR наблюдалась на неделю раньше (25 мая) по сравнению с участком LAL (2 июня), в это же время появились первые клетки ксилемы в зоне растяжения. Окончание камбиальной активности было зафиксировано в конце июля и совпало с периодом максимальных среднесуточных температур воздуха (до 22.16 °С, Рисунок 4.1.2.1.). Процесс растяжения закончился у лиственницы на участке Лалетино 27 июля, а у остальных деревьев на двух участках одновременно 3 августа.

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

С 17 июня у сосны обыкновенной, произрастающей на участке LAL, наблюдалось появление зрелых трахеид с полностью сформированной вторичной клеточной стенкой.

Для участка NAR данный процесс был синхронным для двух исследуемых видов, и также как и для лиственницы сибирской с участка LAL наблюдался с 26 июня. Завершилось формирование годичного кольца на участке LAL у лиственницы 7 сентября, у сосны – на неделю позже, на участке NAR – 14 сентября у лиственницы и 27 сентября у сосны. Несмотря на положение исследуемых участков вдоль высотного трансекта и вызванные этим различия температурного режима, продолжительность сезона роста (от активации камбия до завершения лигнификации клеточных стенок трахеид поздней древесины) для низкогорного (LAL) и среднегорного (NAR) участков была одинакова и составила 118 дней для деревьев лиственницы и 125 дней – для деревьев сосны.

В течение сезона роста 2012 г. относительно широкие кольца (более 1 мм) были сформированы деревьями сосны на двух исследуемых участках (Таблица 4.1.2.1.).

Таблица 4.1.2.1.

Среднеарифметические показатели параметров трахеид лиственницы сибирской и сосны обыкновенной, сформированных в 2012 г. LAL – Лалетино; NAR – Нарым; *LASI* – лиственница сибирская; *PISY* – сосна обыкновенная; *ШГК* – ширина годичного кольца; *LD* – радиальный размер люмена; *D* – радиальный размер трахеиды; *CWT* – толщина клеточной стенки; *EW/LW* – соотношение ранней и поздней древесины (Калинина и др., 2019)

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

В связи с высокой корреляцией между шириной кольца и количеством клеток, его образующих, максимальное количество клеток (56) также соответствует данному виду. В среднем количество сформированных трахеид в годичном кольце сосны для четырех деревьев составило 33. При этом параметры трахеид (толщина клеточной стенки и радиальный размер клетки) отличались у деревьев с разных участков не только по средним значениям по кольцу (Таблица 4.1.2.1., Рисунок 4.1.2.3.), но и отдельно для зоны

ранней ($D_{ew} = 35.6$ и 37.0 мкм, $CWT_{ew} = 3.3$ и 3.0 мкм) и поздней ($D_{lw} = 20.2$ и 17.3 мкм, $CWT_{lw} = 5.6$ и 4.8 мкм) древесины для участков LAL и NAR соответственно, что в свою очередь отразилось на ширине каждой зоны.

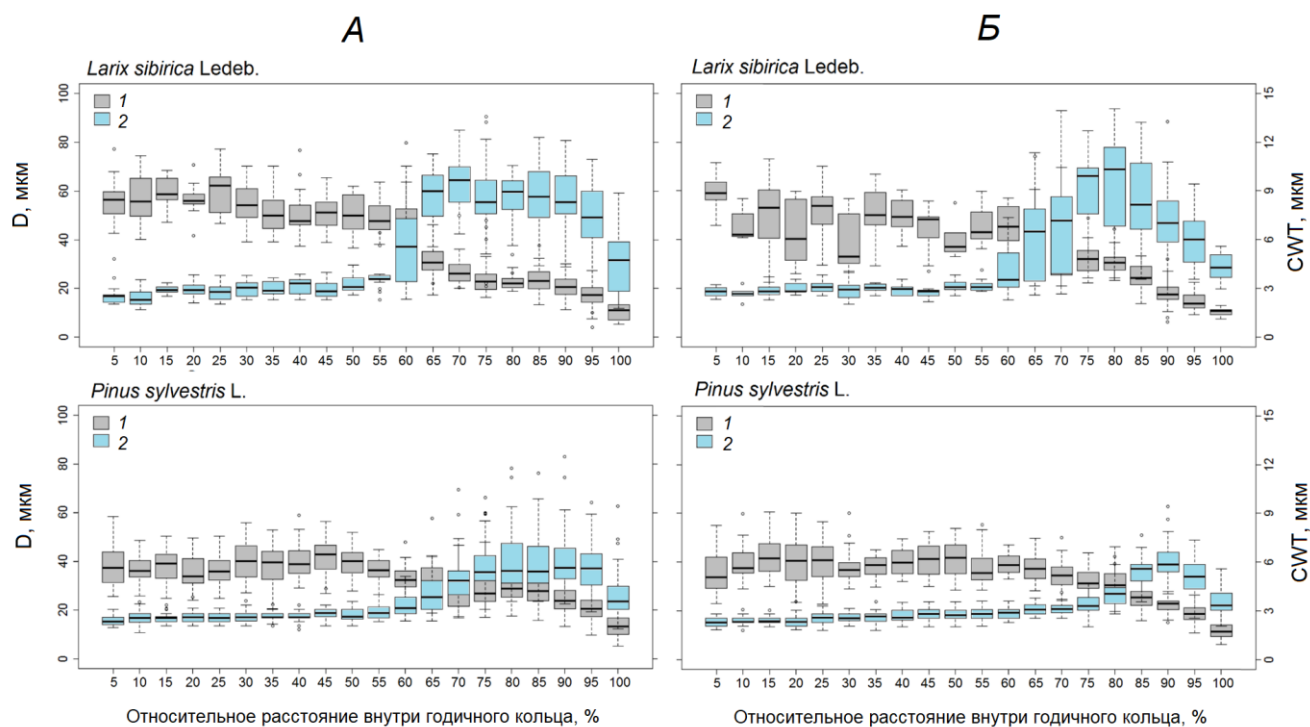


Рисунок 4.1.2.3. Диаграмма размаха (boxplot) изменений радиального размера трахеид (1) и толщины их клеточной стенки (2) внутри годичных колец лиственницы и сосны, сформированных в 2012 г. с шагом 5% относительно расстояния внутри годичного кольца. А – участок Лалетино, Б – участок Нарым. Линией внутри блока диаграммы показана медиана, размер блока определен нижним и верхним квартилем (25% и 75% выборки, соответственно), отклонения - минимальное и максимальное значение выборки, точки за пределами – выбросы (модифицировано из Калинина и др., 2019).

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

Ранее для периода с 1947 по 2011 гг. было установлено (Кнорре, Конурбаева, 2012; Конурбаева, 2012), что рост сосны обыкновенной в районе исследования определяется

весенними температурами ($R = 0.30 - 0.42$, $p < 0.05$), тогда как для лиственницы сибирской значимую роль играет температура июня ($R = 0.33$, $p < 0.05$). Такие различия авторы связывают с тем, что физиологически активные процессы (водопроведение, фотосинтез и др.) у сосны и лиственницы могут начинаться в разное время за счет необходимости ежегодного формирования нового фотосинтезирующего аппарата у последней. Однако начало именно камбиальной активности, по полученным нами данным, наступает практически одновременно у двух видов (участок Лалетино), либо фиксируется запаздывание прироста сосны на одну неделю по сравнению с лиственницей (участок Нарым). Это соответствует данным, указывающим на более ранние сроки наступления фенологических этапов развития хвои у лиственницы по сравнению с сосной (Овчинникова и др., 2011). Данное явление может быть обусловлено не только наличием или отсутствием фотосинтетического аппарата у деревьев, но и перераспределением резервных ассимилятов внутри растения при инициации тех или иных процессов (Charpin et al., 1990). Количество осадков оказывает значимое влияние на прирост сосны в июне ($R = 0.30$, $p < 0.05$), тогда как для лиственницы значимых корреляций между шириной годичных колец и осадками не обнаружено.

Влияние температуры почвы на начало камбиальной активности и прирост древесных растений имеет сложный характер (Landhausser et al., 2001; Rossi et al., 2007; Lupi et al., 2012) несмотря на то, что при росте температуры воздуха соответственно увеличивается и температура почвы. Нижний порог этого параметра широко известен в пределах 3–5 °C (Körner, 2003), хотя для трех хвойных видов Канады, основываясь на прямых измерениях, вероятность наступления камбиальной активности была рассчитана при минимальной, средней и максимальной температуре почвы на глубине 15 см равной 0.2 – 4.5 °C, 2.6 – 7.5 °C и 8.3 – 12.6 °C соответственно (Rossi et al., 2007). Полученные данные для участков LAL и NAR, где среднесуточная температура поверхности почвы за десятидневный период до начала камбиальной активности составила 3.8 и 4.7 °C, соответственно, а температура почвы на глубине 20 см на участке Нарым была равна 0.6 °C, схожи с ранее опубликованными результатами исследований (Rossi et al., 2007). Данные о начале сезона роста сосны и лиственницы при средней за 10-дневный период температуре воздуха 7.9 и 6.5 °C на участках Лалетино и Нарым также соответствуют ранее опубликованным результатам для деревьев бореальной зоны (Rossi et al., 2007,

2008b), когда начало камбиальной активности происходит при достижении среднесуточных температур 6–8 °С.

Ранее для лиственницы европейской вдоль высотного трансекта в Альпах было установлено, что запаздывание начала камбиальной активности составило 3–4 дня на каждые 100 м н.у.м. (Moser L. et al., 2010). Схожие результаты получены нами для деревьев сосны, когда начало сезона роста было зафиксировано для высокогорного участка на 13 дней позже, чем для низкогорного. Для лиственницы запаздывание составило только 6 дней.

Согласно ряду исследований (Oribe, Kubo, 1997; Uggla et al., 2001; Oribe et al., 2003), влияние температуры воздуха на реактивацию камбиальных тканей происходит опосредованно через активацию и перенос ауксина внутри стебля, при этом низкие весенние температуры могут замедлять как его биосинтез, так и транспорт. Источниками ауксина являются апикальные меристемы, в том числе почки, развивающаяся хвоя и побеги (Savidge, 1988; Sundberg, Uggla, 1998), в связи с чем согласованность фенологии хвои и начала ксилогенеза представляет собой особый интерес (Rossi et al., 2009; Swidrak et al., 2013). Несмотря на очевидную связь этих двух процессов, ранее полученные результаты противоречат друг другу. Исследование лиственницы европейской на высотном трансекте в швейцарских Альпах (Moser et al., 2010) показало, что радиальный рост деревьев начинается на 3–4 недели после распускания хвои, тогда как для хвойных Италии и Канады обнаружена другая последовательность (Rossi et al., 2009; Zhai et al., 2012). В исследовании на участке Лалетино начала распускания хвои лиственницы (Должковая, 2012) было на неделю позже, чем зафиксировано деление камбиальных клеток, тогда как для лиственницы с участка Нарым эти две фазы совпали. В целом периоды между фазами распускания хвои лиственницы (распускание почек, начало разворачивания и полное разворачивание хвои) для участка LAL были короче (2 дня), чем для участка NAR (4 дня).

Следует отметить, что ранее опубликованные данные о лимитировании роста деревьев температурой воздуха в конце вегетационного периода, когда она опускается до среднесуточных значений 8–9 °С (Rossi et al., 2009), соответствуют только для сосны с участка Нарым. Непосредственно перед окончанием сезона роста лиственницы с двух участков, а также сосны с участка Лалетино (когда все клетки полностью закончили лигнификацию клеточных стенок), средняя температура все еще достигала 12–13 °С.

В связи с тем, что основным лимитирующим рост деревьев фактором в зоне южной тайги является температура воздуха, достаточно сложно установить влияние количества осадков на начало и продолжительность камбиальной активности, а также на процессы формирования годичного кольца деревьев. Чтобы получить достоверные результаты, необходимо продолжить мониторинг сезонного роста годичных колец и использовать наблюдения для нескольких лет (или сезонов роста).

Несмотря на широко известную видовую особенность изменчивости радиального размера люмена и клеточной стенки трахеид, при которой сосна характеризуется меньшим размером клеток ранней древесины, но более широкой переходной зоной, тогда как для лиственницы как таковая переходная между ранней и поздней древесиной зона почти отсутствует, о внутрисезонной динамике анатомических параметров ксилемы для одного и того же вида вдоль высотного трансекта известно мало. Так, основные различия как сосны, так и лиственницы для разных участков наблюдались в соотношении зон ранней и поздней древесины, обусловленные изменением толщины клеточной стенки при относительно схожих размерах люмена (Таблица 4.1.2.1, Рисунок 4.1.2.3). При этом более широкая клеточная стенка трахеид и в целом ширина поздней древесины были характерны для деревьев на участке LAL. На основании ранее полученных результатов о влиянии климатических условий на радиальный рост исследуемых видов (Кнорре, Конурбаева, 2012; Конурбаева, 2012) и том факте, что в 2012 г. в период с мая по август был на 3 °С теплее и на 42% суше по сравнению со средним для 1947–2016 гг., можно предположить, что при оптимальных условиях радиальный прирост деревьев и анатомическая структура годичных колец сосны и лиственницы будет значительно отличаться от сформированных в 2012 г.

Полученные данные подтверждают влияние температуры воздуха и почвы на начало ксилогенеза сосны обыкновенной и лиственницы сибирской, при этом для среднегорного участка деление камбиальных клеток начинается при относительно низких температурах, по сравнению с низкогорным участком. Завершение камбиальной активности совпадает с периодом максимальных температур воздуха. Несмотря на различия в продолжительности камбиальной активности до двух недель, в целом длина сезона роста для двух участков была схожей и составила 118 дней для лиственницы и 125 дней для сосны, соответственно. Данные анатомических параметров трахеид исследуемых видов подтверждают как видовую специфичность, так и влияние условий

произрастания на рост лиственницы сибирской и сосны обыкновенной вдоль высотного трансекта.

К полученным ранее данным (Кнорре, Конурбаева, 2012; Конурбаева, 2012) для сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), произрастающей на среднегорном участке, была применена модель Ваганова-Шашкина (Ваганов, Шашкин, 2000) с помощью VS-осциллоскопа (Shishov et al., 2016) для того, чтобы получить информацию о лимитирующих рост факторах с высоким временным разрешением. Период калибровки был выбран с 2000 по 2014 г. для того, чтобы исключить смешанный климатический сигнал, вызванный относительным повышением температуры воздуха, по сравнению с предыдущим периодом. Для калибровочного периода была получена значимая положительная корреляция ($R = 0.52$, $p < 0.005$) и синхронность 78.6 % между исходной древесно-кольцевой хронологией и смоделированной кривой роста (Рисунок 4.1.2.4.). Входящие параметры модели приведены в Таблице 4.1.2.2.

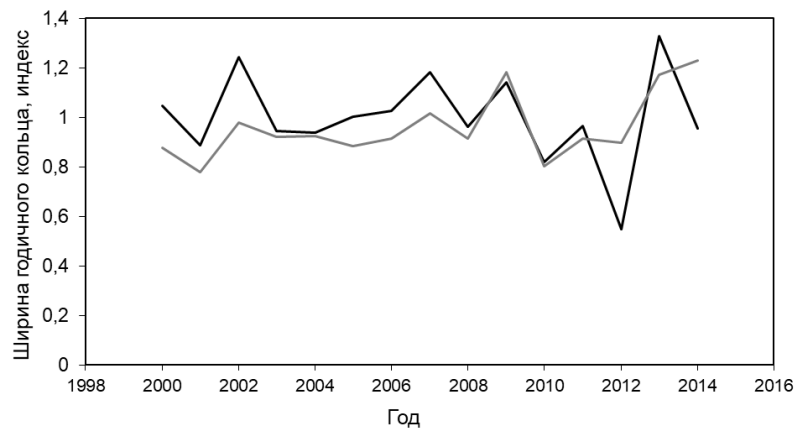


Рисунок 4.1.2.4. Изменчивость ширины годичных колец исходной древесно-кольцевой хронологии (серая линия) и смоделированной кривой роста (черная линия).

Таблица 4.1.2.2.

Входящие параметры модели Ваганова-Шашкина для использования моделирования годовичного прироста сосны обыкновенной в программе VS-Oscilloscope

№	Параметр и описание	Значение
1	T1 - Minimum temperature for tree growth	6.0000
2	T2 - Lower end of range of optimal temperatures	19.0000
3	T3 - Upper end of range of optimal temperatures	22.0000
4	T4 - Maximum temperature for tree growth	32.0000
5	W4 - Maximum soil moisture for tree growth	0.4000
6	Coefficient of temperature modulation T+b6	0.0000
7	Tm - Sum of temperature for start soil melting	90.0000
8	sm1 - First coefficient of soil melting	2.0000
9	sm2 - Second coefficient of soil melting	0.0145
10	Wo - Initial soil moisture	0.3000
11	Pmax - Maximum daily precipitation for saturated soil	54.0000
12	Wmin - Minimum soil moisture (wilting point)	0.1000
13	lr - Root depth	600.0000
14	C2 - First coefficient for calculation of transpiration	0.1300
15	C3 - Second coefficient for calculation of transpiration	0.1250
16	C1 - Fraction of precip. penetrating soil	0.4500
17	W1 - Minimum soil moisture for tree growth	0.1300
18	W2 - Lower end of range of optimal soil moisture	0.2000
19	W3 - Upper end of range of optimal soil moisture	0.3000
20	W4 - Growth is stopped at this soil moisture	0.0900
21	Cd - Coefficient for water drainage from soil	0.0060
22	Tg - Sum of temperature to start growth	100.0000
23	Sno - Initial snowpack	0.0000
24	Rate of snow melting	83.4402
25	Minimum temperature snow melting	-2.0000
26	Temperature correction on elevation	1.0000
27	This parameter is changed by program	0.0000
28	Coefficient of precipitation modification	1.0000

Модельные расчеты средней интегральной скорости роста позволили сделать вывод, что в среднем сезон роста сосны обыкновенной начинается на 135 день года (15 мая) и заканчивается в 270 день года (конец сентября). Продолжительность сезона роста составляет 135 дней. Данные результаты совпадают с полученными ранее данными ксилогенеза (Калинина и др., 2019). Так, начало камбиальной активности у сосны наблюдалось с 12 мая, а завершилось формирование годичного кольца (с полностью лигнифицированными клеточными стенками трахеид) 27 сентября. Таким образом,

наблюдаемая и расчетная продолжительность сезона роста для сосны обыкновенной отличается не более чем на 10 дней.

Данные средних частных скоростей роста, зависящих от температуры воздуха и влажности почвы, позволили заключить, что в исследуемых условиях произрастания радиальный прирост сосны обыкновенной лимитируется температурой воздуха (Рисунок 4.1.2.5.) в течение всего периода роста.

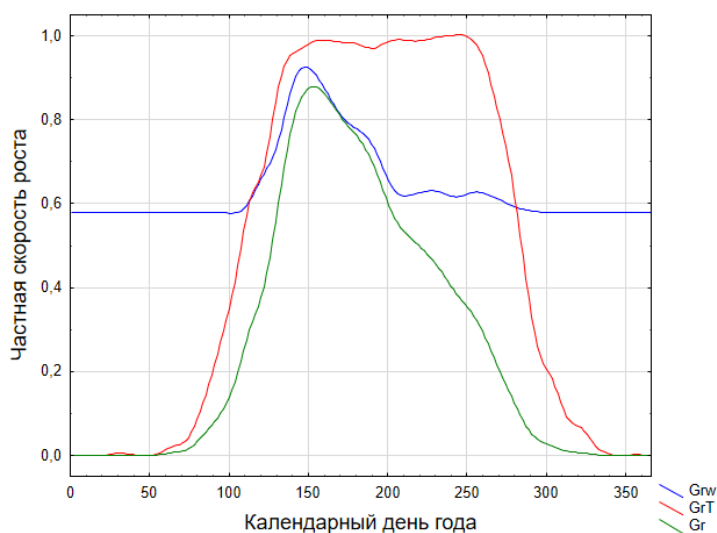


Рисунок 4.1.2.5. Средние частные скорости роста сосны обыкновенной в зависимости от температуры (GrT) и влажности почвы (Grw), полученные для периода с 2000 по 2014 гг.

В исследуемом регионе применение VS-модели в дальнейшем может помочь установить и объяснить наблюдаемые закономерности динамики роста сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.), произрастающих на двух участках высотного трансекта (200 и 536 м над ур. м.). Результаты моделирования позволят получить набор данных, определяющих степень влияния температуры воздуха и/или количества осадков (влажности почвы) на формирование годичных колец с высоким временным разрешением, а также установить даты начала и окончания вегетационного периода. Прямые данные сезонных наблюдений (активность камбия, прохождение клетками фаз растяжения, утолщения клеточных стенок и лигнификации) позволят провести верификацию модели для данных условий. Полученные закономерности позволят оценить влияние текущего и ожидаемого изменения климата на рост деревьев, и установить видовые особенности отклика разных видов деревьев на погодные условия в течение сезона роста с суточным временным разрешением.

4.1.3. Особенности ксилогенеза сосны обыкновенной в лесостепи Южной Сибири

Для зоны лесостепи (Малая Минуса, 53°43' с.ш., 91°47' в.д., 251 м н.у.м) были получены данные формирования годичных колец сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) для двух сезонов роста 2013 и 2014 гг.

В 2013 г. были исследованы образцы с 15 доминантных деревьев, собранных 18 раз в течение сезона роста. Всего было получено 270 препаратов древесины. Такое количество материала было получено для территории Сибири и в целом для России впервые, что обусловлено трудоемким и времязатратным процессом лабораторной подготовки. Для каждого препарата были получены данные формирования ксилемы: начало, продолжительность и окончание камбиальной активности, фаз растяжения трахеид, утолщения клеточной стенки, появления зрелых трахеид в кольце (Рисунок 4.1.3.1.).

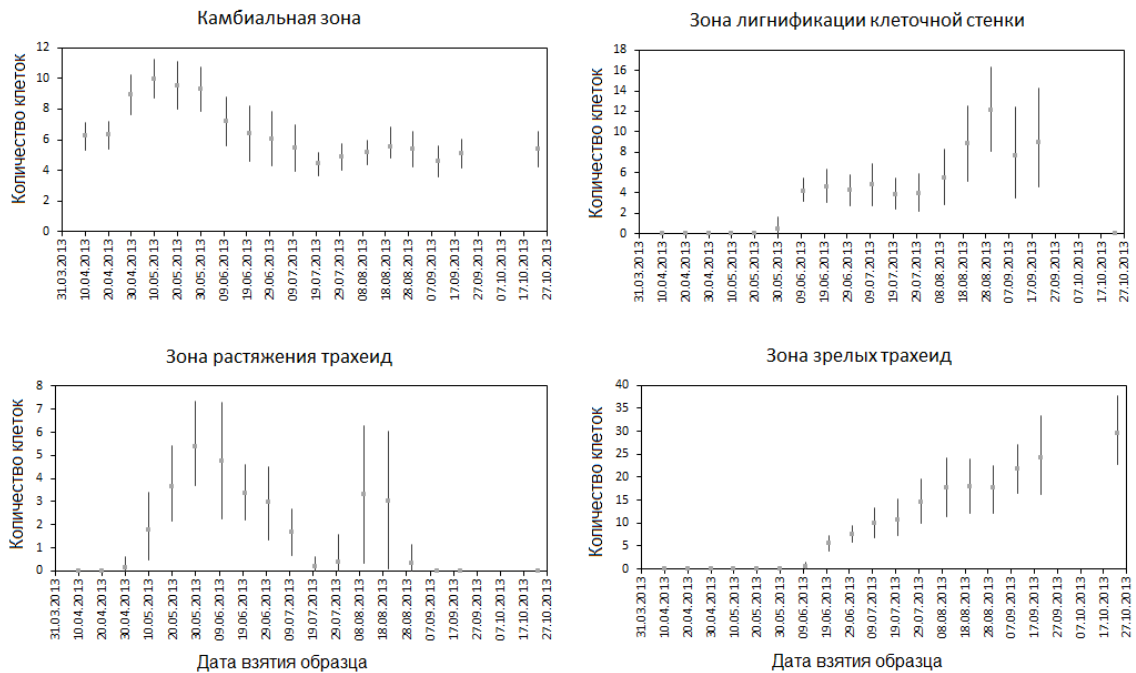


Рисунок 4.1.3.1. Усредненное количество клеток (\pm стандартное отклонение) в различных зонах годичного кольца сосны обыкновенной течение сезона роста: камбиальная зона, зона растяжения трахеид, зона первичной лигнификации клеточной стенки, зона зрелых трахеид.

Полученные данные сезонного формирования годичных колец сосны обыкновенной (начало, продолжительность и окончание камбиальной активности, фаз

растяжения трахеид, утолщения их клеточной стенки, появления зрелых трахеид в кольце, а также общая динамика клеток) были использованы для сопоставления с модельными данными (Popkova et al., 2018). Модель Ваганова-Шашкина (Ваганов, Шашкин, 2000) была откалибрована для периода с 1960 по 2013 гг. с помощью VS-осциллоскопа (Shishov et al., 2016). Корреляция между смоделированной и индексированной хронологией по ширине годовых колец для калибровочного периода составила 0.55 ($p < 0.001$), синхронность 71% (Popkova et al., 2018; Tychkov et al., 2018). Согласно модели, вегетационный период на участке составил 131 ± 12 дней, и продлился от начала мая до конца сентября 2013 г., что согласуется с результатами прямых наблюдений. Рост деревьев в основном был лимитирован недостатком увлажнения в течение сезона роста. Корреляция между полученными данными камбиальной активности для сезона роста 2013 г. и модельными расчетами составила 0.93 ($p < 0.001$) (Popkova et al., 2018). Понижение камбиальной активности в течение сезона роста и ее возобновление, обусловленное засушливым периодом с последующим выпадением осадков, отразилось схожим образом и на числе клеток в зоне растяжения, их размерах и следующей за этим лигнификации клеточной стенки трахеид. Из 15 исследуемых нами деревьев, для которых проводился мониторинг сезонного роста, 13 в итоге сформировали относительно широкое годовичное кольцо с ярко выраженной флуктуацией плотности древесины (ложным кольцом) (Рисунок 4.1.3.2.), тогда как 2 других дерева сформировали узкое кольцо с обычным строением ксилемы (большие клетки в зоне ранней древесины, и маленькие – в поздней). Следует отметить, что для узких колец продолжительность ксилогенеза была значительно ниже, чем для широких колец.

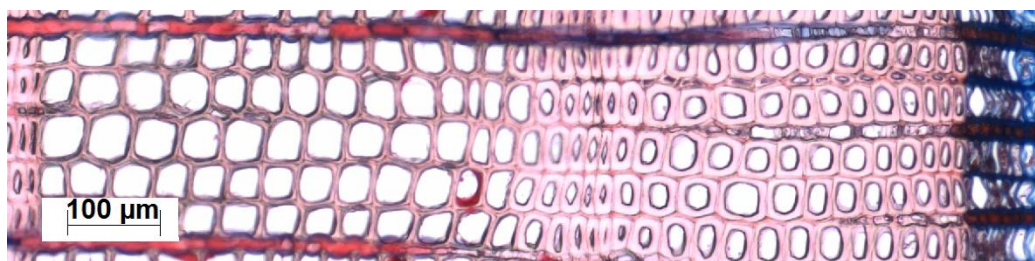


Рисунок 4.1.3.2. Годичное кольцо, сформированное в 2013 г. сосной обыкновенной, произрастающей в лесостепной зоне Хакасии (Popkova et al., 2018).

Полученные результаты стали основанием для гипотезы, что формирование флуктуаций плотности древесины может быть обусловлено скоростью роста годичного кольца, т.е. деревья с низкой скоростью роста не способны восстановить рост после экстремальной засухи (Popkova et al., 2018). Схожие результаты были получены для хвойных видов деревьев в засушливом средиземноморском климате (Campelo et al., 2015; De Micco et al., 2016 a, б).

Одним из наиболее важных вопросов изучения процесса формирования древесины, вызванного недостатком данных в связи с трудоемкостью полевых и лабораторных исследований, остается то, как возраст деревьев может влиять на скорость роста и продолжительность различных фаз формирования ксилемы. Несколько работ (Свидерская, 1999; Кищенко, 2014; Rossi et al., 2008b; Vieira et al., 2018) подробно рассмотрели этот аспект, и сделали заключение, что молодые деревья начинают вегетацию раньше, растут быстрее (формируют большее количество клеток за сезон), с более длительным прохождением каждой фазы килогенеза, и более чувствительны к изменениям окружающей среды (например, чаще формируя ложные кольца (Campelo et al., 2015)), по сравнению со старыми деревьями. В свою очередь предполагается, что расхождение в сроках различных фаз формирования ксилемы обуславливает расхождение в климатическом сигнале, фиксируемом различными параметрами годичного кольца (его шириной, анатомическими параметрами трахеид и др.) (Ваганов, Шашкин, 2000; Connor, Lanner, 1990). Однако дендроклиматические исследования разновозрастных древостоев как подтверждают, так и опровергают эту гипотезу (Carrer, Urbinati, 2004).

Целью исследования было установить особенности сезонного формирования годичных колец сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), произрастающей в зоне лесостепи Южной Сибири, для деревьев двух возрастных групп (30 и 95 лет), и получить данные камбиальной активности, динамики сезонной продукции клеток, роста их растяжением и утолщения клеточной стенки трахеид. А также сопоставить анатомическую структуру образованных годичных колец у деревьев разного возраста.

Как было установлено ранее (Бабушкина и др., 2011) радиальный рост старых деревьев сосны обыкновенной на исследуемой территории Южной Сибири лимитируется

повышенной температурой воздуха в июне. С количеством осадков статистически значимой корреляции обнаружено не было.

Камбиальная зона исследуемых деревьев в состоянии покоя (весной и осенью) включала в себя от 5 до 7 клеток (Рисунок 4.1.3.3. А). Начало процесса деления в этой зоне было отмечено 11 апреля (101 день года) для двух исследуемых групп деревьев. Продолжительность камбиальной активности составила 110 дней, со средним количеством клеток в зоне в этот период 10. Максимальная активность камбиальной зоны молодых деревьев наблюдалась на две недели раньше (18 мая – 138 день), по сравнению со старыми (2 июня – 153 день), в это же время появились первые клетки ксилемы в зоне растяжения (Рисунок 4.1.3.3. Б). К концу июля численность клеток в камбии вернулась к исходному значению. Окончание камбиальной активности было зафиксировано в конце июля. Процесс растяжения закончился у деревьев II группы возраста на две недели раньше, чем у V группы.

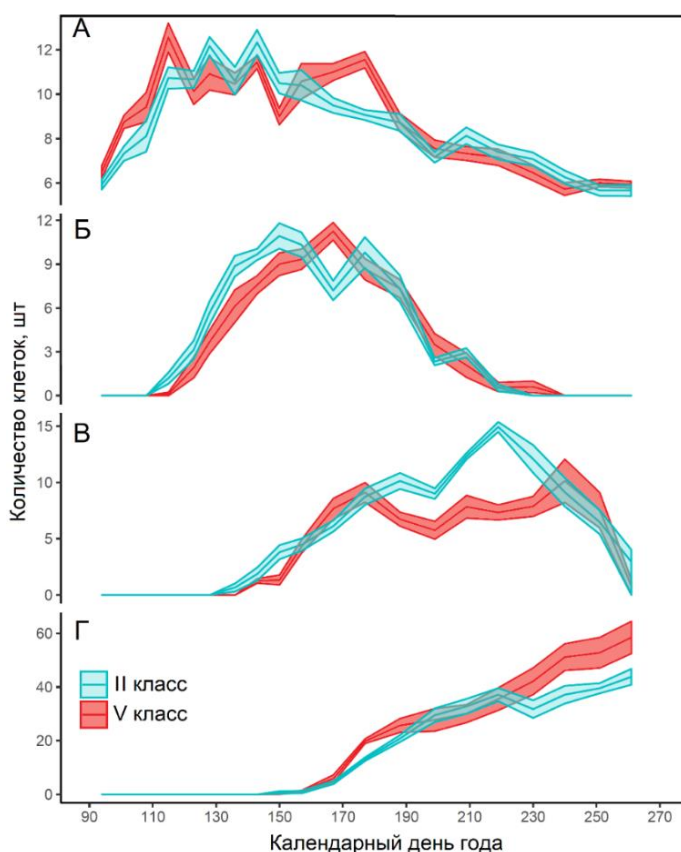


Рисунок 4.1.3.3. Усредненное количество клеток (\pm стандартная ошибка) в различных зонах годичного кольца сосны обыкновенной II (красный) и V (синий) классов возраста в течение сезона роста. А – камбиальная зона, Б – зона растяжения клеток, В – зона первичной лигнификации клеточной стенки, Г – зона зрелых трахеид.

Появление клеток в зоне первичной лигнификации и утолщение клеточных стенок наблюдалось с 8 мая (128 день) у молодых деревьев, и с 16 мая (136 день) у старых деревьев, с максимумом 7 и 28 августа (219 и 240 день), соответственно. В последний день взятия образцов (18 сентября – 261 день) у двух деревьев из пяти во II группе возраста лигнификация еще не закончилась, тогда как для V группы все клетки ксилемы завершили свое формирование.

В начале июня для двух исследуемых групп деревьев разного возраста было зарегистрировано появление зрелых трахеид (без протопласта) в зоне ранней древесины. Максимальное количество клеток (до 60) в этой зоне наблюдалось для сосны V класса возраста. Основываясь на процентном анализе (Рисунок 4.1.3.4.), можно сделать вывод, что деревья сосны II класса возраста характеризуются более высокой скоростью формирования трахеид, формируя почти 80% годовичного кольца до начала августа.

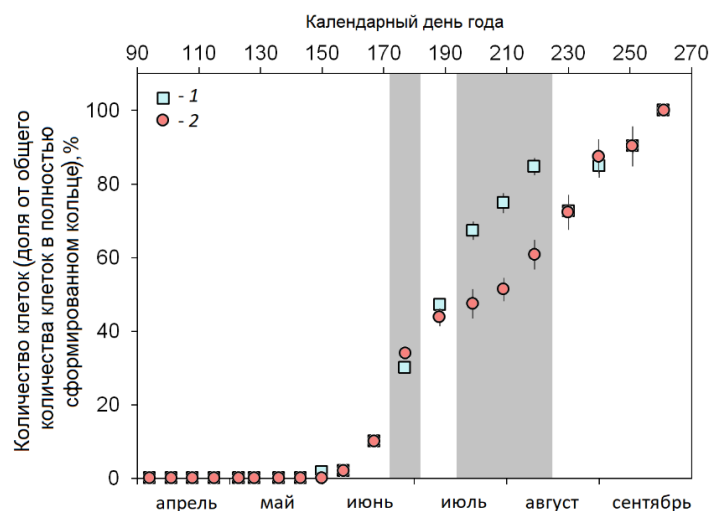


Рисунок 4.1.3.4. Изменение числа клеток ксилемы годовичного кольца деревьев в течение сезона роста 2014 г. (\pm стандартное отклонение): 1 – II класс возраста, 2 – V класс возраста. Серым обозначены периоды со статистически значимыми различиями (при $p < 0.05$) между деревьями двух классов.

Средняя ширина годовичных колец деревьев II и V классов возраста за общий период с 1985 по 2014 г. составила 2.34 и 1.41 мм, соответственно. В 1962-1965 и 1975-1977 годах в регионе наблюдалась засуха (Kostyakova et al., 2018), которая отразилась на приросте деревьев сосны V возрастной группы (Рисунок 4.1.3.5. А).

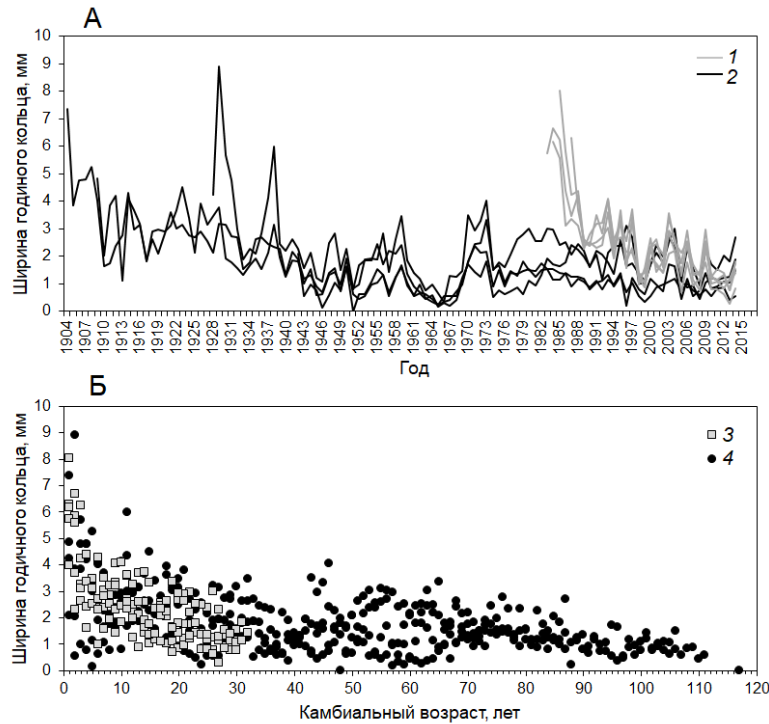


Рисунок 4.1.3.5. *А* – индивидуальные хронологии исследуемых деревьев, *Б* – прирост деревьев относительно камбиального возраста. 1, 3 – II класс возраста, 2, 4 – V класс возраста.

В целом, в Минусинских ленточных борах недостаток весенних осадков после малоснежных зим может приводить к возникновению пожаров, однако на исследованном участке следы пожаров не были обнаружены. Возрастная динамика у деревьев II группы аналогична динамике имеющих доминантное положение в древостое деревьев V группы в соответствующем возрасте (Рисунок 4.1.3.5. *А*), что также отслеживается на диаграммах Рисунка 4.1.3.5. *Б*, где приведено ранжирование прироста деревьев двух групп относительно его камбиального возраста. В течение сезона роста 2014 г. радиальный прирост деревьев двух групп составил 1.52 и 1.76 мм ($p = 0.399$), со средним количеством клеток в кольце 46 и 52 у молодых и старых деревьев, соответственно.

На Рисунке 4.1.3.6. *А* и *Б* показаны абсолютные значения радиального размера трахеид и толщины клеточной стенки для годовичных колец, сформированных в течение сезона роста 2014 г. Сравнение усредненных для двух возрастных групп трахеидограмм показывает следующее (Рисунок 4.1.3.6. *В*): динамика радиальных размеров клеток по годовичному кольцу практически одинакова для обеих групп, их максимальные размеры

практически не отличаются (43-44 мкм) и приходятся на первую треть продуцированных в сезоне трахеид.

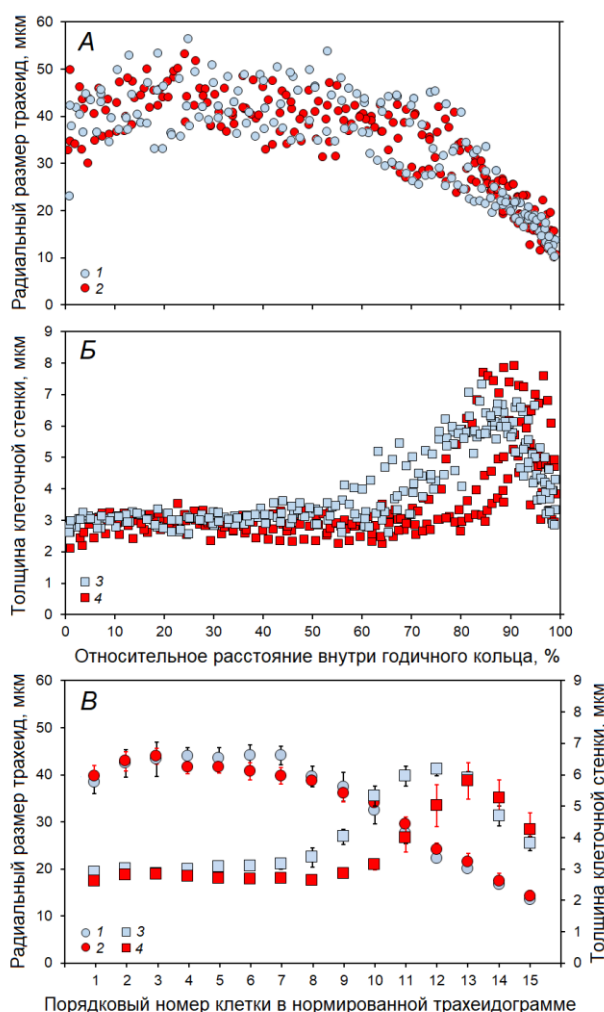


Рисунок 4.1.3.6. Абсолютные значения радиального размера трахеид (А) и толщины их клеточной стенки (Б) внутри годичных колец сосны, сформированных в 2014 г. с шагом 10% относительно расстояния внутри годичного кольца, и стандартизированные трахеидограммы для общего числа клеток в кольце (\pm стандартная ошибка) (В): 1, 3 - II класс возраста, 2, 4 - V класс возраста.

Если сравнить изменения радиальных размеров с данными Рисунка 4.1.3.4., то можно отметить, что половина клеток в кольце, продуцированных к первой декаде июля, имеет конечные размеры более 40 мкм. Затем размеры клеток в годичных кольцах деревьев обеих групп достаточно быстро уменьшаются к внешней границе кольца. Значимые различия показывает динамика толщины клеточной стенки. Переход к формированию клеток с утолщенными стенками в годичных кольцах более молодых деревьев отмечается гораздо раньше в кольце, чем у более старых (позиция 8 по

сравнению с позицией 10-11 нормированных трахеидограмм, $p < 0.10$) (Рисунок 4.1.3.6. В). Максимальных значений толщина клеточной стенки у молодых деревьев достигает раньше и значение больше, чем у деревьев старовозрастной группы (6.2 мкм по сравнению с 5.5 мкм соответственно). Отметим также, что клетки с утолщенными стенками в годичных кольцах молодых деревьев продуцируются в тот интервал сезона, когда отмечаются наибольшие расхождения между группами в интегральных кривых роста (Рисунок 4.1.3.4.).

По климатическим характеристикам 2014 г. (год наблюдений) относится к одному из оптимальных для данной территории лет (Tuchkov et al., 2018). Полученные результаты не противоречат ранее проведенным наблюдениям за кинетикой сезонного роста хвойных, сделанных в других условиях произрастания (Брюханова и др., 2013; Rossi et al., 2008b). Так, максимум численности клеток в зоне растяжения, что точно отражает максимум продукции камбиальной зоны с учетом длительности растяжения и скорости растяжения приходится на интервал сезона с максимальной длительностью дня, и, следовательно, с максимальной скоростью фотосинтеза и продукции его производных (Vaganov et al., 2006). Отсутствие значимых различий в динамике и величине камбиальной зоны для деревьев двух групп подчеркивается и отсутствием значимых различий в конечных значениях ширины годичных колец и продуцированных за сезон клеток у экспериментальных деревьев. Отмеченные запаздывания в ряде кинетических процессов (растяжения трахеид и утолщения их клеточной стенки) у более возрастных деревьев по сравнению с молодыми практически не сказались на окончательных радиальных размерах трахеид, зато четко проявилось в толщине клеточной стенки. По кинетическим кривым максимальное количество клеток в зоне утолщения и лигнификации клеточной стенки у молодых деревьев приходится на август, в то время как у более возрастных – на сентябрь. Если учитывать имеющиеся данные по оценке продолжительности утолщения клеточной стенки, которая может достигать 45-50 суток для зрелых деревьев сосны обыкновенной (Ваганов, Шашкин, 2000), то можно полагать, что кинетика утолщения клеточной стенки в годичных кольцах этой возрастной группы не только начинается позже (позиции 10-11 нормированных трахеидограмм), но происходит с меньшей скоростью. Является ли это результатом недостатка ассимилятов для биосинтеза клеточной стенки, или конкуренцией за ассимиляты между двумя

последовательными процессами дифференцировки трахеид в сезоне (Carteni, 2018), требует более детальных измерений и целенаправленных экспериментов.

Различия в протекании физиологических процессов (фотосинтеза, транспирации, дискриминации изотопов углерода), а также в накоплении и перераспределении ассимилятов в течение вегетационного периода, оказывающих влияние на скорость роста стволов и продуктивность двух групп деревьев, может быть также обусловлены их возрастом (Meinzer et al., 2011). Как было отмечено ранее, молодые деревья характеризуются интенсивным ростом, а зрелые и старые деревья могут иметь более консервативную стратегию роста (Vieira et al., 2009). Помимо этого, непосредственное влияние экзогенных факторов, в частности солнечной радиации, на прирост сосны обыкновенной и анатомическое строение ее годичных колец может быть модифицировано фитоценотическим положением дерева в пологе леса (Кищенко, 2015). В связи с тем, что в природных (не экспериментальных) условиях достаточно сложно разделить влияние размера и возраста деревьев на их прирост, это может быть следующим этапом в исследовании ксилогенеза в разновозрастных древостоях.

Отметим также и один дополнительный результат, имеющий практическое значение. Меньшая толщина клеточной стенки означает меньшее аккумуляирование в стволах древесных растений углерода, следовательно, более активная кинетика сезонного роста у молодых деревьев в исследуемом районе предполагает и большее по массе аккумуляирование углерода. Это усиливает предложения по формированию молодых древостоев как потенциальных резерватов углекислого газа из атмосферы (Zhou et al., 2015).

Полученные данные для трех видов хвойных деревьев, произрастающих в различных природно-климатических зонах Центрально-Сибирского трансекта, представляют собой уникальный набор не только для территории России, но и лесов Северного полушария в целом. Опубликованные данные (Брюханова, 2011; Брюханова и др., 2013) являются частью международной базы данных *GloboXylo* (Wood formation monitoring), координатором которой является др. Сирилл Ратгебер (Dr. Cyrille Rathgeber, INRA Nancy-Lorraine Centre, Франция), и уже были использованы научным сообществом для глобального анализа процессов ксилогенеза у 15 хвойных видов деревьев в зонах альпийских, бореальных, умеренных и средиземноморских лесов (Cuny et al., 2015).

4.2. Видовая обусловленность климатического сигнала в параметрах годовых колец деревьев в средней тайге Центрально-Сибирского трансекта

4.2.1. Радиальный рост хвойных и лиственных пород деревьев в подзоне средней тайги Центральной Сибири

Денроклиматические исследования (извлечение климатического сигнала из ширины годовых колец деревьев и реконструкция климатических параметров на их основе) часто проводились для древесных видов из районов, где летняя температура воздуха (Ваганов и др., 1996, 1997; Шиятов, 1986; Хантемиров, 2000; Briffa, Jones, 1994) или количество атмосферных осадков (Магда, Зеленова, 2002; Мeko, Baisan, 2001; Yadav, Park, 2002) являются основными лимитирующими факторами роста древесных растений. Однако для условий, когда влияние какого-либо одного из климатических факторов не столь выражено, реакция разных видов деревьев, произрастающих в одинаковых климатических условиях, исследована недостаточно.

В данной работе (Скомаркова и др., 2009) внимание было сосредоточено на климатической обусловленности изменчивости радиального прироста хвойных и лиственных видов деревьев, произрастающих в условиях средней тайги Центральной Сибири (участок Зотино, Таблица 2.1.1.). Представляло интерес установить, какие климатические факторы оказывают влияние на радиальный прирост деревьев, и сопоставить отклик разных видов на погодные условия отдельных лет роста.

Были получены длительные древесно-кольцевые хронологии для каждого вида (Рисунок 4.2.1.1.) и рассчитаны их основные статистические характеристики (Таблица 4.2.1.1.).

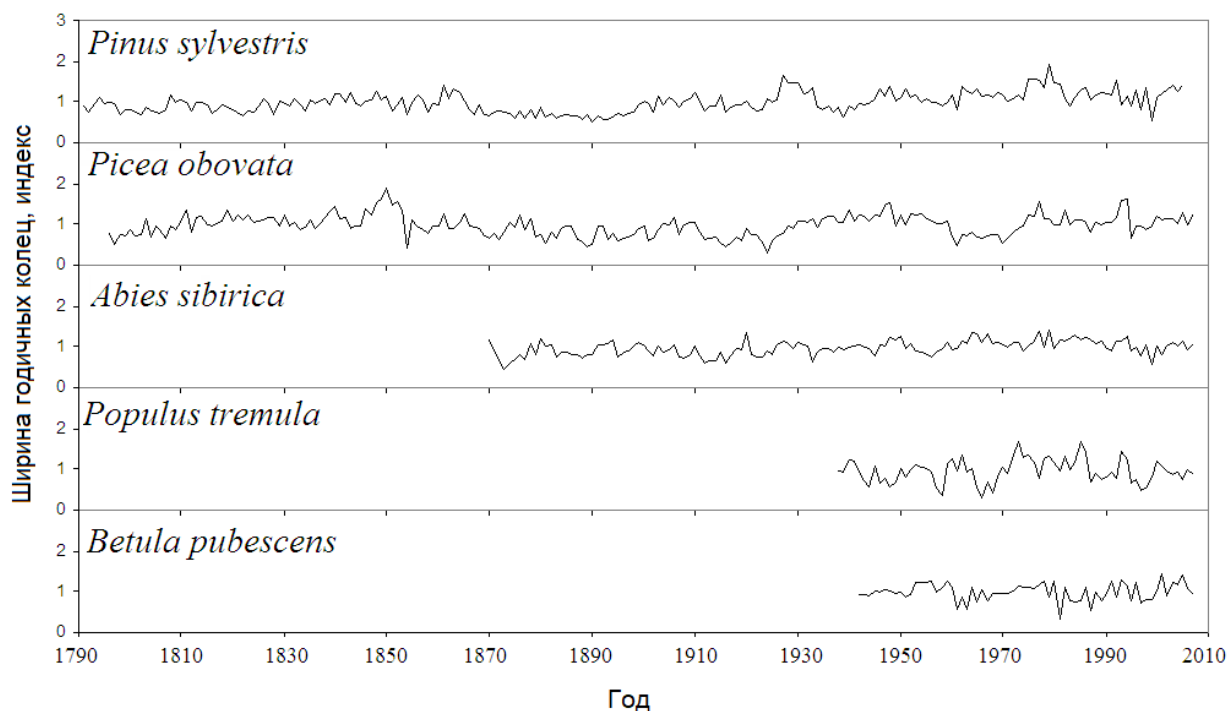


Рисунок 4.2.1.1. Хронологии по ширине годичных колец исследуемых видов деревьев.

Таблица 4.2.1.1.

Статистические параметры хронологий по ширине годичных колец у исследуемых видов (Скомаркова и др., 2009)

Вид	Число образцов	Длительность хронологии, лет	Среднее значение ширины годичных колец, мм	Межсерийный коэффициент корреляции	Коэффициент вариации	Коэффициент чувствительности	Процент объясненной дисперсии главной компонентой
<i>Pinus sylvestris</i>	47	362	0.83	0.58	0.36	0.15	44.8
<i>Picea obovata</i>	15	212	0.54	0.51	0.48	0.18	32.3
<i>Abies sibirica</i>	15	138	0.80	0.58	0.23	0.16	34.0
<i>Populus tremula</i>	15	70	1.50	0.54	0.19	0.29	53.5
<i>Betula pubescens</i>	15	67	1.51	0.57	0.15	0.25	50.3

Средний радиальный прирост у лиственных видов значительно выше, чем у хвойных, однако погодичная вариабельность радиального прироста осины и березы не превосходит таковую для хвойных видов. Значение межсерийного коэффициента корреляции близки. Величина автокорреляции первого порядка в стандартных хронологиях указывает на то, что прирост текущего года четырех из пяти

рассматриваемых видов от 21% до 42% связан с приростом предшествующего года (коэффициенты корреляции 0.65, 0.62, 0.47 и 0.46 для сосны, ели, пихты и осины соответственно, для березы - 0.04, $p < 0.05$).

Дендроклиматический анализ радиального прироста исследуемых деревьев (остаточных хронологий) с температурой воздуха и количеством осадков за общий период 1941-1998 гг. показал, что температура июня оказывает значимое влияние на погодичную вариабельность ШГК (Рисунок 4.2.1.2. А) ($R = 0.41, 0.37, 0.40, 0.44$ ($p < 0.05$) для ели, пихты, осины и березы, соответственно).

Следует отметить влияние количества осадков марта на радиальный прирост годовичных колец ели ($R = 0.27, p < 0.05$) и осадков мая ($R = -0.37, p < 0.05$), а также осадков июня-июля ($R = 0.40$ и $0.34, p < 0.05$) на радиальный прирост березы (Рисунок 4.2.1.2. Б). Значимой корреляции между радиальным приростом пихты и осины со среднемесячным количеством осадков не выявлено. Отличные от других результатов показывает корреляция климатических данных отдельных месяцев и вариабельность радиального прироста сосны. Так, значимое и положительное влияние на прирост сосны оказывают осадки мая и июня ($R = 0.30$ и 0.24 соответственно, $p < 0.05$), в то время как повышение температуры в июне подавляет радиальный прирост сосны.

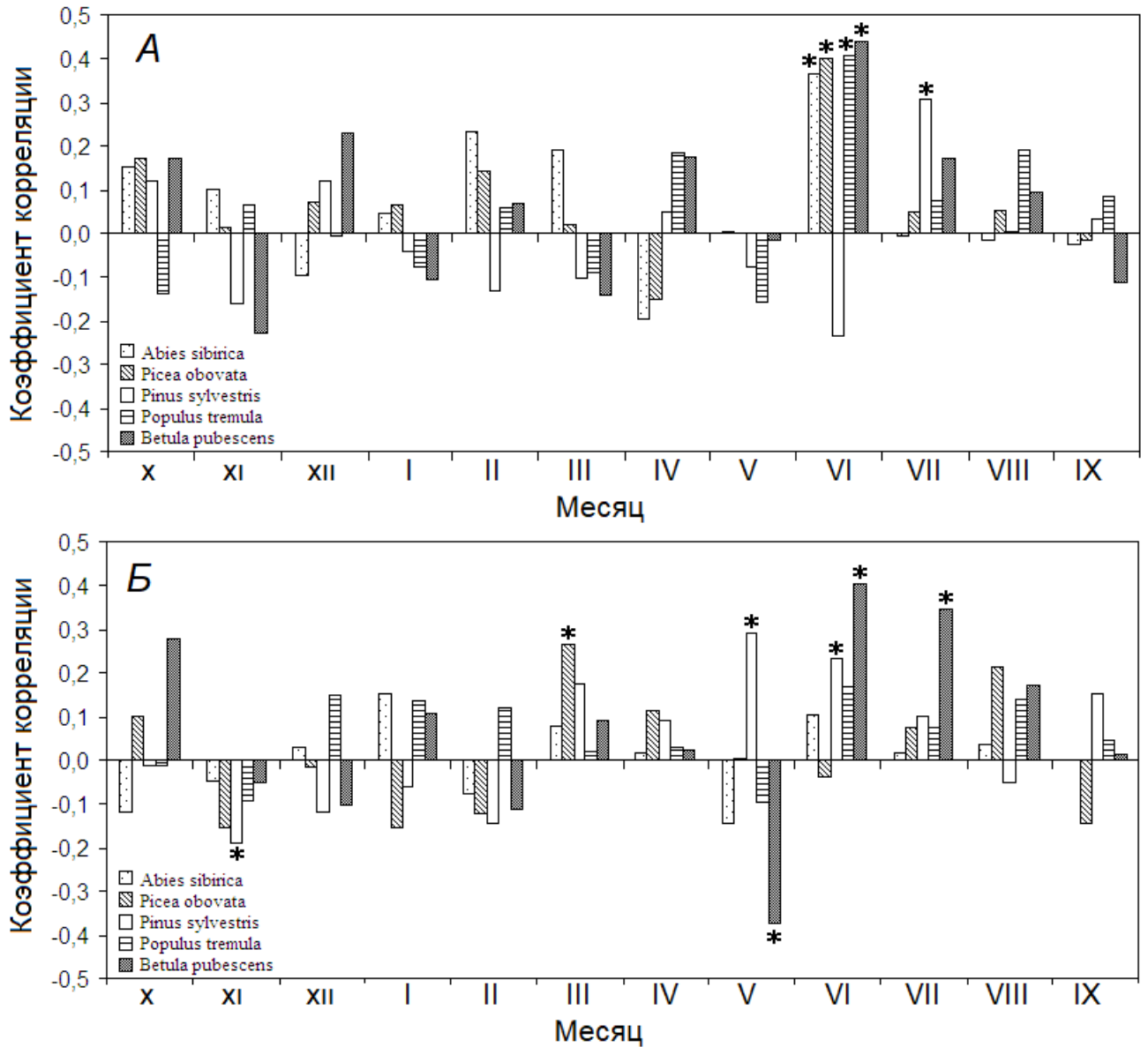


Рисунок 4.2.1.2. Коэффициенты корреляции обобщенных хронологий по ширине годовых колец исследуемых видов с климатическими данными: *А* – корреляция с температурой, *Б* – с осадками за месяц, * – значимые при $p < 0.05$.

За общий исследованный период минимальный радиальный прирост среди всех видов деревьев отмечается для березы в 1981 г. (от 0.31 до 0.73 мм, при среднем значении ширины годовых колец 1.51 мм). На климадиаграмме Госсена – Валтера для этого года (Рисунок 4.2.1.3. *Б*) четко виден период засухи в августе, когда количество осадков за месяц составило 1.7 мм при средней температуре воздуха 18.4 °С, что может быть причиной прекращения радиального роста этого вида.

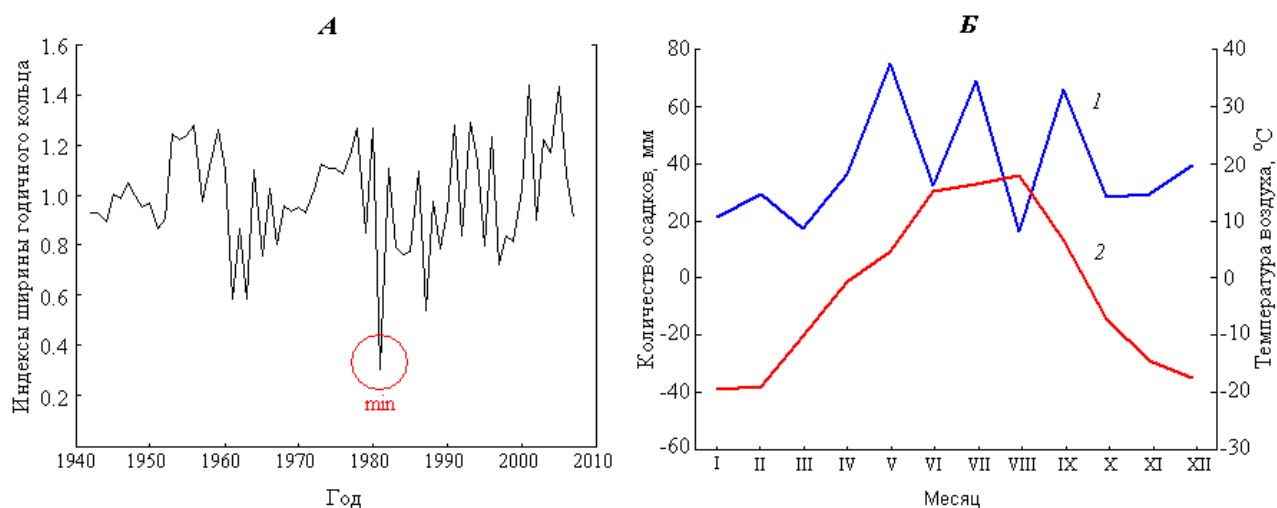


Рисунок 4.2.1.3. *А* - обобщенная хронология по ширине годичных колец березы (*Betula pubescens*). Красным выделено минимальное значение ширины годичных колец (1981г.); *Б* - климатодиаграмма Госсена-Валтера для 1981г.: 1 – количество осадков, 2 – температура воздуха.

Сравнение хронологий у хвойных и лиственных видов деревьев между собой показало, что хронологии ели и пихты, а также осины и березы имеют близкую динамику погодичных изменений. Коэффициент корреляции между хронологиями двух хвойных видов составил 0.38, а лиственных 0.46 ($p < 0.01$). В дальнейшем были проанализированы объединенные хронологии по ели и пихте, а также по осине и березе (Рисунок 4.2.1.4.). Корреляция между объединенными хронологиями ель-пихта и осина-береза статистически незначима.

Усредненные хронологии показали как совпадение динамики прироста в отдельные годы или короткие периоды (например, 1949 – 1952, 1994 – 1996 гг.), так и его существенные расхождения. При этом дисперсия (размах колебаний изменчивости прироста) увеличивается на исследуемом периоде. Корреляция их между собой составляет 0.30 ($p < 0.001$). Для усредненной хвойной хронологии (ель + пихта), также как и для усредненной лиственной (осина + береза), уменьшается величина стандартного отклонения (0.14 и 0.20, соответственно) и чувствительности (0.15 и 0.22, соответственно). Усреднение хронологий существенно изменяет их связь с основными климатическими переменными. Для усредненной хвойной хронологии значимое влияние на погодичную изменчивость радиального прироста оказывает температура июня ($R = 0.59, p < 0.01$), температура июля ($R = 0.20, p < 0.01$) и осадки сентября ($R = 0.23, p < 0.01$).

Эти три значимых климатических фактора объясняют до 43% погодичной изменчивости прироста в усредненной хвойной хронологии ($R = 0.65$, $F = 3.25$; $p < 0.01$).

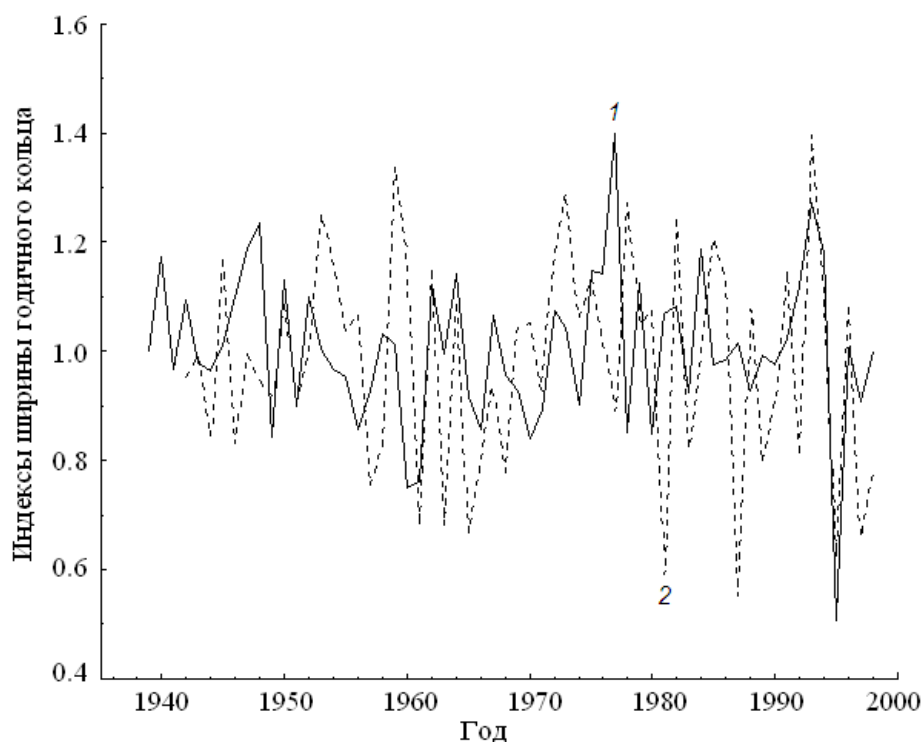


Рисунок 4.2.1.4. Объединенные и усредненные хронологии 1 - для хвойных видов деревьев (ели и пихты), 2 - для лиственных видов деревьев (осины и березы) (Скомаркова и др., 2009).

На погодичную изменчивость радиального прироста в усредненной лиственной хронологии наибольшее влияние оказывает температура июня ($R = 0.62$, $p < 0.01$), осадки июня ($R = 0.40$, $p < 0.01$) и осадки августа ($R = 0.22$, $p < 0.01$). Три основных значимых фактора объясняют до 42% погодичной изменчивости радиального прироста ($R = 0.64$; $F = 5.96$; $p < 0.0001$). Вероятно, усиление климатического сигнала в усредненных хронологиях связано с подавлением малых колебаний, в основном, неклиматической природы, или подавлением изменений, вызванных различающимися для отдельных хронологий климатическими факторами. Очевидно, что такой же эффект мог бы быть достигнут и для усредненных хронологий по отдельным породам для сети участков, несколько отличающихся по микроэкологическим условиям роста. При этом, три основных значимых фактора (осадки мая, температура июня и осадки ноября предшествующего года) объясняют только 17% погодичной изменчивости радиального прироста сосны ($R = 0.40$; $F = 3.67$; $p < 0.05$).

Коэффициенты чувствительности хронологий пяти исследуемых видов и величина стандартного отклонения находятся в диапазоне от 0.15 до 0.29, и близки по значениям к лиственницы сибирской, произрастающей в Алтае-Саянской горной стране (0.19–0.26 и 0.20–0.30 для коэффициента чувствительности и стандартного отклонения, соответственно) (Ойдупаа и др., 2004).

Существенные различия в погодичной динамике радиального прироста исследованных видов древесных растений, могут быть связаны, с одной стороны, с особенностями их мест произрастания, а с другой – с видовыми особенностями сезонного роста исследованных деревьев и их отклика на климатические факторы. Сосна занимает на исследуемой территории наиболее сухие места произрастания, для которых характерны песчаные почвы с глубокими слоями плотных глин (Классификация почв России, 2000; Трефилова, 2006; Wirth et al. 1999). Вследствие хорошей проницаемости песчаного слоя зимние осадки достаточно быстро уходят в более глубокие горизонты, и значимость майских осадков, т.е. приход влаги перед самым началом сезона увеличивает влагосодержание и способствует быстрому росту в первую половину сезона (Vaganov et al., 2006). Сосна в данных условиях формирует до 60–65% годовичного прироста в течение июня (Арбатская, Ваганов, 1997; Ваганов, Шашкин, 2000; Antonova, Stasova, 1993), и высокая температура в этом месяце подавляет прирост, особенно при недостаточном увлажнении в начале сезона роста. Отрицательный отклик радиального прироста деревьев на количество осадков в ноябре предшествующего года может быть обусловлен тем, что в этом месяце формируется устойчивый снежный покров и повышение осадков может приводить к его уплотнению, что замедляет процесс таяния снега перед началом следующего вегетационного периода и задерживает начало роста (Vaganov et al., 1999; Kirilyanov et al., 2003). Небольшая относительно других видов величина объясненной дисперсии климатическими факторами позволяет предположить, что в погодичной изменчивости радиального прироста сосны содержится наиболее смешанный в отношении других видов данной территории климатический сигнал. Это отмечалось и ранее в опубликованных работах по дендроклиматическому анализу хронологий сосны в данном районе, учитывая важность таких комплексных характеристик, связанных с текущей метеорологической обстановкой, как уровень грунтовых вод, интенсивность транспирации и др. (Арбатская, Ваганов, 1997; Vaganov et al., 2006).

Осина и береза в районе исследования занимают более влажные, по сравнению с сосной, местообитания, часто в понижениях рельефа. Также, формирование ксилемы в стволах этих лиственных пород более равномерно в течение сезона, и обусловлено более равномерным ростом и развитием листового аппарата (Ваганов и др., 1975, 1985). Поэтому температурные условия в июне (при максимальной длине дня и оптимальных условиях освещенности) очень важны, и отклик на повышенные температуры в этом месяце положительный. Потребности лиственных пород во влагозапасах почвы для роста существенно выше, чем у хвойных (Лобжанидзе, 1961; Крамер, Козловский, 1983), поэтому осадки в июне (в период наиболее активного роста) обеспечивают оптимальное влагосодержание и последующий прирост осины и березы. Следует отметить положительное влияние повышения осадков в августе на радиальный прирост лиственных видов в данных условиях. Можно предположить, что повышение влагозапасов почвы в конце сезона роста позволяет дольше сохранять активность листового аппарата в продуцировании углеводов для формирования ксилемы годичных колец.

Исследованные образцы деревьев ели и пихты взяты из мест произрастания, отличающихся в первую очередь по почвенным характеристикам. Это исходно более влажные местообитания с дерново-подзолистыми почвами и близким залеганием грунтовых вод, в связи с чем температура воздуха в таких условиях играет значимую роль, и поэтому положительный отклик ШГК хвойных видов на температуру июня и июля, месяцев, в течении которых формируется до 90% величины годичного прироста, очевиден. Можно предположить, что влагоемкость почвы в эти месяцы редко снижается ниже критического уровня, чтобы лимитировать формирование годичного прироста стволов ели и пихты. Значимое отрицательное влияние осадков сентября на прирост свидетельствует о том, что дождливая погода с понижением температуры и сокращением освещенности инициирует замедление процессов продукции углеводов для построения клеточной структуры годичных колец и ускоряет переход к зимнему покою.

В целом, дендроклиматический анализ древесно-кольцевых хронологий показал, что климатически обусловленная изменчивость ширины годичных колец у хвойных видов деревьев в резко-континентальном климате Средней Сибири выражена достаточно сильно. Особенно следует отметить влияние температуры июня на радиальный прирост

исследуемых видов, которая является ведущим климатическим фактором в данных условиях. Следует отметить повышенную чувствительность лиственных видов деревьев к количеству осадков по сравнению с хвойными, когда отмечается значимое влияние осадков июня и августа на их радиальный прирост. Достаточное количество влаги поддерживает непрерывный рост ассимиляционного аппарата и формирование ксилемы годовичных колец во второй половине сезона.

4.2.2. Влияние климатических факторов и резервных ассимилятов на соотношение изотопов углерода в годичных кольцах хвойных и лиственных пород деревьев

Отсутствие единственного лимитирующего фактора, контролирующего физиологические процессы роста древесных растений, является причиной для применения дополнительных источников информации в изучении динамики роста лесообразующих пород Средней Сибири. Таким источником является анализ $\delta^{13}\text{C}$ как индикатор особенностей условий роста древесных растений (MaCarrol, Loader, 2004; Wagner et al., 2007; Hafner et al., 2014; Churakova (Sidorova) et al., 2016). Метод масс-спектрометрии с применением лазерной абляции позволяет получить внутрисезонную динамику $\delta^{13}\text{C}$ и установить связь между особенностями формирования ксилемы и сезонными изменениями климатических условий (Ваганов и др., 2007б; Skomarkova et al., 2006; Rinne et al., 2015b; Fonti et al., 2018).

В данной работе (Брюханова и др., 2011) представляло интерес сопоставить динамику $\delta^{13}\text{C}$ в годичных кольцах четырех видов деревьев (*Picea obovata* L., *Pinus sylvestris* L., *Populus tremula* L., *Betula pubescens* Ehrh.), произрастающих в одинаковых климатических условиях Средней Сибири. Целью исследования являлось установить, какие климатические факторы оказывают значимое влияние на погодичное изменение соотношения изотопов углерода, и определить возможность использования резервных ассимилятов хвойными и лиственными видами деревьев для построения ксилемы годичных колец.

Данные $\delta^{13}\text{C}$ были получены для следующих периодов: *Picea obovata* L. – с 1996 по 2006 г., *Pinus sylvestris* L. – с 1980 по 2004 г., *Populus tremula* L. и *Betula pubescens* Ehrh. – с 1980 по 2006 г. Шаг измерения – 100 мкм. Поскольку ширина годичных колец существенно различается, профили $\delta^{13}\text{C}$ в разных кольцах имеют разное число первичных измерений (Рисунок 4.2.2.1.). Для сопоставления между собой, кривые были нормированы к единому числу измерений (Ваганов и др., 1985; Vaganov, 1990).

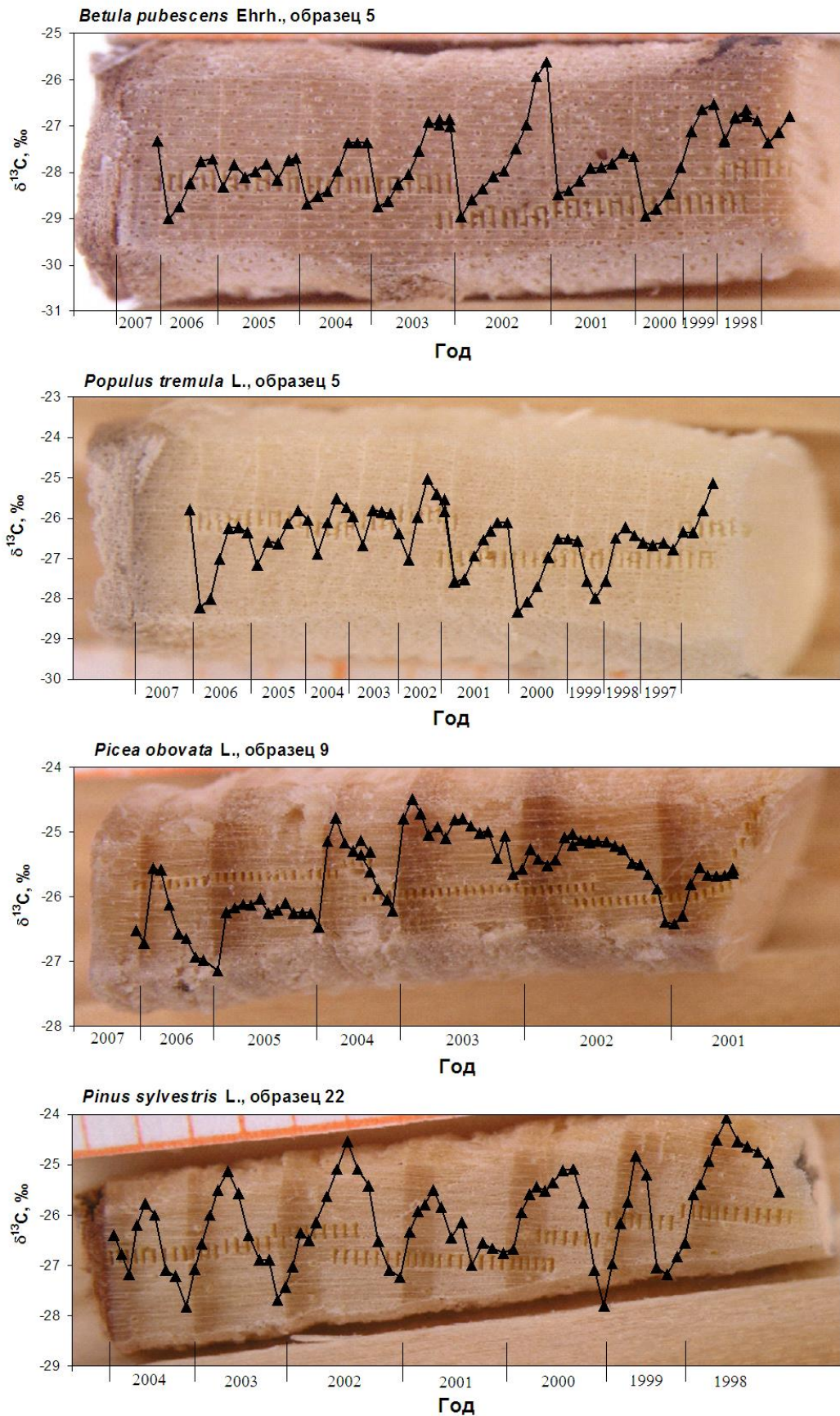


Рисунок 4.2.2.1. Керны исследуемых видов с выжигами после проведения лазерной абляции и профили $\delta^{13}\text{C}$ для нескольких лет роста.

Анализ климатического сигнала в изотопном составе годичных колец показал довольно слабые значения корреляций по сравнению с шириной годичных колец (Рисунок 4.2.2.2.). Для анализа использовались только три хронологии (для сосны, березы и осины), что обусловлено их длиной (и общим периодом для анализа). Так, для осины высокие температуры июня «облегчают» изотопный состав, а увеличение осадков в июне – утяжеляют. В тоже время увеличение осадков в июле и августе способствует увеличению более легкого изотопа углерода. Аналогичную тенденцию влияния осадков можно проследить и в климатических откликах соотношения изотопов углерода у березы и сосны (незначимые коэффициенты корреляции).

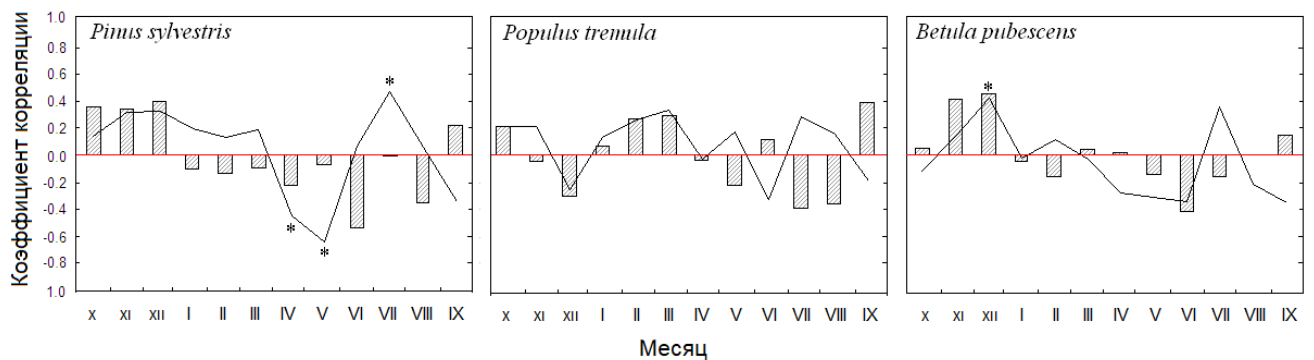


Рисунок 4.2.2.2. Коэффициенты корреляции обобщенных хронологий по ширине годичных колец исследуемых видов с климатическими данными: *линии* – корреляция с температурой, *столбцы* – с осадками за месяц, * – значимые при $p < 0.05$.

Сравнивая погодичные изменения соотношения изотопов углерода исследуемых видов, следует отметить их заметную синхронность (Рисунок 4.2.2.3.).

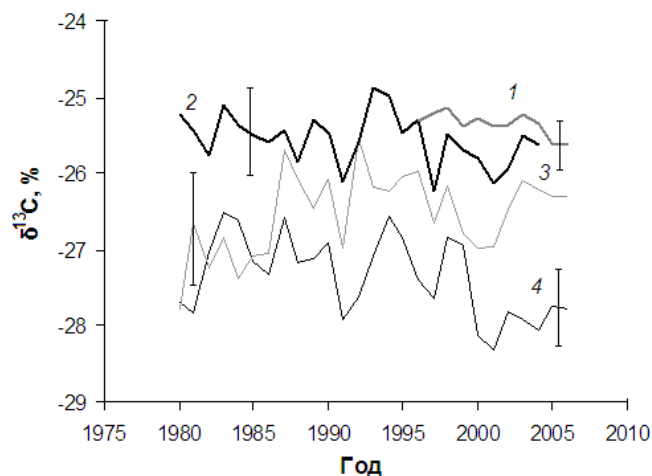


Рисунок 4.2.2.3. Многолетние изменения соотношения изотопов углерода в годичных кольцах ели (1), сосны (2), осины (3) и березы (4) (Брюханова и др., 2011).

Коэффициенты корреляции между $\delta^{13}\text{C}$ для деревьев сосны, березы и осины составили от 0.43 до 0.64 ($p < 0.05$), что свидетельствует о значительной общности климатических факторов, влияющих на соотношение изотопов углерода в течение сезона роста у разных видов в данных условиях произрастания. В Таблице 4.2.2.1. приведены средние значения $\delta^{13}\text{C}$ для годовичных колец, из которых следует, что наиболее тяжелой по изотопному составу является древесина ели сибирской, а наименее тяжелой – рассеяннососудистая древесина осины. Наибольший погодичный диапазон изменчивости соотношения изотопов углерода в годовичных кольцах у разных деревьев одного вида характерны для *Betula pubescens* (до 6‰), для *Populus tremula* и *Pinus sylvestris* они составляют 5‰, а для *Picea obovata* в пределах 3‰, что в целом согласуется с данными климатических откликов, поскольку наиболее изменчива и чувствительна по сравнению с другими породами береза.

Таблица 4.2.2.1.

Средние среднеквадратичные вариации $\delta^{13}\text{C}$ в годовичных кольцах исследуемых видов (Брюханова и др., 2011)

Вид	Количество годовичных колец	$\delta^{13}\text{C} \pm \sigma$
<i>Pinus sylvestris</i> L.	138	-25.60±0.95
<i>Picea obovata</i> L.	48	-25.38±0.54
<i>Populus tremula</i> L.	142	-26.41±1.12
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	157	-27.34±0.97

Коэффициенты корреляции между ШГК и $\delta^{13}\text{C}$ для исследуемых видов оказались статистически незначимы ($R = -0.35, -0.39$ и -0.21 для березы, осины и сосны, соответственно ($p > 0.05$)), что может быть связано с разной сезонной динамикой ксилогенеза и использованием запасных и текущих ассимилятов для формирования годовичных колец.

Два года, 1989 и 1991, отличающиеся по погодным условиям, были выбраны для более детального анализа. 1989 г. характеризовался дефицитом увлажнения в первой половине сезона, а 1991 – оптимальным увлажнением, согласно климадиagramмам Госсена-Валтера (Рисунок 4.2.2.4.). Следует отметить, во-первых, «утяжеление,» в

соотношении изотопов углерода в год с сухой первой половиной сезона, во-вторых, сезонная динамика сохраняет характерные для каждой породы особенности, в-третьих, абсолютные различия соотношения изотопов углерода между породами сохраняются: более высокий – для сосны, средний – для осины и наименьший – для березы.

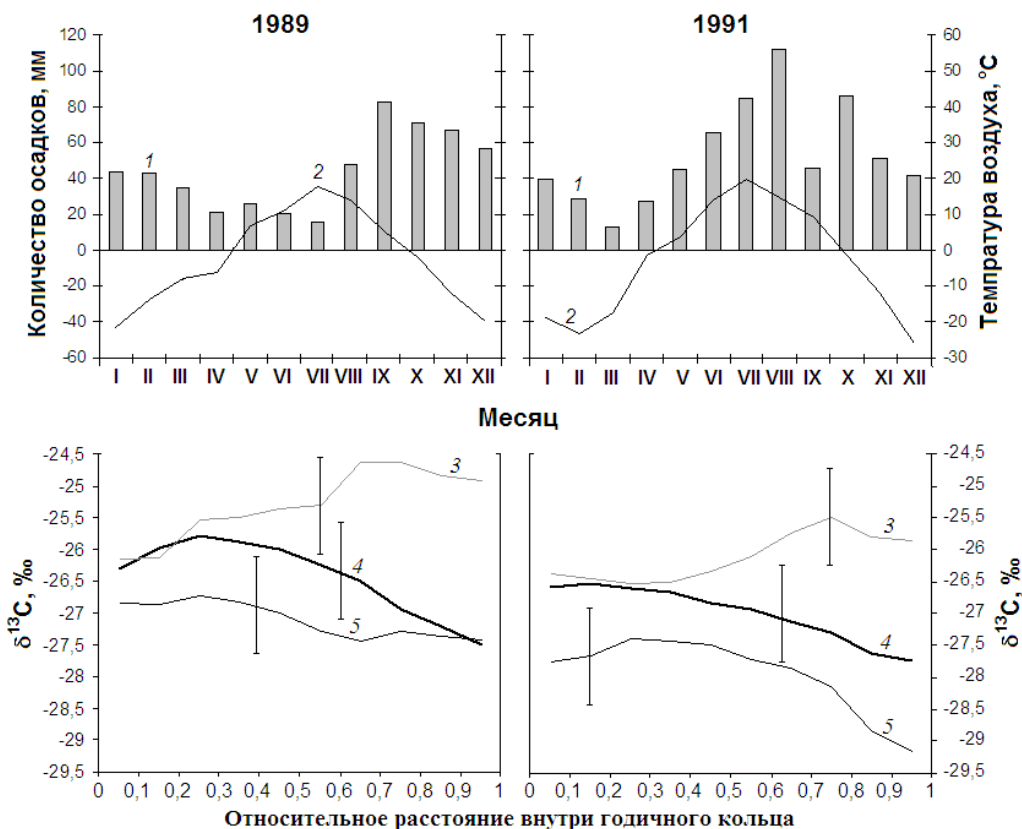


Рисунок 4.2.2.4. Климатодиаграммы Госсена-Валтера: 1 – количество осадков за месяц, 2 – температура воздуха; и сезонные изменения $\delta^{13}\text{C}$ в годичных кольцах исследуемых видов: 3 – сосна, 4 – осина, 5 – береза в 1989 и 1991 гг. (Брюханова и др., 2011).

Данные по использованию резервных ассимилятов в формировании древесины годичных колец в начале сезона роста (Jäggi et al., 2002; Scartazza et al., 2004; Kagawa et al., 2006) подтверждаются высокими значениями коэффициентов корреляции между соотношением изотопов углерода в последних клетках поздней древесины годичного кольца предшествующего года и первых клетках ранней древесины последующего годичного кольца (Skomarkova et al., 2006). Сопоставление таких данных для четырех исследуемых видов показало значительную вариабельность (Рисунок 4.2.2.5.). Значения коэффициентов корреляции составили 0.76, 0.60, 0.45 и 0.20 для сосны, ели, осины и березы соответственно ($p < 0.05$).

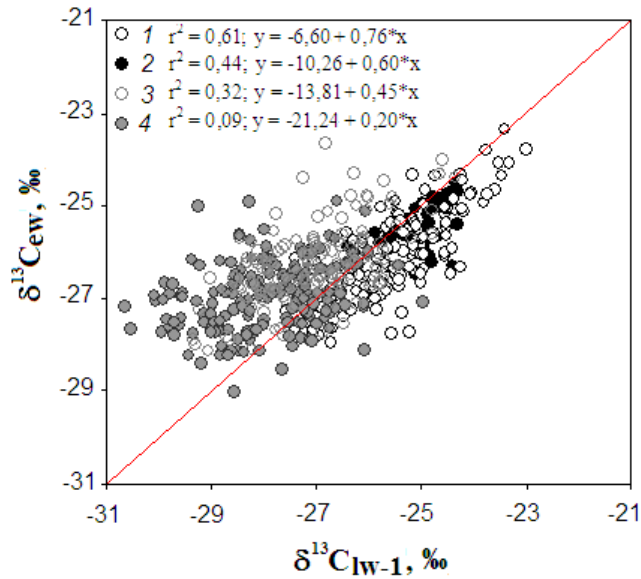


Рисунок 4.2.2.5. Зависимость соотношения изотопов углерода в ранней древесине ($\delta^{13}\text{C}_{ew}$) от соотношения изотопов углерода в поздней древесине предыдущего годичного кольца ($\delta^{13}\text{C}_{lw-1}$) у сосны (1), ели (2), осины (3) и березы (4) (Брюханова и др., 2011).

Значимая синхронность в погодичных изменениях изотопного состава годичных колец сосны и двух лиственных пород сочетается с существенными различиями в сезонном изменении $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ (Рисунок 4.2.2.1. и 4.2.2.3.). Можно полагать, что на сезонную динамику $\delta^{13}\text{C}$ влияют в большей степени внутренние факторы, к которым, в первую очередь, можно отнести фенологические особенности развития листового аппарата и вклад запасенных и текущих ассимилятов в формирование годичных колец деревьев. Развитие листового аппарата осины отличается от березы (у последней – более равномерный по сезону прирост листвы, что отражается на распределении сосудов в формирующейся древесине), а рост хвой сосны совпадает с активным формированием ранней древесины (Ваганов и др., 1975; Vaganov et al., 2006). Аналогичный осине сезонный ход $\delta^{13}\text{C}$ характерен для бука, который имеет и сходную динамику развития листвы (Helle, Schleser, 2004). У сосны максимальных значений соотношение изотопов углерода достигает в зоне поздней древесины. Абсолютные различия в сезонной динамике соотношения изотопов углерода (наиболее «легкий» – у березы, наиболее «тяжелый» – у сосны) могут быть связаны с различиями в размерах устьиц, а не их плотностью (дискриминация определяется диффузией – размером пор, а не их числом) (Bond, Kavanagh, 1999).

Данные Рисунка 4.2.2.5. с рассчитанными коэффициентами линий регрессии также указывают на определенную роль запасенных ассимилятов, обуславливающих как сезонную, так и погодичную динамику соотношения изотопов углерода. Можно предположить, что источником запасенных ассимилятов в начале сезона роста у сосны выступает как хвоя предшествующих лет, так и древесная паренхима, поэтому связь между изотопным составом последних клеток поздней древесины и первых клеток ранней древесины наиболее близка к 1.0. Далее следует ель с коэффициентом регрессии 0.60. Менее выражена, но тем не менее статистически значима, связь для годичных колец осины. Как показали исследования В.И. Харука и И.А. Терскова (1982), осина имеет достаточный запас (до 25 %) внелиствого хлорофилла (тонкие и средние ветви), который может быть источником углеводов еще до развития листвы текущего года. И только для березы источником запасенных углеводов в основном являются паренхимные клетки, поэтому связь между $\delta^{13}\text{C}$ поздней древесины предшествующего года и ранней древесины последующего становится незначимой, так как основным источником углеводов для построения древесины уже в начале сезона выступают ассимиляты текущего года.

Сочетание разных подходов в исследовании роста древесных колец: анализ изменчивости радиального прироста, анатомических параметров ксилемы, сезонная и погодичная динамика соотношения стабильных изотопов углерода позволяют более комплексно и детально рассмотреть влияние внутренних (особенности сезонной динамики листового аппарата, формирование устьичной сети, использование резервных или текущих углеводов) и внешних (климатических, эдафических) факторов на сезонную активность древесных растений.

4.2.3. Внутрисезонная динамика $\delta^{13}\text{C}$ и анатомических параметров ксилемы годовых колец сосны обыкновенной разного возраста

В Главе 4.1.3. были рассмотрены особенности сезонного формирования ксилемы сосны обыкновенной у деревьев двух групп возраста. Научный интерес данного подхода (исследование молодых и старых деревьев) обусловлен особенностями онтогенеза, например, разной скоростью роста или различной чувствительностью к факторам окружающей среды, которые могут влиять на способность дерева регистрировать сезонный климатический сигнал. Недавние наблюдения с внутрисезонным разрешением дают более детальную информацию о структурно-функциональных изменениях годовых колец деревьев под влиянием факторов окружающей среды или экстремальных явлений (Глава 3.1. и 3.3.1; Kagawa et al., 2006; Skomarkova et al., 2006; Vaganov et al., 2009; Krepkowski et al., 2013). Более того, существуют предположения, что более молодые деревья лучше регистрируют внутрисезонный сигнал окружающей среды, чем более старые деревья, и, таким образом, обеспечивают информацией о краткосрочном влиянии факторов окружающей среды. Например, внутрисезонные флуктуации плотности древесины (ложные кольца) наблюдались чаще в ювенильной фазе дерева, чем на более поздних стадиях развития (Campelo et al., 2015). Исследования деревьев в разновозрастных древостоях (Connor, Lanner, 1990; Briand et al., 1993; Rossi et al., 2008a) или деревьев с разными скоростями роста (Глава 5.1, Брюханова и др., 2013; Montwe et al., 2014) также показали, что время образования ксилемы может увеличиваться или сокращаться от нескольких дней до нескольких недель. Это может быть вызвано различной интенсивностью и продолжительностью физиологических процессов, таких как фотосинтез, накопление и перераспределение текущих углеводов или использование резервных ассимилятов для формирования клеточной стенки трахеид и других компонентов древесины (Gessler et al., 2014). Кроме того, исследования хвойных видов деревьев в умеренном и средиземноморском климате показали, что воздействие летней засухи на параметры годовых колец различно для быстро- и медленно растущих деревьев (Глава 3.1, Vaganov et al., 2009). Но есть и другие характеристики структуры древесины, которые связаны с гидравлической эффективностью (через радиальный размер люмена) и зависят не только от возраста, но и размера дерева, поскольку играют фундаментальную роль в процессах ассимиляции и роста (Prendin et al., 2018).

В данном исследовании (Fonti et al., 2018) представляло интерес понять, как возраст деревьев влияет на природу и характер внутригодовых изменений соотношения изотопов углерода. Основная научная гипотеза заключалась в том, что молодые и старые деревья имеют различный экофизиологический отклик на условия сезона роста, который влияет на использование ассимилятов на формирование древесины годичных колец в течение вегетационного периода. Подход основан на сочетании изотопного и анатомического анализа высокого временного разрешения с классическими методами дендрохронологии и ксилогенеза.

Исследование было проведено для двух древостоев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) разного возраста в Центральной Сибири (участок Зотино, Таблица 2.1.1.). Древостои (возрастом 200 и 20 лет) расположены на расстоянии 1 км друг от друга (Рисунок 4.2.3.1.).

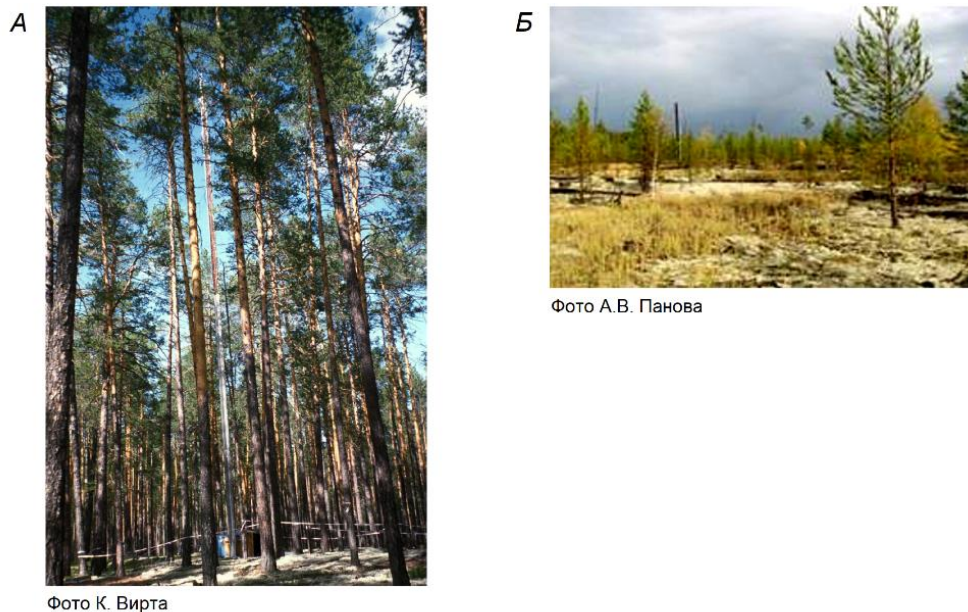


Рисунок 4.2.3.1. Фотографии исследуемых древостоев сосны обыкновенной: *А* – старые деревья (ОТ), *Б* – молодые деревья (УТ) (модифицировано из Fonti et al., 2018).

В работе были измерены следующие параметры годичных колец: ширина кольца, ширина зон ранней и поздней древесины (на основе индекса Морка (Denne, 1989)), анатомические параметры трахеид (радиальный и тангентальный размер люмена, площадь люмена, толщина и площадь клеточной стенки), профили $\delta^{13}\text{C}$.

Исследования сезонного формирования древесины годичных колец деревьев в старом древостое были проведены в 2000 г. к.б.н. Астраханцевой Н.В., в результате чего были получены данные количества клеток в каждой зоне формирующегося годичного кольца (Глава 2.3.) для десяти радиальных рядов, которые затем были усреднены (Астраханцева и др., 2010).

Измерения ширины годичных колец и соотношения изотопов углерода были проведены для 1980–2003 гг. у старых деревьев, и 1999–2003 гг. у молодых деревьев (Рисунок 4.2.3.2.).

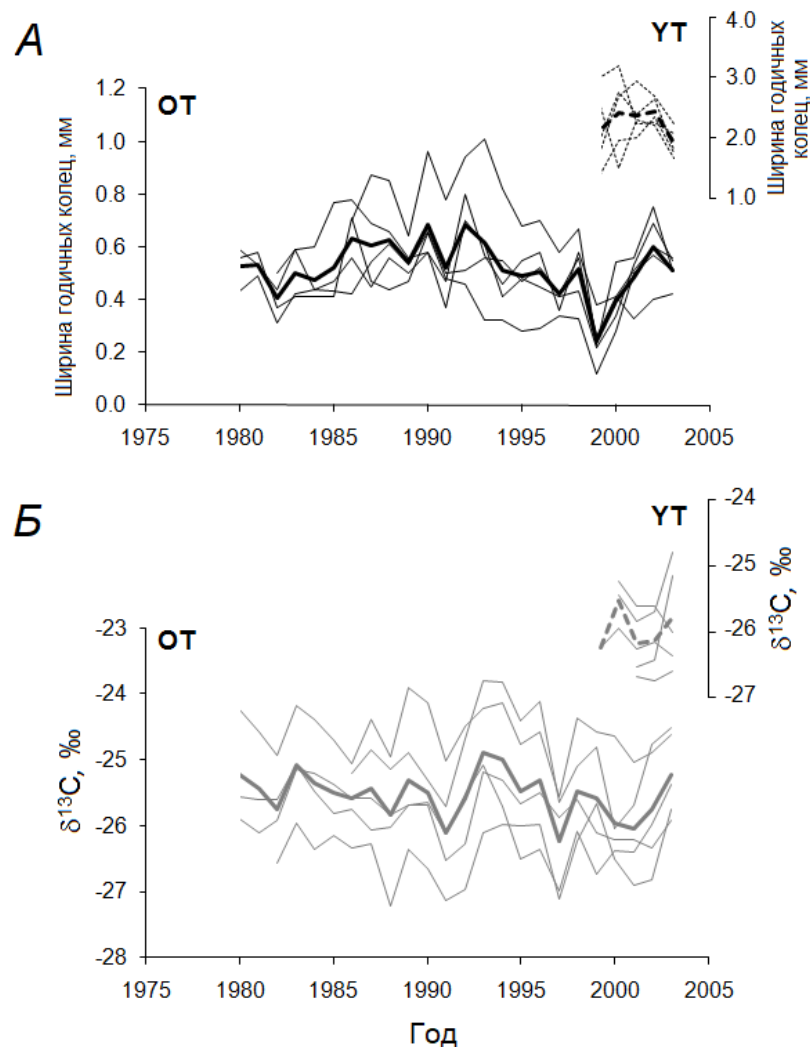


Рисунок 4.2.3.2. Хронологии по ширине годичных колец (А) и $\delta^{13}\text{C}$ (Б) для старых (ОТ) и молодых (УТ) деревьев. Тонкими линиями представлены индивидуальные хронологии, толстой линией – средняя обобщенная хронология для каждого параметра/группы деревьев (модифицировано из Fonti et al., 2018).

Ширина годовичных колец у старых деревьев в среднем была почти в шесть раз меньше (0.52 ± 0.16 мм), чем у молодых деревьев (3.09 ± 1.00 мм). Количество клеток в радиальном ряду составило 15 ± 5 и 73 ± 9 у старых и молодых деревьев, соответственно, со средним значением радиального размера трахеид в зоне ранней древесины 37.6 ± 7.8 мкм (ОТ) и 36.6 ± 5.7 мкм (УТ), и толщиной клеточной стенки 3.7 ± 1.4 мкм (Таблица 4.2.3.1.).

Таблица 4.2.3.1.

Средние значения параметров годовичных колец у молодых (УТ) и старых (ОТ) деревьев сосны обыкновенной (*ШГК* – ширина годовичных колец, *D* – радиальный размер трахеид, *CWT* – толщина клеточной стенки, *CWA* – площадь клеточной стенки, *LUM* – площадь люмена, *EW* – ширина зоны ранней древесины, *LW* – ширина зоны поздней древесины) (модифицировано из Fonti et al., 2018)

Параметр	Молодые деревья (УТ)			Старые деревья (ОТ)		
	Кольцо	EW	LW	Кольцо	EW	LW
ШГК, мм	3.09	1.94	1.15	0.52	0.39	0.13
Количество клеток	73	55	18	15	10	5
D, мкм	33.3	36.6	21.7	30.9	37.6	16.7
CWT, мкм	3.7	3.1	5.7	3.7	3.3	4.7
CWA, мкм ²	395.3	375.3	464.3	377.2	386.2	358.9
LUM, мкм ²	603.0	723.7	187.6	550.3	744.8	150.5
$\delta^{13}\text{C}$, ‰	-25.93	-25.89	-26.04	-25.50	-25.61	-25.19

Старые деревья показали очень высокий сигнал между индивидуальными хронологиями как ширины годовичных колец, так и вариабельности $\delta^{13}\text{C}$ (межсерийный коэффициент корреляции 0.54 и 0.48, соответственно). Корреляция ширины годовичных колец между исследуемыми группами деревьев составила 0.58, ($p < 0.05$), а между хронологиями $\delta^{13}\text{C}$ 0.07 ($p < 0.05$).

Корреляционный анализ временных серий по ширине годовичных колец и соотношения изотопов углерода в годовичных кольцах старых деревьев с 1980 по 2003 г. показал, что ШГК высоко коррелирует как с шириной зоны ранней древесины ($R = 0.94$, $p < 0.001$), так и поздней древесины ($R = 0.75$, $p < 0.001$). Корреляция между шириной зон EW и LW также статистически значима ($R = 0.53$, $p < 0.05$). Для соотношения изотопов углерода наблюдается схожая тенденция, когда среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ для всего кольца положительно коррелирует с $\delta^{13}\text{C}$ зоны ранней ($R = 0.94$, $p < 0.001$) и поздней древесины

($R = 0.81$, $p < 0.01$), и корреляция между $\delta^{13}\text{C}_{\text{ew}}$ и $\delta^{13}\text{C}_{\text{lw}}$ также остается статистически значимой ($R = 0.59$, $p < 0.05$).

Сопоставление ШГК и $\delta^{13}\text{C}$ для двух групп деревьев показало слабую связь ($R = 0.25$ ($n = 24$) для старых и $R = -0.14$ ($n = 4$) для молодых деревьев, соответственно ($p < 0.05$).

Результаты дендроклиматического анализа показали, что температура является основным климатическим фактором, влияющим на прирост и изотопный состав годовичных колец сосны обыкновенной в исследуемых условиях. Для старых деревьев для периода с 1980 по 2003 г. был проведен анализ методом скользящих средних (Глава 2.9.) как для всего кольца, так и для зон ранней и поздней древесины Рисунок 4.2.3.3.

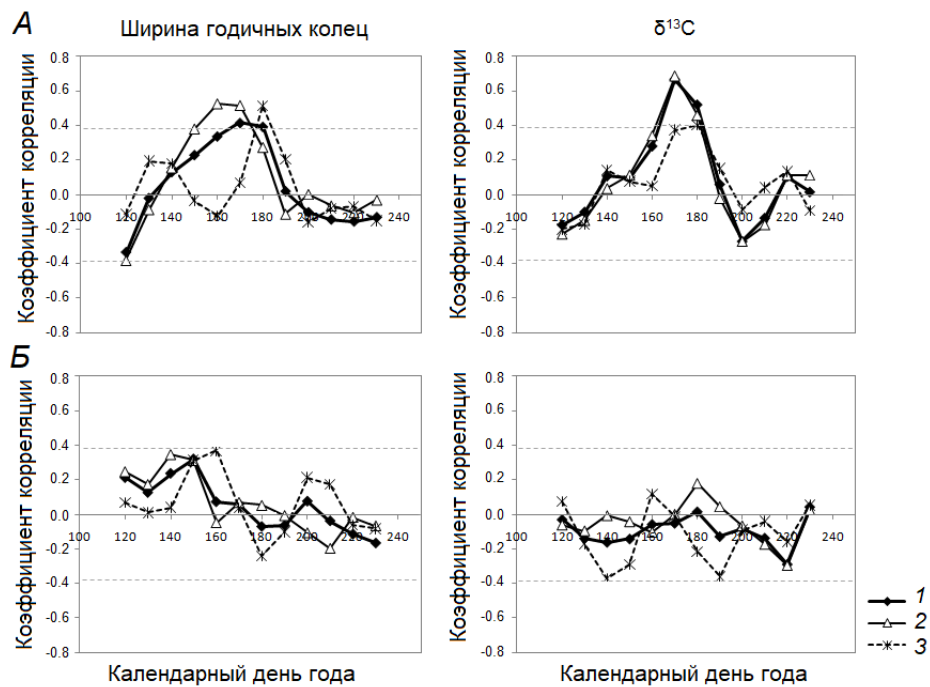


Рисунок 4.2.3.3. Коэффициенты корреляции ширины годовичных колец и соотношения изотопов углерода ($\delta^{13}\text{C}$) для всего кольца (1) и зон ранней (2) и поздней (3) древесины с температурой воздуха (A) и количеством осадков (B) для 20-тидневного периода с шагом 5 дней с апреля по сентябрь (для периода с 1980 по 2003 гг.) (модифицировано из Fonti et al., 2018).

Детальный анализ показал, что температура воздуха с 9 июня по 8 июля оказывает значительное влияние на радиальный прирост деревьев (Рисунок 4.2.3.3. A), тогда как ширина зоны ранней древесины в основном определяется условиями с 30 мая по 8 июля,

а поздней древесины – в последующий 20-тидневный период с 9 по 28 июля ($p < 0.05$). Соотношение изотопов углерода положительно коррелирует с температурой воздуха с 19 июня по 18 июля для всего кольца и также для зоны ранней древесины, и с 29 июня по 18 июля для зоны поздней древесины. Коэффициенты корреляции были немного выше для соотношения изотопов углерода, чем для ширины годичных колец ($p < 0.05$). Значимой корреляции при $p < 0.05$ между параметрами годичных колец и количеством осадков обнаружено не было (Рисунок 4.2.3.3. Б). Несмотря на это, положительная корреляция была получена между соотношением изотопов углерода в древесине годичных колец и индексом засушливости SPEI (Vincente-Serrano et al., 2010) в апреле и мае ($R = 0.40$ и $R = 0.44$ ($p < 0.05$), соответственно), и отрицательная – в июле ($R = -0.46$, $p < 0.05$). При этом значимой корреляции между шириной годичных колец и SPEI обнаружено не было.

Так как выжиги после проведения лазерной абляции имеют определенную позицию внутри годичных колец, то связанные с ними данные было возможно ранжировать относительно границы зон ранней и поздней древесины (Рисунок 4.2.3.4.), чтобы сравнить характер изменения $\delta^{13}\text{C}$ в этих зонах у колец разной ширины для молодых и старых деревьев.

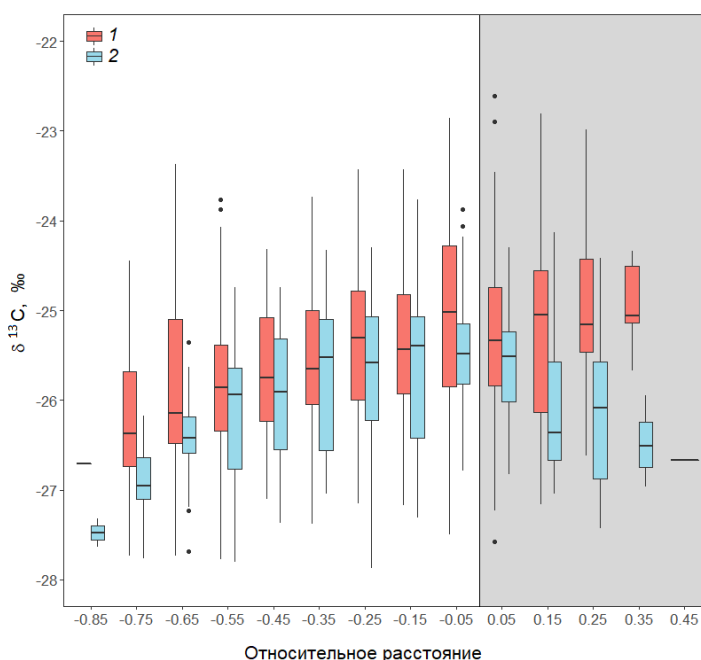


Рисунок 4.2.3.4. Внутрисезонное распределение $\delta^{13}\text{C}$ внутри годичных колец старых (1) и молодых (2) деревьев относительно границы между зонами ранней и поздней древесины (негативные значения – ранняя древесина, позитивные значения – поздняя древесина) (модифицировано из Fonti et al., 2018).

Результаты сравнения показали значимые различия для двух групп деревьев как в начале сезона – облегченный изотопный состав в первых клетках зоны ранней древесины у молодых деревьев по сравнению со старыми, так и в зоне поздней древесины ближе к границе кольца. Различия также наблюдались для положения максимальных значений $\delta^{13}\text{C}$ в кольце, которое у молодых деревьев было в переходной зоне древесины, тогда как у старых деревьев – в зоне поздней древесины. В среднем амплитуда внутрисезонных колебаний $\delta^{13}\text{C}$ составила 0.2–3.0‰ у старых и 0.5–3.9‰ у молодых деревьев для разных лет роста (Рисунок 4.2.3.5.).

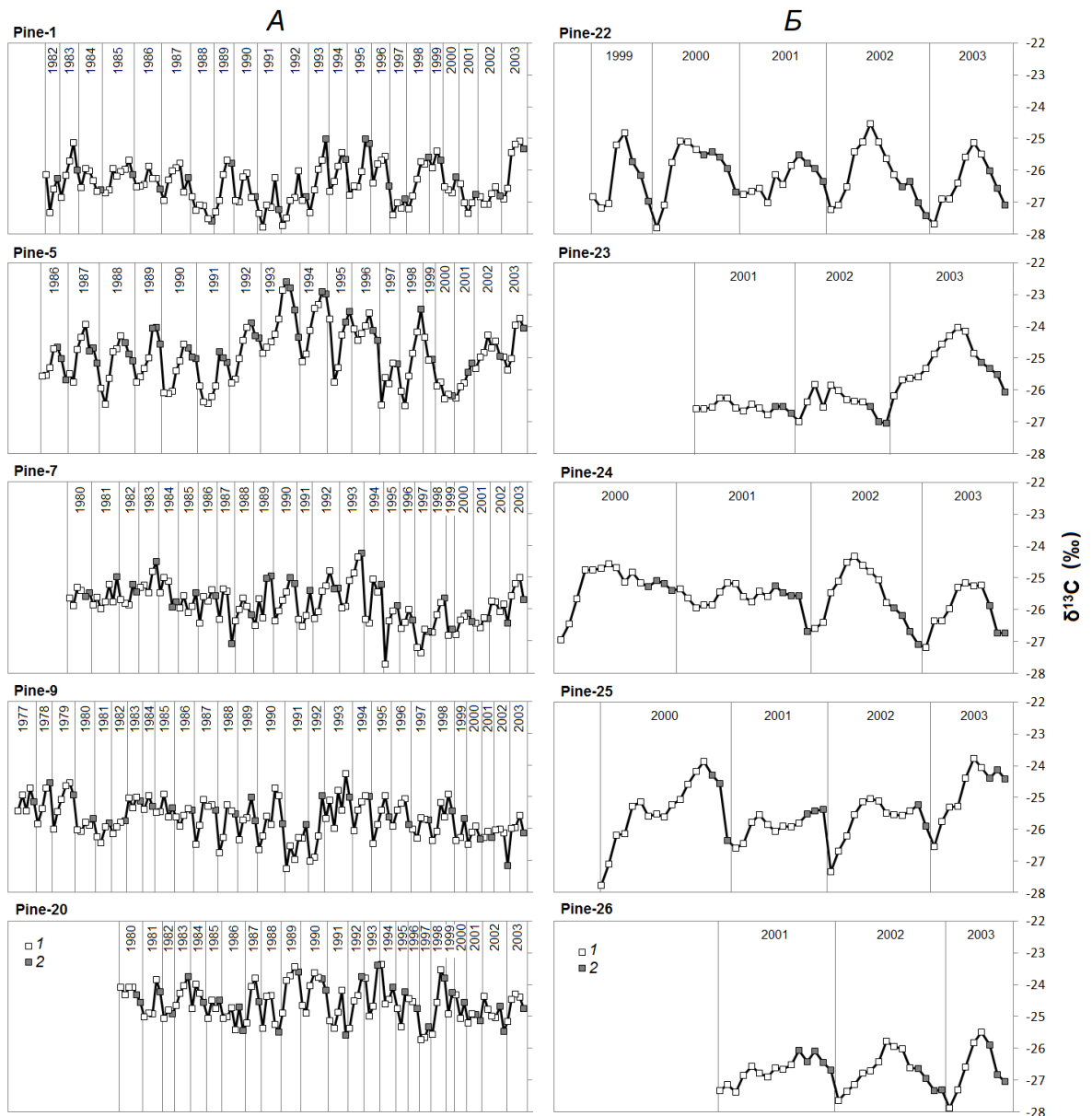


Рисунок 4.2.3.5. Внутрисезонные изменения соотношения изотопов углерода в годичных кольцах старых (А) и молодых (Б) деревьев: 1 – зона ранней древесины, 2 – зона поздней древесины.

Для общего периода с 2000 по 2003 гг. внутрисезонные вариации $\delta^{13}\text{C}$, площади клеточной стенки трахеид и площади люмена были сопоставлены для двух групп деревьев (Рисунок 4.2.3.6.). Из четырех представленных лет два (2001 и 2003 гг.) характеризуются контрастными климатическими условиями (влажный и сухой, соответственно). Следует отметить, что количество клеток, сформированных в течение сезона роста 2001 г. молодыми деревьями было выше по сравнению с сухим 2003 г. (74 и 63 клетки, соответственно), тогда как старые деревья показали другую тенденцию (15 клеток в 2001 г. и 19 клеток в 2003 г.).

Анализ сезонной изменчивости $\delta^{13}\text{C}$ показал как схожий, так и различный отклик на климатические условия у двух групп деревьев. Как старые, так и молодые деревья характеризуются схожим распределением соотношения изотопов углерода (с максимальным значением в центре годичного кольца и минимальными значениями у его границ) в сухие по климатическим условиям годы (2003, а также 1983, 1987, 1989, 1990, 1993, 1998, 1999 у старых деревьев), тогда как для влажных лет отмечался сглаженный ход $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ (например, в 2001 г.). Однако в 2000 и 2002 гг. разные группы деревьев показали разный характер изменения соотношения изотопов углерода внутри годичных колец (Рисунок 4.2.3.6. Б).

Интересно отметить, что максимальные значения $\delta^{13}\text{C}$ в годичных кольцах молодых деревьев не всегда наблюдались на одном и том же участке кольца, так, в 2000 г. максимум наблюдался в зоне поздней древесины, в 2002 г. – в зоне ранней древесины, а в 2003 г. – в переходной зоне.

Внутригодовая изменчивость анатомических параметров трахеид оставалась более постоянной по сравнению с $\delta^{13}\text{C}$ (Рисунок 4.2.3.6. Б, В), при этом площадь клеточной стенки трахеид достигала максимума раньше у старых деревьев, указывая на больший процент поздней древесины в годичных кольцах этой группы. Относительно различных климатических условий сезона роста, максимальных значений CWA у молодых деревьев достигло в 2003 г. (730–763 мкм²), а у старых – в 2002 г. (699–719 мкм²). Что касается площади люмена, ее значения были выше у старых деревьев (до 1419 мкм²) по сравнению с молодыми деревьями (до 1162 мкм²), и показали максимальные и минимальные значения в 2001 и 2003 гг. соответственно.

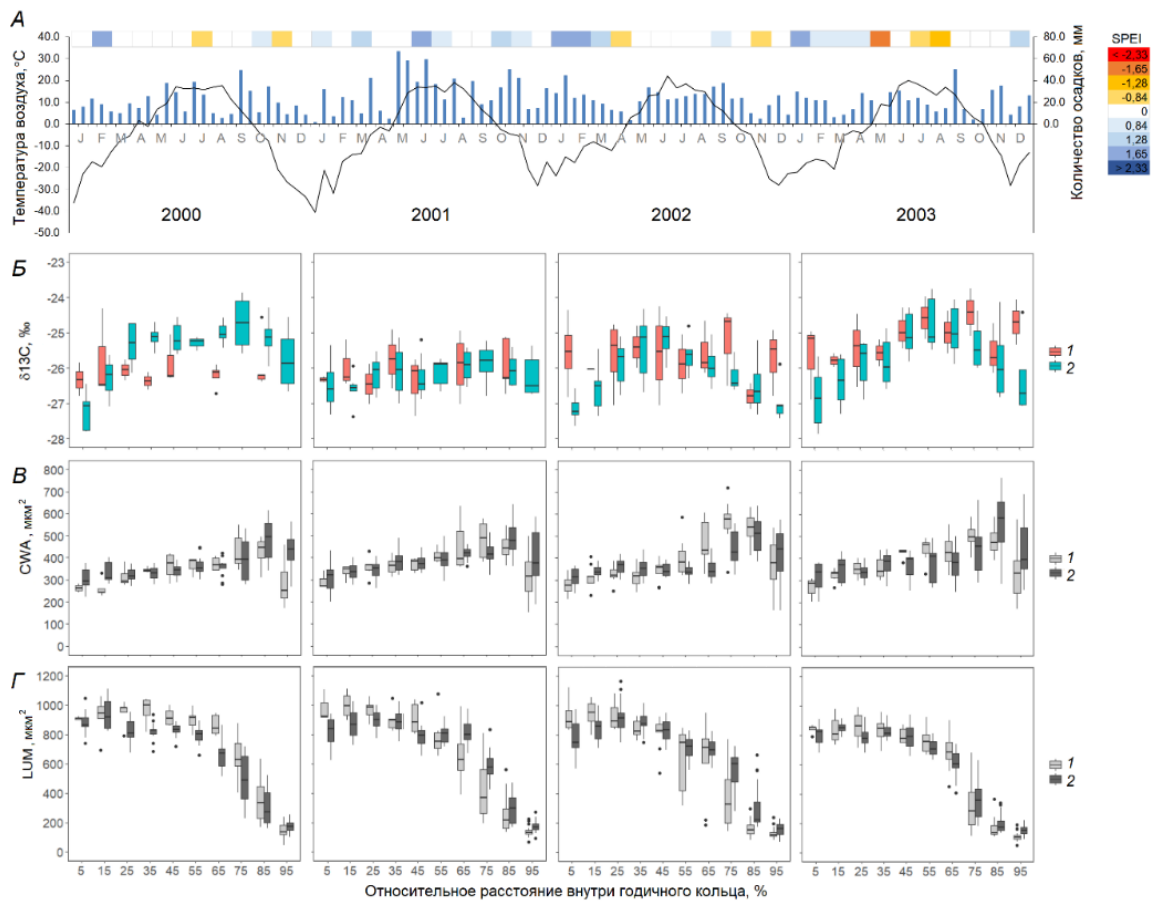


Рисунок 4.2.3.6. *А* – климатические условия роста (температура воздуха, количество осадков, индекс засушливости SPEI), *Б* – внутригодичное распределение изотопов углерода ($\delta^{13}C$), *В* – площадь клеточной стенки трахеид (CWA), *В* – площадь люмена (LUM) у старых (1) и молодых (2) деревьев в 2000-2003 гг. (модифицировано из Fonti et al., 2018).

Фенологические наблюдения формирования древесины (Астраханцева и др., 2010) позволили заключить, что сезон роста старых деревьев в 2000 г. начался в конце мая и закончился в конце августа. Согласно примеру на Рисунке 4.2.3.7, формирование клеток ксилемы и измеренного для них соотношения изотопов углерода занимает от 4 (в зоне ранней древесины) до 8 недель (в зоне поздней древесины).

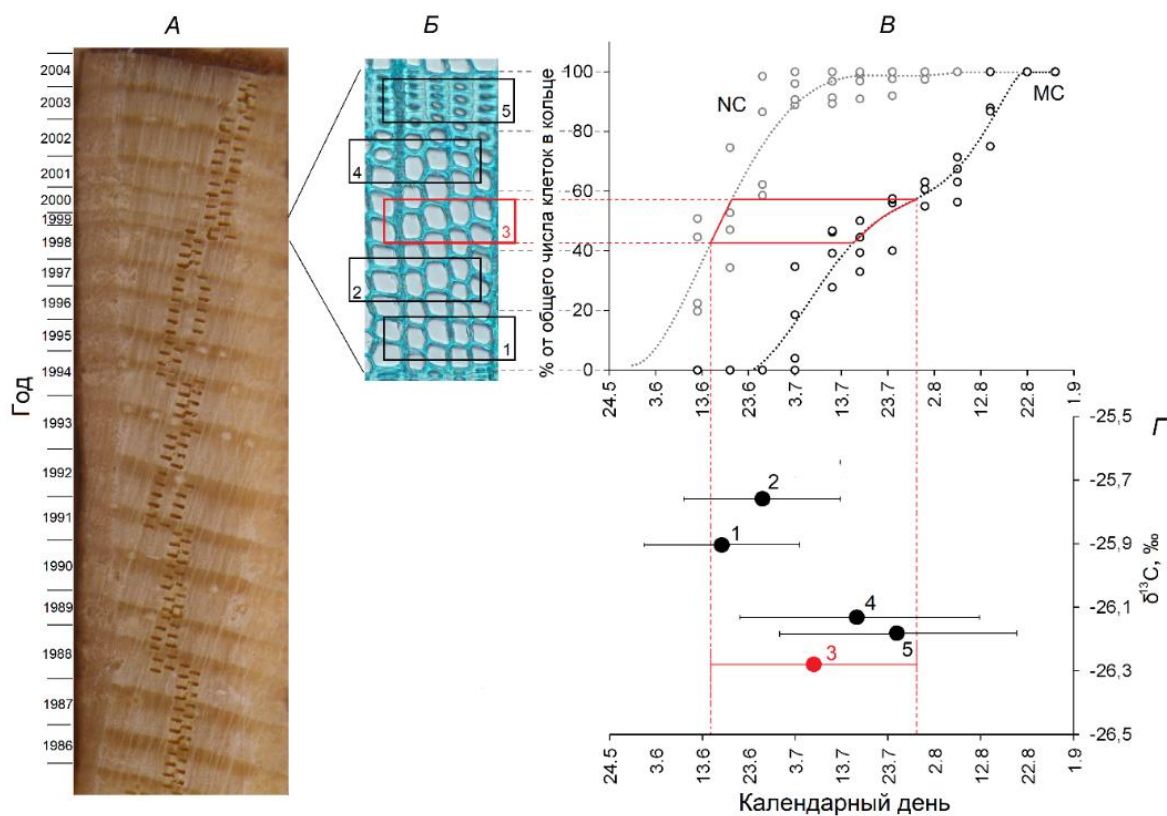


Рисунок 4.2.3.7. Приведение к абсолютной временной шкале сезонных измерений $\delta^{13}\text{C}$ через данные ксилогенеза. *A* – керн сосны обыкновенной (дерево №5, ОТ) с выжигами после проведения лазерной абляции, *B* – фотография среза годичного кольца 2000 г. со схематичным положением выжигов, *B* – кривая появления клеток ксилемы (NC) и полностью сформированных зрелых трахеид (MC) в течение сезона роста 2000 г. Красная площадь на графике обозначает количество времени, затраченное на построение древесины для одного выжига, *Г* – абсолютные значения $\delta^{13}\text{C}$, привязанные к календарной дате (модифицировано из Fonti et al., 2018).

Сопоставление значений соотношения изотопов углерода в ранней древесине годичного кольца со значениями в поздней древесине предшествующего кольца показало более высокие коэффициенты корреляции для старых деревьев, по сравнению с молодыми деревьями (Рисунок 4.2.3.8.).

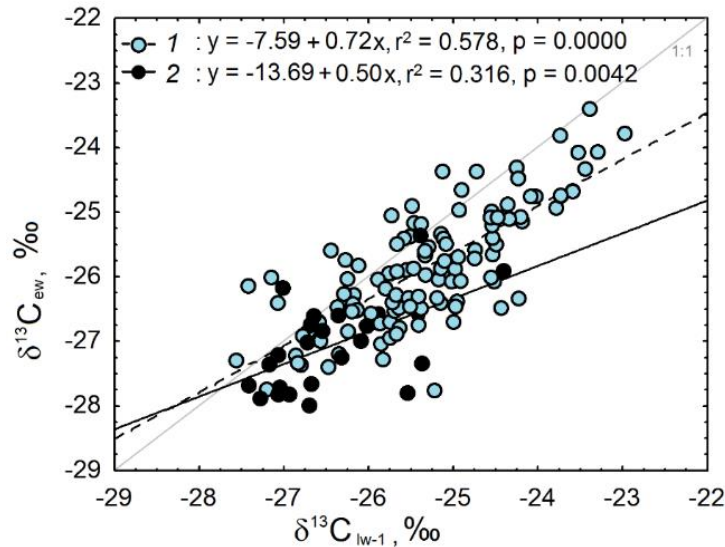


Рисунок 4.2.3.8. Зависимость соотношения изотопов углерода в первых клетках ранней древесины ($\delta^{13}C_{ew}$) от величины $\delta^{13}C$ в поздней древесине предшествующего годичного кольца ($\delta^{13}C_{lw-1}$) сосны обыкновенной для двух исследуемых древостоев (1 – старые деревья, 2 – молодые деревья). Серой линией указано соотношение 1:1 (модифицировано из Fonti et al., 2018).

Сопоставление различных параметров годичных колец у молодых и старых деревьев было проведено для выявления различий в чувствительности этих групп к климатическим факторам. При этом стоит отметить, что на прирост деревьев двух возрастных групп могут оказывать влияние факторы неклиматической природы, такие как почвенные условия, параметры древостоя, размер деревьев, генетические различия и др. Так как информация о большинстве из них отсутствует, интерпретация полученных в исследовании данных была проведена на основе особенностей функционирования каждой группы деревьев относительно их возраста.

Длительные (1980 – 2003 гг.) изменения радиального прироста и соотношения изотопов углерода в древесине годичных колец старых деревьев сосны обыкновенной показали высокую синхронность между индивидуальными сериями, и зарегистрировали температурный сигнал ($R > 0.4$ и 0.6 для ШГК и $\delta^{13}C$, соответственно) (Рисунок 4.2.3.3. А). Несмотря на короткий ряд данных для участка УТ (всего 4 года), корреляция между соотношением изотопов углерода в годичных кольцах молодых деревьев с температурой воздуха была значима в начале сезона роста (конец весны), по сравнению со старыми деревьями, и составила 0.53 ($p < 0.05$). Данный сдвиг климатического сигнала в сезоне

косвенно поддерживается и внутрисезонной изменчивостью параметров годовых колец. В целом, у молодых деревьев наблюдалась более высокая изменчивость ШГК и $\delta^{13}\text{C}$ как при внутрисезонном, так и при погодичном разрешении. Особый интерес представляло положение максимальных значений анатомических параметров трахеид и величины $\delta^{13}\text{C}$ внутри годовых колец. Несмотря на то, что различия в абсолютных значениях размера трахеид у молодых и старых деревьев могут быть объяснены биофизическими гидравлическими ограничениями, связанными с подъёмом воды и растворенных элементов от корней к кроне (Petit et al., 2011; Anfodillo et al., 2013; Carrer et al., 2015), размер люмена и площадь клеточной стенки трахеид достигают максимума в годовых кольцах старых деревьев раньше, чем у молодых, в то время как значения $\delta^{13}\text{C}$ в поздней древесине понижаются только у молодых деревьев.

Как известно, количество сформированных трахеид и их размер значительно отличаются у молодых и старых деревьев (Fritts, 1976; Carrer et al., 2015). Различия, наблюдаемые между двумя группами в данном исследовании, согласуются с гипотезой о том, что деревья с более высокой скоростью деления клеток (производство большего числа клеток за сезон роста) вероятно, лучше отражают внутрисезонный климатический сигнал, фиксируемый параметрами годового кольца (Rossi et al., 2008a). Наблюдаемый климатический сигнал для более молодых деревьев ранее в сезоне подтверждает гипотезу о том, что молодые деревья имеют более продолжительный вегетационный период, что также подтверждается предыдущим исследованием зависимости процессов формирования ксилемы от возраста между хвойными деревьями 40–70 лет и 200–350 лет (Rossi et al., 2008a). Таким образом, чем дольше и интенсивнее проходят фазы ксилогенеза у более молодых деревьев, тем выше внутрисезонное разрешение параметров годовых колец (в данном исследовании – выжигов после проведения лазерной абляции), что позволяет лучше отображать внутригодовой климатический сигнал. Напротив, у более старых деревьев годовое кольцо наилучшим образом интегрирует информацию за более длительный период и повышает статистическое значение климатического сигнала (Carrer, Urbinati, 2004). Так, данные соотношения изотопов углерода, полученные в результате лазерной абляции в ранней древесине годовых колец сосны обыкновенной в старом древостое объединяют информацию об условиях минимум для четырех недель сезона роста, которые были необходимы для формирования клеток ксилемы этого участка кольца (80 мкм) (Рисунок 4.2.3.7.). Так как в исследовании не рассматривались различия

между образованием первичной и вторичной стенок трахеид, а также между отложением целлюлозы, гемицеллюлозы и лигнина, сигнал $\delta^{13}\text{C}$ интегрирует вклад всех компонентов в древесину годичных колец (Voerjan et al., 2003).

Другой процесс, который может объяснить разницу внутригодового распределения соотношения изотопов углерода между группами, может быть связан с использованием запасов предыдущих лет. Известно, что запасенные в конце вегетации углеводы могут быть повторно мобилизованы весной последующего года для формирования ксилемы годичных колец (Kagawa et al., 2006). Результаты проведенного исследования подтверждают, что этот процесс гораздо менее выражен у молодых деревьев, так как, во-первых, наблюдается более низкая автокорреляция между $\delta^{13}\text{C}$ в поздней древесине предыдущего кольца и $\delta^{13}\text{C}$ в ранней древесине нового кольца, а во-вторых, для годичных колец молодых деревьев характерен более широкий внутригодовой диапазон (с более отрицательными значениями $\delta^{13}\text{C}$ на границе кольца), что указывает на большой запас ассимилятов текущего года.

Еще одним фактором, который играет роль в объяснении различий внутригодового сигнала между деревьями, является влияние размера деревьев на перенос воды и дискриминацию изотопов углерода. По мере того как высота деревьев увеличивается в онтогенезе, повышается уровень гравитационного ограничения длины водного пути, что влияет на проводимость устьиц (Niinemets, 2002; Koch et al., 2004), фотосинтез и, в конечном итоге, на изотопную дискриминацию (Farquhar et al., 1989). Ассоциированные с этим изменения в морфологии и физиологии деревьев могут дополнительно влиять на изотопную дискриминацию (Koch et al., 2004; Steppe et al., 2011).

В заключении следует отметить, что несмотря на то, что одни и те же климатические факторы влияют на рост деревьев в течение всего срока их жизни, форма влияния меняется с возрастом и/или размером деревьев, так как период ксилогенеза сокращается, и способность фиксировать сигнал окружающей среды с высоким разрешением уменьшается. В частности, более продолжительный период роста в сезоне и повышенные темпы роста молодых деревьев по сравнению со старыми деревьями дают им возможность зарегистрировать внутригодовой сигнал с большим разрешением благодаря большому количеству сформированной ксилемы (большая ширина годичных колец и количество трахеид их сформировавших). Старые деревья менее чувствительны

к более коротким изменениям окружающей среды из-за того, что их функционирование распределяется на большую биомассу (например, более крупная и глубокая корневая система, более толстая заболонь и площадь листьев, больше объем запасенных веществ), что обеспечивает определенную краткосрочную устойчивость (Meinzer et al., 2011). Кроме того, значения $\delta^{13}\text{C}$ ранней древесины старых деревьев отражают большую долю ремобилизованных запасов или показывают различную дискриминацию из-за более негативного водного потенциала и более длительного водного транспорта (от корней к кроне). Таким образом, внутригодичная климатическая чувствительность выше у молодых деревьев. Особое внимание следует уделять возрасту и размеру деревьев при отборе материала для внутригодичных измерений параметров ксилемы годичных колец. Также необходимо изучение как онтогенетического (возрастного) влияния на параметры годичных колец, так и процессы ксилогенеза, особенно во время ювенильной фазы дерева, для лучшей оценки влияния возраста и/или размера на структуру годичных колец. Имитационные модели роста и формирования структуры годичных колец, такие как модель Ваганова-Шашкина (Ваганов, Шашкин, 2000) или MAIDENiso (Danis et al., 2012), могут быть использованы в дальнейшем для определения биологических и физических процессов, влияющих на рост деревьев разного возраста и значение соотношения изотопов углерода в их годичных кольцах.

4.3. Дендроклиматический потенциал лиственных видов (на примере березы) в разных природно-климатических зонах Центрально-Сибирского трансекта

4.3.1. Влияние климатических факторов на радиальный прирост березы (*Betula* sp.)

Несмотря на большое количество дендроэкологических и дендроклиматологических исследований в северном полушарии, абсолютное большинство из них было сосредоточено на изменчивости радиального прироста хвойных видов деревьев в связи с их широким распространением и длительной продолжительностью жизни (Vaganov et al., 2000; Esper et al., 2002; Briffa et al., 2008; Nikolaev et al., 2009). Гораздо меньше внимания было уделено покрытосеменным видам (Goldblum, Rigg, 2005; Schmidt et al., 2006; Sano et al., 2010), что может быть также связано с методологическими сложностями их датировки в связи с особенностями анатомической структуры годовых колец (особенно для рассеянно-сосудистой древесины). В связи с тем, что различные виды березы являются одним из важнейших компонентов северных экосистем (Kullman 1993; Sano et al., 2010; Drobyshev et al., 2014) и имеют высокую экологическую, экономическую и эстетическую ценность (Ветчинникова 2004; Zyryanova et al., 2010), в работе внимание было уделено березе пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.) и березе повислой (*Betula pendula* Roth.), как наиболее распространенным лиственным видам деревьев Сибири. Цель данного этапа работы – определить смену лимитирующего роста лиственных видов фактора в разных природных и климатических зонах. Исследование было проведено вдоль Центрально-Сибирского трансекта для шести участков (Таблица 2.1.1. и 4.3.1.1.). Подробное описание мест произрастания и климатических условий представлены в Главе 2.1.2.

В результате были получены хронологии по ширине годовых колец березы пушистой и березы повислой. В связи с тем, что для северных участков ширина годовых колец имела экстремально низкие значения, перекрестная датировка индивидуальных серий была выполнена на микросрезах древесины (20 мкм), полученных с помощью микротомата.

Основные статистические характеристики хронологий по ширине годовых колец приведены в Таблице 4.3.1.1. Средний радиальный прирост значительно выше для Зотино и двух «южных» участков (Беренжак и Горно-Алтайск). Межсерийный коэффициент корреляции имеет схожие значения для пяти исследуемых участков, и ниже для деревьев

из Туруханска. Величина автокорреляции 1-го порядка в стандартных хронологиях свидетельствует о том, что прирост текущего года слабо связан (до 17%) с приростом предшествующего года (коэффициенты корреляции 0.32, 0.29, 0.28, 0.42, 0.42 и 0.32 ($p < 0.05$) для всех участков с севера на юг, соответственно).

Таблица 4.3.1.1.

Статистические характеристики хронологий по ширине годичных колец деревьев березы для исследуемых участков

№ участка	Название участка	Количество образцов	Длительность хронологии, лет	Средняя ширина годичных колец, мм	Межсерийный коэффициент корреляции	Коэффициент чувствительности	Коэффициент вариации	Процент объясненной дисперсии главной компонентой
1	Игарка	18	180	0.61	0.61	0.40	0.49	33.77
2	Туруханск	14	171	0.81	0.50	0.38	0.36	33.47
3	Тура	20	111	0.41	0.64	0.50	0.78	45.73
4	Зотино	28	89	1.63	0.64	0.31	0.17	42.47
5	Беренжак	17	149	1.12	0.67	0.45	0.30	53.05
6	Горно-Алтайск	20	67	2.49	0.63	0.36	0.11	44.92

Расчет коэффициентов корреляции индексированных хронологий со среднемесячными климатическими переменными (1936-2015 г. для участков Игарка и Туруханск, 1936-2012 Тура, 1928-2015 Зотино, 1936-2010 Беренжак и 1950-2015 Горно-Алтайск) показал, что на погодичную вариабельность радиального прироста «северных» участков (Игарка, Туруханск, Тура) и Зотино влияет, главным образом, температура июня (Рисунок 4.3.1.1. Б) (коэффициенты корреляции равны 0.40, 0.48, 0.48, 0.31 ($p < 0.05$), соответственно). Следует отметить влияние температуры воздуха июля на радиальный прирост березы в Игарке ($R = 0.37$, $p < 0.05$). Значимой корреляции прироста березы для этих участков со среднемесячным количеством осадков не наблюдается. Отличные от других результаты показывает корреляция климатических данных отдельных месяцев и вариабельность радиального прироста березы «южных» участков. Так, отрицательное влияние на прирост березы в Беренжаке оказывает температура начала сезона роста (апрель, май), что может быть связано для данного региона с недостаточным количеством осадков в предшествующий период и быстрым иссушением почвы. Повышение

температуры в летние месяцы, в свою очередь, подавляет радиальный прирост березы в Горно-Алтайске.

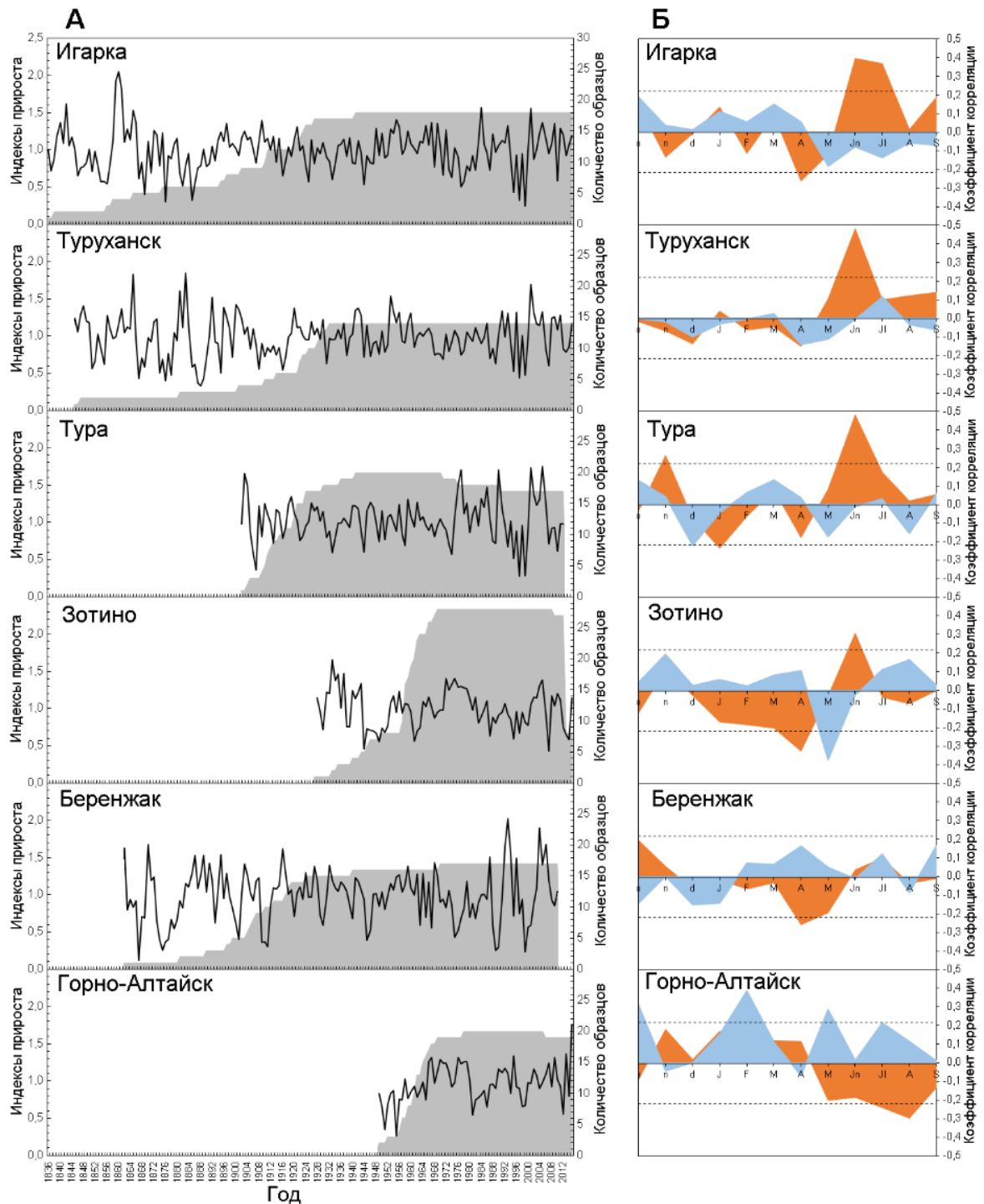


Рисунок 4.3.1.1. *А* – индексированные хронологии по ширине годичных колец березы (линии) и количество образцов (серая поверхность) для исследуемых участков. *Б* – коэффициенты корреляции хронологий по ширине годичных колец с климатическими параметрами (оранжевый – корреляция с температурой, синий – с количеством осадков), пунктирной линией обозначена значимость коэффициентов при $p < 0.05$.

Сравнение хронологий между собой показало, что хронологии «северных» участков имеют близкую динамику погодичных изменений (Таблица 4.3.1.2.). Следует также отметить, что деревья с участка Зотино значимо коррелируют как с «северными», так и с «южными» деревьями. Тогда как хронологии «южных» участков не показывают значимой корреляции между собой.

Таблица 4.3.1.2.

Коэффициенты корреляции хронологий по ширине годичных колец березы для исследуемых участков (жирным выделены значимые корреляции при $p < 0.05$, n = длина ряда, количество лет)

	Игарка	Туруханск	Тура	Зотино	Беренжак	Горно-Алтайск
Игарка	1					
Туруханск	0.42 n=171	1				
Тура	0.37 n=111	0.41 n=111	1			
Зотино	0.03 n=89	0.39 n=89	0.22 n=86	1		
Беренжак	0.12 n=149	0.11 n=149	0.02 n=109	0.18 n=84	1	
Горно-Алтайск	-0.08 n=67	-0.06 n=67	0.08 n=64	0.25 n=67	-0.02 n=62	1

Как известно, наибольшее влияние температуры на процессы роста деревьев отмечается на полярном пределе распространения лесной растительности (Шиятов, 1986; Briffa et al., 1998; Vaganov et al., 1999), и уменьшается к югу, где, как правило, возрастает роль дефицита увлажнения (Магда и др., 2002). Следует отметить, что несмотря на большую протяженность трансекта с севера на юг (более 1700 км), и положение двух «южных» участков в лесостепной зоне, только для одного из них (Горно-Алтайск) в работе удалось с помощью дендроклиматического анализа выявить смену лимитирующего фактора температуры на количество осадков. Отсутствие схожего сигнала для деревьев с участка Беренжак может быть связано с особенностями места произрастания, которые модифицируют отклик прироста на климатические факторы. Как видно из Рисунка 4.3.1.1. Б, для участков Зотино и Беренжак, в погодичной изменчивости радиального прироста березы содержится наиболее смешанный в отношении других участков климатический сигнал. Можно предположить, что в сезонном цикле развития влагоемкость почвы на этих участках редко снижается ниже критического уровня, чтобы оказать значимое влияние на формирование годичного прироста в стволах березы.

Ослабление роли температуры, как основного лимитирующего фактора, подтверждается также и пространственной корреляцией (Рисунок 4.3.1.2. А, Б).

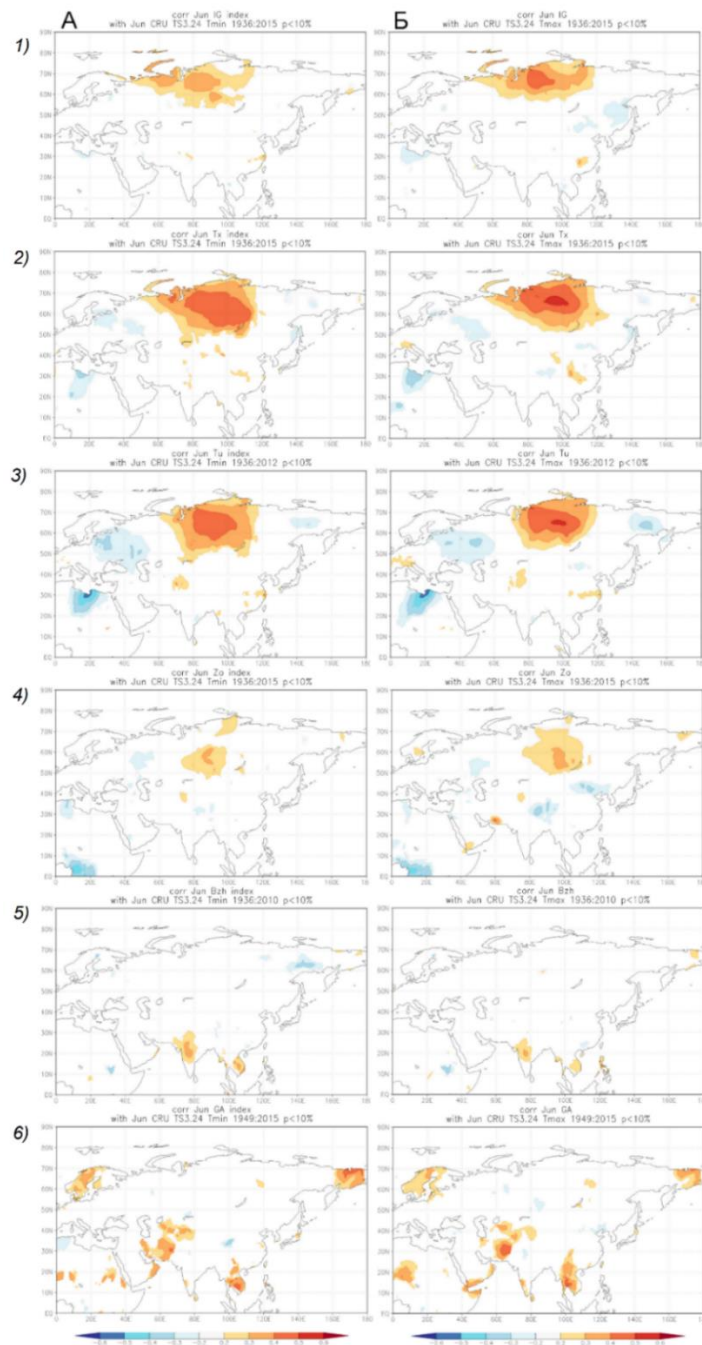


Рисунок 4.3.1.2. Пространственное распределение корреляции хронологий по ширине годовых колец с минимальной (А) и максимальной (Б) температурой воздуха июня в зависимости от широтной (0-90° с.ш.) и долготной (0-180° в.д.) составляющих. 1 – Игарка, 2 – Туруханск, 3 – Тура, 4 – Зотино, 5 – Беренжак, 6 – Горно-Алтайск. Расчеты выполнены на сайте <https://climexp.knmi.nl/correlate.cgi> с шагом 0.5°. Внизу графиков приведена шкала коэффициентов корреляции (синий цвет – отрицательная (от -0.8), красный – положительная (до 0.8)).

Было оценено влияние максимальной и минимальной температуры воздуха в июне (месяце, в течение которого для большинства участков происходит наиболее интенсивный рост) на ширину годичных колец березы. Как показано на графиках, увеличение максимальной температуры оказывает значительное положительное влияние на рост деревьев «северных» участков. Интересно отметить, что для наиболее северного участка Игарка связь с температурой слабее, чем для участков Туруханск и Тура, что может быть связано с увеличением континентальности для последних двух участков.

В результате исследования были выявлены закономерности изменчивости радиального прироста деревьев березы в разных природно-климатических зонах. Дендроклиматический анализ древесно-кольцевых хронологий показал, что климатически обусловленная изменчивость ширины годичных колец березы в резко-континентальном климате Средней Сибири выражена достаточно сильно. Особенно следует отметить влияние температуры июня на радиальный прирост исследуемого вида, которая является ведущим фактором сезонного роста деревьев в широком диапазоне условий. Также необходимо подчеркнуть, что с помощью проведенного анализа стало возможным определить региональный биом (средняя тайга), в которой происходит значимая смена лимитирующего фактора при движении с севера на юг.

4.3.2. Определение объема выборки для исследования анатомических параметров годовых колец березы и получения устойчивого климатического сигнала

Анализ временных рядов (хронологий) анатомических параметров клеток ксилемы является важным инструментом в понимании влияния факторов окружающей среды на рост деревьев и предоставляет ценную информацию об условиях произрастания в прошлом с высоким временным разрешением. Однако, несмотря на растущий интерес к анализу длительных анатомических временных рядов лиственных видов (Fonti et al., 2009; Souto-Herrero et al., 2017), остается открытым вопрос, каков должен быть оптимальный объем выборки и как минимизировать риск в оценке имеющегося климатического и/или экологического сигнала. Вопрос состава и объема выборки ни раз поднимался в дендроклиматических исследованиях (Шиятов и др., 2000; Osborn et al., 1997; Büntgen et al., 2012; Nehrbass-Ahles et al., 2014; Kirilyanov et al., 2018). По сравнению с показателями ширины годовых колец или максимальной плотности древесины, анатомические параметры у разных деревьев в древостое могут показывать более низкий общий сигнал (Olano et al., 2013; Bryukhanova, Fonti, 2013; Pacheco et al., 2015). В связи с этим, и тем, что подготовка образцов древесины и проведение измерений анатомических параметров ксилемы вдоль нескольких годовых колец является трудоемким и времязатратным процессом, с которым сталкивались исследователи в течение последних десятилетий, их поиски были, в основном, направлены на определение достаточного количества радиальных рядов в годовых кольцах хвойных (Seo et al., 2014) или количества сосудов на небольшую площадь ксилемы лиственных видов (Arbellay et al., 2012) для получения устойчивого климатического сигнала или сигнала других параметров окружающей среды.

Целью данного этапа работы было, во-первых, внести вклад в методологические основы «анатомической» дендроклиматологии и выявить репрезентативную выборку лиственных деревьев с рассеянно сосудистой древесиной (на примере березы пушистой) для извлечения общего сигнала из ряда анатомических признаков и, во-вторых, определить, какие лимитирующие факторы контролируют рост и структуру годовых колец данного вида в северной и средней тайге Средней Сибири (участки Тура и Зотино на Центрально-Сибирском трансекте).

В течение первого этапа были проанализированы 15 доминантных деревьев *Betula pubescens* Ehrh., произрастающих на участке Тура (64°18' с.ш., 100°11' в.д., Глава 2.1.2.). Анатомические параметры (средняя площадь сосуда (*MVA*), плотность сосудов (*VD*), индекс группировки сосудов в кольце (*RVGI*)) были измерены для периода с 1936 по 2012 гг. для большой площади исследуемых колец (размер анализируемого изображения для нескольких колец в среднем составлял 2000x30000 пикселей при разрешении 1.182 пикселя в 1 мкм). Все три выбранных анатомических параметра связаны с выполнением ксилемой транспортной функции, и если размер и плотность сосудов древесины являются традиционными в дендроклиматических исследованиях (Sass, Eckstein, 1995; Garcia-Gonzalez, Eckstein, 2003; Fonti et al., 2009), то индекс группировки сосудов представляет собой относительно новый параметр в «количественной» анатомии древесины (von Arx et al., 2013). Под группировкой в данном исследовании подразумевается количество сосудов, тесно соседствующих друг с другом на поперечном срезе древесины (Loerfe et al., 2007; Carlquist, 2009). Существует две противоположные гипотезы, первая из которых подразумевает, что группировка сосудов в рассеянно-сосудистой древесине может улучшить гидравлическую интеграцию и повысить устойчивость к кавитации через увеличение гидравлических путей (Baas et al., 1983; Tyree et al., 1994), а вторая, что высокая степень гидравлической интеграции может ускорить распространение кавитации среди соседних сосудов (Brodersen et al., 2013). При этом отмечается и климатическая обусловленность вариации индекса группировки сосудов, когда большее количество сосудов группируется между собой при водном стрессе (Lopez et al., 2005; Lens et al., 2011; Carlquist, 2012).

Для определения объема выборки для каждого параметра годовых колец березы пушистой (ШГК, *MVA*, *VD*, *RVGI*) был применен метод непараметрической статистики Бутстрэп (Bootstrap; Efron, Tibshirani, 1993), позволяющий сгенерировать случайную выборку рядов ($n = 1000$), повторяющихся путем постепенного увеличения количества деревьев с 2 до 15. Размер выборки определялся как репрезентативный, если результаты отличались менее чем на 10% от значений, когда учитывались все деревья. Было установлено, что для исследования хронологий по ширине годовых колец необходимо получить данные как минимум для семи деревьев на участке, чтобы выборка была репрезентативна.

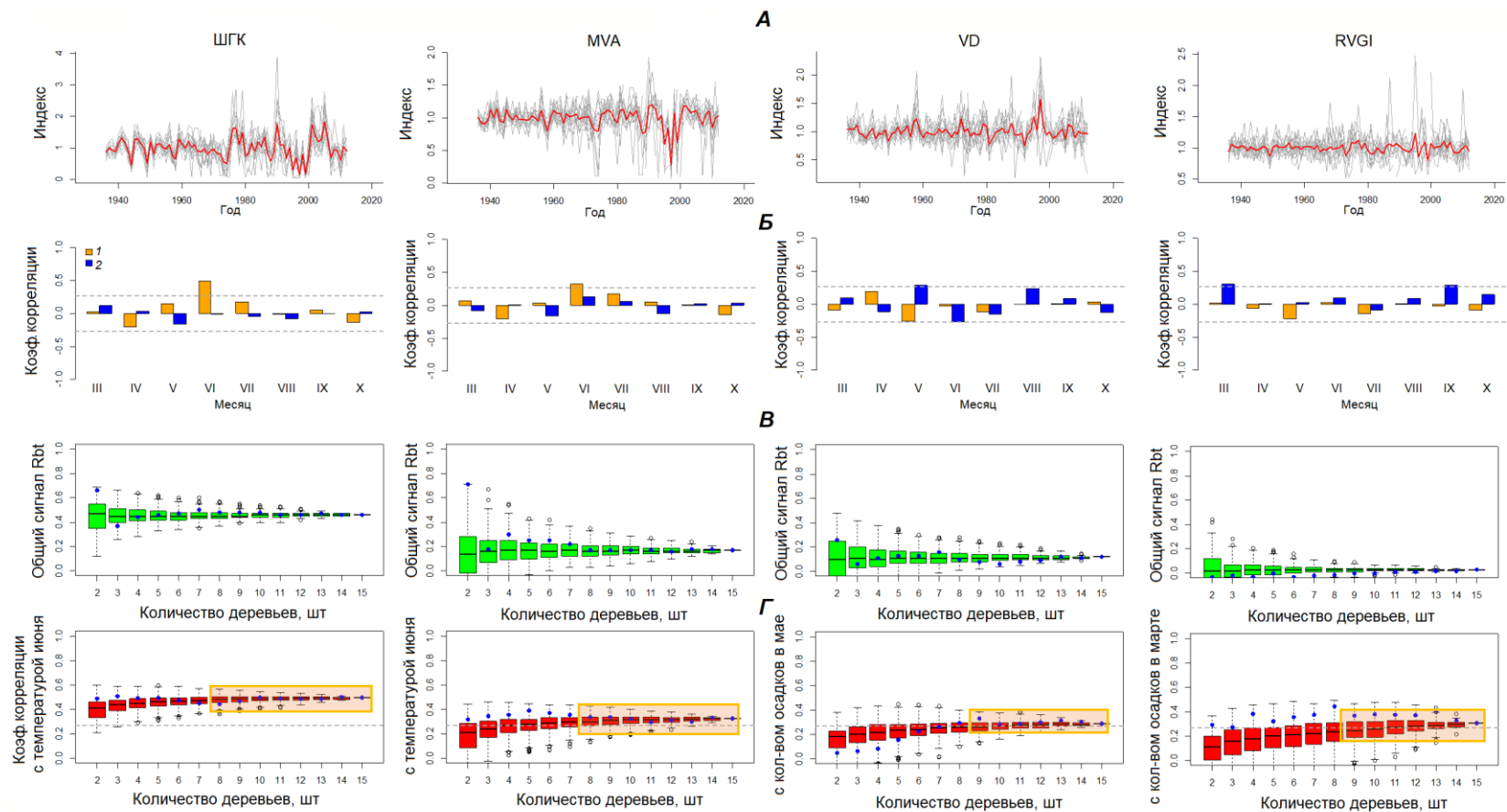


Рисунок 4.3.2.1. *A* – индексированные хронологии параметров годичных колец березы пушистой (ШГК – ширина годичных колец, *MVA* – средняя площадь сосудов, *VD* – плотность сосудов, *RVGI* – индекс группировки сосудов в кольце), *B* – коэффициенты корреляции параметров с климатическими данными (*1* – температура воздуха, *2* – количество осадков), *B* – определение общего сигнала *Rbt*, содержащегося в выборке для каждого параметра кольца методом Бутстрэп, *Г* – определение объема выборки, содержащего климатический сигнал, отличающийся от сигнала в максимальной выборке не более чем на 10% (количество деревьев отмечено оранжевым прямоугольником).

Для исследования средней площади сосудов необходимо 8 деревьев, а для плотности сосудов и индекса группировки сосудов в кольце минимум составил 9 деревьев. При этом следует отметить, что увеличение выборки все еще будет способствовать обеспечению более высокого общего сигнала.

Хронологии исследованных анатомических параметров ксилемы березы пушистой показали различную погодичную изменчивость (Рисунок 4.3.2.1. А). Статистические параметры хронологий приведены в Таблице 4.3.2.1.

Таблица 4.3.2.1.

Статистические параметры хронологий ширины годичных колец (ШГК) и анатомических параметров древесины (MVA – средняя площадь сосуда, VD – плотность сосудов, RVGI – индекс группировки сосудов в кольце), полученных для 15 исследуемых деревьев. Min – минимальное, Mean – среднее и Max – максимальное значение, SD – стандартное отклонение, Rbt – средняя корреляция между деревьями, Corr – коэффициент корреляции Пирсона хронологий с ежемесячными климатическими параметрами (с ближайшей метеостанции «Тура»), T – температура воздуха, P – количество осадков

	<i>Min</i>	<i>Mean</i>	<i>Max</i>	<i>SD</i>	<i>Rbt</i>	<i>Corr</i>	Параметр и месяц
ШГК, мкм	5	354	1597	239	0.46	0.50	T июнь
MVA, мкм ²	62	1209	2845	385	0.17	0.33	T июнь
VD, кол-во/мм ²	14	109	322	33	0.12	0.29	P май
RVGI	1	2.09	5.6	0.57	0.03	0.31	P март

Результаты дендроклиматологического анализа показали, что на прирост годичных колец березы в данных условиях произрастания влияет температура июня ($R = 0.5$, $p < 0.05$), схожее, но более слабое влияние отмечено также на площадь сосудов ксилемы (Рисунок 4.3.2.1. Б, Таблица 4.3.2.1.). В свою очередь на плотность сосудов значимое положительное влияние оказало количество осадков мая ($R = 0.29$, $p < 0.05$) и августа (незначимое, $p > 0.05$), а на группировку сосудов – количество осадков в марте. Схожие результаты влияния условий произрастания на анатомические параметры сосудов было отмечено ранее для деревьев каштана посевного *Castanea sativa* Mill. (Fonti et al., 2007),

где авторы заключили, что условия зимних и весенних месяцев оказывают влияние на физиологические процессы, определяющие дифференциацию сосудов, что, в последствии, отражается на их размере.

В продолжение изучения анатомической структуры годичных колец березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.) в бореальной зоне, были измерены параметры анатомической структуры годичных колец (в том числе аккумулятивный потенциал гидравлической проводимости) деревьев, произрастающих в подзоне средней тайги Центральной Сибири (60°45' с.ш., 89°23' в.д., участок Зотино, Таблица 2.1.1, Глава 2.1.2.) за период с 1960 по 2006 гг.

Для оценки величины и изменчивости параметров и их погодичной синхронности были рассчитаны следующие статистические характеристики полученных хронологий: стандартное отклонение и коэффициент вариации, коэффициенты корреляции индивидуальных серий со средней, среднее значение межсерийной корреляции, коэффициенты чувствительности и автокорреляции первого порядка (Methods ..., 1990).

Сопоставление хронологий различных параметров годичных колец выявило следующие закономерности: с увеличением прироста увеличивается количество сосудов в кольце ($R = 0.94, p < 0.05$), и увеличивается аккумулятивный потенциал гидравлической проводимости ($R = 0.97, p < 0.05$). При этом не наблюдается связи ШГК с плотностью сосудов (количество на единицу площади ксилемы) или со средним размером их площади. Следует отметить положительную корреляцию между количеством сосудов и проводимостью ($R = 0.88, p < 0.05$), а также между проводимостью и средним размером сосудов ($R = 0.30, p < 0.05$). Значимая отрицательная корреляция была получена между средним размером сосудов и их плотностью ($R = -0.83, p < 0.05$), то есть чем больше сосудов на единицу площади кольца, тем меньше их размер.

Для того, чтобы определить влияние засушливых и влажных условий на прирост и анатомические параметры древесины, был использован стандартизированный индекс отношения количества осадков к эвапотранспирации SPEI (Vincente-Serrano et al., 2010) с мая по август для периода 1960-2016 (SPEI Global Drought Monitor, <http://sac.csic.es/spei/map/maps.html>). Коэффициенты корреляции Пирсона показали, что более влажные условия начала сезона роста оказывают слабое положительное влияние на радиальный прирост и количество сосудов в годичном кольце ($R = 0.18$ и 0.24 (незначимы,

$p > 0.05$), соответственно). Засушливые условия июля уменьшают площадь сосудов ($R = -0.34$, $p < 0.1$), но увеличивают их количество на единицу площади кольца ($R = 0.28$, $p < 0.1$). Тогда как влажные условия августа не только положительно влияют на величину радиального прироста деревьев ($R = 0.26$, $p < 0.1$), но и увеличивают аккумулятивный потенциал гидравлической проводимости ($R = 0.25$, $p < 0.1$).

Полученные результаты анализа анатомических параметров ксилемы березы пушистой в двух суб-биомах (средней и северной тайге) показали их дополнительный потенциал для дендроклиматических исследований лиственных видов в Сибири. Следующим этапом может быть проведение фенологических наблюдений развития листы и ксилемы, и сопоставление полученных данных (с недельным разрешением) с размером и плотностью сосудов в кольце, что позволит оценить структурно-функциональную адаптацию данного вида к меняющимся условиям среды, и точнее интерпретировать климатический сигнал для длительных серий.

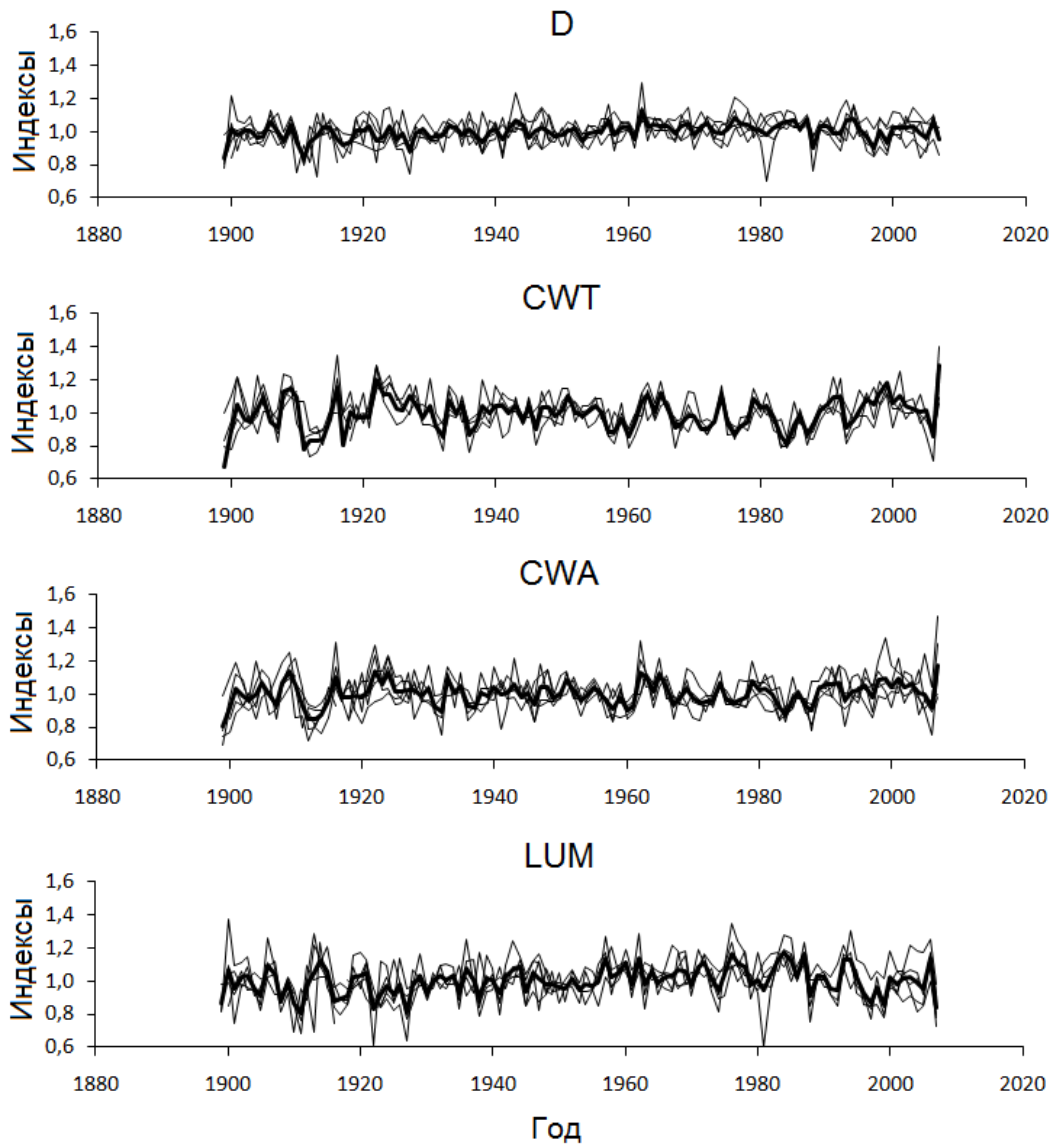
4.4. Климатически обусловленная динамика радиального прироста и анатомического строения ксилемы лиственницы сибирской в высокогорном Алтае

Для высокогорных районов республики Тыва состояние исследований по дендроклиматологии представлено большим количеством работ, основанных не только на использовании данных ширины годичных колец, но и многопараметрическом подходе (Адаменко, 1978; Овчинников и др., 2002; Магда и др., 2004; Ойдупаа и др., 2004; Мыглан и др., 2012; Panyushkina et al. 2005; Sidorova et al. 2012, 2013; Churakova (Sidorova) 2019). Наиболее точную информацию о климатических условиях роста древесных растений можно получить при объединении погодичной динамики ширины годичных колец с анатомическими параметрами трахеид, их формирующих, в результате чего становится возможным установить более детальные связи роста деревьев с климатическими условиями с высоким временным разрешением (Sidorova et al. 2012; Fonti et al., 2013).

Для измерения клеточных характеристик годичных колец лиственницы сибирской были выбраны 5 деревьев с наибольшими коэффициентами корреляции с мастерской хронологией ($R > 0.7$), полученной ранее (Мыглан и др., 2012), и общим ходом роста в течение всех лет жизни. Для периода 1900 – 2007 гг. были получены данные радиального (D) и тангентального (T) размера трахеид и толщины их клеточной стенки (CWT), на основе которых были рассчитаны параметры площади люмена (LUM) и площади клеточной стенки (CWA) (Глава 2.4.).

Дендроклиматический анализ был проведен путем расчета коэффициентов корреляции Пирсона между хронологиями и ежемесячными климатическими данными (температурой воздуха и количеством осадков), полученными для участка 45° – 55° с.ш. и 70° – 100° в.д. из базы данных CRU TS3 (<http://climexp.knmi.nl>; Mitchell, Jones, 2005) с мая предшествующего года по сентябрь текущего для периода с 1901 по 2007 г.

Стандартизированные хронологии исследуемых анатомических параметров представлены на Рисунке 4.4.1.



Рисунке 4.4.1. Длительные индексированные хронологии анатомических параметров годичных колец лиственницы сибирской, произрастающей в высокогорном Алтае (*D* – радиальный размер трахеид, *CWT* – толщина клеточной стенки, *CWA* – площадь клеточной стенки, *LUM* – площадь люмена). Тонкими линиями показаны индивидуальные хронологии для каждого дерева, толстой линией – усредненные хронологии.

Средний размер годичных колец деревьев за период 1900 – 2007 гг. составил 0.40 ± 0.11 мм со средним количеством трахеид, сформированных в течение сезона роста, 11 ± 5 . Средний радиальный размер трахеид составил 34.50 ± 2.92 мкм, толщина клеточной стенки 3.59 ± 0.42 мкм, площадь люмена 652.03 ± 63.78 мкм² и площадь клеточной стенки 383.04 ± 45.76 мкм². Результаты статистического анализа хронологий по ширине годичных

колец показали тесную связь прироста (межсерийный коэффициент корреляции составил 0.75; величина автокорреляции 1-го порядка – 0.74, т.е. прирост текущего года почти на 50% определяется условиями предшествующего года).

Сравнение хронологий между собой показало (Таблица 4.4.1.), что хронология по ширине годовых колец имеет схожую динамику погодичных изменений с параметрами трахеид (радиальным размером трахеид, толщиной и площадью клеточной стенки, площадью люмена). Коэффициенты корреляции между хронологиями находятся в диапазоне 0.57–0.85 ($p < 0.01$). При этом корреляция между гистометрическими параметрами древесины также значима, за исключением связи между *CWT* и *LUM* ($R = -0.08, p < 0.01$).

Таблица 4.4.1.

Коэффициенты корреляции между хронологиями по ширине годовых колец и анатомическим параметрам трахеид для периода 1900-2007 гг. (*ШГК* – ширина годовых колец, *D* – радиальный размер трахеид, *CWT* – толщина клеточной стенки, *CWA* – площадь клеточной стенки, *LUM* – площадь люмена). Жирным шрифтом выделены значимые корреляции при $p < 0.01$

Параметр	ШГК	<i>D</i>	<i>CWT</i>	<i>CWA</i>	<i>LUM</i>
ШГК	1.00				
<i>D</i>	0.85	1.00			
<i>CWT</i>	0.65	0.43	1.00		
<i>CWA</i>	0.84	0.71	0.93	1.00	
<i>LUM</i>	0.57	0.86	-0.08	0.26	1.00

Как было отмечено ранее (Овчинников, 2002; Мыглан и др., 2012; D'Arrigo, 2001; Sidorova et al., 2013), радиальный прирост лиственницы сибирской в Алтае-Саянском регионе определяется в основном температурными условиями летних месяцев. Полученные результаты проведенного дендроклиматического анализа показали схожее влияние температуры воздуха на анатомическую структуру годовых колец (Рисунок 4.4.2.). При этом следует отметить, что размеры клеточных стенок трахеид фиксируют сигнал дольше в сезоне (с мая по август) с более высокими коэффициентами корреляции, по сравнению с шириной годовых колец. Также очевидно и негативное влияние

повышенных температур вначале и в конце сезона роста на радиальный размер клеток и площадь их люмена (коэффициенты корреляции не значимы при $p < 0.01$).

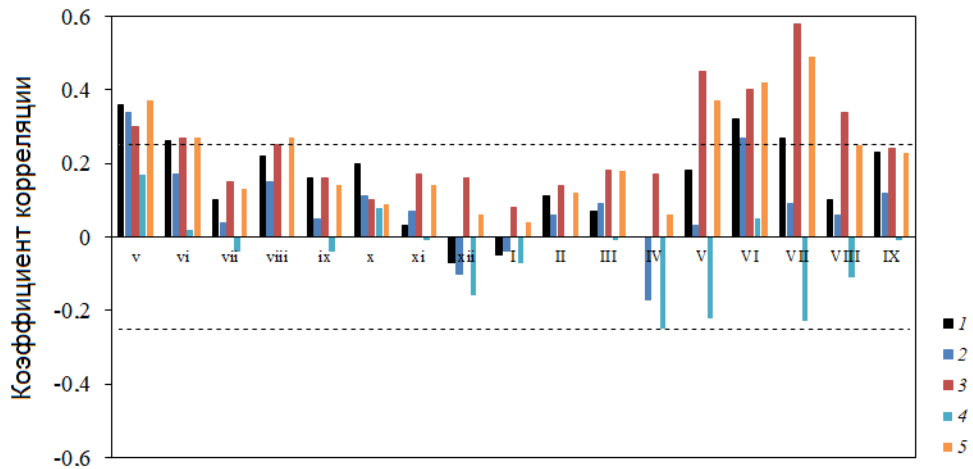


Рисунок 4.4.2. Коэффициенты корреляции хронологий пяти параметров годовых колец лиственницы сибирской с температурой воздуха с мая предшествующего года по сентябрь текущего (1 – ширина годовых колец, 2 – радиальный размер трахеид, 3 – толщина клеточной стенки, 4 – площадь клеточной стенки, 5 – площадь люмена). Пунктирными линиями обозначен уровень значимости при $p < 0.01$.

Впоследствии исследованный набор данных был использован для ретроспективного (с 1695 г.) анализа радиального прироста лиственницы и анатомической структуры годовых колец (Fonti et al., 2013). Для этого внутригодовые анатомические данные были сгруппированы относительно положению трахеид в кольце (то есть сначала были разделены на зоны ранней и поздней древесины, а затем на первые (2) и последние (2) клетки в кольце, чтобы повысить климатический сигнал исследуемых серий). К полученным группам данных был применен метод скользящих средних для расчета корреляции между параметрами и суточными климатическими данными с метеостанции Мугур-Аксы (20 км от исследуемого участка, 1850 м н.у.м., данные ограничены периодом 1970-1994 гг.) для периода 30 дней со сдвигом 5 дней с февраля по сентябрь. Период 30 дней был выбран согласно наблюдаемой и расчетной продолжительности формирования клеток ксилемы (Ваганов, Шашкин, 2000; Бабушкина и др., 2010; Брюханова и др., 2013; Anfodillo et al., 2012).

Примененный подход позволил, во-первых, получить внутрисезонный сигнал с высоким временным разрешением, и, во-вторых, установить периоды, при которых значение корреляции для некоторых параметров (таких как радиальный размер трахеид

или площадь люмена) переходит из положительной в отрицательную. Разделение данных на зоны ранней и поздней древесины и соответствующие им корреляции также позволили понять биологическую причину их значений, обусловленных влиянием климатических факторов в определенные периоды сезона роста.

Сопоставление погодичной вариации толщины клеточной стенки трахеид с изотопным составом целлюлозы годовых колец ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$) и максимальной плотностью древесины показало высокие коэффициенты корреляции (0.59, 0.43, 0.67, соответственно ($p < 0.01$)) (Sidorova et al., 2012). При этом климатический сигнал, содержащийся в различных параметрах годовых колец, был различным, что позволило сделать вывод, что сочетание нескольких независимых переменных повышает надежность и качество реконструкции температуры воздуха и количества осадков в прошлом, позволяет лучше понять изменения климата и способствует более реалистичным прогнозам в будущем (Sidorova et al., 2012).

4.5. Выводы по Главе 4

1. Данные, полученные в результате исследования сезонного формирования литвенницы Гмелина на севере Средней Сибири, показали, что климатические изменения могут быть не только источником стресса и негативного влияния на древостой, но и одним из возможных путей увеличения продуктивности древостоев благодаря улучшению условий обитания.
2. Данные, полученные для среднегорного и низкогорного участков в Центральной Сибири подтверждают влияние температуры воздуха и почвы на начало ксилогенеза сосны обыкновенной и лиственницы сибирской, при этом для среднегорного участка деление камбиальных клеток начинается при относительно низких температурах по сравнению с низкогорным. Несмотря на различия в продолжительности камбиальной активности до двух недель, в целом длина сезона роста имеет схожее значение.
3. Для зоны южной тайги полученные данные не подтверждают однозначного влияния возраста деревьев на продолжительность различных фаз формирования древесины. Несмотря на схожую продолжительность сезона роста у сосны обыкновенной II и V групп возраста и полученные результаты ксилогенеза, запаздывание в ряде процессов у более возрастных деревьев по сравнению с молодыми предполагает некоторое отличие в регистрации климатического сигнала параметрами годичных колец.
4. Дендроклиматический анализ древесно-кольцевых хронологий хвойных видов деревьев в резко-континентальном климате Средней Сибири показал выраженную климатически обусловленную изменчивость ширины годичных колец, особенно под влиянием температуры воздуха июня. Для лиственных видов значимую роль имело количество осадков июня и августа, которые поддерживают непрерывный рост ассимиляционного аппарата и формирование ксилемы годичных колец во второй половине сезона.
5. Синхронность в погодичной и расхождение во внутрисезонной динамике изотопов углерода в годичных кольцах хвойных и лиственных видов деревьев в первом случае отражает влияние общих климатических условий, а во втором – влияние внутренних факторов, к которым можно отнести фенологические особенности развития листового аппарата и вклад запасенных и текущих ассимилятов в формирование ксилемы годичных колец.

6. На основании данных внутрисезонной динамики изотопов углерода было установлено, что более продолжительный период роста и повышенные темпы роста молодых деревьев по сравнению со старыми деревьями дают им возможность зарегистрировать внутригодичный сигнал с большим разрешением благодаря большому количеству сформированной ксилемы. Значения $\delta^{13}\text{C}$ ранней древесины старых деревьев отражают большую долю ремобилизованных запасов или показывают различную дискриминацию из-за более негативного водного потенциала и более длительного водного транспорта (от корней к кроне).
7. Были выявлены климатически обусловленные закономерности изменчивости радиального прироста деревьев березы в разных природно-климатических зонах. С помощью проведенного анализа было возможным определить региональный биом (средняя тайга), в которой происходит смена лимитирующего фактора при движении с севера на юг.
8. Было установлено, что для исследования хронологий по ширине годичных колец деревьев рода *Betula* необходимо получить данные как минимум для семи деревьев на участке, чтобы выборка была репрезентативна. Для исследования различных анатомических параметров ксилемы минимум составил 8-9 деревьев.
9. Полученные результаты дендроклиматического анализа радиального прироста и анатомических параметров ксилемы годичных колец лиственницы сибирской в высокогорном Алтае показали, что размеры клеточных стенок трахеид фиксируют климатический сигнал дольше в сезоне с более высокими коэффициентами корреляции, по сравнению с шириной годичных колец.

ГЛАВА 5. Климатически обусловленные изменения параметров годовых колец хвойных и лиственных видов вдоль широтного трансекта в криолитозоне Сибири

5.1. Влияние локальных условий произрастания на трансформацию климатического сигнала в параметрах годовых колец

5.1.1. Гидротермические условия произрастания как модифицирующий фактор роста лиственницы Гмелина

В течение прошлого столетия последствия глобального изменения климата были зарегистрированы во всем мире (IPCC, 2013). Ожидается, что в 21-м веке изменение климата будет способствовать дальнейшему структурно-функциональному изменению экосистем (Чебакова и др., 2003; White et al., 1999; Iverson, Prasad, 2001; Tchebakova et al., 2010) через повышение температуры воздуха и изменение режима осадков, а также продолжительности вегетационного периода (Linderholm, 2006; Sidorova et al., 2010; Knorre et al., 2010; Fischer et al., 2018).

Прогнозируемые изменения климата, как ожидается, окажут наиболее значительное воздействие на лесные экосистемы в высокоширотных районах Сибири, которые характеризуются низким уровнем осадков из-за высокой континентальности территории (Osterkamp, Romanovsky, 1999; Serreze et al., 2000; Sugimoto et al., 2002; Apps et al. 2006; Delisle, 2007). Эти экосистемы будут особенно подвержены деградации вечной мерзлоты в прогнозируемых условиях (Romanovsky et al., 2008; Schuur et al., 2008; Voike et al., 2013), и для точной оценки воздействия глобального изменения климата необходимо понимание того, как потепление повлияет на систему почва-растительность.

Для северных экосистем было проведено большое число исследований о влиянии климата на радиальный прирост деревьев, в которых отмечалось значительное влияние повышения температуры воздуха на этот параметр на локальном, региональном и глобальном уровне (Vaganov et al., 1999; Holtmeier, Broll, 2005; Briffa et al., 2008; Esper et al., 2010; Sidorova et al., 2010, 2012, 2013). Однако рост деревьев в криолитозоне очень специфичен (Николаев и др., 2011; Kujansuu et al., 2007) и может зависеть от других факторов окружающей среды, таких как засуха, затопление или недостаток питательных веществ (Barber et al., 2000; Lloyd, Bunn, 2007; Vaganov, Kirilyanov, 2010; Ohse et al., 2012; Prokushkin et al., 2018). В недавних исследованиях радиального роста деревьев в криолитозоне Восточной Сибири было показано, что он зависит от глубины активного

слоя почвы и его гидротермического режима (Nikolaev et al., 2009; Kirdeyanov et al., 2013; Churakova (Sidorova) et al., 2016), который, в свою очередь, определяется комбинацией локальных топологических условий и растительного покрова (Turetsky et al., 2012). Рост наземной растительности (например, мха) и аккумуляция органического слоя на поверхности минеральной почвы играет важную роль в изоляции многолетнемерзлых грунтов, являясь причиной отрицательной связи температуры почвы с толщиной изолирующего органического слоя в течение периода сезона роста с положительными температурами воздуха (Harden et al., 2006; Romanovsky et al., 2008). Как наблюдения, так и экспериментальные исследования определили важность мохового покрова на потоки тепла в почве (Van Der Wal, Brooker, 2004; Gornall et al., 2007; Blok et al., 2011).

Исследование взаимосвязи между ростом растений, климатическими и эдафическими факторами требует междисциплинарного подхода (Bernier et al., 2013; Keller et al. 2017; Churakova (Sidorova) et al. 2019). Одним из возможных путей может быть анализ данных погодичной изменчивости параметров годовых колец древесных видов в зависимости от физиологических процессов, их обуславливающих.

Первым подходом, позволяющим достичь определенных результатов в этом направлении, было сезонное исследование формирования ксилемы годовых колец лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.), произрастающей на трех исследуемых участках (береговая кромка, долина временного водотока и поверхность надпойменной террасы), которые характеризуются различным гидротермическим режимом почвы и толщиной напочвенного покрова (Глава 2.1.2, Таблица 2.1.1.). Деревья, произрастающие на этих участках (20 м друг от друга), несмотря на одинаковый возраст, отличаются таксационными параметрами (высотой стволов и их диаметром). Основная гипотеза заключалась в том, что гидротермический режим верхнего горизонта почвы оказывает влияние на сроки инициации камбиальной активности древесных растений и продолжительность процессов растяжения и утолщения вторичных стенок трахеид (Брюханова и др., 2013). Представляло интерес установить сроки начала и окончания основных фаз формирования годовых колец лиственницы на трех участках и выявить основные факторы, влияющие на процесс формирования ксилемы данного вида.

Исследование для сезона роста 2008 г. (с мая по сентябрь) было проведено на базе Эвенкийского стационара Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, расположенного в среднем течении р. Нижняя Тунгуска, рядом с п. Тура.

Весной камбиальная зона для деревьев всех исследуемых участков в состоянии покоя включала 6-10 клеток. 28 мая камбиальная активность была зафиксирована у лиственницы на двух участках (БК и ПТ), и на неделю позже для деревьев с участка ДВ (Рисунок 5.1.1.1. А).

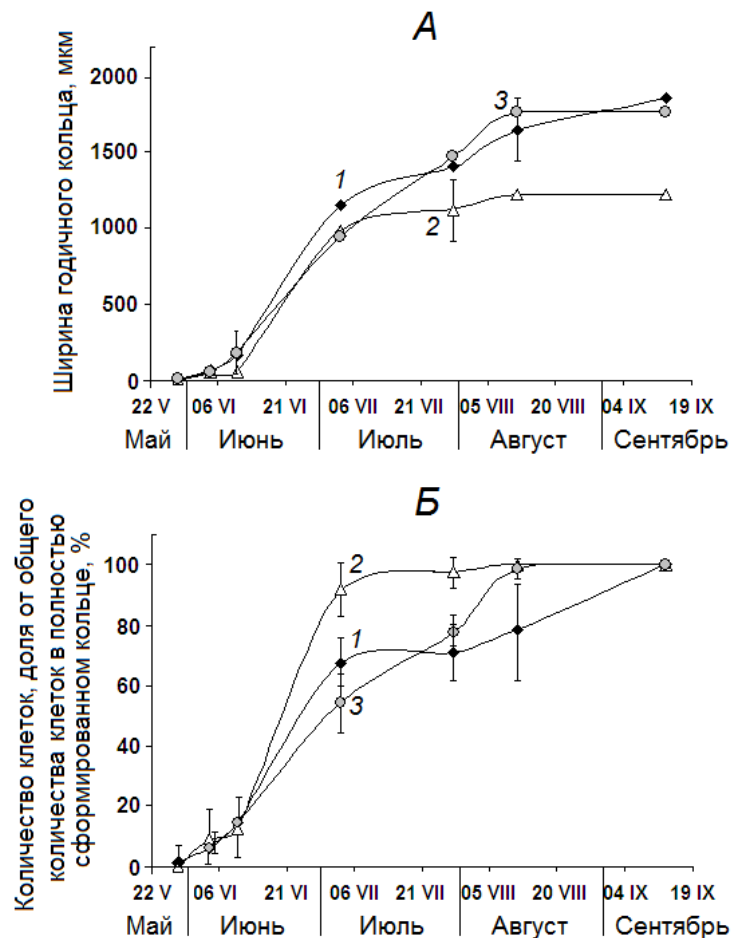


Рисунок 5.1.1.1. Изменение ширины годичного кольца (А) и числа клеток в годичном приросте деревьев (Б) в течение сезона роста (планками погрешности показано стандартное отклонение). 1 - береговая кромка, 2 - долина временного водотока, 3 - поверхность надпойменной террасы (Брюханова и др., 2013).

Данный процесс протекал в течение 36 дней для деревьев с береговой кромки и надпойменной террасы, со средним количеством камбиальных клеток 14 и 12, соответственно. Для деревьев в долине временного водотока продолжительность деления

клеток камбия была почти на неделю короче (30 дней) и с меньшим средним числом клеток (8). Появление первых трахеид в зоне растяжения (Рисунок 5.1.1.2. А) было зафиксировано в конце мая на участке БК и в начале июня на участках ПТ и ДВ. В связи с тем, что в течение процесса растяжения клеток ксилемы формируется ширина годовых колец, можно отметить, что максимальный прирост наблюдался в начале июля у деревьев на всех исследуемых участках (Рисунок 5.1.1.1. А). Процесс растяжения завершился на две недели раньше у лиственницы с участка ДВ, по сравнению с участками БК и ПТ.

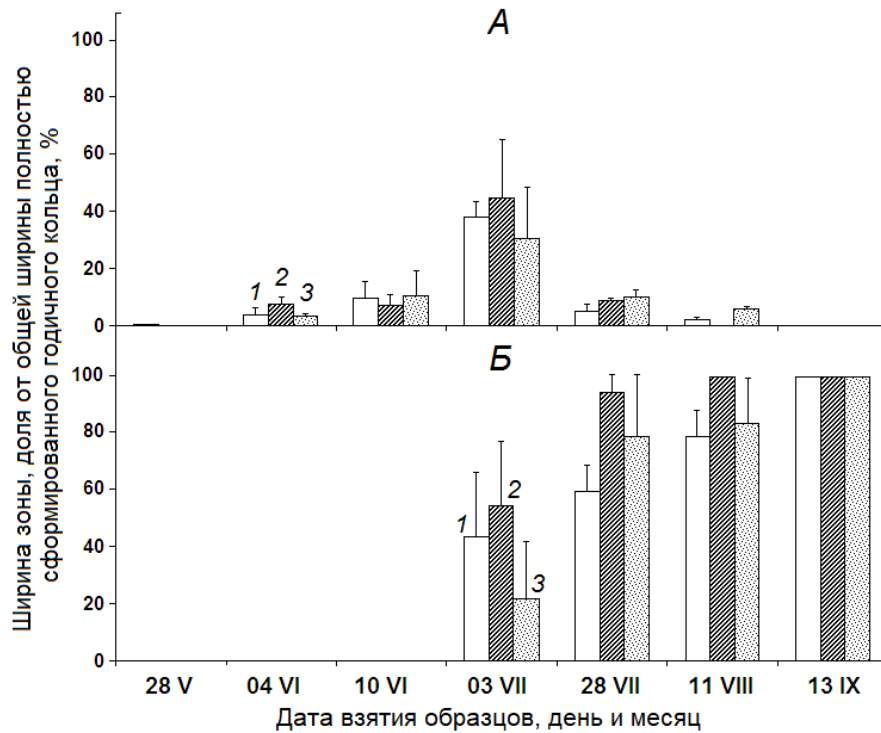


Рисунок 5.1.1.2. Ширина зоны растяжения и лигнификации клеточной стенки (А) и зоны зрелых трахеид (Б). 1 - береговая кромка, 2 - долина временного водотока, 3 - поверхность надпойменной террасы (планками погрешности показано стандартное отклонение) (Брюханова и др., 2013).

Появление зрелых трахеид в зоне ранней древесины годовых колец лиственницы было зарегистрировано 3 июля для всех исследуемых участков. Несмотря на то, что деревьями на участке БК было сформировано максимально большое количество клеток ксилемы (30) в течение сезона роста по сравнению с другими участками, относительная скорость роста годовых колец была максимальной для участка ДВ (Рисунок 5.1.1.1. Б и 5.1.1.2. Б), когда более 90% годового кольца лиственницы было сформировано до конца июля.

Как было отмечено ранее в Главе 5.1.1. для исследуемого региона, величина напочвенного покрова выполняет изолирующую функцию для прогревания поверхности почвы и обуславливает сезонную динамику глубины ее активного слоя. Особенности рельефа местности также играют важную роль, модифицируя поступление тепла и влаги в почву. Как можно видеть в Таблице 2.1.3, исследуемые участки отличаются как толщиной напочвенного покрова, так и гидротермическими условиями почвы. На участке ДВ небольшая глубина сезонного оттаивания почвы является лимитирующим фактором для роста корневой системы лиственницы и ограничивает количество доступных минеральных веществ. При этом избыточная влажность почвы в начале вегетационного периода (до 300% относительно сухого веса) угнетает корневое дыхание и нарушает активное водоснабжение корневой системы. Тогда как на участках БК и ПТ влажность почвы в течение сезона роста изменяется от 40 до 30%, на участке ДВ диапазон этих изменений превышен в несколько раз. Поступление осадков в почву на участках БК и ПТ не задерживается напочвенным покровом в связи с его малой величиной, что является благоприятным фактором для поступления тепла в почву. Для этих двух участков также наблюдается более глубокий активный слой почвы, что, в свою очередь, оказывает положительное влияние на продолжительность периода камбиальной активности и различных фаз формирования ксилемы годичных колец лиственницы (Рисунок 5.1.1.3.).

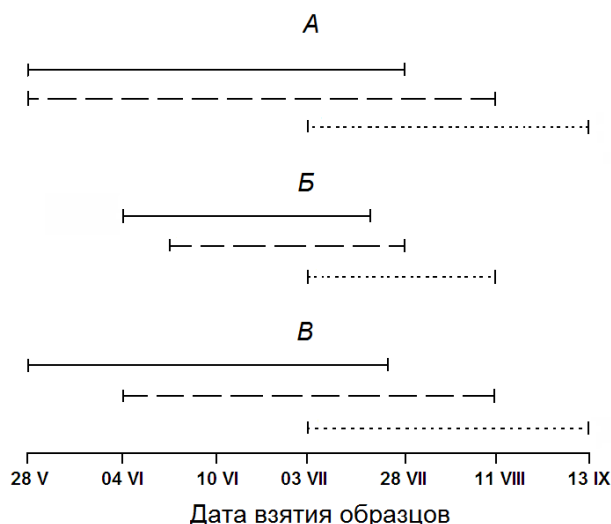


Рисунок 5.1.1.3. Продолжительность разных стадий формирования ксилемы. *A* - береговая кромка, *Б* - долина временного водотока, *В* - поверхность надпойменной террасы: сплошная линия – камбиальная зона, пунктирная линия – зона растяжения и лигнификации клеточной стенки, точечная линия – зона зрелых трахеид (Брюханова и др., 2013).

Несмотря на то, что влияние влажности почвы и ее температуры на радиальный рост деревьев в зоне распространения многолетнемерзлых грунтов имеет комплексный характер, А.Н. Николаеву с соавторами (Nikolaev et al., 2009) удалось получить значимые корреляционные связи этих параметров на разных глубинах с шириной годичных колец сосны обыкновенной и лиственницы Каяндера в криолитозоне Якутии. При этом для лиственницы было обнаружено влияние почвенных условий в предыдущий год, т.к. произрастая в условиях недостаточного увлажнения этот вид использует влагу, накопленную в почве за предшествующий росту период (Sugimoto et al., 2002). Как было отмечено ранее, большая толщина мохово-лишайникового покрова не только препятствует теплообмену, но и способствует поднятию границы мерзлоты, что подавляет рост корневой системы и древесного растения в целом (Поздняков, 1986; Прокушкин и др., 2002; Кнорре и др., 2009; Sidorova et al., 2009). Несмотря на ожидаемую согласованность температуры воздуха и почвы в течение сезона роста, полученные данные для трех исследуемых участков в криолитозоне в своем роде опровергают такую линейную связь. Как уже было отмечено ранее, участки находятся на небольшом расстоянии друг от друга, что предполагает их общий климатический режим. Однако, температура почвы на участке ДВ в июле менялась от 16.7 °С до 4 °С на глубине корнеобитаемого слоя от 0 до 20 см, тогда как для других двух участков эти температуры составили 21.5 °С и 12.6 °С для соответствующих глубин.

Полученные данные о влиянии гидротермических условий почвы на радиальный рост лиственницы Гмелина несколько противоречит полученным данным для бореальных экосистем Канады (Lupi et al., 2012). Авторами был разработан эксперимент, в ходе которого было проведено нагревание почвы и рассмотрен эффект повышения ее температуры на количество образованных клеток, продолжительность фазы растяжения трахеид и лигнификации их клеточной стенки у деревьев *Picea mariana* (Mill.). Было установлено, что динамика формирования ксилемы не испытывает влияния температуры почвы, а определяется изменениями температуры воздуха. В свою очередь следует отметить согласованность полученных для криолитозоны Сибири данных с результатами целого ряда работ, в которых было установлено влияние даты схода снежного покрова на ширину годичных колец деревьев (Vaganov et al., 1999; Kirilyanov et al., 2003) и апикальный рост годичных побегов и корней хвойных (Repo et al., 2008).

Полученные различия для исследуемых участков в датах начала и окончания сезона роста и продолжительности фаз ксилогенеза, а также скорости и интенсивности роста логично обосновывают различия в величине ширины годовых колец исследуемых деревьев, что, в свою очередь, позволяет получить биологическое обоснование полученным ранее данным климатического отклика ШГК лиственницы Гмелина, произрастающей на трех близко расположенных участках в криолитозоне Сибири (Табаква и др., 2011; Kirduyanov et al., 2013). Было установлено значимое влияние величины напочвенного покрова, глубины деятельного горизонта почвы, ее температуры и влажности на начало и продолжительность формирования годовых колец.

Полученные результаты явились основанием для гипотезы, что исследуемые древостои могут быть выбраны в качестве модельных экосистем, представляющих три стадии прогрессирующей деградации мерзлоты (ДВ-ПТ-БК от менее к более глубокому оттаиванию). Для этого помимо радиального прироста деревьев, было проанализировано анатомическое строение ксилемы и соотношение изотопов углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и кислорода ($\delta^{18}\text{O}$) в целлюлозе годовых колец лиственницы Гмелина для периода 2000 – 2009 гг. (Брюханова и др., 2014; Bryukhanova et al., 2015).

Для того, чтобы понять, как климатические факторы влияют на анатомическое строение и физиологические процессы деревьев, было проведено два типа анализа. Первый заключался в расчете коэффициентов корреляции Пирсона между параметрами годовых колец и ежемесячными климатическими данными за общий период с 2000 по 2009 гг. Второй подход, в связи с тем, что период был очень коротким, был направлен на выявление связи между анатомическими и физиологическими параметрами в разные по климатическим условиям годы. Следует отметить, что сезон роста (с июня по август) для исследуемого периода (2000-2009 гг.) в среднем являлся более теплым за последние 74 года (с 1936 по 2009 гг.), согласно метеоанализам с метеорологической станции «Тура» (Рисунок 5.1.1.4.). Для второго типа анализа был установлен влажный и теплый (В+Т, 2001 г.), холодный (Х, 2004 г.), сухой (С, 2006 г.) и влажный (В, 2008 г.) сезоны роста.

Исследуемые участки, как было отмечено ранее, различались по параметрам древостоев, величине напочвенного покрова и гидротермическими условиями почв.

Деревья также показали различную динамику роста (Табакoва и др., 2013; Kirduyanov et al., 2013).

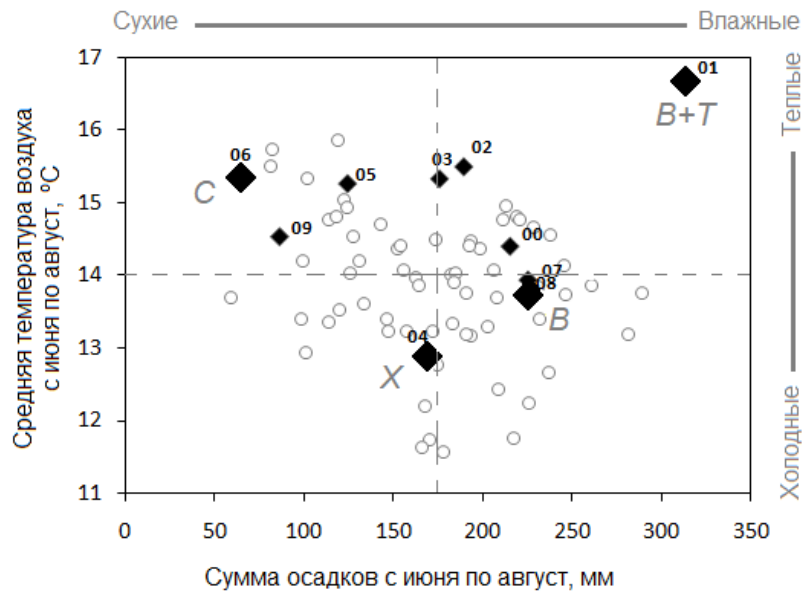


Рисунок 5.1.1.4. График соотношения средней температуры воздуха к сумме количества осадков за сезон роста (с июня по август) для периода с 1936 по 2009 гг. Черными ромбами показаны исследуемые годы с 2000 по 2009 гг. Большими ромбами отмечены влажный и теплый (B+T, 2001 г.), холодный (X, 2004 г.), сухой (C, 2006 г.) и влажный (B, 2008 г.) сезоны роста. Пунктирными линиями показана граница (14°C) между холодными и теплыми годами, и (175 мм) между сухими и влажными (модифицировано из Bryukhanova et al., 2015).

За 10 исследуемых лет (с 2000 по 2009 гг.) относительно узкие годовичные кольца с небольшими трахеидами и узкой клеточной стенкой были сформированы на участках БК и ПТ в годы с неблагоприятными климатическими условиями (например, в 2006 г., Рисунок 5.1.1.5.). Зона поздней древесины, сформированной в эти годы на участках с большей глубиной оттаивания активного слоя почвы, меньше. Для береговой кромки и поверхности надпойменной террасы эти условия отразились на величине площади клеточной стенки трахеид как в ранней, так и в поздней древесине (452 мкм² и 600 мкм², соответственно), и площади люмена (895 мкм² и 975 мкм², соответственно) (Рисунок 5.1.1.5. А). Наоборот, в течение влажных и теплых сезонов роста (2001, 2002 и 2008 гг.) деревьями были сформированы трахеиды большего размера. В отличие от этих двух участков, деревья на участке ДВ характеризуются относительно стабильными

значениями параметров трахеид, при этом показывая увеличение радиального размера люмена (LD) с 36 мкм до 43 мкм в течение последних десяти лет (2000-2009 гг.), и отклик площади клеточной стенки на холодный сезон роста 2004 г. и сухие условия 2006 г.

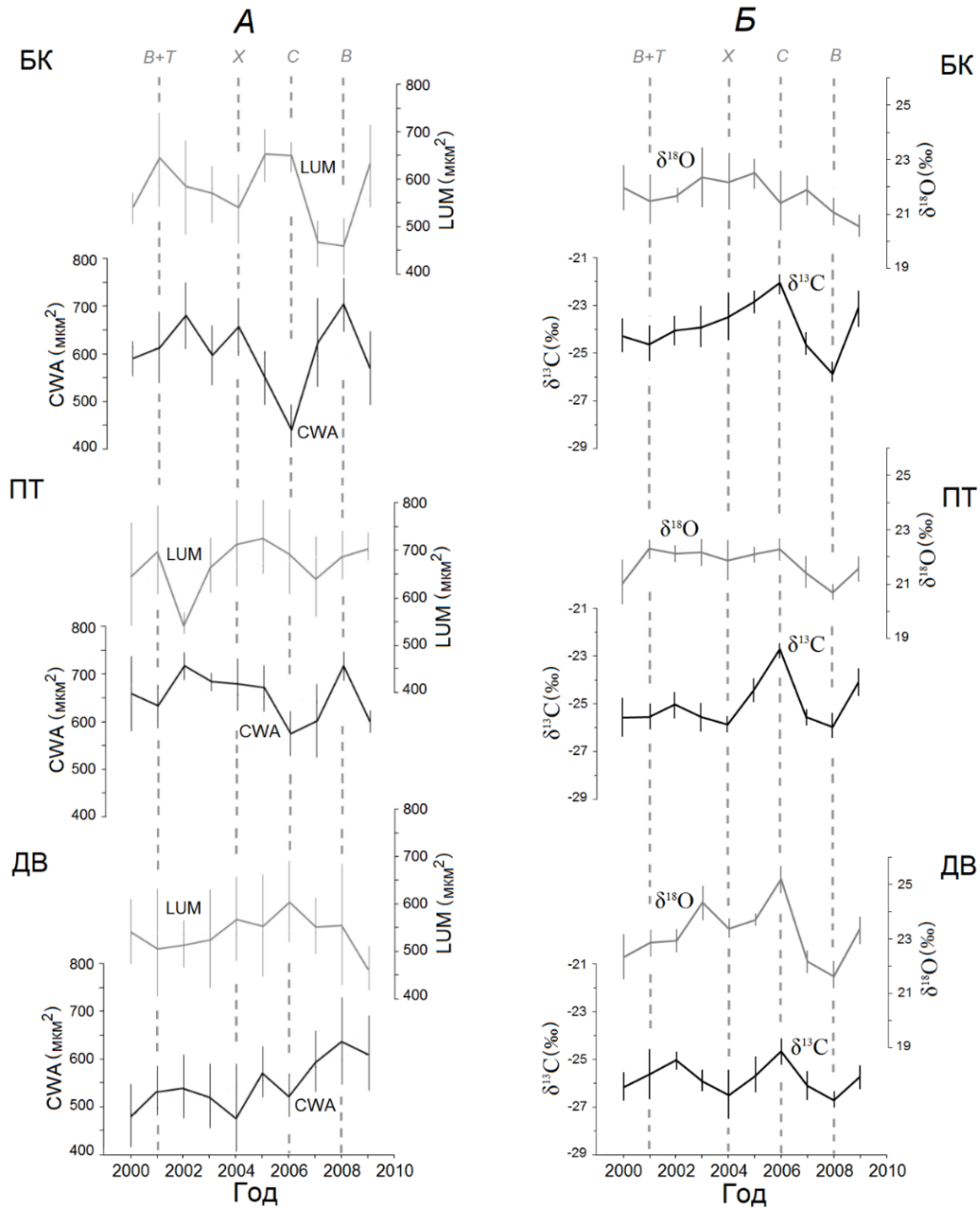


Рисунок 5.1.1.5. *А* – средние значения площади клеточной стенки (CWA) и площади люмена трахеид (LUM), и *Б* – средние значения соотношения изотопов углерода ($\delta^{13}C$) и кислорода ($\delta^{18}O$) в целлюлозе годовичных колец лиственницы Гмелина на трех исследуемых участках (БК – береговая кромка, ПТ – поверхность надпойменной террасы, ДВ – долина временного водотока). Вертикальными тонкими линиями обозначено стандартное отклонение. Пунктирные линии обозначают влажный и теплый (B+T, 2001 г.), холодный (X, 2004 г.), сухой (C, 2006 г.) и влажный (B, 2008 г.) сезоны роста (модифицировано из Bryukhanova et al., 2015).

Соотношение изотопов углерода и кислорода в целлюлозе годовичных колец за исследуемый период (2000-2009 гг.) показали достаточно схожую погодичную динамику (Рисунок 5.1.1.5. Б). Менее негативные значения $\delta^{13}\text{C}$ (-23.89 ± 1.21 ‰ (среднее значение \pm стандартная ошибка)) наблюдались у деревьев с береговой кромки, а наиболее негативные (-25.84 ± 0.84 ‰) – в долине временного водотока. Среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ для деревьев с припойменной террасы составило -25.04 ± 1.09 ‰. Коэффициенты корреляции для этого параметра ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) между участками составили от 0.63 до 0.82 ($p < 0.05$). Для всех исследуемых участков было характерно наибольшее значение $\delta^{13}\text{C}$ для сухого 2006 года, и наименьшие значения – для более влажных лет (2001, 2007, 2008 гг., и, за исключением БК, 2004 г.).

Средние значения $\delta^{18}\text{O}$ в целлюлозе годовичных колец лиственницы были наивысшими для участка в долине временного водотока (23.19 ± 1.12 ‰), и схожими для других двух участков (21.71 ± 0.97 ‰ и 21.76 ± 0.70 ‰, для БК и ПТ соответственно). Погодичная изменчивость $\delta^{18}\text{O}$ на участке ДВ составила 4‰. Корреляция соотношения изотопов кислорода в годовичных кольцах исследуемых деревьев между участками была положительной, но статистически значимой ($R = 0.92$, $p < 0.05$) только между ДВ и ПТ.

Синхронный характер изменений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$ наблюдался для деревьев в долине временного водотока ($R = 0.64$, $p < 0.05$) (Таблица 5.1.1.1.), тогда как для других двух участков такой связи обнаружено не было.

Сопоставление данных ширины годовичных колец с соотношением изотопов углерода и кислорода показало, в основном, отрицательную, но статистически незначимую корреляцию ($p > 0.05$). Положительная корреляция была установлена между $\delta^{13}\text{C}$ и площадью люмена ($R = 0.74$, $p < 0.05$), и отрицательная – с SWT ($R = -0.89$, $p < 0.05$) и CWA ($R = -0.81$, $p < 0.05$) для участка ДВ. Схожая корреляция была между $\delta^{13}\text{C}$ и CWA у деревьев с участка ПТ ($R = -0.63$, $p < 0.05$).

Таблица 5.1.1.1.

Коэффициенты корреляции между параметрами годичных колец лиственницы Гмелина за период с 2000 по 2009 г. Жирным шрифтом выделены значимые коэффициенты корреляции при $p < 0.05$. БК – береговая кромка, ПТ – поверхность надпойменной террасы, ДВ – долина временного водотока. ШГК – ширина годичных колец, соотношение изотопов углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и кислорода ($\delta^{18}\text{O}$) в целлюлозе годичных колец, CWA – площадь клеточной стенки, LUM – площадь люмена (модифицировано из Bryukhanova et al., 2015)

	ДВ					ПТ					БК				
	ШГК	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{18}\text{O}$	CWA	LUM	ШГК	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{18}\text{O}$	CWA	LUM	ШГК	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{18}\text{O}$	CWA	LUM
ШГК	1					1					1				
$\delta^{13}\text{C}$	-0.31	1				-0.47	1				-0.40	1			
$\delta^{18}\text{O}$	-0.60	0.64	1			-0.01	0.43	1			-0.23	0.12	1		
CWA	0.77	-0.16	-0.38	1		0.91	0.63	-0.21	1		0.62	-0.81	-0.01	1	
LUM	-0.01	0.04	0.25	-0.28	1	-0.02	0.17	0.02	-0.34	1	0.11	0.74	-0.05	-0.66	1

Как известно, влияние более теплого климата на почву происходит не напрямую, а модифицируется толщиной изолирующего органического слоя с живым покровом из мха и лишайников, и количеством атмосферных осадков (Поздняков, 1986; Кнорре и др., 2009; Matsuura, Hirobe 2010; Kharuk et al., 2011). Моховой покров на участке ДВ препятствует теплообмену между воздухом и почвой. Хотя на всех исследуемых участках наблюдается одинаковая температура воздуха, температура на поверхности минерального горизонта значительно отличается благодаря изоляции, достигая 8.4 °С на береговой кромке, и только 1.2 °С в долине временного водотока в середине июня (когда наблюдается максимальный радиальный рост деревьев в этих условиях). Очевидно, что более тонкий изолирующий слой на участках ПТ и БК позволяет быстрее проникать теплу в почву. В этих условиях под воздействием потепления климата может также происходить изменение роста корневой системы, для которой будет доступно больше питательных веществ и воды в более глубоких слоях почвы, ускоряя метаболические процессы и процессы роста. Как следствие, повышение роста и продуктивности ускоряет

истощение водных ресурсов в почве вследствие повышения эвапотранспирации. Прямым доказательством, указывающим на различия физиологических процессов у деревьев из трех местообитаний, являются размеры водопроводящей системы (в основном, клеток зоны ранней древесины). Более высокие значения площади клеточных стенок трахеид, наблюдаемые для ПТ и БК, указывают на то, что деревья на этих участках находятся в более благоприятных условиях и инвестируют больше ассимилятов в структуру годичных колец. Это происходило также и в 2008 г., когда больше тепла поступало в почву с большим количеством осадков, и деревья получали больше ассимилятов для роста благодаря более продолжительному вегетационному периоду. Наоборот, сухие условия 2006 г. отрицательно повлияли на размер клеточных стенок трахеид, особенно сильно на береговой кромке, из-за уменьшения количества ассимилятов и закрытия устьиц из-за засухи (Lebourgeois et al., 1998; Lawson et al., 2003). В целом, годы, характеризующиеся низким значением площади люмена следуют за годами, когда сформировались трахеиды с небольшой толщиной клеточной стенки. Этот факт позволяет предположить, что деревья уменьшают (используют) количество запасенных ассимилятов в неблагоприятные по климатическим условиям годы (например, засушливые), что не позволяет им формировать клетки большого размера на следующий год. Следует отметить, что деревья в долине временного водотока показали наименьшее значение CWA в 2004 г. с холодным летом, в то время как на двух других участках небольшое значение CWA было характерно для сухого 2006 года.

Обычно засуха вызывает закрытие устьиц и более низкую изотопную дискриминацию, приводя к менее отрицательным значениям $\delta^{13}\text{C}$ ассимилированного углерода, что подтверждается более высокими средними значениями $\delta^{13}\text{C}$ на более сухом участке на береговой кромке в 2006 г. Напротив, в течение влажного 2008 года наблюдается снижение значений $\delta^{13}\text{C}$, что указывает на увеличение дискриминации ^{13}C из-за повышенного водоснабжения. Следует отметить, что экстремально влажный и теплый 2001 год не вызвал каких-либо заметных изменений в соотношении изотопов углерода в годичных кольцах деревьев. Очевидно, что увеличение транспирации было компенсировано достаточным объемом доступной воды в данных условиях, что привело к повышению фотосинтеза и более высокому накоплению углеводов, что повлияло на ширину годичных колец в следующем году, которая для более сухих участков ПТ и БК была самой большой за период 2000–2009 гг. Этот эффект подразумевает значительное

использование запасенных ассимилятов (Kagawa et al., 2006). Влияние температуры воздуха и количества осадков на соотношение изотопов углерода у деревьев в долине временного водотока имеет схожий характер, но значительно меньшую амплитуду, так как ручей поддерживает влажность почвы и непрерывное водоснабжение. Кроме того, эффект теплого и влажного 2001 года менее выражен в ширине кольца деревьев на этом участке, так как почва насыщена водой, и любое дополнительное увлажнение уменьшает или даже препятствует рост кольца (в результате анаэробных условий в ризосфере), что только частично компенсируется более высокой летней температурой.

Соотношение изотопов кислорода в годовых кольцах деревьев на участке ДВ показывает на 1–2 ‰ более высокие значения, чем на более сухих участках ПТ и БК. Обогащение ^{18}O может быть связано с физиологической засухой, вызванной низкими температурами, или заболачиванием (анаэробизмом) ризосферы, препятствующим поглощению воды корнями. Корни деревьев на других двух участках (ПТ и БК) не были заболочены, деревья, вероятно, имели более высокую скорость транспирации из-за более высокой устьичной проводимости. Это могло снизить обогащение H_2^{18}O в хвое в результате Пеклет эффекта (Peclet effect, Farquhar, Lloyd, 1993; Scheidegger et al., 2000) по сравнению с деревьями на участке в долине временного водотока. На внутrigодичном уровне можно было бы ожидать обогащения $\delta^{18}\text{O}$ в этих условиях (Yakir, Sternberg, 2000). Различия $\delta^{18}\text{O}$ в годовых кольцах деревьев на трех исследуемых участках может быть также объяснено различными источниками воды. Так, древесина на участке ДВ обогащена ^{18}O , что может быть связано с более высокими значениями $\delta^{18}\text{O}$ как в ручье, так и для мерзлотной воды, что является дополнительным к атмосферным осадкам источником влаги.

В Таблице 5.1.1.2. приведены полученные результаты влияния факторов окружающей среды на физиологические параметры и структуру годовых колец. Переход от ДВ к ПТ и от ПТ к БК представляет собой изменение стадии деградации многолетней мерзлоты, при которых меняется продолжительность сезона роста, гидротермический режим почвы и наличие питательных веществ для деревьев лиственницы в криолитозоне. В свою очередь, содержание воды в почве влияет на устьичную проводимость и фотосинтез, в результате чего это отражается в параметрах годовых колец, таких как площадь люмена и площадь клеточной стенки трахеид, а также изотопном составе целлюлозы ($\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$).

Таблица 5.1.1.2.

Изменение параметров годовых колец при переходе на новую стадию деградации мерзлоты (от долины временного водотока (ДВ) к поверхности надпойменной террасы (ПТ) и от ПТ к береговой кромке (БК)). ШГК – ширина годовых колец, CWA – площадь клеточной стенки, LUM – площадь люмена. ↑ = увеличение, ↗ = небольшое увеличение, ↘ = небольшое понижение, ↓ = понижение (модифицировано из Bryukhanova et al., 2015)

		Участок					
		ДВ	---	ПТ	---	БК	
Факторы	Температура			↑		↑	
	Влажность			↓		↘	
	Глубина активного слоя почвы			↑		↑	
	Наличие питательных веществ			↑		↗	
		Растение					
Параметры	Физиология	Устьичная проводимость		↑		↗	
		Скорость фотосинтеза		↑		↗	
	Водопроведение	LUM		↑		↓	
		Структура ксилемы	CWA		↑		↓
	Продуктивность	$\delta^{13}\text{C}$		↑			↗
		$\delta^{18}\text{O}$		↓			↘
	ШГК		↑			↗	

Наблюдаемые изменения в отклике деревьев вдоль градиента предполагают изменения лимитирующего климатического фактора в будущем. Первоначально многолетняя мерзлота будет дополнительным источником воды для деревьев в период вегетации. Также можно предположить, что ограниченное количество осадков приведет к усиливающемуся стрессу из-за засухи, интенсивность которой будет возрастать (Sugimoto et al., 2002), в то время как запас влаги из мерзлоты постепенно истощаться.

Результаты исследования показывают, что деградация многолетней мерзлоты может привести к росту продуктивности лесов за счет увеличения активного слоя почвы, наличия воды и питательных веществ. Однако, в соответствии с действующим режимом осадков в исследуемом регионе запасы воды в почве будут постепенно исчерпываться. Скорость изменения, однако, может варьировать в зависимости от мощности напочвенного покрова, который регулирует теплообмен между почвой и атмосферой.

5.1.2. Система растение-почва-климат в березовых древостоях криолитозоны Сибири

Как уже было отмечено в Главе 5.2.1, северные экосистемы наиболее чувствительны к текущим и прогнозируемым изменениям климата (изменению температуры воздуха и режима атмосферных осадков). В то же время, климатические изменения влияют на пожарный режим северных территорий (Gillet et al. 2004), увеличивая ежегодно площадь пожаров на Аляске (Kasischke, Turetsky, 2006), в Канаде (Gillet et al., 2004) и на территории Евразии (Hayes et al., 2011; Kharuk et al., 2013; Knorre et al., 2019).

Лесные пожары криолитозоны оказывают большое влияние не только на формирование лесного покрова, но и на структуру и функционирование других составляющих лесных биогеоценозов (Абаимов, 2005; Прокушкин и др., 2011). Это связано с тем, что в криолитозоне термодинамическое равновесие любой экологической системы вследствие ее малой энергонасыщенности и упрощенности структуры характеризуется малой устойчивостью к внешним воздействиям (Поздняков, 1986). Тепло проникает в почву во время пожара, понижая альбедо и снижая изоляцию, что приводит к углублению активного слоя почвы и оттаиванию приповерхностной мерзлоты (Johnstone et al., 2010; Kharuk et al., 2011; Voike et al., 2013; Nossov et al., 2013; Knorre et al., 2019). Пожары влияют на баланс углерода напрямую в результате сжигания растительности и органического вещества подстилающей поверхности, и косвенно, модифицируя как видовой состав послепожарных сукцессий, так и эдафические и гидротермические свойства почв (Прокушкин и др., 2011; Harden et al., 2006). Хотя бореальные экосистемы адаптированы к пожарам, повышение их частоты из-за изменения климата влияет на возрастную (от старых к молодым) и видовую (от голосеменных к покрытосеменным) структуру растительности и ее восстановление (Czimczik et al., 2006; Moser B. et al., 2010; Tautenhahn et al., 2016). По сравнению с вечнозелеными хвойными деревьями лиственные леса менее огнеопасны, более продуктивны и имеют более высокий оборот питательных веществ, но характеризуются меньшим количеством углерода в почве, чем хвойные, влияя на углеродный баланс экосистем (Genet et al., 2013).

Покрытосеменные деревья имеют различные фенологические и физиологические особенности по сравнению с голосеменным (влияние фенологии на их продуктивность, аллометрия роста, чувствительность к конкуренции, устойчивость ксилемы к кавитации, чувствительность проводимости устьиц к дефициту давления водяного пара (VPD), скорость переноса углерода и т. д. (Carnicer et al., 2013)). Как результат, их способность регистрировать сигнал окружающей среды в годичных кольцах в течение сезона роста отличается от таковой у хвойных деревьев, что указывает на потенциал для проведения дендроклиматических и экофизиологических исследований.

Исследование листопадного вида *Betula pubescens* Ehrh. было проведено на трех послепожарных участках в зоне сплошного распространения многолетнемерзлых грунтов Средней Сибири. Для изучения динамики радиального прироста, была применена модель Ваганова-Шашкина (Ваганов, Шашкин, 2000). Параметризация модели была выполнена с помощью VS-осциллоскопа (Shishov et al. 2016). Были выдвинуты три гипотезы: 1) радиальный рост березы пушистой может быть промоделирован на основе сильной связи между ростом деревьев и климатическими условиями; 2) модельные результаты будут работать на региональном уровне, что обусловлено схожими климатическими условиями на обширной территории севера; 3) модель достаточно чувствительна, чтобы определить факторы неклиматической природы, влияющие на рост деревьев на каждом участке произрастания.

В течение полевых работ были выбраны три участка (PL, OT и OS), расположенных на расстоянии 20 км друг от друга, и характеризующиеся схожими значениями параметров исследуемых деревьев (высотой и диаметром стволов). При этом в результате измерений ширины годичных колец было обнаружено, что деревья на участке OS почти в два раза моложе деревьев на других участках (Таблица 5.1.2.1, Рисунок 5.1.2.1.).

Таблица 5.1.2.1.

Местоположение и параметры исследуемых древостоев березы пушистой

Участок	Координаты	Высота деревьев, м	Диаметр ствола, см	Возраст, лет	Период	Среднее значение ширины годовых колец, Межсерийный коэффициент корреляции	Стандартное отклонение	Коэффициент чувстви- тельности
PL	64°18' с.ш., 100°25' в.д., 590 м н.у.м.	8.0	10.0	110	1902- 2011	0.41	0.66	0.35
TT	64°12' с.ш., 100°26' в.д., 280 м н.у.м.	8.0	9.3	114	1901- 2014	0.37	0.58	0.26
OS	64°17' с.ш., 100°08' в.д., 388 м н.у.м.	7.9	8.0	54	1961- 2014	0.68	0.77	0.25

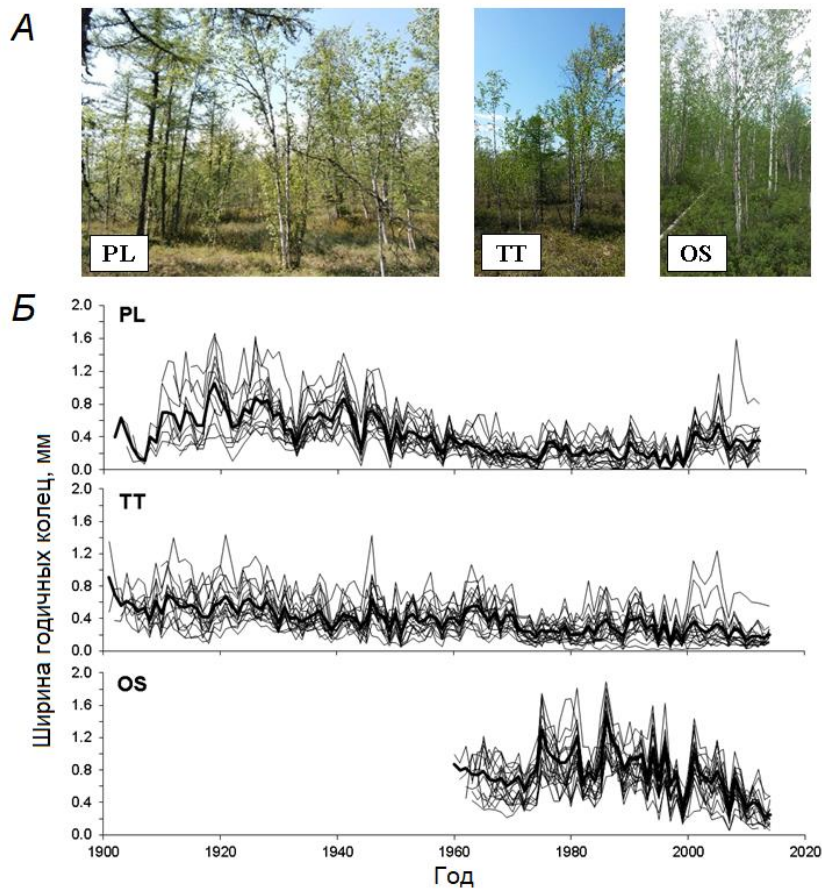


Рисунок 5.1.2.1. А – фотографии исследуемых древостоев *Betula pubescens* Ehrh., Б – хронологии по ширине годовых колец (тонкие линии – индивидуальные деревья, толстая линия – усредненная хронология).

Исходные (нестандартизированные) хронологии характеризуются хорошо выраженными локальными закономерностями роста. ШГК на участке PL увеличивается с 1990-х годов, и эта тенденция характерна для всех деревьев этого участка. Наоборот, хронологии на участках OS и TT показывают тенденцию к снижению за тот же период, что наблюдается для большинства отдельных рядов с некоторым исключением для участка TT (Рисунок 5.1.2.1. Б).

Статистические параметры хронологий также показывают значительное сходство (Таблица 5.1.2.1.). Средняя радиальная скорость роста у деревьев на участках PL и TT ниже, чем у OS, что может быть связано не только с условиями окружающей среды, но и с возрастом древостоя. Высокий общий сигнал между отдельными деревьями на каждом участке (межсерийный коэффициент корреляции 0.65, 0.69 и 0.58 для PL, OS и TT соответственно) указывает на то, что радиальный рост зависит от общих факторов и синхронизируется с ними. Автокорреляция 1-го порядка объясняет менее 10% вариабельности ШГК на PL и TT и до 16% на OS. Индексированные хронологии для каждого участка показывают схожие межгодовые колебания радиального роста за период 1971-2011 гг. ($R_{PL-OS} = 0.60$, $R_{OS-TT} = 0.60$, $R_{TT-PL} = 0.57$, $p < 0.05$). Полученная региональная хронология (REG) также значительно коррелирует со всеми локальными хронологиями ($R_{REG-PL} = 0.84$, $R_{REG-OS} = 0.86$, $R_{REG-TT} = 0.88$, $p < 0.05$).

Анализ зависимости радиального прироста березы от климатических параметров был проведен для периода с 1971 по 2011 гг. с мая предыдущего года по сентябрь текущего (Рисунок 5.1.2.2.). Было установлено, что на радиальный прирост деревьев с участков PL и TT влияет, главным образом, температура июня ($R = 0.57$ и 0.34 , $p < 0.05$, соответственно), и июля (только на участке TT, $R = 0.37$, $p < 0.05$), тогда как для участка OS была получена положительная корреляция с количеством осадков в июне ($R = 0.30$, $p < 0.05$). Следует отметить и значимое влияние условий предыдущего года на прирост березы в данных условиях. Так, повышенная температура июля предыдущего года понижает прирост деревьев в текущем году на участках PL и OS ($R = -0.36$, $p < 0.05$), но для участка TT отмечается положительное влияние температуры воздуха в мае предыдущего года на прирост текущего ($R = 0.32$, $p < 0.05$). При этом количество осадков предшествующего года в летние месяцы оказывает значимое положительное влияние на прирост березы на участках PL ($R = 0.35$ и 0.32 в июне и июле, $p < 0.05$) и OS ($R = 0.49$ в июле, $p < 0.05$). Для региональной хронологии следует отметить влияние температуры

июня и июля ($R = 0.40$ и 0.32 , $p < 0.05$, соответственно), и количества осадков в июле предыдущего года ($R = 0.38$, $p < 0.05$) на ширину годичных колец исследуемого вида.

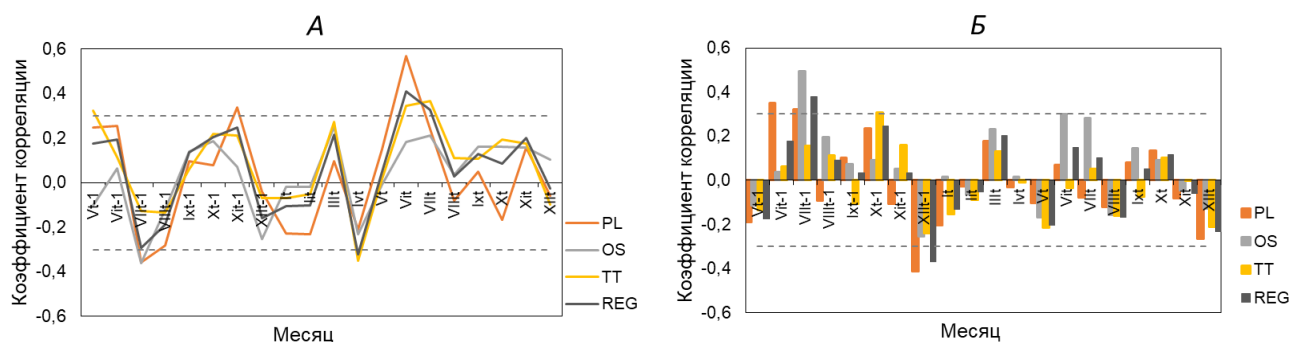


Рисунок 5.1.2.2. Коэффициенты корреляции хронологий по ширине годичных колец березы пушистой трех исследуемых участков (PL, OS, TT) и региональной хронологии (REG) с ежемесячными климатическими переменными (А – с температурой воздуха, Б – с количеством осадков за месяц) для периода с 1971 по 2011 гг. Пунктирной линией обозначен уровень значимости коэффициентов при $p < 0.05$.

Анализ методом скользящих средних (период 20 дней со сдвигом 5 дней) позволил установить более точные сроки в течение сезона роста, условия которых определяют рост исследуемого вида на данной территории (Рисунок 5.1.2.3.).

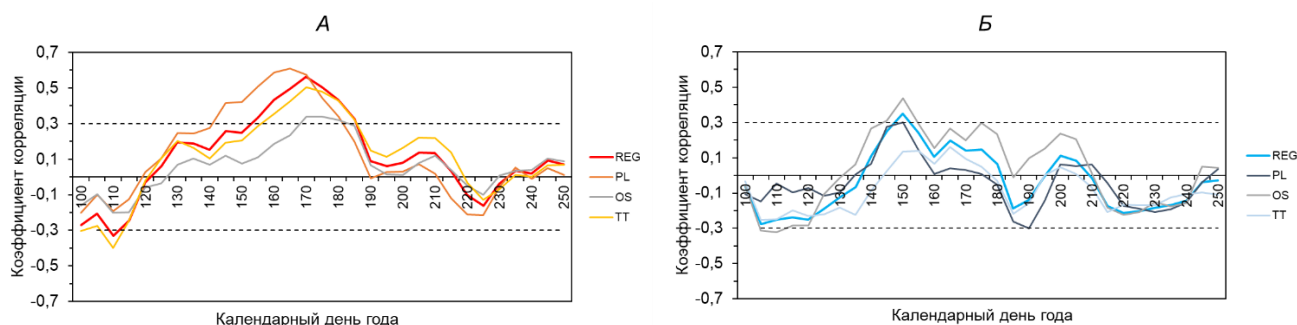


Рисунок 5.1.2.3. Коэффициенты корреляции хронологий по ширине годичных колец березы пушистой трех исследуемых участков (PL, OS, TT) и региональной хронологии (REG), полученные методом скользящей средней (20 дней с шагом 5 дней) (А – с температурой воздуха, Б – с количеством осадков) для периода с 1971 по 2011 гг. Пунктирной линией обозначен уровень значимости коэффициентов при $p < 0.05$.

Данный подробный анализ полностью подтверждает и дополняет предыдущие результаты, указывающие на сильный сигнал летней температуры в региональной и двух локальных хронологиях (PL и ТТ), который проявляется в середине мая для участка PL, примерно через две недели на участке ТТ и почти с месячной задержкой (в конце июня) для участка OS. Региональная хронология по ширине годовых колец показывает значительную корреляцию с температурой с первой половины июня до конца июля (с 155 по 205 день года). Наивысшая корреляция ($R = 0.61$, $p < 0.05$) была получена между ШГК на участке PL и температурой воздуха для 20-дневного периода в конце июня (165-185 день года). Корреляция между величиной прироста деревьев на трех исследуемых участках с количеством осадков оказалась различной по значению и продолжительности в течение сезона роста (с мая по сентябрь), с более существенным влиянием осадков на рост деревьев на участке OS (Рисунок 5.1.2.3. Б).

С помощью VS-осциллоскопа (Shishov et al., 2016) были получены входящие параметры модели Ваганова-Шашкина (Ваганов, Шашкин, 2000) (Таблица 5.1.2.2.) для региональной хронологии (REG) и трех исследуемых древостоев (PL, OS и ТТ). Из-за сходства климатических условий на обширных северных территориях, входные данные модели, связанные с климатом, были одинаковыми для всех исследуемых древостоев. Чтобы получить более точную индивидуальную динамику роста деревьев для каждого древостоя (PL, OS и ТТ) и соответствующий отклик на лимитирующие рост факторы, были адаптированы входящие модельные параметры неклиматической природы.

Поскольку деревья с участка OS моложе и представляют более раннюю стадию послепожарной сукцессии с большей глубиной активного слоя почвы по сравнению с участками PL и ТТ, то деревья на этом участке могут иметь более глубокую корневую систему. В соответствии с этим, во входных данных модели была изменена глубина корнеобитаемого слоя с 20 см до 40 см (Таблица 5.1.2.2., OS), что позволило повысить корреляцию между исходной OS-хронологией и модельной кривой роста от $R = 0.38$ до $R = 0.45$ ($p < 0.05$, $n = 41$) за период 1971–2011 гг. Корреляция между локальной хронологией на участке PL составила $R = 0.47$ ($p < 0.05$). Для участка ТТ была выдвинута гипотеза, что пониженное местоположение относительно высоты над уровнем моря может влиять на скорость транспирации. Ее параметры были изменены в процессе моделирования, что позволило лишь незначительно повысить коэффициент корреляции между измеренной и

модельной хронологией до $R = 0.34$ ($p < 0.05$). Коэффициент корреляции между региональной хронологией и модельной кривой роста составил 0.43 ($p < 0.05$, синхронность 77.5%, $n = 41$).

Таблица 5.1.2.2.

Входящие параметры модели Ваганова-Шашкина для моделирования годичного прироста березы пушистой на трех исследуемых участках (PL, OS, TT) и региональной хронологии (REG) для общего периода с 1971 по 2011 гг.

Параметр	Описание (единица измерения)	REG	PL	OS	TT
T_{min}	Minimum temperature for tree growth (°C)	7	7	7	7
T_{opt1}	Lower end of range of optimal temperatures (°C)	17	17	17	17
T_{opt2}	Upper end of range of optimal temperatures (°C)	21	21	21	21
T_{max}	Maximum temperature for tree growth (°C)	31	31	31	31
W_{min}	Minimum soil moisture for tree growth, relative to saturated soil (volume/volume ratio)	0.020	0.020	0.020	0.020
W_{opt1}	Lower end of range of optimal soil moistures (volume/volume ratio)	0.225	0.225	0.225	0.225
W_{opt2}	Upper end of range of optimal soil moistures (volume/volume ratio)	0.450	0.450	0.450	0.450
W_{max}	Maximum soil moisture for tree growth (volume/volume ratio)	0.625	0.625	0.625	0.625
l_r	Depth of root system (mm)	300	250	400	250
P_{max}	Maximum daily precipitation for saturated soil (mm/day)	40	40	40	40
C_1	Fraction of precipitation penetrating soil (not caught by crown) (rel. unit)	0.71	0.71	0.71	0.71
C_2	First coefficient for calculation of transpiration (mm/day)	0.025	0.025	0.025	0.105
C_3	Second coefficient for calculation of transpiration (mm/day)	0.05	0.05	0.05	0.02
Λ	Coefficient for water drainage from soil (rel.unit)	0.005	0.005	0.005	0.005
V_{cr}	Minimum cambial cell growth rate (no units)	0.04	0.04	0.04	0.04
$Sm1$	The first coefficient of soil defrosting (mm/°C)	6	6	6	6
$Sm2$	The second coefficient of soil defrosting (1/day)	0.005	0.005	0.005	0.005

Выходные данные модели роста годичных колец деревьев показали длительность вегетационного периода (суточное разрешение) и процент лимитирования каждым фактором (температурой воздуха (T), влажностью почвы (Sm), или их сочетанием ($T + Sm$)) с ежедневным разрешением, которые затем были усреднены для каждого сезона роста (Рисунок 5.1.2.4.).

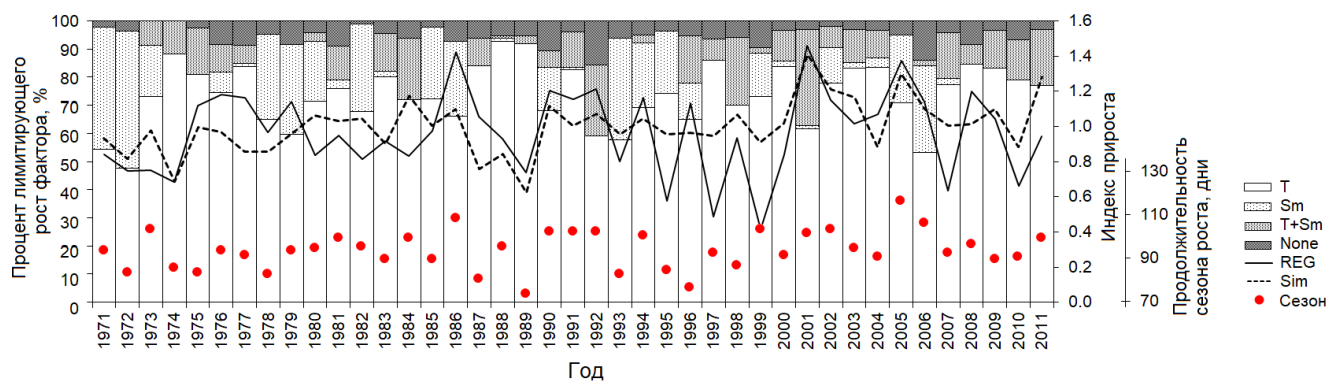


Рисунок 5.1.2.4. Измеренная индексированная региональная хронология по ширине годичных колец (REG), смоделированная хронология (Sim) для периода с 1971 по 2011 гг. T - процентное соотношение дней в течение расчетного вегетационного периода с температурой воздуха в качестве лимитирующего фактора, Sm - влажность почвы является лимитирующим фактором, $T + Sm$ - оба параметра одновременно влияют на радиальный рост деревьев, $None$ – ни один из факторов не лимитирует рост. Красные круги ($сезон$) - продолжительность вегетации. Параметры моделируемой кривой представлены в Таблице 5.1.2.2.

Корреляционный анализ ШГК и продолжительности каждого периода показал, что рост деревьев на участках PL и TT уменьшался в годы с продолжительными холодными периодами в течение сезона роста, в то время как на участке OS ширина годичных колец была более чувствительна к влажности почвы. Деревья на всех исследуемых участках показали повышение роста в течение лет с самым длинным периодом « $T + Sm$ » (R от 0.23 до 0.42, $p < 0.05$). Такое положительное влияние может быть объяснено эффектом компенсации. В целом, рост деревьев для 33% исследуемых лет ($n = 20$) был ограничен влажностью почвы в начале вегетационного периода.

Примененный подход позволил получить не только модифицированную расчетную кривую ширины колец деревьев, но и помог точно определить влияние лимитирующих факторов в течение вегетационного периода с суточным разрешением (Рисунок 5.1.2.5.).

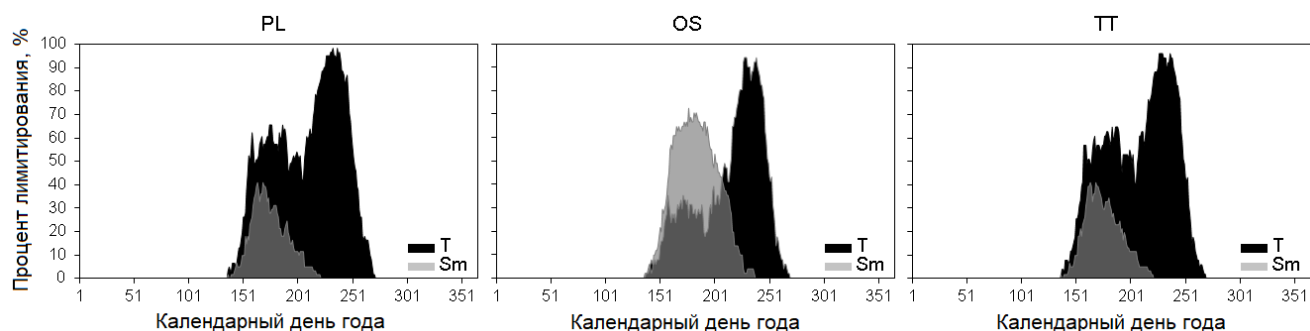


Рисунок 5.1.2.5. Кумулятивные кривые за период 1971-2011 гг., представляющие процент дней в течение вегетационного периода с температурой (T , черная область) и влажностью почвы (Sm , серая область) в качестве лимитирующих факторов для трех исследуемых участков (PL, OS и TT).

Согласно полученным данным, рост деревьев на участке OS значительно сильнее лимитирован влажностью почвы в начале вегетационного периода (до 72%) по сравнению с участками PL и TT (до 40% для каждого участка). Такие результаты подтверждают предыдущую корреляцию, полученную между ШГК и количеством осадков (Рисунок 5.1.2.3. Б).

Средняя продолжительность вегетационного периода березы пушистой в исследуемом регионе составила 97 ± 10 дней (среднее значение \pm стандартное отклонение), с самым коротким периодом в 1965 году (76 дней) и самым длинным в 2005 году (123 дня). Повышение температуры воздуха в мае за последнее десятилетие с 2000 по 2011 гг. (статистически незначимое) стимулировало повышение радиального прироста деревьев и инициировало более раннее начало вегетации (до 10 дней по сравнению со средним). Однако за весь исследуемый период с 1971 по 2011 гг. не было обнаружено значимой корреляции между шириной годичных колец и продолжительностью вегетационного периода.

Рассматривая полученные результаты представляло интерес сосредоточиться как на многолетней изменчивости радиального прироста березы и модельных кривых роста, так и на внутрисезонных колебаниях в разные по климатическим условиям годы. Анализ корреляции измеренной и модельной ШГК для скользящего периода 10 лет с шагом 1 год

показал, что значения коэффициентов корреляции не всегда были стабильны во времени (Рисунок 5.1.2.6.), как, например, в конце 1970-х гг., что может быть объяснено как влиянием экстремальных климатических событий, так и неклиматических факторов.

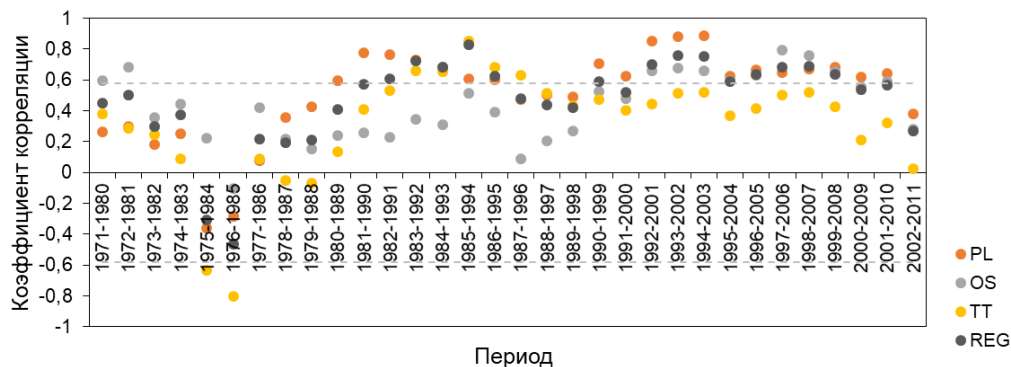


Рисунок 5.1.2.6. Коэффициенты корреляции измеренных и расчетных хронологий по ширине годичных колец березы пушистой для трех исследуемых участков (PL, OS, TT) и для региональной хронологии (REG) для периода с 1971 по 2011 гг. (окно 10 лет с шагом 1 год). Пунктирной линией обозначен уровень значимости коэффициентов при $p < 0.05$.

В качестве примера климатически обусловленного внутрисезонного роста березы пушистой, по аналогии с Эванс и соавторами (Evans et al., 2006), рассмотрим пять лет с 2001 по 2005 гг., характеризующихся разными климатическими условиями в течение сезона роста. В 2001 году начало сезона роста началось в конце мая (143 день года, Рисунок 5.1.2.7. Г), скорость роста остается высокой до середины июня из-за положительного количества осадков по отношению к суммарному испарению. Хотя осенью выпадает больше осадков, функция роста впоследствии ограничивается температурой воздуха по мере того, как вегетационный период подходит к концу. В результате можно видеть относительно широкое кольцо, сформированное в этом году, в основном из-за благоприятных условий роста до конца июня. В отличие от этого, в 2004 году наблюдается низкая температура воздуха и низкое количество осадков в течение вегетационного периода, что оказало влияние на интегрированную функцию роста и привело к гораздо более узкой смоделированной ширине годичных колец деревьев. Низкие весенние температуры обусловили смещение начала вегетации почти на две недели (158 день года). Следует отметить, что самое широкое кольцо деревьев за пятилетний период было сформировано деревьями в 2005 году (0.56 ± 0.27 мм, среднее

значение \pm стандартное отклонение), для которого характерен самый продолжительный вегетационный период (123 дня против 107 дней (среднее значение)) и самая теплая майская температура (7.5°C против средней 4.7°C).

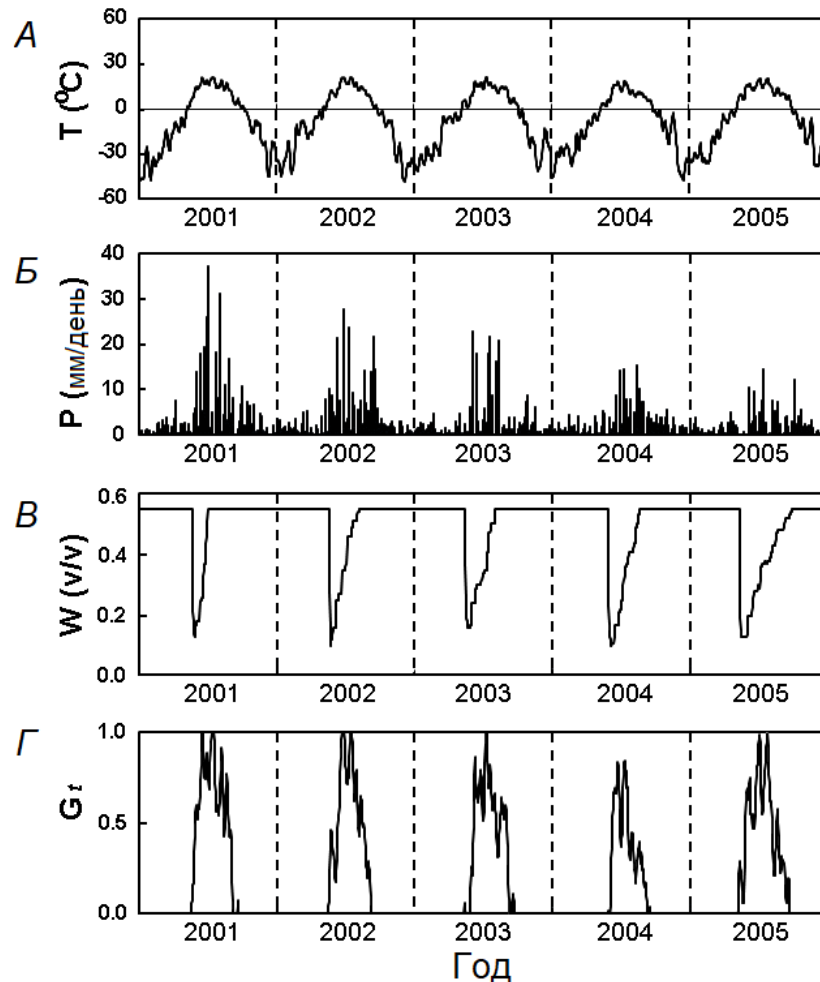


Рисунок 5.1.2.7. Сезонный ход температуры воздуха (А), количества осадков (Б), влажность почвы (В) и смоделированная суточная скорость роста (Г) годовичных колец березы пушистой с 2001 по 2005 гг. для региональной хронологии (по аналогии с Evans et al., 2006).

Полученные результаты, во-первых, подтверждают первую гипотезу о том, что скорость роста березы пушистой в криолитозоне Сибири можно моделировать на основе высокой связи между ростом деревьев и климатическими условиями. Предварительный дендроклиматический анализ показал, что в региональном масштабе рост березы тесно связан с температурой июня-июля. Значительная связь между ростом деревьев и летней температурой текущего года также отмечена для хвойных пород в зоне вечной мерзлоты

Эвенкии и Якутии (Nikolaev et al., 2009; Kirdyanov et al., 2013), при этом ранее полученные результаты этих авторов указывают как на влияние температуры воздуха, так и на количество осадков в модификации радиального роста деревьев, а также на связь ШГК с условиями предыдущего года. Следует также отметить влияние гидротермического режима почв (Nikolaev et al., 2009; Sidorova et al., 2009; Kirdyanov et al., 2013; Bryukhanova et al., 2015) на параметры годовых колец деревьев лиственницы. Интересные модельные результаты для исследуемого региона были получены Шишовым и соавторами (Shishov et al., 2016) для голосеменных видов деревьев *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. и *Picea obovata* Ledeb. Было показано, что ель является менее чувствительным видом к сезонным изменениям влажности почвы. В течение вегетационного периода радиальный рост ели в основном ограничен температурой июня и июля. Результаты были подтверждены полевыми наблюдениями, что ель растет в более влажных местообитаниях, которые образуются в понижениях в рельефе. В то же время изменение лимитирующего фактора в середине сезона было отчетливо показано для лиственницы, когда влажность почвы начала играть ключевую роль в формировании годовых колец деревьев до конца вегетационного периода, после чего температура воздуха снова становилась основным климатическим фактором, ограничивающим рост годовых колец деревьев. В отличие от древесных видов голосеменных, березовые насаждения очень чувствительны к влажности почвы в более ранний период сезона роста. Такая видоспецифичность указывает на то, что повышение температуры в начале вегетационного периода, может достаточно быстро иссушить верхние горизонты почвы, а водные ресурсы более глубоких слоев остаются недоступными вследствие низких температур. Кроме того, относительно быстрое таяние снега и небольшое количество осадков в конце весны могут способствовать стрессу от засухи.

Различные этапы сукцессии после пожара (Кнопере и др., 2009; Shugart, Smith, 1992; Goldammer, Furyaev, 1996; Knorre et al., 2019) определяют глубину активного слоя почвы и обусловленные ими параметры растительного покрова, что является очень важной информацией в качестве входного набора данных модели Ваганова-Шашкина (Ваганов, Шашкин, 2000) при параметризации в локальном масштабе. Так, возраст насаждения и глубина корневой системы определяют специфический для участка OS радиальный рост деревьев. Гидротермический режим почвы и толщина изолирующего органического слоя

с живым напочвенным покровом может привести к изменениям в водном режиме и косвенно повлиять на продолжительность и скорость роста деревьев.

Березовые насаждения с одинаковыми параметрами древостоев (PL и TT) показали также специфические локальные связи величины радиального прироста с климатическими факторами. Одним из предположений является положение каждого участка над уровнем моря (PL находится почти в два раза выше, чем TT). При одинаковом количестве осадков испарение с поверхности почвы (или напочвенного растительного покрова) для участков PL и TT может быть различно, что косвенно влияет на доступное количество воды для растений. Изменение коэффициента транспирации в качестве локального входного параметра для VS-модели привело к небольшим различиям в выходных результатах (например, продолжительности вегетационного периода) и распределении ограничивающих факторов в течение сезона роста.

Применение VS-модели позволяет получить важную фенологическую информацию о реакции роста деревьев покрытосеменных деревьев на климат. Результаты моделирования показали, что средняя продолжительность вегетационного периода составляет 97 ± 10 дней, что хорошо согласуется с результатами ксилогенеза для лиственницы для этой же территории (Глава 5.1.1., Брюханова и др. 2013). В условиях криолитозоны Центральной Сибири с пробелами многолетних наблюдений и измерений параметров окружающей среды моделирование было успешно использовано для объяснения наблюдаемых закономерностей изменения роста деревьев березы пушистой с суточным разрешением и вкладом каждого лимитирующего рост фактора во время вегетации. Полученная информация позволяет оценить ожидаемое воздействие регионального потепления на рост годичных колец березы в локальном и региональном масштабах. Ожидается, что изменения климата и последующая деградация вечной мерзлоты могут привести к постепенному истощению запасов воды в почве с прогрессирующим усилением засухи. Таким образом, при потеплении климата можно предположить, что береза пушистая по сравнению с видами голосеменных (ель и лиственница) в одинаковых условиях будет сильнее подвержена стрессу в начале вегетации.

5.2. Климатический сигнал в параметрах годовых колец хвойных и лиственных видов деревьев в смешанном древостое

Длительные изменения климата и краткосрочные экстремальные события вызывают широкий спектр структурных и функциональных реакций годовых колец деревьев - от изменений в скорости роста до продукции биомассы. Среди экологических стрессов холод и засуха являются одними из наиболее важных факторов в суровых условиях северных лесных экосистем, и для того, чтобы понять механизм адаптации основных лесообразующих видов деревьев к этим параметрам необходимо установить связь их роста с биохимическими и физиологическими процессами в течение сезона роста. Основная цель данного этапа исследования состояла в том, чтобы оценить, как потепление климата и экстремальные погодные условия влияют на радиальный рост деревьев криолитозоны Сибири (покрытосеменного вида – березы пушистой (*Betula pubescence* Ehrh.), листопадного голосеменного вида – лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) и вечнозеленого голосеменного вида – ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.). Были измерены ширина годовых колец, анатомические параметры ксилемы (Таблица 5.2.1.) и соотношение изотопов углерода $\delta^{13}\text{C}$ в целлюлозе годовых колец за период 1936-2012 гг.

Таблица 5.2.1.

Анатомические параметры годовых колец хвойных и лиственного вида растений, используемые в работе.

Параметр	Описание (формула)	Ед. из.	Уровень
<i>Larix gmelinii</i> (Rupr.) Rupr. and <i>Picea obovata</i> L.			
LD	Радиальный размер трахеид	мкм	Трахеида
2CWT	Толщина двойной клеточной стенки	мкм	Трахеида
CWA	Площадь клеточной стенки, $CWA = 2CWT (T + LD - 2CWT)$	мкм ²	Трахеида
	<i>T</i> – тангентальный размер трахеид		
LUM	Площадь люмена, $LUM = (LD + 2CWT)T - CWA$	мкм ²	Трахеида
	<i>T</i> тангентальный размер трахеид		
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.			
VA	Площадь сосуда	мкм ²	Сосуд
NCA	Непроводящая площадь ксилемы	%	Кольцо

Различные виды деревьев, растущие в одних и тех же условиях, демонстрируют довольно похожие закономерности роста и высокую положительную корреляцию между

хронологиями ширины колец от 0.50 до 0.64 ($p < 0.05$). Средний прирост за общий период 1936-2012 гг. составил 0.31 ± 0.18 мм для березы, 0.43 ± 0.18 мм для лиственницы и 0.37 ± 0.11 мм для ели ($p < 0.05$).

Соотношение стабильных изотопов углерода в годовичных кольцах трех исследуемых видов также показало общую погодичную вариацию. Наименьшие отрицательные значения $\delta^{13}\text{C}$ в целлюлозе в древесных кольцах наблюдались для лиственницы (-23.82 ± 0.77 ‰, среднее значение \pm стандартная ошибка), тогда как береза и ель имели очень похожие значения $\delta^{13}\text{C}$ (-24.94 ± 0.64 ‰ и -24.24 ± 0.82 ‰, соответственно). Корреляция между видами варьировались от 0.64 (между березой и лиственницей, $p < 0.05$) до 0.46 (между березой и елью, $p < 0.05$) (Таблица 5.2.2.).

Таблица 5.2.2.

Коэффициенты корреляции между хронологиями по ширине годовичных колец (ШГК), площадью сосудов (VA) и непроводящей площадью ксилемы (NCA) у березы, площадью люмена (LUM) и площадью клеточной стенки (CWA) у хвойных видов, и $\delta^{13}\text{C}$ в целлюлозе годовичных колец. ШГК-1 and $\delta^{13}\text{C}$ -1 значения для предыдущего года. А – корреляция параметров для каждого вида, Б – корреляция параметров между видами. Значимые коэффициенты корреляции при $p < 0.05$ выделены жирным шрифтом

A

	<i>Betula pubescens</i> (BP)				<i>Larix gmelinii</i> (LG)				<i>Picea obovata</i> (PO)			
	ШГК	VA	NCA	$\delta^{13}\text{C}$	ШГК	LUM	CWA	$\delta^{13}\text{C}$	ШГК	LUM	CWA	$\delta^{13}\text{C}$
ШГК	1				1				1			
VA/ LUM	0.74	1			0.53	1			0.35	1		
NCA/ CWA	-0.65	-0.85	1		0.77	0.38	1		0.64	0.14	1	
$\delta^{13}\text{C}$	0.20	0.16	-0.33	1	-0.38	-0.49	-0.33	1	0.17	-0.19	0.06	1
ШГК-1	0.28				0.54				0.39			
$\delta^{13}\text{C}$ -1				0.24				0.42				0.16

Б

	ШГК			$\delta^{13}\text{C}$			LUM или VA			CWA или NCA		
	BP	LG	PO	BP	LG	PO	BP	LG	PO	BP	LG	PO
BP	1			1			1			1		
LG	0.50	1		0.64	1		0.27	1		-0.26	1	
PO	0.64	0.59	1	0.46	0.56	1	0.09	0.41	1	-0.14	0.40	1

Результаты дендроклиматического анализа показали, что радиальный рост деревьев в большей мере зависит от температуры воздуха, чем от количества осадков. ШГК деревьев всех видов положительно связана с летней температурой: в июне для березы ($R = 0.51, p < 0.05$), в мае и июне для лиственницы (0.29 и 0.55, $p < 0.05$), в июне и июле для ели (0.55 и 0.27, $p < 0.05$). Радиальный рост также был значительно обусловлен температурой мая-июня предыдущего года (корреляция варьируется от 0.29 до 0.38 для хвойных видов, и -0.36 для березы, $p < 0.05$) и суммой зимних осадков у хвойных видов (корреляция от -0.26 до -0.34, $p < 0.05$).

Для того, чтобы проверить устойчивость климатического сигнала летних месяцев во времени, были рассчитаны коэффициенты корреляции ШГК и $\delta^{13}\text{C}$ с температурой воздуха методом скользящих средних (30 лет с шагом 1 год) (Рисунок 5.2.1.).

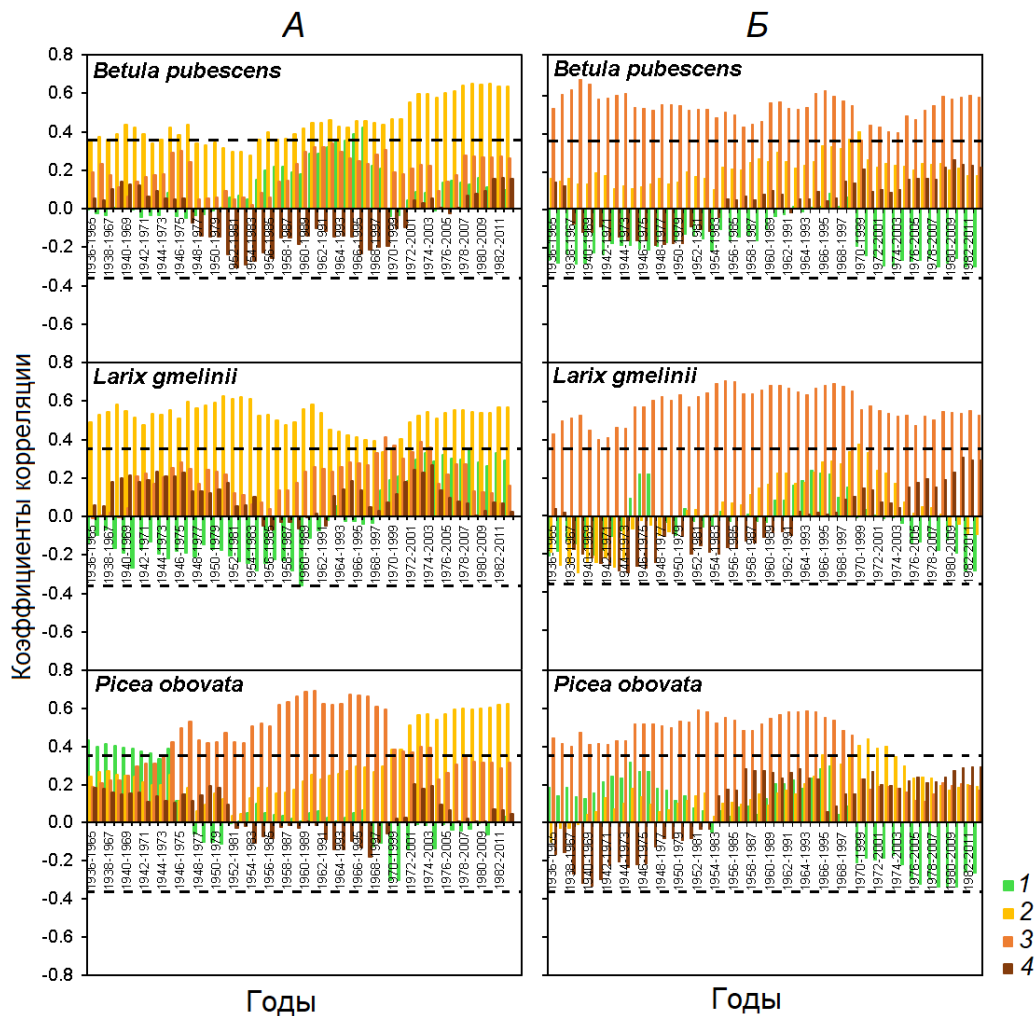


Рисунок 5.2.1. Коэффициенты корреляции ширины годичных колец (А) и $\delta^{13}\text{C}$ (Б), рассчитанные методом скользящих средних (30 лет с шагом 1 год) с температурой воздуха: 1 – май, 2 – июнь, 3 – июль, 4 – август, для периода с 1936 по 2012 г. Пунктирной линией обозначен уровень значимости коэффициентов корреляции при $p < 0.05$.

Лиственница Гмелина показывает устойчивый климатический сигнал как для ширины годовых колец, так и для соотношения изотопов углерода. При этом наибольшее влияние на прирост деревьев оказывает температура воздуха июня, тогда как $\delta^{13}\text{C}$ устойчиво зависит от температуры воздуха июля. Такую связь изотопного состава с июлем можно объяснить процессами лигнификации клеточных стенок трахеид и аккумуляции биомассы, которые наиболее интенсивно протекают в середине сезона роста. В отличие от лиственницы, ель сибирская показывает смену отклика ШГК и $\delta^{13}\text{C}$ на климатические параметры в течение периода 1936-2012 гг. Так, в первой четверти исследуемого периода наблюдается положительная связь радиального прироста с температурой мая ($R = 0.4$, $p < 0.05$). Далее наблюдается довольно продолжительный период влияния июльских температур, который сменяется значимым влиянием температуры июня на ширину годовых колец. Что касается соотношения изотопов углерода, то здесь также следует отметить смену влияния июльских температур на июньские, а последние годы характеризуются комплексным влиянием температуры всех летних месяцев (июнь, июль, август) с отсутствием статистически значимого влияния какого-либо одного из месяцев. Для березы отмечается ослабление сигнала в середине 20-го столетия, и повышение коэффициентов корреляции между ШГК и температурой июня для последних нескольких десятилетий, тогда как $\delta^{13}\text{C}$ показывает устойчивый сигнал во времени, когда температура воздуха июля оказывает значимое влияние на изменчивость этого параметра.

Результаты данного этапа исследований позволяют сделать вывод, что, не смотря на долгую продолжительность жизни, ель сибирская не может быть использована для дендроклиматических реконструкций в связи с отсутствием устойчивого сигнала, который зафиксирован исследуемыми параметрами годовых колец.

Значимая роль температуры, как основного лимитирующего фактора для трех исследуемых видов, подтверждается также и пространственной корреляцией (Рисунок 5.2.2.). Было оценено влияние максимальной и минимальной температуры воздуха в июне (месяце, в течение которого происходит наиболее интенсивный рост древесных видов исследуемой территории) на ширину годовых колец березы, лиственницы и ели. Как показано на графиках, увеличение максимальной температуры оказывает значимое положительное влияние на рост деревьев трех видов, с наибольшей площадью

пространственной корреляции для лиственницы Гмелина, распространяющейся далеко на юг и юго-запад.

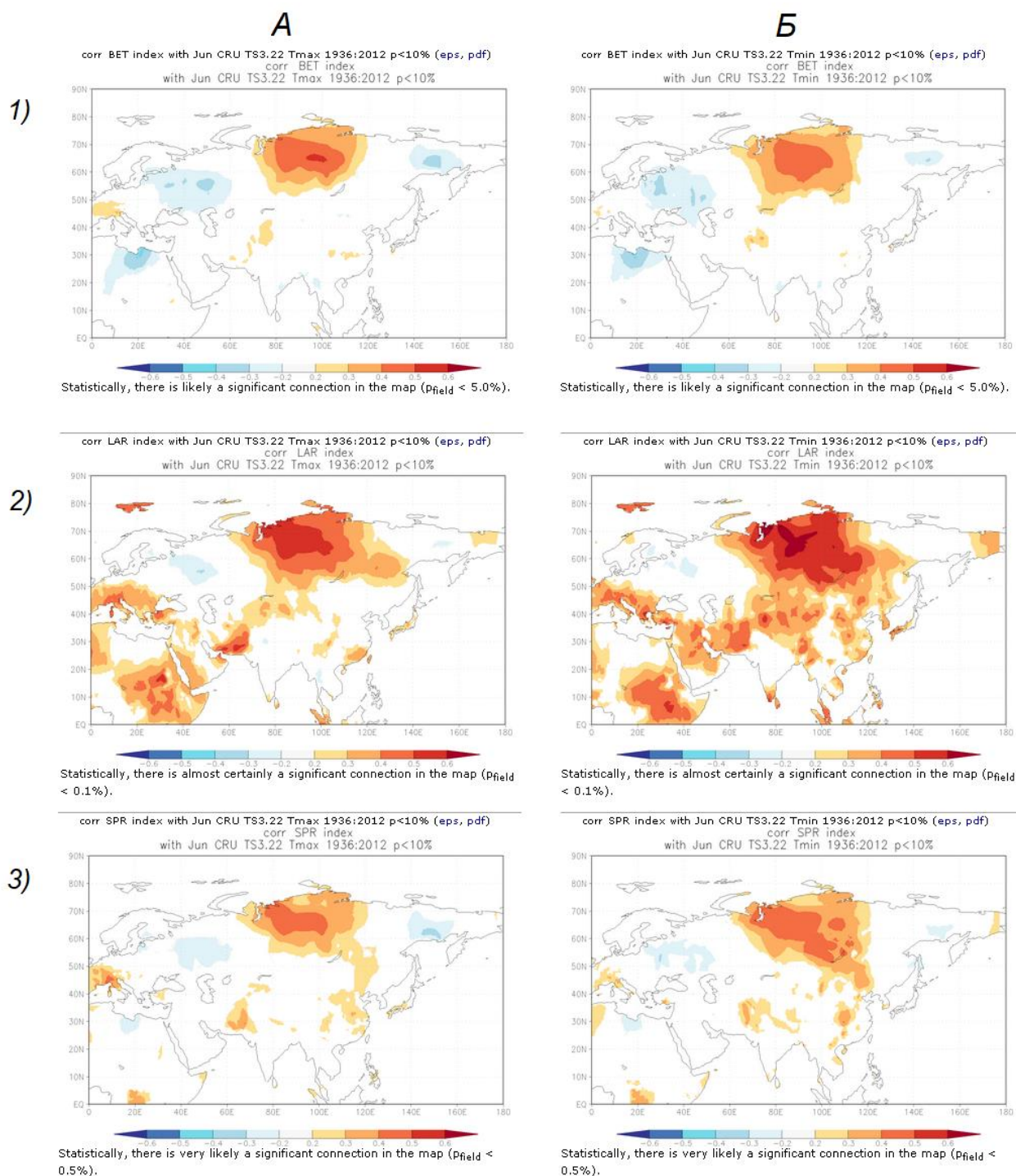


Рисунок 5.2.2. Пространственное распределение корреляции хронологий по ширине годовых колец с максимальной (А) и минимальной (Б) температурой воздуха июня в зависимости от широтной (0-90° с.ш.) и долготной (0-180° в.д.) составляющих. 1) береза, 2) лиственница, 3) ель. Расчеты выполнены на сайте <https://climexp.knmi.nl/correlate.cgi> с шагом 0.5°. Внизу графиков приведена шкала коэффициентов корреляции (синий цвет – отрицательная (от -0.8), красный – положительная (до 0.8)).

Как показали предыдущие исследования (Fonti, Babushkina, 2016; Kharuk et al., 2017; Popkova et al., 2018), индекс засушливости SPEI (Vicente-Serrano et al., 2010) точно отражает засушливые климатические условия для Сибирских регионов, что послужило основанием использовать данный индекс, чтобы оценить структурно-функциональные изменения годовых колец трех исследуемых видов деревьев в зоне распространения многолетнемерзлых грунтов под влиянием засухи. На основе классического дендроклиматического анализа, который позволил получить связи роста с температурой летних месяцев, SPEI был рассчитан для июня и июля. На основе индекса все годы с 1936 по 2012 гг. были ранжированы от влажных ($SPEI=0.90$), до сухих ($SPEI=-0.90$) (то есть новый набор данных содержит календарные годы в определенном, согласно SPEI, порядке). Следует отметить, что несколько лет последнего десятилетия оказались на границе «сухого» распределения. Последующий анализ был проведен следующим образом: для сезона роста с мая по август были рассчитаны скользящие средние корреляции между параметрами годовых колец и температурой воздуха (20 дней с шагом 5 дней, ось X). Анализ проводился для ранжированных по SPEI лет для периода в 30 лет (т.е. сначала для 30-ти самых влажных лет, а затем последовательно со сдвигом на 1 год для 30 самых сухих лет (ось Y)) (Рисунок 5.2.3.).

Результаты анализа указывают на усиление положительного влияния температур конца мая – начала июня на радиальный прирост лиственницы с повышением влажности сезона роста (Рисунок 5.2.3. А). Интересно отметить, что несмотря на ранжирование лет и их большие различия в количестве доступной влаги в течение сезона, отклик радиального прироста ели на температуру июня остается устойчивым и значимым для всего исследуемого периода. Схожий характер можно наблюдать и для годовых колец березы, однако следует отметить некоторое повышение уровня сигнала и его смещение в сезоне примерно на 2 недели для более влажных лет. Такой результат говорит о том, что, не смотря на количество доступной влаги, температура воздуха является лимитирующим фактором для прироста ели сибирской и березы пушистой на данного региона.

Для соотношения изотопов углерода (Рисунок 5.2.3. Б) в годовых кольцах исследуемых видов отмечается смещение отклика на температуру воздуха с конца июня на конец июля для березы, появление более устойчивого положительного сигнала у лиственницы и, менее выраженного, но схожего характера изменений для годовых колец ели.

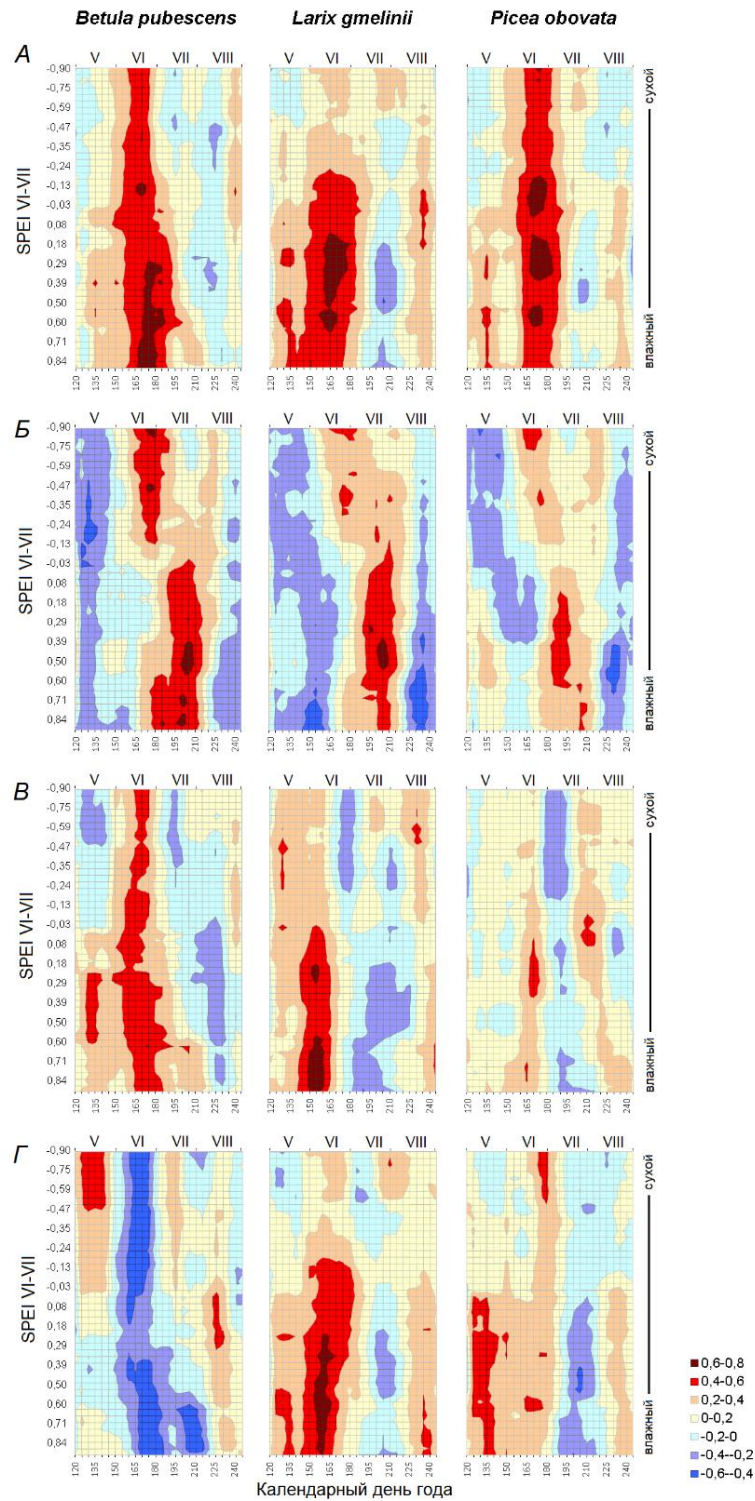


Рисунок 5.2.3. Скользящая корреляция ширины годичных колец (А), соотношения изотопов углерода $\delta^{13}C$ (Б), площади сосудов березы (VA) или площади люмена трахеид (LUM) у хвойных видов (B), непроводящей площади ксилемы (NCA) у березы или площади клеточной стенки трахеид (CWA) у хвойных видов (Г) с температурой воздуха (для периода 20 дней с шагом 5 дней) с мая по август для 77 лет с 1936 по 2012 гг, ранжированных относительно индекса SPEI для июня-июля от самых влажных к наиболее сухим. Значения корреляции представлены в подписи к рисунку слева ($p < 0.05$).

Для анатомических параметров ксилемы годичных колец березы пушистой очевидно устойчивое влияние температуры июня (положительное на размер сосудов, и отрицательное на площадь непроводящей ксилемы) (Рисунок 5.2.3. В, Г). При этом отклик площади сосудов на температуру воздуха сезона роста проявляется уже в мае для более влажных лет и остается статистически значимым более длительный период в течение сезона. Размер люмена трахеид лиственницы показывает очень высокие коэффициенты корреляции с температурой воздуха конца мая – начала июня для влажных лет, что также наблюдается и для площади клеточной стенки трахеид. Корреляция анатомических параметров годичных колец ели с температурой летних месяцев была хоть и статистически значима, но неустойчива во времени.

Большой интерес представляло установить, как экстремальные погодные условия влияют на параметры годичных колец трех исследуемых видов. Для этого был применен подход (Глава 5.1.1, Bryukhanova et al., 2015), позволяющий получить распределение календарных лет согласно условиям (температуры воздуха и количества осадков) июня-июля (основного периода сезона роста для различных видов деревьев). Как видно на Рисунке 5.2.4. А, выделяются крайние значения для трех групп – сухие, холодные, а также влажные и теплые года. Для них были получены средние значения параметров годичных колец (Рисунок 5.2.4. Б, В, Г, Д). Очевидно, что холодные условия лимитируют радиальный рост деревьев (а также размер площади сосудов у березы), тогда как засушливые условия не оказывают подавляющего влияния на ширину годичных колец, но, при этом отражаются на значениях $\delta^{13}\text{C}$ у березы и лиственницы. Рост годичных колец всех видов был значительно стимулирован влажными и теплыми условиями, что повлияло также на проводящие структуры ксилемы у всех исследуемых видов.

Следует отметить статистически незначимые колебания размера площади клеточной стенки трахеид у хвойных видов в разные по климатическим условиям годы, за исключением холодных лет для лиственницы. Причиной этого может быть использование средних значений *CWA* по кольцу, что сглаживает внутрисезонный сигнал, различающийся для зон ранней и поздней древесины.

Результаты данного анализа показали, что рост годичных колец лиственного и хвойных видов в исследуемом регионе в большей степени зависит от температуры, чем условий увлажнения. Так, 2006 г. и годы, схожие с ним по климатическим условиям

июня-июля, следует рассматривать в большей степени как «теплые», чем как «сухие». То есть несмотря на более тяжелый изотопный состав, который отражает недостаток увлажнения в течение сезона, деревья формируют более широкие, по сравнению со средним, годовые кольца, с большим размером сосудов и таким же (средним) размером трахеид.

Ель, вечнозеленое хвойное растение, отличается реакцией на экстремальные сезоны роста от листопадных видов, подтверждая результаты, представленные на Рисунке 5.2.4. Изменения анатомических параметров ксилемы данного вида меняются в узком диапазоне. При этом следует отметить значительный отклик соотношения изотопов углерода на меняющиеся условия среды.

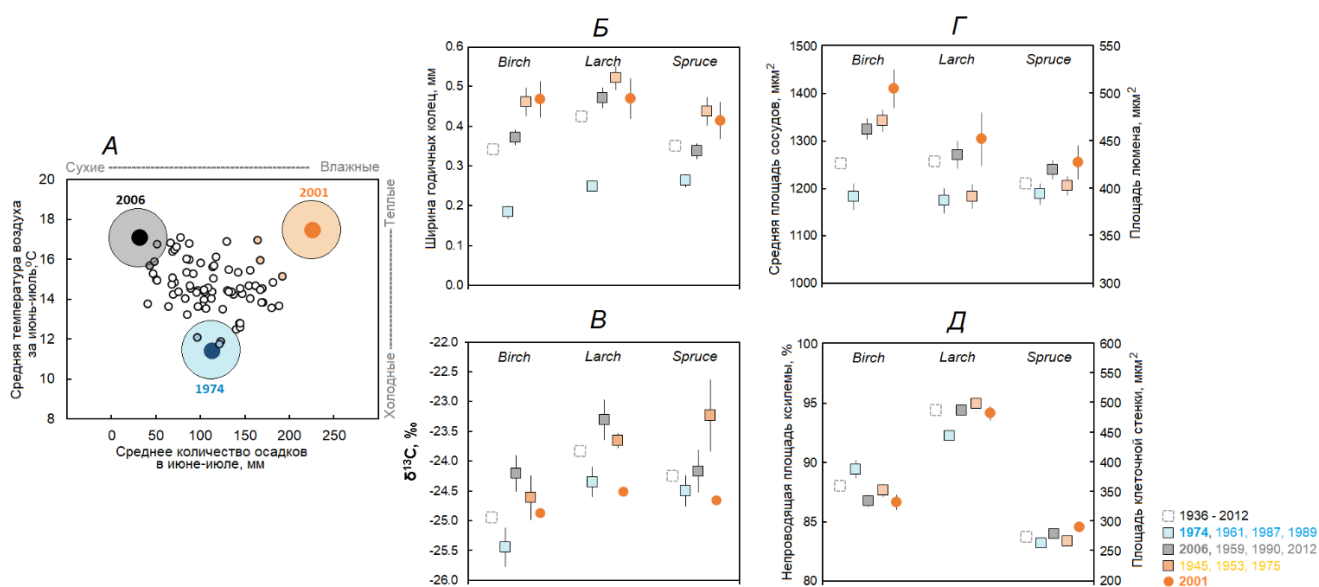


Рисунок 5.2.4. *А* – соотношение средней температуры воздуха к сумме количества осадков для июня-июля для периода с 1936 по 2009 гг. Большим черным кругом выделены сухие года (1959, 1990, 2012, с наиболее засушливым 2006 г.), синим – холодные года (1961, 1987, 1989, с наиболее холодным 1974 г.), оранжевым – экстремальный (теплый и влажный) 2001 г. и годы, близкие к нему по условиям (1945, 1953, 1975). *Б* – ширина годовых колец, *В* – соотношение изотопов углерода $\delta^{13}\text{C}$, *Г* – средняя площадь сосудов березы и площадь люмена трахеид у хвойных видов, *Д* – непроводящая площадь ксилемы у березы и площадь клеточной стенки трахеид у хвойных видов для исследуемого периода с 1936 по 2012 гг. (пунктирный прямоугольник), и для экстремальных по климатическим условиям лет (синий – холодные условия, черный – сухие условия, оранжевый – теплые и влажные условия, оранжевый круг – 2001 г.). Планками погрешности обозначена стандартная ошибка. *Birch* – береза, *Larch* – лиственница, *Spruce* – ель.

Формирование годичных колец разных видов древесных растений обусловлено рядом факторов, в том числе и морфологическими особенностями. Так, продолжительность деятельности камбия и величина прироста в различных по анатомической структуре древесины группах растений неодинаковы. Начало деятельности камбия у хвойных в большинстве случаев совпадает с моментом появления молодой хвои, но может также наблюдаться немногим ранее или позднее (Калинина и др., 2019; Moser L. et al., 2010; Rossi et al., 2009; Zhai et al., 2012). У рассеяннососудистых лиственных видов камбий начинает функционировать только после того, как листья распускаются и достигнут более или менее значительной величины (Лобжанидзе, 1961; Michelot et al., 2012). При этом деятельность камбия хвойных растений более продолжительна, чем у рассеяннососудистых лиственных, что может быть объяснено не только поздним началом камбиальной активности, но и тем, что базипетальное распространение деятельности камбия происходит в очень замедленном темпе, тогда как этот процесс быстро распространяется у хвойных растений (Лобжанидзе, 1961). Для условий крайнего севера полученные нами результаты показали, что ширина годичных колец березы в среднем не превышала таковую у ели, и была значительно ниже, чем у лиственницы. Следует также отметить наличие выпавших колец в индивидуальных хронологиях березы, что не наблюдалось для хвойных видов на исследуемой территории. В связи с этим фактом, а также различной фенологией листвы/хвои у разных групп древесных растений и различными сроками инициации камбиальной активности можно предположить, что влияние климатических факторов неодинаково в течение формирования древесины хвойных и лиственных видов. Дополнительной причиной также могут быть видовые особенности метаболических процессов. Так, сахароза является исходным субстратом метаболических реакций тканей ствола березы (Ермаков, 1986). Поступление ассимилятов (сахарозы) в ствол происходит по ситовидным трубкам флоэмы. По структурно-функциональным особенностям терминальных комплексов флоэмы представители рода *Betula* относятся к симпластным растениям (Гамалей, 1990; 2004). Загрузка сахаров по симпласту является высокочувствительной к понижению температуры и имеет четкие диапазоны оптимума и минимума. Оптимум плазмодесменного транспорта находится в промежутке +20+25 °С, незначительное снижение наблюдается до температуры +15 °С, ниже +15 °С начинается прогрессирующее подавление, и при +6+8 °С плазмодесменный транспорт полностью прекращается

(Novitskaya, Kushnir, 2006). Это может быть причиной появления «выпавших» колец в годы, характеризующиеся холодными условиями роста или заморозками в начале сезона.

Таким образом, анализ изменчивости параметров годичных колец лиственного и хвойных видов деревьев позволяют сделать вывод, во-первых, о том, что береза пушистая в данных условиях произрастания наиболее чувствительна к экстремальным факторам среды по сравнению с хвойными видами, и, во-вторых, что ожидаемое потепление климата будет способствовать смене лимитирующего фактора (водный дефицит вместо температуры воздуха) для одного хвойного вида (лиственницы) в большей степени, чем для другого (ели).

5.3. Многолетняя изменчивость прироста и анатомических параметров годичных колец хвойных деревьев вдоль широтного трансекта в криолитозоне Сибири

Хвойные деревья характеризуются достаточно высокой степенью пластичности и способны адаптировать анатомическую структуру ксилемы под влиянием изменяющихся условий среды, что дает возможность использовать анатомические параметры годичных колец для ретроспективных исследований (Panyushkina et al., 2003; Bryukhanova, Fonti, 2013; Castagneri et al., 2015; Ziaco et al., 2016; Babushkina et al., 2019). Как известно, трахеиды хвойных видов одновременно выполняют транспортную и механическую функции (Gartner, 1995; Jagels, Visscher, 2006), и на фоне комплексных механических и физиологических компромиссов между структурным развитием и устойчивостью к стрессу деревья формируют трахеиды с соответствующей площадью люмена и толщиной клеточной стенки (Свидерская и др., 2011; Eilmann et al., 2009; Hасura et al., 2015). Динамика именно этих показателей, а также соотношение ранней и поздней древесины в кольце представляют наибольший интерес для современных дендроклиматических исследований (Кузьмин, Роговцев, 2016; Martin-Benito et al., 2013; Fonti, Babushkina, 2016; Arzac et al., 2018; Belokopytova et al., 2019).

Недавние исследования анатомических параметров годичных колец хвойных видов деревьев криолитозоны Сибири (Бенькова В.Е., Бенькова А.В., 2006; Брюханова и др., 2014; Симанько, 2014; Машуков и др., 2018) обнаружили интересные закономерности их изменчивости, обусловленные адаптивными перестройками в зависимости от региональных и локальных условий произрастания.

В данном исследовании (Фонти и др., 2018) на основе анализа структуры ксилемы лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.), ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), лиственницы Каяндера (*Larix cajanderi* Mayr.) и сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) внимание было сосредоточено на многолетних (длительных) изменениях структурно-функциональных анатомических параметров древесины и влиянии климатических факторов на их изменчивость вдоль широтного трансекта криолитозоны Сибири.

Анатомические параметры (радиальный размер клеток (D), толщина клеточной стенки (CWT), тангентальный размер клеток (T), были измерены для пяти рядов клеток в каждом годичном кольце для периода с 1960 по 2011 г. В дальнейшем эти данные были использованы для расчета площади клеточной стенки (CWA), площади люмена (LUM),

эффективности выполнения транспортной функции (*CON*), анатомической плотности древесины (*DEN*) (Ваганов, 1996; Ваганов и др., 2007; Свидерская и др., 2011; Глава 2.4, 2.5.).

Анализ изменчивости радиального прироста всех видов деревьев за исследуемый период (1960-2011 гг.) показал как различную погодичную динамику, так и различные тренды (Рисунок 5.3.1. *А*), несмотря на схожие средние значения ширины годичных колец (0.36 ± 0.20 мм для лиственницы из Эвенкии и Якутии, 0.33 ± 0.08 мм для сосны из Спасской Пади и 0.31 ± 0.05 мм для ели из Эвенкии, соответственно).

Четко выраженный отрицательный тренд радиального прироста наблюдается для деревьев лиственницы и сосны из Якутии, в то время как для ели из Эвенкии не было обнаружено значимых изменений, а для лиственницы с того же участка наблюдается увеличение прироста, особенно в течение последнего десятилетия. Результаты сравнения радиального прироста (*ШГК*) исследуемых видов из Якутии с расчетной плотностью древесины (*DEN*) (Рисунок 5.3.1. *Б*) показывают значимую положительную корреляцию для сосны ($R = 0.52$, $p < 0.05$), и незначимую для лиственницы Каяндера ($R = 0.13$, $p > 0.05$), тогда как величина эффективности водопроведения (*CON*) (Рисунок 5.3.1. *В*) хорошо согласуется с изменениями радиального прироста для двух исследуемых видов на данной территории ($R = 0.61$ и 0.57 ($p < 0.05$), для сосны и лиственницы, соответственно). При этом деревья лиственницы Гмелина и ели сибирской из Эвенкии показывают устойчивое, пусть и незначительное, повышение расчетных параметров, при которых связь эффективности водопроведения с радиальным приростом для лиственницы ярко выражена ($R = 0.71$, $p < 0.05$), а для ели незначима ($R = 0.22$, $p > 0.05$). Незначимая положительная корреляция была получена между *DEN* и *ШГК* ($R = 0.22$ и 0.25 , $p > 0.05$, для лиственницы и ели, соответственно).

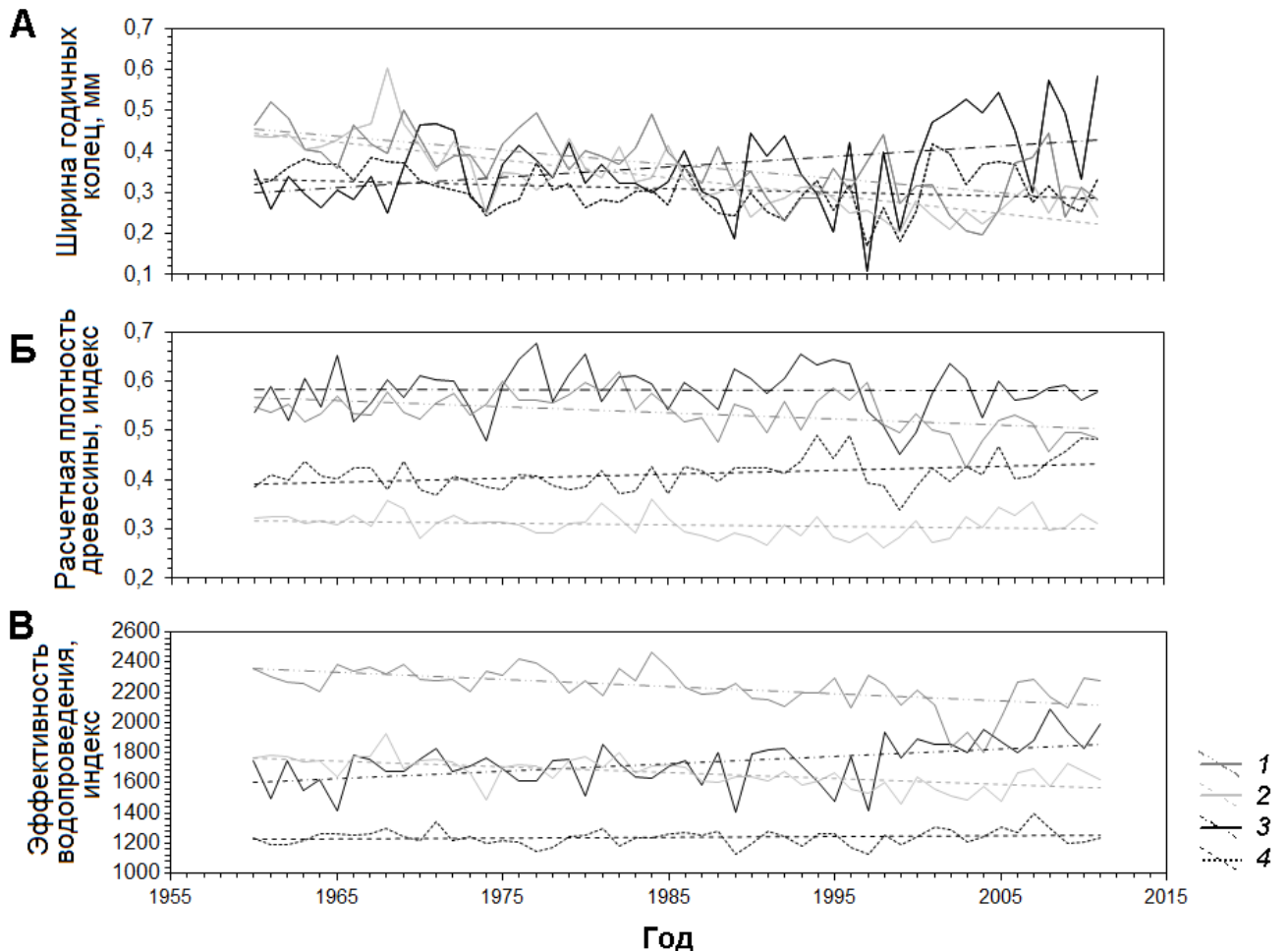


Рисунок 5.3.1. Ширина годичных колец (А), расчетная плотность древесины (Б) и эффективность водопроведения (В) исследуемых видов. 1 – лиственница Каяндера, Якутск; 2 – сосна обыкновенная, Спасская Падь; 3 – лиственница Гмелина, Тура; 4 – ель сибирская, Тура. Пунктирными линиями обозначены линейные тренды (модифицировано из Фонти и др., 2018).

Рассматривая особенности анатомической структуры годичных колец разных видов хвойных криолитозоны Средней Сибири, следует отметить различия как в расчетных значениях площади клеточной стенки трахеид и площади люмена, так и в абсолютных величинах линейных параметров трахеид для зоны ранней и поздней древесины (Рисунок 5.3.2.).

Так, годичные кольца ели из Эвенкии и сосны из Спасской Пади характеризуются наименьшим размером люмена по сравнению с видами лиственницы (среднее значение \pm стандартное отклонение для ранней и поздней древесины: ель – $LD_{ew} = 21.8 \pm 7.4$ мкм, $LD_{lw} = 4.3 \pm 2.4$ мкм, сосна – $LD_{ew} = 28.3 \pm 10.5$ мкм, $LD_{lw} = 6.1 \pm 1.9$ мкм, соответственно).

Толщина клеточной стенки также значительно меньше для вечнозеленых хвойных видов по сравнению с хвойным листопадным. В то же время следует отметить, что годовичные кольца лиственницы Гмелина и Каяндера характеризуются различными размерами трахеид (например, радиальный размер люмена ранней древесины у лиственницы Гмелина в Эвенкии почти на 20% меньше, чем у лиственницы в Якутии ($LD_{ew} = 35.9 \pm 10.1$ мкм, $LD_{ew} = 44.1 \pm 11.2$ мкм, соответственно)).

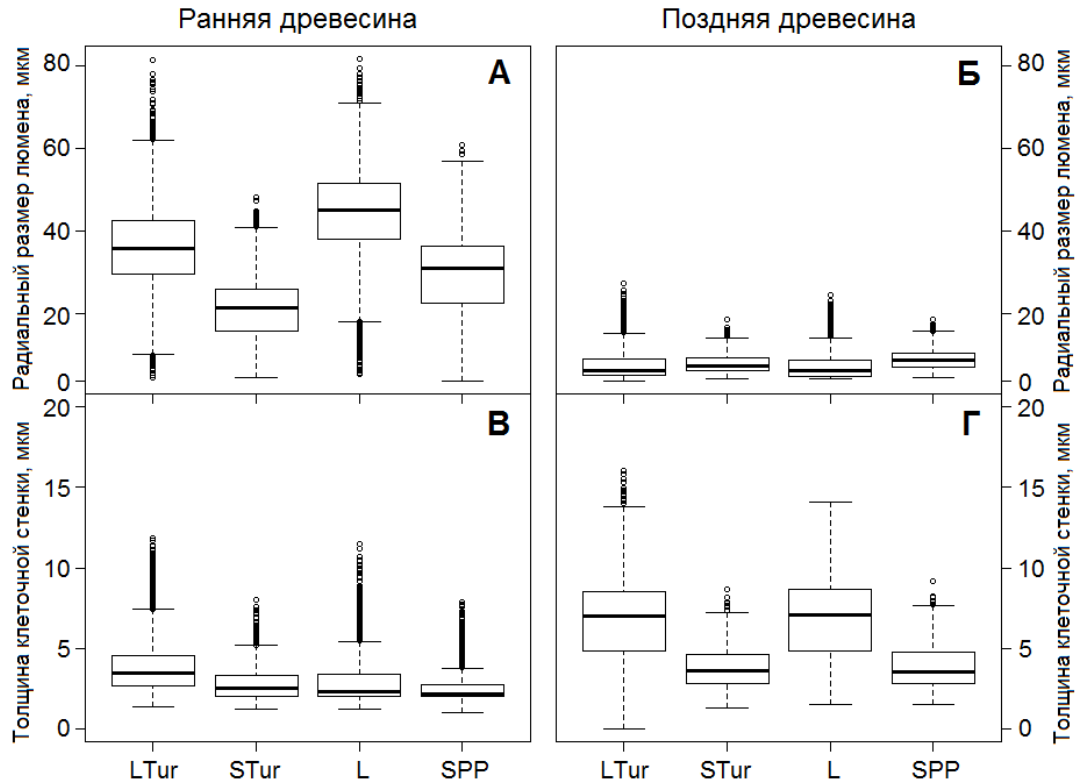


Рисунок 5.3.2. Диаграмма размаха (boxplot) для радиального размера люмена (А, Б) и толщины клеточной стенки трахеид (В, Г) в зоне ранней и поздней древесины в годовичных кольцах исследуемых видов. LTur – лиственница Гмелина, Тура; L – лиственница Каяндера, Якутск; STur - ель сибирская, Тура; SPP - сосна обыкновенная, Спасская Падь. Линией внутри блока диаграммы показана медиана, размер блока определен нижним и верхним квартилем (25 % и 75 % выборки, соответственно), отклонения - минимальное и максимальное значение выборки, точки за пределами – выбросы (модифицировано из Фонти и др., 2018).

Корреляционный анализ измеренных и расчетных параметров годовичных колец исследуемых видов в среднем по кольцу, а также для ранней и поздней древесины

(Рисунок 5.3.3.) показал, что радиальный прирост ели наименее связан с изменениями размеров анатомических параметров трахеид (9 из 21 параметра).

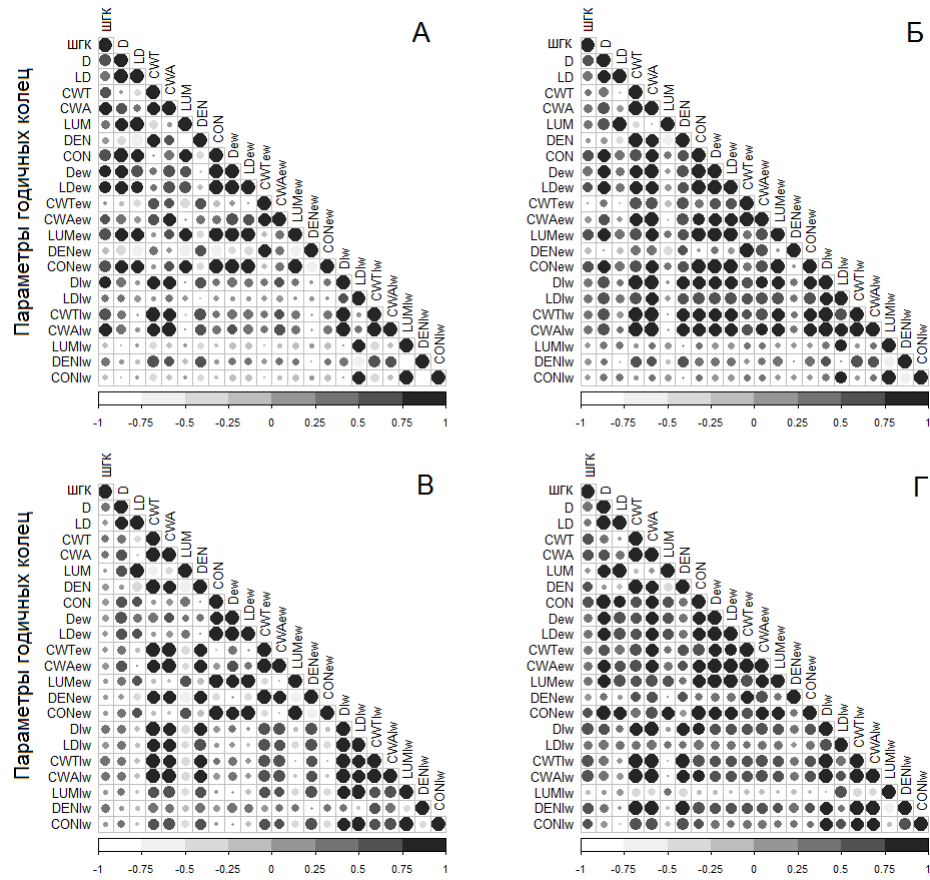


Рисунок 5.3.3. Коэффициенты корреляции радиального прироста (*ШГК*) и анатомических параметров древесины (*D* – радиальный размер клетки, *LD* – радиальный размер люмена, *CWT* – толщина клеточной стенки, *CWA* – площадь клеточной стенки, *LUM* – площадь люмена, *DEN* – расчетная плотность древесины, *CON* – расчетная эффективность водопроведения) в среднем по кольцу и для ранней (*ew*) и поздней (*lw*) древесины исследуемых видов за общий период 1960-2011; *A* - лиственница Гмелина, Тура; *B* - лиственница Каяндера, Якутск; *В* - ель сибирская, Тура; *Г* - сосна обыкновенная, Спасская Падь). Шкала внизу графиков – коэффициенты корреляции от -1 до 1, значимая корреляция при $p < 0.05$ начинается с порогового значения 0.273 (модифицировано из Фонти и др., 2018).

Отсутствие корреляции, во-первых, указывает на различные видовые особенности изменчивости роста и предполагает, что, например, при благоприятных условиях

формируется большее число трахеид, влияющих на величину прироста, и при этом их линейные и площадные размеры меняются слабо. Во-вторых, отсутствие корреляции между параметрами открывает возможность извлечения отличного от содержащегося в *ШГК* климатического сигнала в других параметрах годичного кольца. Для лиственницы Гмелина из Эвенкии, также как и для лиственницы Каяндера из Якутии, связь анатомических параметров и ширины годичного кольца выражена сильнее (14 параметров из 21), а для сосны из Спасской Пади следует отметить наивысшую корреляцию размеров трахеид с радиальным приростом (18 параметров из 21). Таким образом, при благоприятных условиях изменения ширины годичных колец происходят вместе с увеличением размеров трахеид, их люмена и толщины клеточной стенки.

Проведенный нами корреляционный анализ площадных размеров трахеид (*CWA* и *LUM*) для исследуемых видов одной территории показал высокие положительные связи, что говорит о схожих структурно-функциональных изменениях, обусловленных климатическими факторами и локальными условиями произрастания. Так, например, площадь клеточной стенки ели и лиственницы из Эвенкии показывает положительную связь $R = 0.47$ при $p < 0.05$, такая же корреляция наблюдается и для площади люмена трахеид ($R = 0.43$, $p < 0.05$). Для деревьев из Якутии эти корреляции составили 0.49 для *CWA* и 0.19 для *LUM* ($p < 0.05$), соответственно. При этом следует отметить отсутствие какой-либо значимой корреляции анатомических параметров трахеид у деревьев различных местообитаний.

Для того, чтобы выявить многолетние тренды изменчивости климатических параметров (температуры воздуха и количества осадков) для сезона роста (май - август) за период 1960 – 2011 гг., данные для двух районов исследования (Эвенкии и Якутии) были сопоставлены между собой. Сравнение показало как схожий характер, так и значительные различия изменчивости среднемесячных данных. Географическое положение районов исследования и изменение климатических условий с Запада на Восток Сибири обуславливают различия средней температуры воздуха и количества осадков с мая по август (11.3 °C и 200.9 мм, 14.4 °C и 128.9 мм, для Туры и Якутска, соответственно). Значительное повышение майских температур воздуха наблюдается для двух исследуемых районов, также как и рост температуры в июне, однако следует отметить повышение температуры воздуха июля для Якутска, которое не наблюдается

для Туры (Рисунок 5.3.4.). Количество осадков мая, июля и августа остается относительно стабильным для Якутска при некотором повышении в июне. Для Туры следует отметить положительные тренды для количества осадков в мае и августе и отрицательные в июне – июле. Корреляции между климатическими данными разных месяцев обнаружено не было.

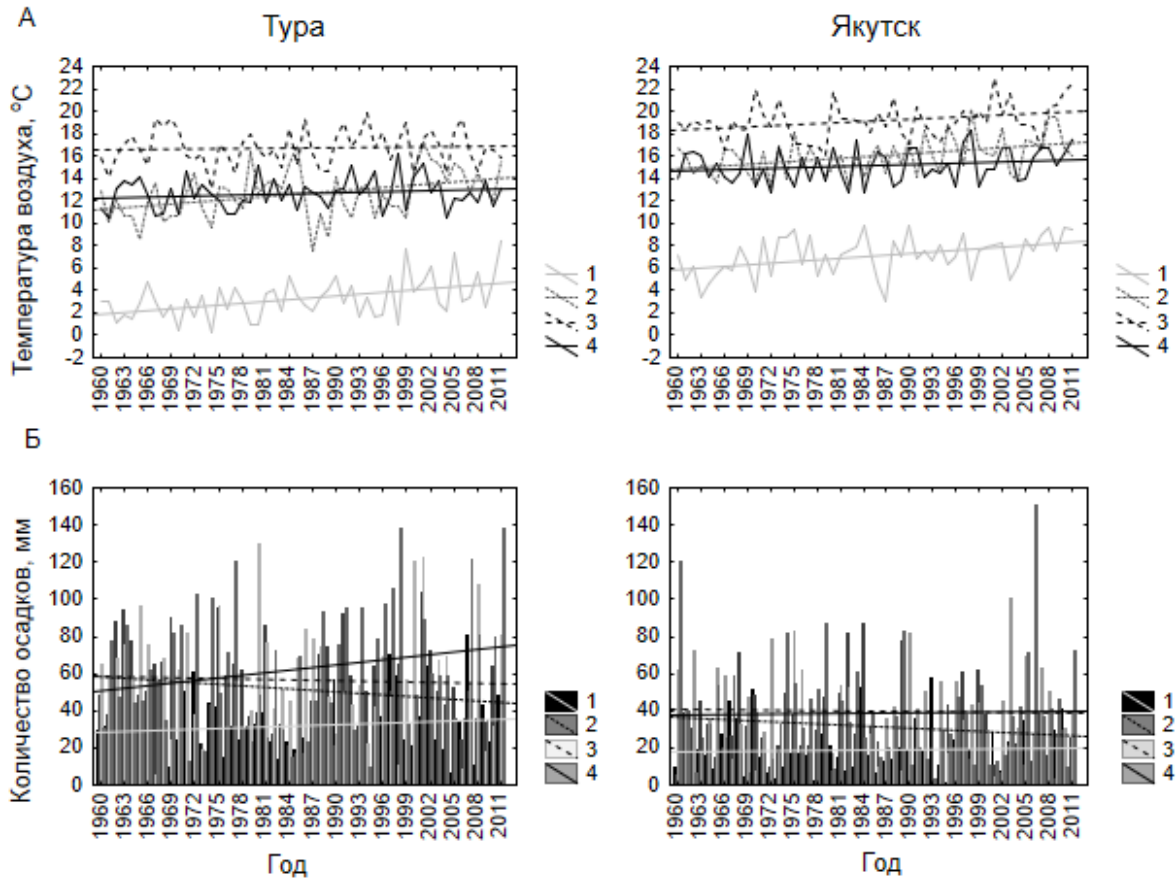


Рисунок 5.3.4. Температура воздуха (А) и количество осадков (Б) с метеостанций «Тура» и «Якутск» для четырех месяцев сезона роста (1 - май; 2 - июнь; 3 - июль; 4 - август). Тонкими линиями обозначены линейные тренды.

Результаты дендроклиматического анализа за период 1960-2011 гг. показал, что температура воздуха июня оказывает значимое положительное влияние на ШГК лиственницы и ели из Эвенкии (Таблица 5.3.1.). На радиальный прирост ели положительное влияние продолжает оказывать температура воздуха июля ($R = 0.34$, $p < 0.05$). Значение условий этих двух месяцев на прирост деревьев полностью совпадает с полученными ранее результатами (Бенькова В.Е., Бенькова А.В., 2006), согласно которым влияние температуры на северных территориях как основного лимитирующего рост фактора не зависит от видового статуса деревьев и особенности местообитаний, а вклад

других климатических факторов обусловлен локальными условиями места произрастания. Несмотря на отсутствие корреляции радиального прироста лиственницы и ели с температурой мая для общего периода, ее повышение в течение последних десяти лет стимулирует начало сезона роста в более ранние сроки и таким образом положительно влияет на ширину годовых колец ($R = 0.37-0.43$, $p < 0.05$). Значимой корреляции между количеством осадков и радиальным приростом не обнаружено. Здесь необходимо отметить, что в расчетах использовались ежемесячные климатические данные, при которых может быть не полностью учтено влияние короткопериодных погодных изменений. Так, при применении имитационной модели формирования годовых колец Ваганова - Шашкина (Шашкин, Ваганов, 1993; Vaganov et al., 2006) к исследуемым видам в Эвенкии (Shishov et al., 2016) с использованием суточных климатических данных авторами было обнаружено лимитирование роста лиственницы влажностью почвы в течение двух-трех недель в середине сезона роста. Такой эффект может быть вызван недостаточным количеством доступной влаги в почве, обусловленным высокими температурами воздуха и повышенной транспирацией при лимитированном количестве осадков и относительно неглубоком корнеобитаемом слое, не позволяющем использовать ресурсы при оттаивании мерзлоты. Для ели такое влияние не установлено, что может быть обусловлено микрорельефом и более влажными условиями роста данного вида. Следует отметить значимые отрицательные корреляции параметров годовых колец лиственницы и ели из Эвенкии с количеством зимних осадков. Как отмечалось ранее (Ваганов и др., 1999), величина снежного покрова влияет на скорость его схода и начало сезона роста, что в свою очередь оказывает влияние на величину радиального прироста деревьев. Для ели также характерно отрицательное влияние осадков апреля (для данной территории осадки в виде снега), когда увеличение мощности снежного покрова на плохо дренируемых почвах может привести к еще большей обводненности в начале сезона роста и в дальнейшем лимитировать прирост данного вида.

В связи с тем, что некоторые анатомические параметры трахеид лиственницы связаны с величиной радиального прироста, их отклик на климатические факторы имеет схожий характер. Так, температура июня оказалась одним из наиболее значимых факторов, оказывающих положительное влияние не только на прирост деревьев, но и на большинство параметров трахеид (Таблица 5.3.1.). При этом для ранней древесины характерна обратная зависимость, когда рост температуры июня оказывает негативное влияние на плотность древесины, и положительное – на эффективность водопроведения. То есть при высоких температурах образуются трахеиды с большей площадью люмена и менее широкой клеточной стенкой. Разделение кольца на раннюю и позднюю древесину позволило получить дополнительную информацию о влиянии климатических факторов различных месяцев на рост деревьев. Следует отметить значимую положительную корреляцию плотности поздней древесины с температурой июля и августа и отрицательную – с расчетной эффективностью водопроведения поздней древесины.

Влияние климатических условий сезона роста на прирост лиственницы Каяндера и сосны обыкновенной из Якутии уже отмечалось ранее (Николаев и др., 2011) и было частично подтверждено результатами данного исследования (Таблица 5.3.1.). Анализ связи анатомических параметров годовых колец с температурой воздуха показал, что высокие температуры летних месяцев (июнь - июль) оказывают отрицательное влияние на площадь клеточной стенки поздних трахеид как сосны из Спасской пади, так и лиственницы из Якутска. Повышение температур в июле - августе также негативно влияет на плотность древесины лиственницы. Такие результаты отличаются от общеизвестных (Briffa et al., 2001; Davi et al., 2003), когда повышение температуры воздуха в северных широтах способствует формированию более плотной древесины. В исследуемых нами условиях повышение летних температур при минимальном количестве осадков или даже их отсутствии вызывает водный дефицит и подавляет процессы фотосинтеза и образования ассимилятов (Bréda et al., 2006), которые в последующем могут быть использованы на построение клеточных стенок трахеид. В связи с этим количество осадков июня позволяет не только сформировать трахеиды с большим люменом для более эффективного транспорта воды, но и оказывает влияние на площадь клеточной стенки лиственницы и плотность древесины.

Для того, чтобы установить, как изменялся климатический отклик параметров годовых колец исследуемых видов на меняющиеся условия среды за период 1960 – 2011

гг., был применен метод «скользящих функций отклика» (Симанько и др., 2013), но только для многолетнего, а не внутрисезонного интервала. При этом коэффициенты корреляции между параметрами годовых колец были рассчитаны для «окна» 20 лет со сдвигом 1 год (например, 1960-1979 гг., 1961-1980 гг., и т.д.). Всего с 1960 по 2011 г. получены корреляции для 33 периодов (значимая корреляция при $p < 0.05$ начинается с порогового значения 0.444). Представляло интерес более детально рассмотреть устойчивость климатического сигнала, зафиксированного в таких параметрах как *ШГК*, *CONew* и *DEMw*. Корреляции данных параметров с температурой воздуха июня, характеризующегося наивысшей скоростью роста хвойных видов на данной территории, показали наиболее устойчивый сигнал для плотности поздней древесины лиственницы Гмелина из Эвенкии (Рисунок 5.3.5.). Для ширины годовых колец и эффективности водопроведения сигнал не всегда устойчив. Схожий характер наблюдается и для корреляции параметров ели из Эвенкии с температурой июня.

При этом интересно отметить изменение влияния данного фактора на плотность поздней древесины ели в течение всего исследуемого периода с негативного на устойчивое положительное. Для лиственницы из Якутии температурный сигнал, содержащийся в рассматриваемых нами параметрах, невысокий. Следует отметить усиливающееся положительное влияние температуры июня на радиальный прирост с конца 80-х годов прошлого века и возрастающий тренд климатического сигнала для плотности поздней древесины. Сосна из Спасской Пади характеризуется отрицательными корреляциями между температурой июня и параметрами годовых колец.

Отсутствие значимого влияния количества осадков июня на радиальный прирост и анатомические параметры лиственницы из Эвенкии подтвердилось очень низкими значениями «скользящих корреляций». Интересно отметить рост положительной связи эффективности водопроведения с количеством осадков июня для ели из Эвенкии, и появление значимой корреляции ($p < 0.05$) с 1985 г. Для лиственницы из Якутии такая связь наблюдается с 1977 г. Для параметров годовых колец сосны из Спасской Пади количество осадков оказывает положительное влияние в течение всего периода 1960 – 2011 гг., хотя сигнал не всегда устойчив и редко достигает значимых коэффициентов корреляции.

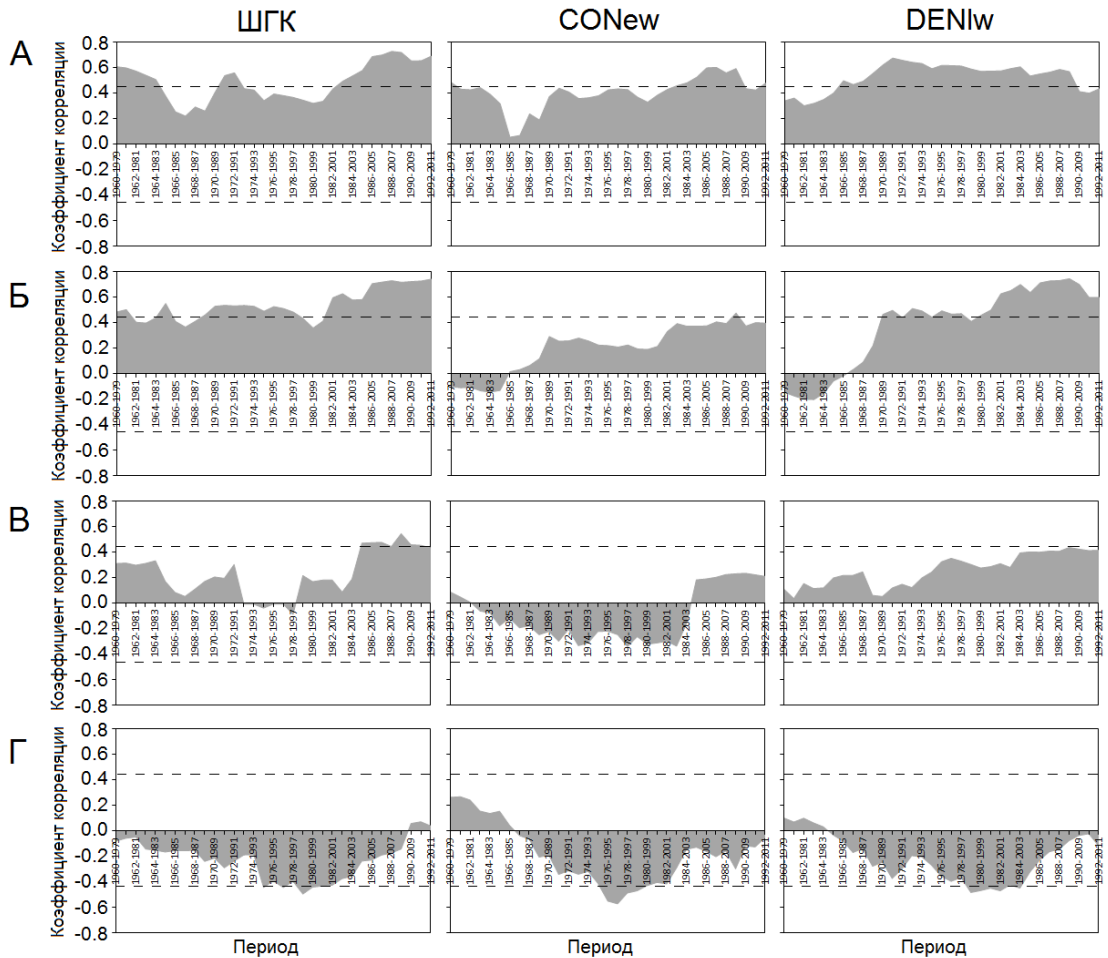


Рисунок 5.3.5. Скользящие коэффициенты корреляции ширины годичных колец (ШГК), расчетной эффективности водопроведения ранней древесины (CONew) и плотности поздней древесины (DENlw) с температурой воздуха июня за период 1960–2011 (окно 20 лет с шагом 1 год). *А* – лиственница Гмелина, Тура; *Б* – ель сибирская, Тура; *В* – лиственница Каяндера, Якутск; *Г* – сосна обыкновенная, Спасская Падь. Пунктирной линией обозначены критические значения коэффициентов при $p < 0.05$ (модифицировано из Фонта и др., 2018).

Данные, полученные в результате исследования, показали климатически обусловленные изменения радиального прироста и анатомических параметров ксилемы годичных колец четырех исследуемых видов хвойных в зоне распространения многолетней мерзлоты за период с 1960 по 2011 гг. Региональные и локальные условия произрастания и особенности гидротермического режима мерзлотных почв модифицируют влияние климатических факторов и оказывают различное влияние на радиальный рост и анатомическое строение ксилемы исследуемых видов. Так, при относительно большем по сравнению с Якутией количестве осадков и произрастании

лиственницы и ели в Эвенкии на аллювиальных гумусовых почвах повышение летних температур может влиять на деградацию многолетней мерзлоты, обеспечивая деревья дополнительным источником влаги, что, в свою очередь, способствует увеличению прироста и продуктивности данных видов. Для территории Центральной Якутии повышение летних температур будет источником прогрессивно увеличивающегося стресса засухи, подавляя основные физиологические процессы роста, и, как результат, вызывая новые структурно-функциональные изменения ксилемы.

Полученные анатомические данные ксилемы годовых колец для лиственницы Гмелина и ели сибирской с участка в Эвенкии были использованы в глобальном исследовании внутрисезонной изменчивости плотности древесины у хвойных видов деревьев северного полушария (Björklund et al., 2017). В работе была выдвинута гипотеза, что плотность ранней древесины определяется размером трахеид, а плотность поздней древесины – размерами их клеточных стенок. Для того, чтобы определить общие закономерности изменчивости, параметры плотности древесины 27 видов деревьев для 349 участков в северном полушарии (полученные из международной базы данных ITRDB (<https://www.ncdc.noaa.gov/data-access/paleoclimatology-data/datasets/tree-ring>)) были соотнесены с параметрами ширины годовых колец деревьев (ШГК, ширина зоны ранней и поздней древесины) и климатическими параметрами (температурой воздуха и количества осадков). Тот же анализ был выполнен для расчетной плотности древесины и ширины зон ранней и поздней древесины и кольца в целом, полученных из анатомических параметров ксилемы для двух видов хвойных деревьев и восьми исследуемых участков. Было установлено, что знак корреляции между шириной годового кольца и плотностью ранней и поздней древесины меняется с отрицательного на положительный. Также были установлены различные корреляции для каждой зоны с климатическими факторами. Полученные данные представляют важную информацию для проведения и интерпретации климатических реконструкций на основе плотности древесины годовых колец деревьев. Примененный подход позволил улучшить понимание погодичных и внутрисезонных вариаций роста хвойных видов деревьев и проиллюстрировать, как деревья адаптируют структуру ксилемы для выполнения конкурирующих функций (гидравлической проводимости и механической прочности).

5.4. Выводы по Главе 5

1. Был разработан подход, позволяющий рассмотреть различные участки произрастания лиственницы Гмелина в криолитозоне как стадии деградации многолетней мерзлоты, при которых меняется продолжительность сезона роста, гидротермический режим почвы и наличие питательных веществ. Наблюдаемые изменения в отклике деревьев вдоль градиента предполагают изменения лимитирующего климатического фактора в будущем.
2. Были установлены локальные условия произрастания, модифицирующие климатический сигнал в хронологиях годовых колец березы пушистой в криолитозоне Центральной Сибири. Применение VS-модели было успешно использовано для объяснения наблюдаемых закономерностей изменения роста деревьев березы с суточным разрешением и вкладом каждого лимитирующего рост фактора во время вегетации.
3. Для криолитозоны Средней Сибири было установлено, что несмотря на долгую продолжительность жизни, ель сибирская показывает неустойчивый климатический сигнал, зафиксированный различными параметрами годовых колец, поэтому необходимо с осторожностью использовать данный вид для дендроклиматических реконструкций.
4. Береза пушистая в условиях произрастания криолитозоны наиболее чувствительна к экстремальным факторам среды по сравнению с хвойными видами (лиственницей Гмелина и елью сибирской).
5. Ожидаемое потепление климата на территории криолитозоны Средней Сибири будет способствовать смене лимитирующего фактора (водный дефицит вместо температуры воздуха) для одного хвойного вида (лиственницы) в большей степени, чем для другого (ели).
6. Региональные и локальные условия произрастания и особенности гидротермического режима мерзлотных почв модифицируют влияние климатических факторов и оказывают различное влияние на радиальный рост и анатомическое строение ксилемы хвойных видов деревьев. В Эвенкии повышение летних температур может влиять на деградацию многолетней мерзлоты, обеспечивая деревья дополнительным источником влаги, что, в свою очередь, способствует увеличению прироста и их

продуктивности. Для территории Центральной Якутии повышение летних температур будет источником прогрессивно увеличивающегося стресса засухи, подавляя основные физиологические процессы роста, и, как результат, вызывая новые структурно-функциональные изменения ксилемы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведен дендроклиматический анализ параметров годовых колец хвойных и лиственных видов деревьев, произрастающих в различных климатогеографических условиях двух широтных и одного долготного трансектов в Евразии. Сопоставление измерений радиального прироста (ширины годовых колец), плотности древесины, внутрисезонной изменчивости анатомических параметров ксилемы годовых колец и изотопного состава древесины ($\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$) были проведены для исследования реакции деревьев на погодичные и внутрисезонные изменения климата.

Дендроклиматический анализ древесно-кольцевых хронологий исследуемых видов деревьев позволил выявить закономерности изменчивости радиального прироста на локальном и региональном уровне. Установлено, что температура является важнейшим климатическим фактором изменчивости радиального прироста и плотности древесины хвойных видов деревьев в северных территориях, однако в меридиональном направлении (на юг) лимитирующее влияние температуры на рост существенно уменьшается.

Измерение соотношения изотопов углерода внутри годовых колец с высоким пространственным разрешением существенно дополняют измерения традиционных в дендроклиматологии параметров ширины годовых колец и плотности древесины для выявления факторов среды, определяющих рост в различных условиях произрастания. Так, сочетание данных внутрисезонной динамики $\delta^{13}\text{C}$ в древесине годовых колец бука в умеренно-континентальном и средиземноморском климате с плотностью древесины позволяет выявить напряженность в водном режиме в течение активной части сезона. Полученные результаты соответствуют аналогичным исследованиям, проводимым зарубежными учеными в области дендроклиматологии и физиологии растений (Leavitt et al., 1993; Kagawa et al., 2003; Bouriaud et al., 2004; Helle, Schleser, 2004).

Сезонная динамика $\delta^{13}\text{C}$ для хвойных, также как и для лиственных видов деревьев, произрастающих в различных природно-климатических зонах, выявляет роль резервных ассимилятов на формирование годовых колец в начале сезона роста. При этом следует отметить что степень их участия различна у трех групп деревьев (хвойных, рассеяннососудистых и кольцесосудистых), так как обусловлена фенологическими особенностями развития листового аппарата и связанным с этим выполнением

транспортной функции (через процесс транспирации и проведение воды по структурным элементам ксилемы от корней к кроне).

Для криолитозоны Средней Сибири было установлено, что рост деревьев лимитируется низкими температурами почвы и содержанием доступной в ней влаги. Эти факторы ограничивают развитие глубокой корневой системы, и, как следствие, лимитируют наличие питательных в почве веществ. Ожидаемое увеличение температуры воздуха при меняющемся климате предполагает снижение влажности почвы из-за изменения режима осадков и повышенного испарения в процессе транспирации. В качестве прямого доказательства увеличения поглощения воды можно рассматривать изменения размеров водопроводящих трахеид в зоне ранней древесины. Увеличение площади клеточной стенки показывает, что улучшение почвенных условий положительно влияет на рост, позволяя инвестировать больше ассимилятов в строительство клеточной стенки и формировать более плотную древесину.

Пространственно-временной подход и выбор модельных экосистем в качестве различных стадий деградации мерзлоты, при которых меняется продолжительность сезона роста, гидротермический режим почвы и наличие питательных веществ для деревьев лиственницы, позволили изучить последствия ожидаемых изменений климата на лиственничные леса в высоких широтах. Изменения в отклике параметров годовых колец (ширины годовых колец, изотопов углерода и кислорода, площади люмена и площади клеточной стенки трахеид) были подробно проанализированы для того, чтобы понять механизмы, лежащие в основе потенциальных изменений роста деревьев для каждой стадии деградации мерзлоты.

Для того, чтобы установить длительную реакцию древесных растений на изменение климата, в работе был использован подход, когда все годы по метеонаблюдениям ранжировались от самых влажных к сухим на основе индекса засушливости SPEI (Vicente-Serrano et al., 2010). Для трех видов – лиственного, хвойного листопадного и хвойного вечнозеленого – наблюдались следующие изменения: у березы и лиственницы происходит усиление положительного влияния температур конца мая – начала июня на радиальный прирост с повышением влажности сезона роста, в то время как для ели следует отметить устойчивую связь ширины годовых колец с температурой июня, несмотря на ранжирование лет и их большие различия в количестве доступной влаги в течение сезона. Такой результат говорит о том, что, не смотря на количество доступной

влаги, температура воздуха является лимитирующим фактором для прироста ели сибирской на данной территории. Полученные нами данные изменения связи параметров годовых колец хвойных и лиственных видов позволяют предположить, что потепление будет способствовать смене лимитирующего фактора (водный дефицит вместо температуры) для березы и лиственницы в большей степени, чем для ели.

В заключение следует отметить направление последующих этапов исследования. Использование полученных данных ксилогенеза, анатомической структуры годовых колец и соотношения изотопов углерода в имитационном моделировании сезонного роста годовых колец деревьев будет способствовать более глубокому механистическому пониманию водного и углеродного баланса древесных растений. Детально разработанная имитационная модель роста и формирования структуры годовых колец Ваганова-Шашкина (Ваганов, Шашкин, 2000; Vaganov et al., 2006) не только интегрирует такие механистические знания, но также имеет решающее значение для глубокого понимания функционирования деревьев и однозначной интерпретации дендроклиматических сигналов, а также для последующих глобальных исследований путей адаптации древесных растений к меняющимся условиям среды.

ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

1. Впервые были получены данные соотношения изотопов углерода ($\delta^{13}\text{C}$) с высоким внутрисезонным разрешением в годичных кольцах хвойных и лиственных пород деревьев, произрастающих в зоне умеренного и средиземноморского климата, позволяющие выявить видовые особенности в климатическом отклике и участие резервных ассимилятов в формировании ксилемы годичных колец.
2. Впервые были установлены различия в сезонной динамике $\delta^{13}\text{C}$ (абсолютные величины, диапазон для ранней и поздней древесины, достижение максимума и др.) в годичных кольцах быстро- и медленно растущих деревьев хвойных видов, что расширяет возможности физиологического объяснения формирования дендроклиматического сигнала в древостоях различного возраста, структуры и условий произрастания.
3. Анализ различных функциональных групп анатомических параметров годичных колец деревьев (выполняющих водопроводящую и механическую функции) в различных природно-климатических зонах позволил выявить физиологически обусловленную адаптацию структуры ксилемы к разным по климатическим условиям сезонам роста. Установлено влияние экстремальных по климатическим условиям лет на прирост и анатомическую структуру годичных колец, когда холодные или сухие условия подавляют рост, размер люменов (сосудов) и толщину клеточной стенки.
4. Установлена синхронность в погодичной и расхождение во внутрисезонной динамике соотношения изотопов углерода в годичных кольцах хвойных и лиственных видов деревьев. Синхронность отражает влияние общих климатических условий, а расхождение – влияние внутренних факторов, к которым можно отнести фенологические особенности развития листового аппарата и вклад запасенных и текущих ассимилятов в формирование ксилемы годичных колец.
5. Впервые выявлены климатически обусловленные закономерности изменчивости радиального прироста деревьев березы (*Betula* sp.) в разных природно-климатических зонах Центрально-Сибирского трансекта. Была определена зона средней тайги, в которой происходит смена лимитирующего фактора (температуры на увлажнение).
6. Впервые установлен репрезентативный объем выборки для проведения дендроклиматического анализа радиального прироста и анатомических параметров

лиственных пород деревьев, для того чтобы количественно и достоверно оценить климатический сигнал в годовых кольцах.

7. Анализ сезонного формирования годовых колец хвойных видов деревьев вдоль Центрально-Сибирского трансекта позволил установить продолжительность их сезона роста, сроки начала и окончания камбиальной активности и каждой фазы ксилогенеза. Объединение данных сезонного роста деревьев с имитационным моделированием создает основу для более детального структурно-функционального исследования ксилемы в зависимости от внутренних и внешних факторов.
8. Разработан дендроклиматический подход, позволяющий рассмотреть различные участки произрастания лиственницы Гмелина в криолитозоне Средней Сибири как стадии деградации многолетней мерзлоты, при которых меняется гидротермический режим почвы и продолжительность сезона роста. Наблюдаемые изменения в отклике деревьев вдоль градиента глубины деятельного горизонта почвы предполагают смену лимитирующего рост фактора в будущем.
9. Для криолитозоны Средней Сибири было установлено, что несмотря на долгую продолжительность жизни, ель сибирская показывает неустойчивый климатический сигнал, зафиксированный различными параметрами годовых колец, поэтому необходимо с осторожностью использовать данный вид для дендроклиматических реконструкций.
10. Климатический отклик хвойных и лиственных видов деревьев вдоль меридиональных трансектов выявил видовые особенности как во времени (регистрация погодных условий в течение разных периодов сезона роста), так и в пространстве (расположение участков с севера на юг обуславливает смену лимитирующего рост фактора).
11. Мультипараметрический (ширина годовых колец, анатомическое строение ксилемы, плотность древесины, соотношение изотопов углерода и кислорода) и междисциплинарный подход (дендроклиматология и элементный анализ) предоставляет большой объем информации об условиях роста и открывает перспективу не только для анализа напряженности физиологических процессов, но и выявления ведущих климатических факторов, определяющих эту напряженность на разных интервалах сезона роста и в разных климатогеографических условиях.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

- ШГК – ширина годичных колец
- CWA – площадь клеточной стенки трахеиды
- CWT – толщина клеточной стенки трахеиды
- D – радиальный размер трахеиды
- DEN – расчетная (анатомическая) плотность древесины
- EW – ранняя древесина
- GPP – первичная продукция экосистемы
- IADF – внутригодовые флуктуации плотности древесины
- LUM – площадь люмена трахеиды
- LW – поздняя древесина
- MAXD – максимальная плотность древесины
- MVA – средняя площадь сосуда ксилемы лиственных видов
- NSC – неструктурные углеводы
- P – количество осадков
- R – поступающая солнечная радиация
- RVGI – индекс группировки сосудов в кольце
- SD – стандартное отклонение
- SE – стандартная ошибка
- T – температура воздуха
- VD – плотность сосудов
- VPD – дефицит упругости водяного пара
- WUE – эффективность использования воды растениями

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абаимов, А.П. Особенности и основные направления динамики лесов и редколесий в мерзлотной зоне Сибири / А.П. Абаимов // Сибирский экологический журнал. – 2005. – Т.12. – №4. – С. 663-675.
2. Абаимов, А.П. Леса Красноярского Заполярья / А.П. Абаимов, А.И. Бондарев, О.А. Зырянова, С.А. Шитова. – Новосибирск: Наука, 1997. – 208 с.
3. Александров, В.Г. Камбий и происходящие из него ткани / В.Г. Александров // Ботанический журнал СССР. – №21. – С. 344-378.
4. Алисов, Б.П. Климат СССР / Б.П. Алисов. – М.: Изд-во МГУ. – 1956. – 128 с.
5. Антонова, Г.Ф. Рост клеток хвойных / Г.Ф. Антонова. – Новосибирск: Наука, 1999. – 231 с.
6. Антонова, Г.Ф. Аккумуляция биомассы в стенках трахеид годичного слоя древесины / Г.Ф. Антонова, В.В. Стасова // Лесоведение. – 1990. – №3. – С. 49-57.
7. Антонова, Г.Ф. Сезонная динамика камбиальной активности и дифференциации трахеид в стволе сосны обыкновенной / Г.Ф. Антонова, В.В. Шебеко, Е.С. Милютин // Химия древесины. – 1983. – № 1. – С. 16 -22.
8. Арбатская, М.К. Многолетняя изменчивость частоты пожаров и прироста сосны в средней подзоне тайги Средней Сибири / М.К. Арбатская, Е.А. Ваганов // Экология. – 1997. – №5. – С. 330–336.
9. Астраханцева, Н.В. Строение и развитие вторичной ксилемы и луба в стволах деревьев *Pinus sylvestris* (Pinaceae) разного темпа роста / Н.В. Астраханцева, В.П. Черкашин, В.В. Стасова, Г.Ф. Антонова // Ботанический журнал. – 2010. – Т. 95. – № 2. – С. 190-202.
10. Бабушкина, Е.А. Влияние климатических факторов на клеточную структуру годичных колец хвойных, произрастающих в различных топоэкологических условиях лесостепной зоны Хакасии / Е.А. Бабушкина, Е.А. Ваганов, П.П. Силкин // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. – 2010. – №3(2). – С. 159-176.
11. Бабушкина, Е.А. Трансформация климатического отклика в радиальном приросте деревьев в зависимости от топографических условий их произрастания / Е.А. Бабушкина, А.А. Кнорре, Е.А. Ваганов, М.В. Брюханова // География и природные ресурсы. – 2011. – №1. – С. 159-166.

12. Баринов, В.В. Экстремальные климатические события в Алтае-Саянском региона как индикатор сильных вулканических извержений / В.В. Баринов, В.С. Мыглан, А.В. Тайник, О.Ч. Ойдупаа, А.Р. Агатова, О.В. Чуракова (Сидорова) // Геофизические процессы и биосфера. – 2018. – Т. 17. – № 3. – С. 45-61.
13. Битвинскас, Т. Дендроклиматологическое исследование условий среды профилем методом [Dendroclimatological investigations of environmental conditions applying transect method]. Условия среды и радиальный прирост деревьев (ed. Т. Bitvinskas). Kaunas, Lithuanian Institute of Botany, 1978a. – С. 62-70.
14. Битвинскас, Т.Т. К вопросу о возможности построения сверхдолгосрочных дендрошкал в южной Прибалтике [On the question of the possibilities of construction of supra-long chronologies in the southern Baltic region]. Условия среды и радиальный прирост деревьев (ed. Т. Bitvinskas). Kaunas, Lithuanian Institute of Botany. – 1978b. – Р. 45-51.
15. Бенькова, В.Е. Особенности строения древесины северных популяций сибирских видов лиственницы / В.Е. Бенькова, А.В. Бенькова // Лесоведение. – 2006. – №4. – С. 28–36.
16. Боровиков, В.П. Statistica® - Статистический анализ и обработка данных в среде Windows® / В.П. Боровиков, И.П. Боровиков. – М.: Информационно-издательский дом «Филинь», 1997. – 608 с.
17. Брюханова, М.В. Зависимость радиального прироста лиственницы Гмелина от гидротермического режима почв в подзоне северной тайги Средней Сибири / М.В. Брюханова // Вестник СибГАУ. – 2011. – №7 (40). – С. 80-84.
18. Брюханова, М.В. Сезонные изменения $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, анатомической структуры и плотности древесины в годичных кольцах клена ложноплатанового, бука европейского и ясеня обыкновенного / М.В. Брюханова, Е.А. Ваганов, П.П. Силкин, Э.-Д. Шульце // Лесоведение. – 2010. – №5. – С. 3-11.
19. Брюханова, М.В. Влияние климатических факторов и резервных ассимилятов на радиальный прирост и соотношение изотопов углерода в годичных кольцах хвойных и лиственных пород деревьев / М.В. Брюханова, Е.А. Ваганов, К. Вирт // Сибирский экологический журнал. – 2011. – №2. – С. 71-79.
20. Брюханова, М.В. Влияние погодных условий на анатомическую структуру годичных колец лиственницы Гмелина на севере Средней Сибири / М.В. Брюханова,

- А.В. Кирдянов, И.В. Свидерская, Н.П. Почебыт // Лесоведение. – 2014. – №4. С. – 36-40.
21. Брюханова, М.В. Особенности ксилогенеза *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. в условиях криолитозоны Средней Сибири / М.В. Брюханова, А.В. Кирдянов, А.С. Прокушкин, П.П. Силкин // Экология. – 2013. – №5. – С. 323-329.
 22. Булыгина, О.Н. Специализированные массивы данных для климатических исследований / О.Н. Булыгина, Н.Н. Коршунова, В.Н. Разуваев // Труды ВНИИГМИМЦД. – 2014. – Вып. 177. – С. 518.
 23. Ваганов, Е.А. Механизмы и имитационная модель формирования структуры годовичных колец у хвойных / Е.А. Ваганов // Лесоведение. – 1996. – № 1. – С. 3–15.
 24. Ваганов, Е.А. Длительные климатические изменения в арктической области Северного полушария / Е.А. Ваганов, К.А. Бриффа, М.М. Наурзбаев, Ф.Г. Швейнгрубер, С.Г. Шиятов, В.В. Шишов // ДАН. – 2000. Т.375. – №1. – С. 103-106.
 25. Ваганов, Е.А. Автоматизированная система измерения и обработки данных о структуре годовичных колец / Е.А. Ваганов, К.Ф. Красовский, И.В. Свидерская, А.В. Шашкин // Лесоведение. – 1983. – № 2. – С. 73-81.
 26. Ваганов, Е.А. Влияние климатических факторов на прирост и плотность древесины годовичных колец ели и сосны в горах Северной Италии / Е.А. Ваганов, М.В. Скомаркова, Э.-Д. Шульце, П. Линке // Лесоведение. – 2007а. – №2. – С. 37-44.
 27. Ваганов, Е.А. Вариации структуры и изотопного состава годовичных колец ели и сосны в горах Северной Италии / Е.А. Ваганов, М.В. Скомаркова, Э.-Д. Шульце, П. Линке // Лесоведение. – 2007б. – №3. – С. 32-39.
 28. Ваганов, Е.А. О возможности определения скорости сезонного роста ствола в толщину и изменений в водном режиме дерева по фотометрической кривой / Е.А. Ваганов, В.В. Смирнов, И.А. Терсков // Экология. – 1975. – №2. – С. 45-53.
 29. Ваганов, Е.А. Реконструкция летней температуры воздуха в Восточной части Таймыра за последние 840 лет / Е.А. Ваганов, И.П. Панюшкина, М.М. Наурзбаев // Экология. – 1997. – №6. – С. 403-407.
 30. Ваганов, Е.А. Рост и структура годовичных колец хвойных / Е.А. Ваганов, А.В. Шашкин. – Новосибирск: Наука, 2000. – 232 с.
 31. Ваганов, Е.А. Сезонный рост и формирование годовичных колец: кинетический подход и имитационное моделирование / Е.А. Ваганов, А.В. Шашкин, И.В. Свидерская

- // В кн.: Биофизика клеточных популяций и надорганизменных систем. – Новосибирск: Наука, 1992. – С.140-150.
32. Ваганов, Е.А. Гистометрический анализ роста древесных растений / Е.А. Ваганов, А.В. Шашкин, И.В. Свицерская, Л.Г. Высоцкая. – Новосибирск: Наука, 1985. – 108 с.
33. Ваганов, Е.А., Шиятов С.Г., Мазепа В.С. Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике / Е.А. Ваганов, С.Г. Шиятов, В.С. Мазепа. – Новосибирск: Наука, 1996. – 246 с.
34. Веретенников, А.В. Физиологические основы устойчивости древесных растений к временному избытку влаги в почве / А.В. Веретенников. – М., 1968. – 216 с.
35. Ветчинникова, Л.В. Береза: вопросы изменчивости (морфо-физиологические и биохимические аспекты) / Ветчинникова Л.В. – Москва: Наука, 2004. – 183 с.
36. Воронин, В.И. Биоиндикация крупномасштабных техногенных повреждений лесов Восточной Сибири: Автореф. дис. докт. биол. наук (спец. 03.00.16) / Воронин Виктор Иванович. – Красноярск, 2005. – 46 с.
37. Воронин, В.И. Динамика стабильных изотопов углерода в древесине хвойных как индикатор глобальных изменений природной среды в северной Азии в конце XX в / В.И. Воронин, А.Н. Николаев, Г.Х. Шлезер, Г. Хелле, Н. Лоадер // Дендрохронология: достижения и перспективы. Материалы совещания. – Красноярск, 2003. – С. 34-35.
38. Гамалей, Ю.В. Флоэма листа / Ю.В Гамалей. – Л.: Наука, 1990. – 144 с.
39. Гамалей, Ю.В. Транспортная система сосудистых растений / Ю.В Гамалей. – Изд-во С.-Петербургского университета, 2004. – 422 с.
40. Гурская, М.А. Реконструкция коротких вегетационных сезонов на севере Западной Сибири по хронологиям светлых годичных колец деревьев / М.А. Гурская, Л.И. Агафонов // Известия Российской академии наук. Серия географическая. – 2013. – № 1. – С. 42-53.
41. Должковая, Н.П. Календарь растений / Н.П. Должковая // Летопись природы государственного природного заповедника «Столбы». 2012. – Книга 70. – С. 61-65.
42. Ермаков, В.И. Механизмы адаптации растений к условиям Севера / В.И. Ермаков – Л.: Наука, 1986. – 144 с.
43. Ефимцев, Н.А. Четвертичное оледенение Западной Тувы и восточной части Горного Алтая / Н.А. Ефимцев // Тр. Геол. ин-та АН СССР. – 1961. – Вып.61. – 165 с.

44. Ивлев, А.А. Вклад фотодыхания в изменения изотопноуглеродных характеристик растений при воздействии стрессовых факторов / А.А. Ивлев // Физиология растений. – 2004. – Т.51. – №2. – С. 303-313.
45. Кайбияйнен, Л.К. Фотосинтетический сток углерода в сосновых древостоях вблизи крупных источников промышленных эмиссий поллютантов / Л.К. Кайбияйнен, В.К. Болондинский, Г.И. Софронова // Экология. – 1998. - №2. – С. 83-88.
46. Калинина, Е.В. Сезонное формирование годичных колец лиственницы сибирской и сосны обыкновенной в зоне южной тайги Средней Сибири / Е.В. Калинина, А.А. Кнорре, М.В. Фонти, Е.А. Ваганов // Экология. – 2019. – №3. – С. 182 – 188.
47. Кищенко, И.Т. Сезонный рост деревьев *Picea abies* L. (Karst.) разного возраста в северной Карелии / И.Т. Кищенко // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. – 2014. – №2(338). – С. 46–51.
48. Кищенко, И.Т. Анатомическое строение годичного кольца деревьев *Pinus sylvestris* L. разного возраста и положения в пологе леса в таежной зоне / И.Т. Кищенко // Хвойные бореальной зоны. – 2015. – Т.33. – №5-6. – С. 217-220.
49. Классификация почв России. – М.: Изд-во Почв. ин-та РАСХН, 2000. – 236 с.
50. Кнорре, А.А. Оценка скорости подъема мерзлоты в лиственничниках Центральной Эвенкии методами дендрохронологии / А.А. Кнорре, А.В. Кирдянов, А.С. Прокушкин // Лесоведение. – 2009. – № 2. – С. 77-80.
51. Кнорре, А.А. Влияние рекреации на формирование радиального прироста сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в заповеднике «Столбы» / А.А. Кнорре, Р.У. Конурбаева // Научные исследования в заповедниках и национальных парках Южной Сибири. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2012. – Вып. 2. – С. 160-165.
52. Колчин, Б.А. Дендрохронология Восточной Европы / Б.А. Колчин, Н.Б. Черных – Москва, 1977. – 125 с.
53. Конурбаева, Р.У. Реакция основных древесных видов горно-таежного пояса Восточного Саяна на изменение климата: Дис. на соиск. степени магистра / Р.У. Конурбаева – Красноярск: Сибирский федер. ун., 2012. – 81 с.
54. Крамер, П.Д. Физиология древесных растений / П.Д. Крамер, Т.Т. Козловский. – М.: Лесн. Пром-ть, 1983. – 463 с.

55. Кузьмин, С.Р. Влияние контролируемых изменений почвенной влаги на рост и анатомию древесных видов хвойных / С.Р. Кузьмин, Н.А. Кузьмина, Е.А. Ваганов, Т.В. Пономарева, Г.В. Кузнецова // Лесоведение. – 2011. – № 4. – С. 30-38.
56. Кузьмин, С.Р. Радиальный рост и доля поздней древесины у сосны обыкновенной в географических культурах в Западной и Средней Сибири / С.Р. Кузьмин, Р.В. Роговцев // Сибирский лесной журнал. – 2016. – № 6. – С. 113–125.
57. Курсанов, А.Л. Транспорт ассимилятов в растении / А.Л. Курсанов. – М.: Наука, 1976. – 648 с.
58. Лашкевич, В.И. Камбиальная деятельность деревьев сосны разных классов роста / В.И. Лашкевич // Лесное хозяйство. – 1995. – №12. – С. 30-31.
59. Лобжанидзе, Э.Д. Камбий и формирование годичных колец древесины / Э.Д. Лобжанидзе. – Тбилиси: Изд-во АН СССР, 1961. – 160 с.
60. Магда, В.Н. Радиальный прирост сосны как индикатор атмосферного увлажнения в Минусинской котловине / В.Н. Магда, Зеленова А.В. // Изв. Русского географ. об-ва. – 2002. – Т. 134. Вып. 1. – С. 73–79.
61. Магда, В.Н. Исследование географических особенностей климатического сигнала древесно-кольцевых хронологий методами кластерного анализа / В.Н. Магда, О.Ч. Ойдупаа, Й. Блок // Известия Русского географического общества. – 2004. – Т.136. – Вып.1. – С. 46-52.
62. Машуков, Д.А. Особенности роста и ксилотомического строения ствола суховершинных и здоровых деревьев в лиственничнике на многолетней мерзлоте / Д.А. Машуков, А.В. Бенькова, В.Е. Бенькова, А.В. Шашкин // Вестник КрасГАУ. – 2018. – № 2 (137). – С. 259-266.
63. Мелехов, И.С. Значение структуры годичных слоев и ее динамики в лесоводстве и дендроклиматологии / И.С. Мелехов // Изв. вузов. Лесн. журн. – 1979. – №4. – С. 6-14.
64. Мыглан, В.С. Построение 2 367-летней древесно-кольцевой хронологии для Алтаеянского региона (горный массив Монгун-Тайга) / В.С. Мыглан, О.Ч. Ойдупаа, Е.А. Ваганов // Археология, этнография и антропология Евразии. – 2012. – № 3 (51). – С. 76-83.
65. Николаев, А.Н. Влияние гидродинамического режима мерзлотных почв на радиальный прирост лиственницы и сосны в Центральной Якутии / А.Н. Николаев,

- П.П. Федоров, А.Р. Десяткин // Сибирский экологический журнал. – 2011. – № 2. С. – 189-201.
66. Николаев, А.Н. Вариации параметров годичных колец и содержание изотопов $\delta^{13}\text{C}$ у лиственницы Каяндера в Восточной Якутии / А.Н. Николаев, А.В. Кирдянов, Г.Х. Шлезер, Г. Хелле // Лесоведение. – 2006. – №2. – С. 51-55.
67. Оболенская, А.В. Лабораторные работы по химии древесины и целлюлозы / А.В. Оболенская, З.П. Ельницкая, А.А. Леонович – М.: Экология, 1991. – 320 с.
68. Овчинников, Д.В. Тысячелетняя древесно-кольцевая хронология лиственницы и ее использование для реконструкции летней температуры в Горном Алтае / Д.В. Овчинников, И.П. Панюшкина, М.Ф. Адаменко // География и природные ресурсы. – 2002. – №1. – С. 35-41.
69. Овчинникова, Т.М. Анализ изменений сроков сезонных явлений у древесных растений заповедника столбы в связи с климатическими факторами / Т.М. Овчинникова, В.А. Фомина, Е.Б. Андреева, Н.П. Должковая, В.Г. Суховольский // Хвойные бореальной зоны. – 2011. – №1-2. – С. 47-54.
70. Огуреева, Г.Н. Биомы России. Масштаб 1:7 500 000 / Г.Н. Огуреева, Н.Б. Леонова, Е.В. Булдакова, Н.Г. Кадетов, М.В. Архипова, И.М. Микляева, М.В. Бочарников, С.В. Дудов, Е.А. Игнатова, М.С. Игнатов, Е.Э. Мучник, Г.П. Урбанавичюс, А.К. Даниленко, В.Ю. Румянцев, Л.Г. Емельянова, О.А. Леонтьева, А.А. Романов, П.А. Константинов – Географический факультет МГУ имени М.В. Ломоносова; Русское географическое общество; Всемирный фонд дикой природы (WWF). Москва, 2018. Сер. Для высших учебных заведений (Издание второе, переработанное и дополненное). – 1 с.
71. Ойдупаа, О.Ч. Длительные изменения летней температуры и радиальный рост лиственницы на верхней границе леса в Алтае-Саянской горной стране / О.Ч. Ойдупаа, Е.А. Ваганов, М.М. Наурзбаев // Лесоведение. – 2004. – № 6. – С. 14–24.
72. Панов, А.В. Структура и динамика пулов органического вещества на вырубках в сосняках лишайниковых среднетаежной подзоны Приенисейской Сибири / А.В. Панов, А.А. Онучин, Г.К. Зражевская, О.Б. Шибистова // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. – 2012. – № 6. – С. 658-666.
73. Пирс, Э. Гистохимия теоретическая и прикладная / Э. Пирс. – М., 1962. – 964 с.
74. Плешиков, Ф.И. Лесные экосистемы Енисейского меридиана / Ф.И. Плешиков, Е.А. Ваганов, Э.Ф. Ведрова и др. – Новосибирск, Издательство СО РАН, 2002. – 356 с.

75. Поздняков, Л.К. Мерзлотное лесоведение / Л.К. Поздняков. – Новосибирск: Наука, 1986. – 192 с.
76. Прокушкин, А.С. Продуктивность мхов и накопление органического вещества в подстилке лиственничника сфагнового в криолитозоне / А.С. Прокушкин, А.А. Кнорре, А.В. Кирдянов, Э.-Д. Шульце // Экология. – 2006. – № 4. – С. 252-260.
77. Прокушкин, С.Г. Послепожарное восстановление органического вещества в напочвенном покрове лиственничников криолитозоны Центральной Эвенкии / С.Г. Прокушкин, В. Богданов, А.С. Прокушкин, И.В. Токарева // Известия РАН. Серия биологическая. – 2011. – № 2. – С.227-234.
78. Раунер, Ю.Л. Тепловой баланс растительного покрова / Ю.Л. Раунер. – Л.: Гидрометеиздат, 1972. – 210 с.
79. Свидерская, И.В. Гистометрический анализ закономерностей сезонного формирования древесины хвойных. Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Специальность ВАК РФ 03.00.05 / Свидерская Ирина Викторовна. – Красноярск. 1999. – 171 с.
80. Свидерская, И.В. Модельная оценка оптимального соотношения между толщиной клеточной стенки и размером люмена у трахеид хвойных / И.В. Свидерская, В.Г. Суховольский, Е.Ю. Радостева, А.В. Кирдянов // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. – 2011. – Т. 2. – № 4. – С. 183–196.
81. Свидерская, И.В. Клеточная структура годичных колец сосны обыкновенной в связи с дефолиацией насекомыми [в условиях лесостепи Красноярского края] / И.В. Свидерская, Е.Ю. Шипицина, Е.Н. Пальникова // В сборнике: Строение, свойства и качество древесины. Труды IV Международного симпозиума. 2004. – С. 116-119.
82. Силкин, П.П. Методы многопараметрического анализа структуры годичных колец хвойных: монография / П.П. Силкин. – Красноярск: Сибирский федеральный университет, 2010. – 335 с.
83. Симанько, В.В. Особенности радиального роста и структуры годичных колец лиственницы Гмелина на полуострове Таймыр и Котуйской возвышенности. Автореф. дис. ... канд. биол. наук (спец. 03.02.08) / Симанько Валентина Витальевна. – Красноярск: Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН. 2014. – 18 с.

84. Симанько, В.В. Применение метода «скользящих функций отклика» для выявления влияния климатических факторов на радиальный рост деревьев / В.В. Симанько, В.Е. Бенькова, А.В. Шашкин // Вестник КрасГАУ. – 2013. – № 7. – С. 188-194.
85. Скомаркова, М.В. Климатическая обусловленность радиального прироста хвойных и лиственных пород деревьев в подзоне средней тайги Центральной Сибири / М.В. Скомаркова, Е.А. Ваганов, К. Вирт, А.В. Кирдянов // География и природные ресурсы. – 2009. – №2. – С. 80-85.
86. Скомаркова, М.В. Годичные и внутрисезонные изменения радиального прироста, плотности древесины и соотношения изотопов $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ в годичных кольцах бука / М.В. Скомаркова, Е.А. Ваганов, Э.-Д. Шульце, П. Линке // Лесоведение. – 2006. – №2. – С. 9-20.
87. Стасова, В.В. Особенности развития стенок трахеид при образовании древесины сосны обыкновенной. Дис. канд. биол. наук (спец. 03.00.16 и 03.00.12) / Стасова Виктория Викторовна. – Красноярск, 1991. – 174 с.
88. Судачкова, Н.Е. Метаболизм хвойных и формирование древесины / Н.Е. Судачкова. – Новосибирск: Наука, 1977. – 230 с.
89. Табакова, М.А. Зависимость прироста лиственницы Гмелина на севере Средней Сибири от локальных условий произрастания / М.А. Табакова, А.В. Кирдянов, М.В. Брюханова, А.С. Прокушкин // Журнал СФУ. Биология. – 2011. – Т.4. – №4. – С. 314-324.
90. Тишин, Д.В. Дендрэкология (методика древесно-кольцевого анализа). Учебно-методическое пособие / Д.В. Тишин. – Казань: Казан. ун-т, 2015. – 36 с.
91. Тишин, Д.В. Ксилогенез сосны (*Pinus sylvestris* L.) северных островных экосистем / Д.В. Тишин, Н.А. Чижикова, И.В. Журавлева, Р.Г. Чугунов // Лесотехнический журнал. – 2016. – Т.6. – №4 (24). – С. 89-97.
92. Трефилова, О.В. Органическое вещество почв сосняков Приенисейской Сибири / О.В. Трефилова // Вестн. КрасГАУ. – 2006. – № 12. – С. 95–105.
93. Тыртиков, А.П. Деятельность камбия в корнях и стволах деревьев на северном пределе лесов / А.П. Тыртиков // Бюл. МОИП Отд. биол. – 1956. – №5. – С. 59-66.
94. Тычков, И.И. Новый алгоритм параметризации модели роста годичных колец деревьев: VS-осциллограф и его применение в дендрэкологии / И.И. Тычков, А.С. Леонтьев, В.В. Шишов // Системы. Методы. Технологии. – 2012. – №4 (16). – С. 45-51.

95. Уиттекер, Р. Сообщества и экосистемы / Р. Уиттекер. – М.: Прогресс, 1980. – 327 с.
96. Фахрутдинова, В.В. Изменчивость структуры годичных колец у лиственницы Гмелина на северной границе леса (полуостров Таймыр) / В.В. Фахрутдинова, В.Е. Бенькова, А.В. Шашкин // Сибирский лесной журнал. – 2017. – №2. – С. 62-69.
97. Фонти, М.В. Многолетняя изменчивость анатомических параметров годичных колец лиственницы, сосны и ели в криолитозоне Средней Сибири / М.В. Фонти, В.В. Фахрутдинова, Е.В. Калинина, И.И. Тычков, М.И. Попкова, В.В. Шишов, А.Н. Николаев // Лесоведение. – 2018. – №6. – С. 403-416.
98. Фурст, Г.Г. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей / Г.Г. Фурст. – М.: Наука, 1979. – 156 с.
99. Хантемиров, Р.М. Летняя древесно-кольцевая хронология для Ямала и ее использование для реконструкции климата прошлого на севере Западной Сибири / Р.М. Хантемиров // Пробл. экол. мониторинга и моделир. экосистем. – 2000. – №17. – С. 287-301.
100. Хантемиров, Р.М. Патологические структуры в годичных кольцах можжевельника сибирского (*Juniperus sibirica* Burgsd.) и их использование для реконструкции экстремальных климатических событий / Р.М. Хантемиров, Л.А. Горланова, С.Г. Шиятов // Экология. – 2000. – №3. – С. 185-192.
101. Харук, В.И. Внелистовые пигменты древесных растений / В.И. Харук, И.А. Терсков. – Новосибирск, 1982. – 88 с.
102. Чаплыгина, И.А. Особенности формирования ранних и поздних трахеид при образовании лиственницы сибирской. Автореф. дис. ... канд. биол. наук (спец. 03.00.05 и 03.00.12.) / Чаплыгина Ирина Александровна. – Красноярск, 2007. — 16 с.
103. Чебакова, Н.М., Перераспределение растительных зон и популяций лиственницы сибирской и сосны обыкновенной в Средней Сибири при потеплении климата / Н.М. Чебакова, Дж. Рейфельдт, Е.И. Парфенова // Сибирский экологический журнал. – 2003. – №6. – С. 677-686.
104. Черных, Н.Б. Дендрохронология и археология / Н.Б. Черных. – ISBN: 5-87370-011-7, Издательство: NOX, 1996. – 212 с.
105. Чистяков, К.В. Многолетняя мерзлота горного массива Монгун-Тайга (Юго-Западная Тува) и ее динамика / К.В. Чистяков, И.Г. Москаленко, Д.А. Ганюшкин //

- География и природопользование Сибири. – Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 2008. – Вып. 10. – С. 279-286.
106. Шибистова, О.Б. Оценка аккумуляции CO_2 сосновым древостоем методом микровихревых пульсаций / О.Б. Шибистова, Д. Ллойд, О. Колле, А. Арнет, Н.М. Чебакова, Д.А. Золотухин, Г.К. Зражевская, Э.-Д. Шульце // ДАН. – 2002. – Т.383. – №3. – С. 425-429.
107. Шиятов С.Г. Дендрохронология верхней границы леса на Урале / С.Г. Шиятов. – М.: Наука, 1986. – 136 с.
108. Шиятов, С.Г. Методы дендрохронологии. Часть 1. 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.
109. Щербатюк, А.С. Углекислый обмен хвойных Предбайкалья / А.С. Щербатюк, Л.В. Русакова, Г.Г. Суворова, Л.С. Янькова – Новосибирск: Наука, 1991. – 133 с.
110. Эдвардс, Дж. Фотосинтез C_3 - и C_4 -растений: механизмы и регуляция / Дж.Эдвардс, Д.Уокер. – М.: Мир, 1986. – 590 с.
111. Яценко-Хмелевский, А.А. Основы и методы анатомического исследования древесины / А.А. Яценко-Хмелевский. – Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – 338с.
112. Adams, H.D. Drought responses of conifers in ecotone forests of northern Arizona: tree ring growth and leaf $\delta^{13}\text{C}$ / H.D. Adams, T.E. Kolb // *Oecologia*. – 2004. – V. 140. – P. 217–225.
113. Anchukaitis, K.J. Forward modeling of regional scale tree-ring patterns in the southeastern United States and the recent influence of summer drought / K.J. Anchukaitis, M.N. Evans, A. Kaplan, E.A. Vaganov, M.K. Hughes, H.D. Grissino-Mayer, M.A. Cane // *Geophysical Research Letters*. – 2006. – 33, L04705.
114. Anfodillo, T. Convergent tapering of xylem conduits in different woody species / T. Anfodillo, V. Carraro, M. Carrer, C. Fior, S. Rossi // *New Phytologist*. – 2006. – V. 169. – P. 279–290.
115. Anfodillo, T. Widening of xylem conduits in a conifer tree depends on the longer time of cell expansion downwards along the stem / T. Anfodillo, A. Deslauriers, R. Menardi, L. Tedoldi, G. Petit, S. Rossi // *Journal of Experimental Botany*. – 2012. – V. 63. – P. 837-845.

116. Anfodillo, T. Axial conduit widening in woody species: A still neglected anatomical pattern / T. Anfodillo, G. Petit, A. Crivellaro // *IAWA Journal*. – 2013. – V. 34. – P. 352–364.
117. Antonova, G.F. Effects of environmental factors on wood formation in Scots pine stems / G.F. Antonova, V.V. Stasova // *Trees: Structure and Function*. – 1993. – V. 7. – P. 214–219.
118. Apps, M.J. Boreal Forests and the Environment: A Foreword / M.J. Apps, A.Z. Shvidenko, E.A. Vaganov // *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*. – 2006. – V. 11(1). – P. 1-4.
119. Arbellay, E. Defining an adequate sample of earlywood vessels for retrospective injury detection in diffuse-porous species / E. Arbellay, C. Corona, M. Stoffel, P. Fonti, A. Decaulne // *PLoS ONE*. – 2012. – 7:e38824.
120. Arzac, A. Evidences of wider latewood in *Pinus sylvestris* from a forest-steppe of Southern Siberia / A. Arzac, E.A. Babushkina, P. Fonti, V. Slobodchikova, I.V. Sviderskaya, E.A. Vaganov // *Dendrochronologia*. – 2018. – V. 49. – P. 1-8.
121. Aubinet, M. Estimates of the annual net carbon and water exchange of European forests: the Euroflux methodology / M. Aubinet, A. Grelle, A. Ibrom, U. Rannik, J. Moncrieff, T. Foken, A. Kowalski, P. Martin, P. Berbigier, C. Bernhofer, R. Clement, J. Elbers, A. Granier, T. Grunwald, K. Morgenstern, K. Pilegaard, C. Rebmann, W. Snijders, R. Valentini, T. Vesala // *Advances in Ecological Research*. – 2000. – V. 30. – P. 113-175.
122. Awad, H. Poplar vulnerability to xylem cavitation acclimates to drier soil conditions / H. Awad, T. Barigah, E. Badel, H. Cochard, S. Herbette // *Physiologia Plantarum*. – 2010. – V. 139. – P. 280–288.
123. Baas, P. Some ecological trends in vessel characters / P. Baas, E. Werker, A. Fahn // *IAWA Bulletin*. – 1983. – V. 4. – P. 141–159.
124. Babushkina, E.A. Siberian spruce tree ring anatomy: imprint of development processes and their high-temporal environmental regulation / E.A. Babushkina, L.V. Belokopytova, D.F. Zhirnova, E.A. Vaganov // *Dendrochronologia*. – 2019. – V. 53. – P. 114-124.
125. Ballesteros, J.A. Changes in wood anatomy in tree rings of *Pinus pinaster* Ait. following wounding by flash floods / J.A. Ballesteros, M. Stoffel, J.M. Bodoque, M. Bollschweiler, O. Hitz, A. Díez-Herrero // *Tree-Ring Research*. – 2010. – V. 66. – P. 93–103.

126. Bannan, M.W. The vascular cambium and radial growth in *Thuja occidentalis* L. / M.W. Bannan // Canadian Journal of Botany. – 1955. – V. 33(2). – P. 113-138.
127. Bannan, M.W. Tracheid size and anticlinal divisions in the cambium of *Pseudotsuga* / M.W. Bannan // Canadian Journal of Botany. – 1964. – V. 42(5). – P. 603-631.
128. Barber, V.A. Reduced growth of Alaskan white spruce in the twentieth century from temperature-induced drought stress / V.A. Barber, G.P. Juday, B.P. Finney // Nature. – 2000. – V. 405. – P. 668-673.
129. Barbour, M.M. Correlations between oxygen isotope ratios of wood constituents of *Quercus* and *Pinus* samples from around the world / M.M. Barbour, T.J. Andrews, G.D. Farquhar // Australian Journal of Plant Physiology. – 2001. – V. 28. – P. 335–348.
130. Barbour, M.M. Farquhar, G.D., 2000. Relative humidity- and ABA-induced variation in carbon and oxygen isotope ratios of cotton leaves / M.M. Barbour, G.D. Farquhar // Plant, Cell and Environment. – 2000. – V. 23. – P. 473–485.
131. Barbour, M.M. Seasonal variation in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ of cellulose from growth rings of *Pinus radiata* / M.M. Barbour, A.S. Walcroft, G.D. Farquhar // Plant, Cell and Environment. – 2002. – V. 25. – P. 1483–1499.
132. Barnard, D.M. Climate-related trends in sapwood biophysical properties in two conifers: avoidance of hydraulic dysfunction through coordinated adjustments in xylem efficiency, safety and capacitance / D.M. Barnard, F.C. Meinzer, B. Lachenbruch, K.A. McCulloh, D.M. Johnson, D.R. Woodruff // Plant, Cell and Environment. – 2011. – V. 34. – P. 643–654
133. Bascietto, M. Tree rings from a European beech forest chronosequence are useful for detecting growth trends and carbon sequestration / M. Bascietto, P. Cherubini, G. Scarascia-Mugnozza // Canadian Journal of Forest Research. – 2004. – V. 34. – P. 481-492.
134. Bates, D. Fitting linear mixed-effects models using lme4 / D. Bates, M. Mächler, B. Bolker, S. Walker // Journal of Statistical Software. – 2015. – DOI 10.18637/jss.v067.i01
135. D. Bates LME4: linear mixed-effects models using S4 classes. R package version 0.995-2 / D. Bates, D. Sakar. 2006. Available at: <http://www.r-project.org>
136. Beikircher, B. Intraspecific differences in drought tolerance and acclimation in hydraulics of *Ligustrum vulgare* and *Viburnum lantana* / B. Beikircher, S. Mayr // Tree Physiology. – 2009. – V. 29. – P. 765–775.
137. Belokopytova, L.V. Pine and larch tracheids capture seasonal variations of climatic signal at moisture-limited sites / L.V. Belokopytova, E.A. Babushkina, D.F. Zhirnova, I.P.

- Panyushkina, E.A. Vaganov // *Trees: Structure and Function*. – 2019. – V. 33(1). – P. 227-242.
138. Berner, L.T. Plant response to climate change along the forest-tundra ecotone in northeastern Siberia / L.T. Berner, P.S. Beck, A.G. Bunn, S.J. Goetz // *Global Change Biology*. – 2013. – V. 19(11). – P. 3449-3462.
139. Betson, N.R. Variation in the delta C-13 of foliage of *Pinus sylvestris* L. in relation to climate and additions of nitrogen: analysis of a 32-year chronology / N.R. Betson, C. Johannisson, M.O. Lofvenius, H. Grip, A. Granstrom, P. Högberg // *Global Change Biology*. – 2007. – V. 13. – P. 2317–2328.
140. Bird, M.I. Stable isotope proxy records in tropical terrestrial environments / M.I. Bird, J. Haig, X. Hadeen, M. Rivera-Araya, C.M. Wurster, C. Zwart // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. – 2019. – 109445. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2019.109445>
141. Björklund, J. Cell size and wall dimensions drive distinct variability of earlywood and latewood density in Northern Hemisphere conifers / J. Björklund, K. Seftigen, F. Schweingruber, P. Fonti, G. von Arx, M.V. Bryukhanova, H.E. Cuny, M. Carrer, D. Castagneri, D.C. Frank // *New Phytologist*. – 2017. – V.216(3). – P. 728-740.
142. Blok, D. The cooling capacity of mosses: controls on water and energy fluxes in a Siberian tundra site / D. Blok, M.M.P.D. Heijmans, G. Schaepman-Strub, J. van Ruijven, F.J.W. Parmentier, T.C. Maximov, F. Berendse // *Ecosystems*. – 2011. – V. 14. – P. 1055–1065.
143. Boerjan, W. Lignin biosynthesis / W. Boerjan, J. Ralph, M. Baucher // *Annual Review of Plant Biology*. – 2003. – V. 54. – P. 519–546.
144. Boike, J. Baseline characteristics of climate, permafrost and land cover from a new permafrost observatory in the Lena Rive Delta, Siberia (1998-2011) / J. Boike, B. Kattenstroth, K. Abramova, N. Bornemann, A. Cherverova, I. Fedorova, K. Fröb, M. Grigoriev, M. Grüber, L. Kutzbach, M. Langer, M. Minke, S. Muster, K. Piel, E.-M. Pfeiffer, G. Stoff, S. Westermann, K. Wischnewski, C. Wille, H.-W. Hubberten // *Biogeosciences*. – 2013. – 10: 2105-2128.
145. Bond, B.J. Stomatal behavior of four woody species in relation to leaf-specific hydraulic conductance and threshold water potential / B.J. Bond, K.L. Kavanagh // *Tree Physiology*. – 1999. – V. 19. – P. 503-510.

146. Bosio, F. Periodicity and environmental drivers of apical and lateral growth in a Cerrado woody species / F. Bosio, S. Rossi, C.R. Marcati // *Trees: Structure and Function*. – 2016. – V. 30(5). – P. 1495–1505.
147. Bouriaud, O. Modelling variability of wood density in beech as affected by ring age, radial growth and climate / O. Bouriaud, N. Breda, G. Le Moguedes, G. Nepveu // *Trees: Structure and Function*. – 2004. – V. 18. – P. 264-276.
148. Bréda, N. Intra- and interannual variations of transpiration, leaf area index and radial growth of a sessile oak stand (*Quercus petraea*) / N. Bréda, A. Granier // *Annals of Forest Science*. – 1996. – V. 53. – P. 521–536.
149. Bréda, N. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences / N. Bréda, R. Huc, A. Granier, E. Dreyer // *Annals of Forest Science*. – 2006. – V. 63. – P. 625–644.
150. Briand, C.H. Influence of age and growth rate on radial anatomy of annual rings of *Thuja occidentalis* L. (eastern white cedar) / C.H. Briand, U. Posluszny, D.W. Larson // *International Journal of Plant Sciences*. – 1993. – V. 154. – P. 406-411.
151. Briffa, K.R. Measuring the statistical quality of a chronology / K.R. Briffa, P.D. Jones; In: *Methods of dendrochronology: applications in the environmental sciences* by Cook E.R., Kairiukstis L.A. (Eds.). – Boston, Mass., USA: Kluwer Academic Publishers. 1990. – P. 137–152.
152. Briffa K., Jones P. Summer temperatures across northern North America: regional reconstructions from 1760 using tree-ring densities // *Journal of Geophysical Research. Atmospheres*. – 1994. – V.99, №12. – P. 25835-25844.
153. Briffa, K.R. Trends in recent temperature and radial tree growth spanning 2000 years across Northwest Eurasia / K.R. Briffa, T.M. Melvin, V.V. Shishov, M.M. Naurzbaev, H. Grudd, R.M. Hantemirov, M. Eronen, E.A. Vaganov // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. – 2008. – V. 363(1501). – P. 2271-2284.
154. Briffa, K.R. Low frequency temperature variations from a northern tree-ring density network / K.R. Briffa, T.J. Osborn, F.H. Schweingruber, I.C. Harris, P.D. Jones, S.G. Shiyatov, E.A. Vaganov // *Journal of Geophysical Research*. – 2001. – 106 (D3), 2929e2941.

155. Briffa, K.R. Reduced sensitivity of recent tree growth to temperature at high northern latitudes / K.R. Briffa, F.H. Schweingruber, P.D. Jones, T.J. Osborn, S.G. Shiyatov, E.A. Vaganov // *Nature*. – 1998. – V. 391. – P. 678–682.
156. Brodersen, C.R. In vivo visualizations of drought-induced embolism spread in *Vitis vinifera* / C.R. Brodersen, A.J. McElrone, B. Choat, E.F. Lee, K.A. Shackel, M.A. Matthews // *Plant Physiology*. – 2013. – V. 161. – P. 1820–1829.
157. Brugnoli, E. Photosynthetic fractionation of carbon isotopes / E. Brugnoli, G.D. Farquhar; In: Leegood R.C., Sharkey T.D., von Caemmerer T. (Eds) *Advances in photosynthesis: physiology and metabolism*. – Springer, Berlin Heidelberg New York, 2000. – P. 399–434.
158. Bryukhanova, M. Xylem plasticity allows rapid hydraulic adjustment to annual climatic variability / M. Bryukhanova, P. Fonti // *Trees: Structure and Function*. – 2013. – V.27(3). – P. 485-496.
159. Bryukhanova, M.V. The response of $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$ and cell anatomy of *Larix gmelinii* tree rings to differing soil active layer depths / M.V. Bryukhanova, P. Fonti, A.V. Kirilyanov, R.T.W. Siegwolf, M. Saurer, N.P. Pochebyt, O.V. Churakova (Sidorova), A.S. Prokushkin // *Dendrochronologia*. – 2015. – V. 34. – P. 51-59.
160. Bunn, A.G. A Dendrochronology Program Library in R (dplR) / A.G. Bunn // *Dendrochronologia*. – 2008. – V. 26. – P. 115–124.
161. Büntgen, U. Effects of sample size in dendroclimatology / U. Büntgen, W. Tegel, K.U. Heussner, J. Hofmann, R. Kontic, T. Kyncl, E.R. Cook // *Climate Research*. – 2012. – V. 53(3). – P. 263-269.
162. Callado, C.H. Periodicity of growth rings in some floodprone trees of Atlantic Rain Forest in Rio de Janeiro, Brazil / C.H. Callado, S.J.S. Neto, F.R. Scarano, C.G. Costa // *Trees: Structure and Function*. – 2001. – V. 15. – P. 492–497.
163. Camarero, J.J. Plastic bimodal xylogenesis in conifers from continental Mediterranean climates / J.J. Camarero, J.M. Olano, A. Perras // *New Phytologist*. – 2010. – V. 185. – P. 471–480
164. Campelo, F. Which matters most for the formation of intra-annual density fluctuations in *Pinus pinaster*: Age or size? / F. Campelo, J. Vieira, G. Battipaglia, M. de Luis, C. Nabais, H. Freitas, P. Cherubini // *Trees: Structure and Function*. – 2015. – V. 29. – P. 237–245.

165. Carlquist, S. Non-random vessel distribution in woods: patterns, modes, diversity, correlations / S.nCarlquist // *Aliso: A Journal of Systematic and Evolutionary Botany*. – 2009. – V. 27(1). – P. 39–58.
166. Carlquist, S. 2012. How wood evolves: a new synthesis / S. Carlquist // *Botany*. – 2012. – V. 90. – P. 901–940.
167. Carnicer, J. Contrasting trait syndromes in angiosperms and conifers are associated with different responses of tree growth to temperature on a large scale / Carnicer J., Barbeta A., Sperlich D., Coll M., Peñuelas J. // *Frontiers in Plant Science*. – 2013. – 4: 409.
168. Carrer, M. Age-dependent tree-ring growth responses to climate in *Larix decidua* and *Pinus cembra* / M. Carrer, C. Urbinati // *Ecology*. – 2004. – V. 85. – P. 730–740.
169. Carrer, M. Distilling allometric and environmental information from time series of conduit size: The standardization issue and its relationship to tree hydraulic architecture / Carrer M., Von Arx G., Castagneri D., Petit G. // *Tree Physiology*. – 2015. – V. 35. – P. 27–33.
170. Carteni, F. The physiological mechanisms behind the earlywood-to-latewood transition: a process-based modelling approach / F. Carteni, A. Deslauriers, S. Rossi, H. Morin, V. De Micco, S. Mazzoleni, F. Giannino // *Frontiers in Plant Science*. – 2018. – 9:1053.
171. Castagneri, D. Divergent climate response on hydraulic-related xylem anatomical traits of *Picea abies* along a 900-m altitudinal gradient / D. Castagneri, G. Petit, M. Carrer // *Tree Physiology*. – 2015. – V. 5(12). – P. 1378–1387.
172. Cermak, J. Tree water storage and its diurnal dynamics related to sap flow and changes in stem volume in old-growth Douglas-fir trees / J. Cermak, J. Kucera, W.L. Bauerle, N. Phillips, T.M. Hinckley // *Tree Physiology*. – 2007. – V. 27. – P. 181–198.
173. Chave, J. Towards a worldwide wood economics spectrum / J. Chave, D. Coomes, S. Jansen, S.L. Lewis, N.G. Swenson, A.E. Zanne // *Ecology Letters*. – 2009. – V. 12. – P. 351–366.
174. Cherubini, P. Tree-life history prior to death: two fungal root pathogens affect tree-ring growth differently / P. Cherubini, G. Fontana, D. Rigling, M. Dobbertin, P. Brang, J.L. Innes // *Journal of Ecology*. – 2002. – V. 90. – P. 839–850.
175. Choat, B. Structure and function of bordered pits: new discoveries and impacts on whole-plant hydraulic function / B. Choat, A.R. Cobb, S. Jansen // *New Phytologist*. – 2008. – V. 177. – P. 608–625.

176. Cescatti, A. Drag coefficient and turbulence intensity in conifer canopies / A. Cescatti, B. Marcolla // *Agricultural and Forest Meteorology*. – 2004. – V. 121. – P. 197–206.
177. Chapin, F.S. The ecology and economics of storage in plants / F.S. Chapin, E. Schulze, H.A. Mooney // *Annual Review of Ecology and Systematics*. – 1990. – V. 21. – P. 423–447.
178. Churakova (Sidorova), O.V. Heterogeneous response of Siberian tree-ring and stable isotope proxies to the largest Common Era volcanic eruptions / O.V. Churakova (Sidorova), M.V. Fonti, M. Saurer, S. Guillet, C. Corona, P. Fonti, V.S. Myglan, A.V. Kirilyanov, O.V. Naumova, D.V. Ovchinnikov, A.V. Shashkin, I.P. Panyushkina, U. Buentgen, M.K. Hughes, E.A. Vaganov, R. Siegwolf, M. Stoffel // *Climate of the Past*. – 2019. – V.15. – P. 685–700.
179. Churakova (Sidorova), O.V. Site-specific water-use strategies of mountain pine and larch to cope with recent climate change / O.V. Churakova (Sidorova), M. Saurer, M.V. Bryukhanova, R.T.W. Siegwolf, C. Bigler // *Tree Physiology*. – 2016. – V. 36(8). – P. 942–953.
180. Churakova (Sidorova), O.V. Application of eco-physiological models to the climatic interpretation of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ measured in Siberian larch tree-rings / O.V. Churakova (Sidorova), A.V. Shashkin, R.T.W. Siegwolf, R. Spahni, T. Launois, M. Saurer, M.V. Bryukhanova, A.V. Benkova, A.V. Kupzova, P. Peylin, E.A. Vaganov, V. Masson-Delmotte, J. Roden // *Dendrochronologia*. – 2016. – V. 39. – P. 51–59.
181. Ciais, P. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003 / P. Ciais, M. Reichstein, N. Viovy, A. Granier, J. Ogee, V. Allard, M. Aubinet, N. Buchmann, C. Bernhofer, A. Carrara, F. Chevallier, N. De Noblet, A.D. Friend, P. Friedlingstein, T. Grünwald, B. Heinesch, P. Keronen, A. Knohl, G. Krinner, D. Loustau, G. Manca, G. Matteucci, F. Miglietta, J.M. Ourcival, D. Papale, K. Pilegaard, S. Rambal, G. Seufert, J.F. Soussana, M.J. Sanz, E.D. Schulze, T. Vesala, R. Valentini // *Nature*. – 2005. – V. 437 (7058). – P. 529–533.
182. Cienciala, E. The effects of water availability on transpiration, water potential and growth of *Picea abies* during a growing season / E. Cienciala, A. Lindroth, J. Čermák, J.-E. Hällgren, J. Kučera // *Journal of Hydrology*. – 1994. – V. 155(1–2). – P. 57–71.
183. Cochard, H. Xylem dysfunction in *Quercus*: vessel sizes, tyloses, cavitation and seasonal changes in embolism / H. Cochard, M.T. Tyree // *Tree Physiology*. – 1990. – V. 6. – P. 393–407.

184. Collatz, E.R. Physiological and environmental regulation of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration: A model that includes a laminar boundary layer / E.R. Collatz, J.T. Ball, C. Grivet, J.A. Berry // *Agricultural and Forest Meteorology*. – 1991. – V. 54. – P. 107-136.
185. Comstock, J.P. Theoretical considerations of optimal conduit length for water transport in vascular plants / J.P. Comstock, J.S. Sperry // *New Phytologist*. – 2000. – V. 148. – P. 195-218.
186. Connor, K.F. Effects of tree age on secondary xylem and phloem anatomy in stems of Great Basin bristlecone pine (*Pinus longaeva*) / K.F. Connor, R.M. Lanner // *American Journal of Botany*. – 1990. – V. 77. – P. 1070–1077.
187. Cook, E.R. Methods of dendrochronology applications in the environmental sciences / E.R. Cook, L.A. Kairiukstis. – Kluwer, Dordrecht, The Netherlands: Springer Netherlands.
188. Cook, E.R. Long term aridity changes in the western United States / E.R. Cook, C.A. Woodhouse, C.M. Eakin, D.M. Meko, D.W. Stahle // *Science*. – 2004. – V. 306. – P. 1015–1018.
189. Copini, P. Markers inside wood – tree rings as archives of insect outbreaks, drift-sand dynamics, and spring flooding / P. Copini. – PhD Thesis, Wageningen University. 2015. – 159 p.
190. Coplen, T.B. Discontinuance of SMOW and PDB / T.B. Coplen // *Nature*. – 1995. – V. 375. – P. 285.
191. Craig, H. Isotopic variations in meteoric waters / H. Craig // *Science*. – 1961. – V. 133. – P. 1702-1703.
192. Craig, H. Deuterium and oxygen-18 variations in the ocean and marine atmospheres / H. Craig, L.I. Gordon. – Pisa, Consiglio nazionale delle ricerche, Laboratorio de geologia nucleare, Italy, 1965. – 122 p.
193. Čufar, K. Tree-ring variation, wood formation and phenology of beech (*Fagus sylvatica*) from a representative site in Slovenia, SE Central Europe / Čufar K., Prislán P., de Luis M., Gričar J. // *Trees: Structure and Function*. – 2008. – V. 22(6). – P. 749–758.
194. Cuny, H.E. Couplings in cell differentiation kinetics mitigate air temperature influence on conifer wood anatomy / H.E. Cuny, P. Fonti, C.B.K. Rathgeber, G. von Arx, R.L. Peters, D.C. Frank // *Plant, Cell and Environment*. – 2019. – V. 42. – P. 1222-1232.

195. Cuny, H.E. Kinetics of tracheid development explain conifer tree-ring structure / H.E. Cuny, C.B.K. Rathgeber, D. Frank, P. Fonti, M. Fournier // *New Phytologist*. – 2014. – V. 203(4). – P. 1231-1241.
196. Cuny, H.E. Woody biomass production lags stem-girth increase by over one month in coniferous forests / H.E. Cuny, C.B.K. Rathgeber, D. Frank, P. Fonti, H. Mäkinen, P. Prislan, S. Rossi, E. Martinez del Castillo, F. Campelo, H. Vavrčik, J.J. Camarero, M.V. Bryukhanova, T. Jyske, J. Gričar, V. Gryc, M. De Luis, J. Vieira, K. Čufar, A.V. Kirilyanov, W. Oberhuber, V. Treml, J.-G. Huang, X. Li, I. Swidrak, A. Deslauriers, E. Liang, P. Nöjd, A. Gruber, C. Nabais, H. Morin, C. Krause, G. King, M. Fournier // *Nature Plants*. – 2015. – V.1(11). – P. 1-6.
197. Czimczik, C.I. Changing sources of soil respiration with time since fire in a boreal forest / C.I. Czimczik, S.E. Trumbore, M.S. Carbone, G.C. Winston // *Global Change Biology*. – 2006. – V. 12. – P. 957–971.
198. Danis, P.-A. MAIDENiso: A multiproxy biophysical model of tree-ring width and oxygen and carbon isotopes / P.-A. Danis, C. Hatté, L. Misson, J. Guiot // *Canadian Journal of Forest Research*. – 2012. – V. 42. – P. 1697–1713.
199. Dansgaard, W. Stable isotopes in precipitation / W. Dansgaard // *Tellus*. – 1964. – V. 16. – P. 436-468.
200. Darling, W.G. Hydrological factors in the interpretation of stable isotopic proxy data present and past: a European perspective / W.G. Darling // *Quaternary Science Reviews*. – 2004. – V. 23. – P. 743–770.
201. Davi, N. Boreal temperature variability inferred from maximum latewood density and tree-ring width data, Wrangell mountain region, Alaska / N. Davi, G. Jacoby, G. Wiles // *Quaternary Research*. – 2003. – V. 60. – P. 252-262.
202. Dawson, T.E. Water sources of plants as determined from xylem-water isotopic composition: perspectives on plant competition, distribution and water relations / T.E. Dawson; In: Ehleringer J.R., Hobbie A.E., Farquhar G.D. (Eds.) *Stable Isotopes and Plant Carbon – Water Relations*. Academic Press, New York, 1993. – P. 465–496.
203. D'Arrigo, R.D. 1738 Years of Mongolian temperature variability inferred from a tree-ring width chronology of Siberian pine / R.D. D'Arrigo, G.C. Jacoby, D. Frank, N.D. Pederson, E. Cook, B.M. Buckley, B. Nachin, R. Mijjidorj, C. Dugarjav // *Geophysical Research Letters*. – 2001. – V. 28(3). – P. 543-546.

204. Delisle, G. Near-surface permafrost degradation: how severe during the 21st century? / G. Delisle // *Geophysical Research Letters*. – 2007. – 34, L09503.
205. de Luis, M. Climate factors promoting intra-annual density fluctuations in Aleppo pine (*Pinus halepensis*) from semiarid sites / M. de Luis, K. Novak, J. Raventós, J. Gričar, P. Prislán, K. Čufar // *Dendrochronologia*. – 2011. – V. 29. – P. 163–169.
206. De Micco, V. Timing of false ring formation in *Pinus halepensis* and *Arbutus unedo* in Southern Italy: outlook from an analysis of xylogenesis and tree-ring chronologies // V. De Micco, A. Balzano, K. Čufar, G. Aronne, J. Gričar, M. Merela, G. Battipaglia // *Frontiers in Plant Science*. – 2016a. – doi: 10.3389/fpls.2016.00705.
207. De Micco, V. Intra-annual density fluctuations in tree rings: how, when, where, and why? / V. De Micco, F. Campelo, M. De Luis, A. Bräuning, M. Grabner, G. Battipaglia, P. Cherubini // *IAWA Journal*. – 2016b. – V. 37(2). – P. 232-259.
208. De Micco, V. Variations of wood anatomy and $\delta^{13}\text{C}$ within tree rings of coastal *Pinus pinaster* showing intra-annual density fluctuations / V. De Micco, M. Saurer, G. Aronne, R. Tognetti, P. Cherubini // *IAWA Journal*. – 2007. – V. 28(1). – P. 61–74.
209. Denne, M.P. Definition of latewood according to Mork (1928) / M.P. Denne // *IAWA Bulletin*. – 1989. – V. 10. – P. 59–62.
210. Denne, M.P. The environmental control of xylem differentiation / M.P. Denne, R.S. Dodd; In: *Xylem cell development*. Barnett J.R. (Eds.) – Tunbridge Wells, UK: Castle House Publications Ltd, 1981. – P. 236–255.
211. De Silva, M.P. ^{13}C Carbon - isotope decrease in annual-rings of twentieth-century trees / M.P. De Silva // *Zeitschrift für Naturforschung C. A Journal of BioSciences*. – 1979. – V. 34(7-8). – P. 644-646.
212. Deslauriers, A. The contribution of carbon and water in modulating wood formation in black spruce saplings / A. Deslauriers, J.-G. Huang, L. Balducci, M. Beaulieu, S. Rossi // *Plant Physiology*. – 2016. – V. 170(4). – P. 2072–2084.
213. Deslauriers, A. Daily weather response of balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) stem radius increment from dendrometer analysis in the boreal forests of Québec (Canada) / Deslauriers A., Morin H., Urbinati C., Carrer M. // *Trees: Structure and Function*. – 2003. – V. 17. – P. 477–484.

214. Deslauriers, A. Cambium phenology, wood formation and temperature thresholds in two contrasting years at high altitude in Southern Italy / A. Deslauriers, S. Rossi, T. Anfodillo, A. Saracino // *Tree Physiology*. – 2008. – V. 28. – P. 863-871.
215. DeSoto, L. Intra-annual patterns of tracheid size in the Mediterranean tree *Juniperus thurifera* as an indicator of seasonal water stress / L. DeSoto, M. De la Cruz, P. Fonti // *Canadian Journal of Forest Research*. – 2011. – V. 41. – P. 1280–1294.
216. Diaconu, D. Tree- and stand-Level Thinning effects on growth of European beech (*Fagus sylvatica* L.) on a northeast- and a southwest-facing slope in southwest Germany / D. Diaconu, H.-P. Kahle, H. Spiecker // *Forests*. – 2015. – V. 6(9). – P. 3256-3277.
217. Dobbertin, M. Effect of irrigation on needle morphology, shoot and stem growth in a drought-exposed *Pinus sylvestris* forest / M. Dobbertin, B. Eilmann, P. Bleuler, A. Giuggiola, E.G. Pannatier, W. Landolt, P. Schleppei, A. Rigling // *Tree Physiology*. – 2010. – V. 30. – P. 346-360.
218. Dongmann, G. On the enrichment of $H_2^{18}O$ in leaves of transpiring plants / G. Dongmann, H.W. Nürnberg, H. Förstel, K. Wagener // *Radiation, Environment and Biophysiology*. – 1974. – V. 11. – P. 41–52.
219. Drobyshev, I. Environmental controls of the northern distribution limit of yellow birch in eastern Canada / I. Drobyshev, M.A. Guitard, H. Asselin, A. Genries, Y. Bergeron // *Canadian Journal of Forest Research*. – 2014. – V. 44. – P. 720–731.
220. Douglass, A.E. Climatic cycles and tree-growth. A study of the annual rings of trees in relation to climate and solar activity / A.E. Douglass. – Washington: Carnegie Inst. – 1919. – V. 1. – 127 p.
221. Dulamsuren, C. Increased summer temperatures reduce the growth and regeneration of *Larix sibirica* in southern boreal forests of eastern Kazakhstan / C. Dulamsuren, T. Wommelsdorf, F. Zhao, Y. Xue, B.Z. Zhumadilov, C. Leuschner, M. Hauck // *Ecosystems*. – 2013. – V. 16. – P. 1536–1549.
222. Duranceau, M. $\delta^{13}C$ of CO_2 respired in the dark in relation to $\delta^{13}C$ of leaf carbohydrates in *Phaseolus vulgaris* L. under progressive drought / M. Duranceau, J. Gashghaie, F. Badeck, E. Deleens, G. Cornic // *Plant, Cell and Environment*. – 1999. – V. 22. – P. 515–523.
223. Efron, B. An introduction to the bootstrap / B. Efron, R.J. Tibshirani. – Chapman and Hall/CRC. Boca Raton, London, New York, Washington, D.C., 1993. – 430 p.

224. Eilmann, B. Drought-induced adaptation of the xylem in Scots pine and pubescent oak / B. Eilmann, R. Zweifel, N. Buchmann, P. Fonti, A. Rigling // *Tree Physiology*. – 2009. – V. 29. – P. 1011-1020.
225. Epron, D. Limitations of net CO₂ assimilation rate by internal resistance to CO₂ transfer in the leaf of two tree species (*Fagus sylvatica* L. and *Castanea sativa* Mill.) / D. Epron, D. Godard, G. Cornic, B. Genty // *Plant, Cell and Environment*. – 1995. – V. 18. – P. 43-51.
226. Erlandsson, S. Dendrochronological studies / S. Erlandsson. – Upsala: Almqvist and Wiksells, 1936. – 119 p.
227. Esper, J. Low-frequency signals in long tree-ring chronologies for reconstructing past temperature variability / J. Esper, E.R. Cook, F.H. Schweingruber // *Science*. – 2002. – V. 295. – P. 2250 – 2253.
228. Esper, J. Trends and uncertainties in Siberian indicators of 20th century warming / J. Esper, D. Frank, U. Büntgen, A. Verstege, R.M. Hantemirov, A.V. Kirilyanov // *Global Change Biology*. – 2010. – V. 16 (1). – P. 386–398.
229. Evans, M.N. A forward modeling approach to paleoclimatic interpretation of tree-ring data / M.N. Evans, K. Reichert, A. Kaplan, K.J. Anchukaitis, E.A. Vaganov, M.K. Hughes, M.A. Cane // *Journal of Geophysical Research*. – 2006. – 111, G03008.
230. FAO. ISRIC and ISSS. World reference base for soil resources. – Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 1998. – 88 p.
231. Farquhar, G.D. Carbon isotope discrimination and photosynthesis / G.D. Farquhar, J.R. Ehleringer, K.J. Hubik // *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. – 1989. – V. 40. – P. 503-537.
232. Farquhar, G.D. Carbon and oxygen isotope effects in the exchange of carbon dioxide between terrestrial plants and the atmosphere / G.D. Farquhar, J. Lloyd; In: Ehleringer J.R., Hall A.E., Farquhar G.D. (Eds.) *Stable Isotopes and Plant Carbon-Water Relations*. – Academic Press, New York, 1993. – P. 47-70.
233. Ferguson, C.W. A 7104-year annual tree-ring chronology for Bristlecone pine, *Pinus aristata*, from the White Mountains, California / C.W. Ferguson // *Tree-Ring Bulletin*. – 1969. – V. 29(3-4). – P. 3-29.
234. Ferrio, J.P. Delta c-13 and tree-ring width reflect drought responses in *Quercus ilex* and *Pinus halepensis* / J.P. Ferrio, A. Florit, A. Vega, L. Serrano, J. Voltas // *Oecologia*. – 2003. – V. 137. – P. 512–518.

235. Fischer, H. Palaeoclimate constraints on the impact of 2 °C anthropogenic warming and beyond / H. Fischer, K.J. Meissner, A.C. Mix, N. J. Abram, J. Austermann, V. Brovkin, E. Capron, D. Colombaroli, A.-L. Daniau, K. A. Dyez, T. Felis, S. A. Finkelstein, S. L. Jaccard, E. L. McClymont, A. Rovere, J. Sutter, E. W. Wolff, S. Affolter, P. Bakker, J. A. Ballesteros-Cánovas, C. Barbante, T. Caley, A. E. Carlson, O. Churakova, G. Cortese, B. F. Cumming, B. A .S. Davis, A. de Vernal, J. Emile-Geay, S. C. Fritz, P. Gierz, J. Gottschalk, M. D. Holloway, F. Joos, M. Kucera, M.-F. Loutre, D. J. Lunt, K. Marcisz, J. R. Marlon, P. Martinez, V. Masson-Delmotte, C. Nehrbass-Ahles, B. L. Otto-Bliesner, C. C. Raible, B. Risebrobakken, M. F. Sánchez Goñi, J. Saleem Arrigo, M. Sarnthein, J. Sjolte, T. F. Stocker, P. A. Velasquez Álvarez, W. Tinner, H. Vogel, H. Wanner, Q. Yan, Z. Yu, M. Ziegler, L. Zhou. // *Nature Geoscience*. – 2018. – V. 11. – P. 474-485,
236. Fonti, M.V. Age-effect on intra-annual $\delta^{13}\text{C}$ -variability within Scots pine tree-rings from Central Siberia / M.V. Fonti, E.A. Vaganov, C. Wirth, A.V. Shashkin, N.V. Astrakhanseva, E.-D. Schulze // *Forests*. – 2018. – V. 9(6). – P. 1-14.
237. Fonti, P. Tracheid anatomical responses to climate in a forest-steppe in Southern Siberia // P. Fonti, E.A. Babushkina // *Dendrochronologia*. – 2016. – V. 39. – P. 32-41.
238. Fonti, P. Temperature-induced responses of xylem structure of *Larix Sibirica* Ldb. (Pinaceae) from Russian Altay / P. Fonti, M.V. Bryukhanova, V.S. Myglan, A.V. Kirilyanov, O.V. Naumova, E.A. Vaganov // *American Journal of Botany*. – 2013. – V. 100 (7). – P. 1332-1343.
239. Fonti, P. Expedient building of ring-porous earlywood vessel chronologies without losing signal information / P. Fonti, Eilmann B., García-González I., von Arx G. // *Trees: Structure and Function*. – 2009. – V. 23(3). – P. 665-671.
240. Fonti, P. Suitability of chestnut earlywood vessel chronologies for ecological studies / P. Fonti, I. García-González // *New Phytologist*. – 2004. – V. 163. – P. 77-86.
241. Fonti, P. Earlywood vessel size of oak as a potential proxy for spring precipitation in mesic sites / P. Fonti, I. García-González // *Journal of Biogeography*. – 2008. – V. 35. – P. 2249-2257.
242. Fonti, P. Xylem plasticity in response to climate / P. Fonti, S. Jansen // *New Phytologist*. – 2012. – V. 195. – P. 734–736.

243. Fonti, P. Earlywood vessels of *Castanea sativa* record temperature before their formation / P. Fonti, N. Solomonoff, I. García-González // *New Phytologist*. – 2007. – V. 173. – P. 562–570.
244. Fonti, P. Frequency-dependent signals in multi-centennial oak vessel data / P. Fonti, K. Treydte, S. Osenstetter, D. Frank, J. Esper // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. – 2009. – V. 275. – P. 92-99.
245. Francey, R.J. An explanation of C-13/C-12 variations in tree rings / R.J. Francey, G.D. Farquhar // *Nature*. – 1982. – V. 297. – P. 28–31.
246. Fritts H. *Tree Rings and Climate* / H. Fritts. – Academic Press: London, UK; New York, NY, USA, 1976. – 582p.
247. Furyaev, V.V. Effects of fire and climate on succession and structural changes in the Siberian boreal forest / V.V. Furyaev, E.A. Vaganov, N.M. Tchebakova, E.N. Valendik // *Eurasian Journal of Forest Research*. – 2001. – V. 2. – P. 1-15.
248. Gagen, M. Exorcising the “segment length curse”: Summer temperature reconstruction since AD 1640 using non-detrended stable carbon isotope ratios from pine trees in northern Finland / M. Gagen, D. McCarroll, N.J. Loader, I. Robertson, R. Jalkanen, K.J. Anchukaitis // *Holocene*. – 2007. – V. 17. – P. 433– 444.
249. Garcia-Gonzalez, I. Climatic signal of earlywood vessels of oak on a maritime site / I. Garcia-Gonzalez, D. Eckstein // *Tree Physiology*. – 2003. – V. 23. – P. 497–504.
250. Gartner, B. Patterns of xylem variation within a tree and their hydraulic and mechanical consequences. *Plant stems: Physiology and Functional Morphology* / B. Gartner. – Academic Press, San Diego, 1995. – P. 125–149.
251. Gärtner, H. The core-microtome. A new tool for surface preparation on cores and time series analysis of varying cell parameters / H. Gärtner, D. Nievergelt // *Dendrochronologia*. – 2010. – V. 28(2). – P. 85-92.
252. Genet, H. Modeling the effects of fire severity and climate warming on active layer thickness and soil carbon storage of black spruce forests across the landscape in interior Alaska / H. Genet, A.D. McGuire, K. Barrett, A. Breen, E.S. Euskirchen, J.F. Johnstone, E.S. Kasischke, A.M. Melvin, A. Bennett, M.C. Mack, T.S. Rupp, E.A. Schuur, M.R. Turetsky, F. Yuan // *Environmental Research Letters*. – 2013. – 8(4) 045016.
253. Gessler, A. Stable isotopes in tree rings: Towards a mechanistic understanding of isotope fractionation and mixing processes from the leaves to the wood / A. Gessler, J.P. Ferrio, R.

- Hommel, K. Treydte, R.A. Werner, R.K. Monson // *Tree Physiology*. – 2014. – V. 34. – P. 796-818.
254. Gindl, W. The influence of temperature on lignin content in treeline Norway spruce compared with maximum density and ring width / W. Gindl, M. Grabner, R. Wimmer // *Trees: Structure and Function*. – 2000. – V. 14. – P. 409-414.
255. Gillet, N.P. Detecting the effect of climate change on Canadian forest fires / N.P. Gillet, A.J. Weaver, F.W. Zwiers, M.D. Flannigan // *Geophysical Research Letters*. – 2004. – 31, L18211.
256. Goldammer, J.G. Fire in ecosystems of boreal Eurasia / J.G. Goldammer, V.V. Fyryaev. – Kluwer Academic Publ., Dordrecht, 1996. – 528 pp.
257. Goldblum, D. Tree growth response to climate change at the deciduous–boreal forest ecotone, Ontario, Canada / D. Goldblum, L.S. Rigg // *Canadian Journal of Forest Research*. – 2005. – V. 35(11). – P. 2709–2718.
258. Gornall, J.L. 2007. Arctic mosses govern below-ground environment and ecosystem processes / J.L. Gornall, I.S. Jonsdottir, S.J. Woodin, R. Van der Wal // *Oecologia*. – 2007. – V. 153. – P. 931–941.
259. Gregory, R.A. A comparison of cambial activity of white spruce in Alaska and New England / R.A. Gregory, B.F. Wilson // *Canadian Journal of Botany*. – 1968. – V. 46(6). – P. 733-734.
260. Guay, R. 2013. WinCELL 2013 for wood cell analysis / R. Guay. – Regent Instruments Inc., Quebec City, Quebec, Canada.
261. Guiot, J. ARMA techniques for modeling tree-ring response to climate and for reconstruction variations of paleoclimates / J. Guiot // *Ecological Modeling*. – 1986. – V. 33. – P. 149-171.
262. Gurskaya, M.A. Temperature conditions of the formation of frost damages in conifer trees in the high latitudes of western Siberia / M.A. Gurskaya // *Biology Bulletin*. – 2014. – V. 41. – P. 187–196.
263. Hacke, U.G. Embolism resistance of three boreal conifer species varies with pit structure / Hacke U.G., Jansen S. // *New Phytologist*. – 2009. – V. 182. – P. 675– 686.
264. Hacke, U.G. The hydraulic architecture of conifers / U.G. Hacke, B. Lachenbruch, J. Pittermann, S. Mayr, J.-C. Domec, P.J. Schulte; In: *Functional and ecological xylem anatomy*. U.G. Hacke (Eds.). – Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 2015. – P. 39– 75.

265. Hacke, U.G. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure / U.G. Hacke, J.S. Sperry, W.T. Pockman, S.D. Davis, K.A. McCulloch // *Oecologia*. – 2001. – V. 126. – P. 457–461.
266. Hacke, U.G. Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency / U.G. Hacke, J.S. Sperry, J.K. Wheeler, L. Castro // *Tree Physiology*. – 2006. – V.26. – P. 689–701.
267. Hacket-Pain, A.J. The influence of masting phenomenon on growth–climate relationships in trees: explaining the influence of previous summers' climate on ring width / A.J. Hacket-Pain, A.D. Friend, J.G.A. Lageard, P.A. Thomas // *Tree Physiology*. – 2015. – V. 35. – P. 319–330.
268. Hacura, J. The effect of drought on cell wall thickness and radial dimension of tracheids of *Picea abies* (L.) Karst. / J. Hacura, V. Gryc, H. Vavrčík, J. Hozová, J. Urban // *Wood Research*. – 2015. – V. 60(2). – P. 175–188.
269. Hafner, P. A 520 year record of summer sunshine for the eastern European Alps based on stable carbon isotopes in larch tree rings / P. Hafner, D. McCarroll, I. Robertson, N.J. Loader, M. Gagen, G.H.F. Young, R.J. Bale, E. Sonninen, T. Levanič // *Climate Dynamics*. – 2014. – V. 43. – P. 971–980.
270. Hansen, J. Seasonal changes in the utilization and turnover of assimilation products in 8-year-old Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees / J. Hansen, E. Beck // *Trees: Structure and Function*. – 1994. – V. 8. – P. 172–182.
271. Harden, J.W. Effects of wildfire and permafrost on soil organic matter and soil climate in interior Alaska / J.W. Harden, K.L. Manies, M.R. Turetsky, J.C. Neff // *Global Change Biology*. – 2006. – V. 12. – P. 2391–2403.
272. Hauser, S. Dynamik hochaufgelöster radialer Schaftveränderungen und des Dickenwachstums bei Buchen (*Fagus sylvatica* L.) der Schwäbischen Alb unter dem Einfluss von Witterung und Bewirtschaftung / S. Hauser. – Dissertation, Uni Freiburg, 2003. – 218 p.
273. Hayes, D.J. Is the northern high-latitude land-based CO₂ sink weakening? / D.J. Hayes, A.D. McGuire, D.W. Kicklighter, K.R. Gurney, T.J. Burnside, J.M. Melillo // *Global Biogeochemical Cycles*. – 2011. – 25, GB3018.
274. Helle, G. Beyond CO₂-fixation by Rubisco—an interpretation of ¹³C/¹²C variations in tree rings from novel intraseasonal studies on broad-leaf trees / G. Helle, G.H. Schleser // *Plant, Cell and Environment*. – 2004. – V. 27. – P. 367–380.

275. Hemming, D. Modelling tree-ring $\delta^{13}\text{C}$ / D. Hemming, H. Fritts, S.W. Leavitt, W. Wright, A. Long, A. Shashkin // *Dendrochronologia*. – 2001. – V. 19. – P. 23–38.
276. Hentschel, R. Stomatal conductance and intrinsic water use efficiency in the drought year 2003: a case study of European beech / R. Hentschel, R. Hommel, W. Poschenrieder, R. Grote, J. Holst, C. Biernath, A. Gessler, E. Priesack // *Trees: Structure and Function*. – 2016. – V. 30(1). – P. 153-174.
277. Hilton, G.M. Variation in the masting of common beech (*Fagus sylvatica* L.) in northern Europe over two centuries (1800–2001) / G.M. Hilton, J.R. Packam // *Forestry*. – 2003. – V. 76. – P. 319–328
278. Hoell, W. Seasonal fluctuations of reserve materials in the trunkwood of spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) / W. Hoell // *Journal of Plant Physiology*. – 1985. – V. 117. – P. 355–362.
279. Högberg, P. Studies of C-13 in the foliage reveal interactions between nutrients and water in forest fertilization experiments / P. Högberg, C. Johannisson, J.E. Hallgren // *Plant Soil*. – 1993. – V. 152. – P. 207–214.
280. Holmes, R.L. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement / R.L. Holmes // *Tree Ring Bulletin*. – 1983. – V. 43. – P. 69–78.
281. Holmes, R.L. Program COFECHA: Version 3. / R.L. Holmes. – Tucson: The University of Arizona, 1992.
282. Holmes, R.L. Tree-ring chronologies of western North America: California, Eastern Oregon and Northern Great Basin with procedures used in chronology department work including users manuals for computer programs COFECHA and ARSTAN chronology series / R.L. Holmes, R.K. Adams, H.C. Fritts – Tucson, Arizona, Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona, 1986.
283. Holtmeier, F.K. Sensitivity and response of northern hemisphere altitudinal and polar treelines to environmental change at landscape and local scales / F.K. Holtmeier, G. Broll // *Global Ecological Biogeography*. – 2005. – V. 14. – P. 395–410.
284. Horn, J.L. A rationale and test for the number of factors in factor analysis / J.L. Horn // *Psychometrika*. – 1965. – V. 30. – P. 179–185.
285. Hubbard, R.M. Stomatal conductance and photosynthesis vary linearly with plant hydraulic conductance in ponderosa pine / R.M. Hubbard, V. Stiller, M.G. Ryan, J.S. Sperry // *Plant, Cell and Environment*. – 2001. – V. 24. – P. 113–121.

286. Huber, B. Über die sicherheit jahrringchronologischer datierung / B. Huber // Holz als Roh- und Werkstoff. – 1943. – V. 6. – P. 263–268.
287. Hughes, M.K. Twentieth-century summer warmth in northern Yakutia in a 600-year context / M.K. Hughes, E.A. Vaganov, S.G. Shiyatov, R. Touchan, G. Funkhouser // Holocene. – 1999. – V. 9. – P. 603–608.
288. Hughes, M.K. Tree ring From the Past to the Future / M.K. Hughes // Proc. Int. Symp. on Asian and Pacific Dendrochronology, FFPRI, Tsukuba. – 1995. – P. 1–7.
289. IPCC, 2013. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Stocker, T.F., Qin, D., Plattner, G.-K., Tignor, M., Allen, S.K., Boschung, J., Nauels, A., Xia, Y., Bex, V., Midgley, P.M. (Eds.)]. – Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, – 1535 p.
290. Islam, M. Long-term wood anatomical time series of two ecologically contrasting tropical tree species reveal differential hydraulic adjustment to climatic stress / M. Islam, M. Rahman, A. Bräuning // Agricultural and Forest Meteorology. – 2019. – V. 265. – P. 412–423.
291. Iverson, L.R. Potential changes in tree species richness and forest community types following climate change / L.R. Iverson, A.M. Prasad // Ecosystems. – 2001. – V. 4. – P. 186–199.
292. Jagels, S.R. A synchronous increase in hydraulic conductive capacity and mechanical support in conifers with relatively uniform xylem structure / S.R. Jagels, G.E. Visscher // American Journal of Botany. – 2006. – V. 93(2). – P. 179–187.
293. Jäggi, M. The relationship between the stable carbon isotope composition of needle bulk material, starch, and tree rings in *Picea abies* / M. Jäggi, M. Saurer, J. Fuhrer, R. Siegwolf // Oecologia. – 2002. – V. 131. – P. 325–332.
294. Johnstone, J.F. Fire, climate change, and forest resilience in interior Alaska / J.F. Johnstone, F.S. Chapin, T.N. Hollingsworth, M.C. Mack, V. Romanovsky, M. Turetsky // Canadian Journal of Forest Research. – 2010. – V. 40. – P. 1302–1312.
295. Jones, P.D. Global surface air temperature variations during the twentieth century: part 1, spatial, temporal and seasonal details / P.D. Jones, K.R. Briffa // Holocene. – 1992. – V. 2. – P. 165–179.

296. Kagawa, A. Effects of spatial and temporal variability in soil moisture on widths and $\delta^{13}\text{C}$ values of eastern Siberian tree rings / A. Kagawa, D. Naito, A. Sugimoto, T.C. Maximov // Journal of Geophysical Research. – 2003. – 108:45003.
297. Kagawa, A. Seasonal course of translocation, storage and remobilization of ^{13}C pulse-labeled photoassimilate in naturally growing *Larix gmelinii* saplings / A. Kagawa, A. Sugimoto, T.C. Maximov // New Phytologist. – 2006. – V. 171. – P. 793–803.
298. Kajimoto, T. Biomass and productivity of Siberian larch forests ecosystems / T. Kajimoto, A. Osawa, V.A. Usoltsev, A.P. Abaimov; In: Permafrost ecosystems: Siberian larch forests. Osawa A., Zyryanova O.A., Matsuura Y., Kajimoto T., Wein R.W (Eds.). – Ecological Studies 209. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. New York, 2010. – P. 102-113.
299. Kasischke, E.S. Recent changes in the fire regime across the North American boreal region – spatial and temporal patterns of burning across Canada and Alaska / E.S. Kasischke, M.R. Turetsky // Geophysical Research Letters. – 2006. – 33:L09703.
300. Keel, S.G. Rapid mixing between old and new C pools in the canopy of mature forest trees / S.G. Keel, R.T.W. Siegwolf, M. Jäggi, C. Koerner // Plant, Cell and Environment. – 2007. – V. 30. – P. 963–972.
301. Keller, K.M. 20th-century changes in carbon isotopes and water-use efficiency: Tree-ring based evaluation of the CLM4.5 and LPX-Bern models / K.M. Keller, S. Lienert, A. Bozbiyik, T.F. Stocker, O.V. Churakova (Sidorova), D.C. Frank, S. Klesse, C.D. Koven, M. Leuenberger, W.J. Riley, M. Saurer, R.T.W. Siegwolf, R.B. Weigt, F. Joos // Biogeosciences. – 2017. – V. 14. – P. 2641–2673.
302. Kharuk, V.I. Fire return intervals within the northern boundary of the larch forest in central Siberia / V.I. Kharuk, M.L. Dvinskaya, K.J. Ranson // International Journal of Wildland Fire. – 2013. – V. 22. – P. 207-211.
303. Kharuk, V.I. Climate-induced mortality of Siberian pine and fir in the Lake Baikal Watershed, Siberia / V.I. Kharuk, S.T. Im, I.A. Petrov, A.S. Golyukov, K.J. Ranson, M.N. Yagunov // Forest Ecology and Management. – 2017. – V. 384. – P. 191–199.
304. Kharuk, V.I. Wildfires in northern Siberian larch dominated communities / V.I. Kharuk, K.J. Ranson, M.L. Dvinskaya, S.T. Im // Environmental Research Letters. – 2011. – 6, 045208.
305. Kirchhoff, W.R. Gas exchange, carbon isotope discrimination, and chloroplast ultrastructure of chlorophyll – deficient mutant of cowpea / W.R. Kirchhoff, E.A. Hall, W.W. Thomson // Crop Science. – 1989. – V. 29. – P. 109-115.

306. Kirdyanov, A.V. Use of wood density characteristics in dendroclimatology / A.V. Kirdyanov // *Siberian Journal Ecology*. – 1999. – V. 2. – P. 193-201.
307. Kirdyanov, A.V. Tree-ring growth of Gmelin larch in the north of Central Siberia under contrasting soil conditions / A.V. Kirdyanov, A.S. Prokushkin, M.A. Tabakova // *Dendrochronologia*. – 2013. – V. 31(2). – P. 114-119.
308. Kirdyanov, A.V. The importance of early summer temperature and date of snow melt for tree growth in Siberian Sunarctic / A.V. Kirdyanov, M.K. Hughes, E.A. Vaganov, F.H. Schweingruber, P.P. Silkin // *Trees: Structure and Function*. – 2003. – V. 17. – P. 61-69.
309. Kirdyanov, A.V. Notes towards an optimal sampling strategy in dendroclimatology / A.V. Kirdyanov, A. Piermattei, T. Kolář, M. Rybníček, P.J. Krusic, A.N. Nikolaev, F. Reinig, U. Büntgen // *Dendrochronologia*. – 2018. – V. 52. – P. 162-166.
310. Kitin, P. Earlywood vessels in ring-porous trees become functional for water transport after bud burst and before the maturation of the current-year leaves / P. Kitin, R. Funada // *IAWA Journal*. – 2016. – V. 37. – P. 315–331.
311. Klein, T. Hydraulic adjustments underlying drought resistance of *Pinus halepensis* / Klein T, Cohen S, Yakir D // *Tree Physiology*. – 2011. – V. 31. – P. 637–648.
312. Knohl, A. Partitioning the net CO₂ flux of a deciduous forest into respiration and assimilation using stable carbon isotopes / A. Knohl, N. Buchmann // *Global Biogeochemical Cycles*. – 2005. – 19:GB4008.
313. Knohl, A. Large carbon uptake by an unmanaged 250-year-old deciduous forest in Central Germany / A. Knohl, E.D. Schulze, O. Kolle, N. Buchmann // *Agricultural and Forest Meteorology*. – 2003. – V. 118. – P. 151–167.
314. Knorre, A.A. Tree ring-based reconstruction of the long-term influence of wildfires on permafrost active layer dynamics in Central Siberia / A.A. Knorre, A.V. Kirdyanov, A.S. Prokushkin, P.J. Krusic, U. Büntgen // *Science of the Total Environment*. – 2019. – V. 652. – P. 314-319.
315. Knorre, A.A. Twentieth century trends in tree rings 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. Siegwolf, M. Saurer, O.V. Sidorova, E.A. Vaganov, A.V. Kirdyanov // *Journal of Geophysical Research. Biogeosciences*. – 2010. – 115: G03002.
316. Koch, G.W. The limits to tree height / Koch G.W., Sillett S.C., Jennings G.M., Davis S.D. // *Nature*. – 2004. – V. 428. – P. 851–854.

317. Kostyakova, T.V. Precipitation reconstruction for the Khakassia region, Siberia, from tree rings / T.V. Kostyakova, R. Touchan, E.A. Babushkina, L.V. Belokopytova // *Holocene*. – 2018. – V. 28(3). – P. 377-385.
318. Körner, C. *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems* / C. Körner. – Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2003. – 349 p.
319. Körner, C. The use of 'altitude' in ecological research / C. Körner // *Trends in Ecology and Evolution*. – 2007. – V. 22. – P. 569-574.
320. Kozlowski, T.T. *Growth control in woody plants* / T.T. Kozlowski, S.G. Pallardy. – Academic, San Diego, 1997. – 641 p.
321. Kozlowski, T.T. Seasonal growth of dominant intermediate and suppressed red pine trees / T.T. Kozlowski, T.A. Peterson // *Bot. Gaz.* – 1962. – V. 124. – P. 146-154.
322. Kramer, H. Zum jahreszeitlichen Ablauf des sekundären Dickenwachstums im Kalkbuchenwald / Kramer H, Kätsch C. – *Forstarchiv*. – 1982. – V. 53. – P. 87–93.
323. Krepkowski, J. Cambial growth dynamics and climatic control of different tree life forms in tropical mountain forest in Ethiopia / J. Krepkowski, A. Brauning, A. Gebrekirstos, S. Strobl // *Trees: Structure and Function*. – 2011. – V. 25. – P. 59–70.
324. Krepkowski, J. Stable carbon isotope labeling reveals different carry-over effects between functional types of tropical trees in an Ethiopian mountain forest / J. Krepkowski, A. Gebrekirstos, O. Shibistova, A. Bräuning // *New Phytologist*. – 2013. – V. 199. – P. 431–440.
325. Kujansuu, J. Responses of ring widths and maximum densities of *Larix gmelinii* to climate on contrasting north- and south-facing slopes in central Siberia / J. Kujansuu, K. Yasue, T. Koike, A.P. Abaimov, T. Kajimoto, T. Takeda, M. Tokumoto, Y. Matsuura // *Ecological Research*. – 2007. – V. 22. – P. 582–592.
326. Kullman L. 1993. Tree limit dynamics of *Betula pubescens* ssp. *tortuosa* in relation to climate variability: evidence from central Sweden / L. Kullman // *Journal of Vegetation Science*. – 1993. – V. 4. – P. 765-772.
327. Lachaud, S. Xylogénese chez les Dicotylédones arborescentes. I. Modalités de la remise en activité du cambium et de la xylogénese chez les Hêtres et les Chênes âgés / S. Lachaud, J.L. Bonnemain // *Canadian Journal of Botany*. – 1981. – V. 59. – P. 1222-1230.
328. Ladefoged, K. The periodicity of wood formation / K. Ladefoged // *Dansk Biologisk Tidsskrift*. – 1952. – V. 7. – P. 1-98.

329. Ladjal, M. Drought effects on hydraulic conductivity and xylem vulnerability to embolism in diverse species and provenances of Mediterranean cedars / M. Ladjal, R. Huc, M. Ducrey // *Tree Physiology*. – 2005. – V. 25. – P. 1109–1117.
330. Lambers, H. Plant physiological ecology / H. Lambers, F.S.III Chapin, TL. Pons. – Springer, New York, 1998. – 540 p.
331. Landhausser, S.M. A comparison of growth and physiology in *Picea glauca* and *Populus tremuloides* at different soil temperatures / S.M. Landhausser, A. DesRochers, V.J. Lieffers // *Canadian Journal of Forest Research*. – 2001. – V. 31(11). – P. 1922–1929.
332. Lange, O.L. Water status, related photosynthesis and carbon isotope discrimination in species of the lichen genus *Pseudocypripellaria* with green or blue green photobionts and in photosymbiodemes / O.L. Lange, G.A. Green, M. Ziegler // *Oecologia*. – 1988. – V. 52. – P. 494-501.
333. Lawson, T. The responses of guard and mesophyll cell photosynthesis to CO₂, O₂, light, and water stress in a range of species are similar / T. Lawson, K. Oxborough, J.I.L. Morison, N.R. Baker // *Journal of Experimental Botany*. – 2003. – V. 54. – P. 1743-1752.
334. Leavitt, S.W. Prospects for reconstruction of seasonal environment from tree-ring $\delta^{13}\text{C}$: baseline findings from the Great Lakes area, USA / S.W. Leavitt // *Chemical Geology*. – 2002. – V. 191. – P. 47–58.
335. Leavitt, S.W. An atmospheric $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ reconstruction generated through removal of climate effects from tree-ring $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ measurements / S.W. Leavitt, A. Long // *Tellus*. – V.35. – 1985. – P. 92-102.
336. Leavitt, S.W. Seasonal stable isotope variability in tree rings - possible paleoenvironmental signals / S.W. Leavitt, A. Long // *Chemical Geology*. – 1991. – V. 87. – P. 59– 70.
337. Lebourgeois, F. Influence of soil drying on leaf water potential, photosynthesis, stomatal conductance and growth in two black pine varieties / F. Lebourgeois, G. Levy, B.C. Aussenac, F. Willm // *Annals of Forest Science*. – 1998. – V. 55. – P. 287-299.
338. Leikola M. The influence of environmental factors on the diameter growth of young trees / M. Leikola // *Acta Forestalia Fennica*. – 1969. – V. 92. – P. 1–44.
339. Lens, F. Testing hypotheses that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus *Acer* / F. Lens, J.S. Sperry, M.A. Christman, B. Choat, D. Rabaey, S. Jansen // *New Phytologist*. – 2011. – V. 190. – P. 709–723.

340. Lenz, O. Methodische probleme bei der radiographisch – densitometrischen bestimmung der dichte und der jahrring breiten von holz / O. Lenz, E. Schar, F.H. Schweingruber // *Holzforschung*. – 1976. – V. 30. – P. 114-123.
341. Linder, S. Foliar analysis for detecting and correcting nutrient imbalances in Norway spruce / S. Linder // *Ecological Bulletins*. – 1995. – V. 44. – P. 178–190.
342. Liang, W. Climate signals derived from cell anatomy of Scots pine in NE Germany / W. Liang, I. Heinrich, S. Simard, G. Helle, I.D. Liñán, T. Heinken // *Tree Physiology*. – 2013. – V. 33. – P. 833–844.
343. Linderholm, H.W. Growing season changes in the last century / H.W. Linderholm // *Agricultural and Forest Meteorology*. – 2006. – V. 137. – P. 1-14.
344. Livingston, N.J. The effects of nitrogen stress on the stable carbon isotope composition, productivity and water use efficiency of white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) seedlings / N.J. Livingston, R.D. Guy, Z.J. Sun, G.J. Ethier // *Plant, Cell and Environment*. – 1999. – V. 22. – P. 281–289.
345. Lloyd, A.H. Responses of the circumpolar boreal forest to 20th century climate variability / A.H. Lloyd, A.G. Bunn // *Environmental Research Letters*. – 2007. – 2(4). 045013.
346. Loader, N.J. An improved technique for the batch processing of small wholewood samples to α -cellulose / N.J. Loader, I. Robertson, A.C. Barker, V.R. Switsur, J.S. Waterhouse // *Chemical Geology*. – 1997. – V. 136. – P. 313–317.
347. Loader, N.J. Reconstructing past environmental change using stable isotopes in tree rings / N.J. Loader, V.R. Switsur // *Botanical Journal of Scotland*. – 1996. – V. 48. – P. 65-78.
348. Loepfe, L. The relevance of xylem network structure for plant hydraulic efficiency and safety / L. Loepfe, J. Martinez-Vilalta, J. Pinol, M. Mencuccini // *Journal of Theoretical Biology*. – 2007. – V. 247. – P. 788–803.
349. Lorimer, C.G. Frequency of partial and missing rings in *Acer saccharum* in relation to canopy position and growth rate / C.G. Lorimer, S.E. Dahir, M.T. Singer // *Plant Ecology*. – 1999. – V. 143. – P. 189–202.
350. Lopez, B.C. Wood anatomy, description of annual rings, and responses to ENSO events of *Prosopis pallida* HBK, a wide-spread woody plant of arid and semi-arid lands of Latin America / B.C. Lopez, S. Sabatae, C.A. Gracia, R. Rodriguez // *Journal of Arid Environments*. – 2005. – V. 61. – P. 541–554.

351. Lundmark, T. Seasonal variation of maximum photochemical efficiency in boreal Norway spruce stands / T. Lundmark, J. Bergh, M. Strand, A. Koppel // *Trees: Structure and Function*. – 1998. – V. 13. – P. 63-67.
352. Lupi, C. Xylogenesis in black spruce: does soil temperature matter? / C. Lupi, H. Morin, A. Deslauriers, S. Rossi // *Tree Physiology*. – 2012. – V. 32. – P. 74-82.
353. Luterbacher, J. European seasonal and annual temperature variability, trends, and extremes since 1500 / J. Luterbacher, D. Dietrich, E. Xoplaki, M. Grosjean, H. Wanner // *Science*. – 2004. – V. 303. – P. 1499–1503.
354. McCarrol, D. Stable isotopes in tree rings / D. McCarrol, N.J. Loader // *Quaternary Science Reviews*. – 2004. – V. 23. – P. 771-801.
355. Maherali, H. Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation / H. Maherali, W.T. Pockman, R.B. Jackson // *Ecology*. – 2004. – V. 85. – P. 2184–2199.
356. Makinen, H. Variation of tracheid length within annual rings of Scots pine and Norway spruce / H. Makinen, T. Jyske, P. Saranpää // *Holzforschung*. – 2008. – V. 62. – P. 123–128.
357. Mäkinen, H. Seasonal dynamics of wood formation: a comparison between pinning, microcoring and dendrometer measurements / Mäkinen H., Seo J., Nöjd P., Schmitt U., Jalkanen R. // *European Journal of Forest Research*. – 2008. – V. 127. – P. 235–245.
358. Markesteijn, L. Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought- and shade-tolerance / L. Markesteijn, L. Poorter // *Journal of Ecology*. – 2009. – V. 97. – P. 311–325.
359. Martin J.A., Esteban L.G., de Palacios P., Fernandez F.G. (2010) Variation in wood anatomical traits of *Pinus sylvestris* L. between Spanish regions of provenance / J.A. Martin, L.G. Esteban, P. de Palacios, F.G. Fernandez // *Trees: Structure and Function*. – 2010. – V. 24. – P. 1017–1028.
360. Martin-Benito, D. Influence of drought on tree rings and tracheid features of *Pinus nigra* and *Pinus sylvestris* in a mesic Mediterranean forest / D. Martin-Benito, H. Beckman, I. Cañellas // *European Journal of Forest Research*. – 2013. – V. 132. – P. 33-45.
361. Matisons, R. Plasticity and climatic sensitivity of wood anatomy contribute to performance of eastern Baltic provenances of Scots pine / R. Matisons, O. Krišāns, A. Kārklīņa, A. Adamovičs, Ā. Jansons, H. Gärtner // *Forest Ecology and Management*. – 2019. – 452:117568

362. Matsuura, Y. Soil carbon and nitrogen, and characteristics of soil active layer in Siberian permafrost region / Y. Matsuura, M. Hirobe; In: Osawa A., Zyryanova O.A., Matsuura Y., Kajimoto T., Wein R.W., (eds) Permafrost ecosystems: Siberian larch forests. – Ecological Studies 209, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. New York, 2010. – P. 149-150.
363. McCarroll, D. Stable isotopes in tree rings / D. McCarroll, N.J. Loader // Quaternary Science Reviews. – 2004. – V. 23. – P. 771–801.
364. Meier, I.C. Belowground drought response of European beech: fine root biomass and carbon partitioning in 14 mature stands across a precipitation gradient / I.C. Meier, C. Leuschner // Global Change Biology. – 2008. – V. 14. – P. 2081–2095.
365. Meinzer, F.C. Xylem hydraulic safety margins in woody plants: coordination of stomatal control of xylem tension with hydraulic capacitance / F.C. Meinzer, D.M. Johnson, B. Lachenbruch, K.A. McCulloh, D.R. Woodruff // Functional Ecology. – 2009. – V. 23. – P. 922–930.
366. Meinzer, F.C. Size- and Age-Related Changes in Tree Structure and Function / F.C. Meinzer, B. Lachenbruch, T.E. Dawson – Springer: Dordrecht, The Netherlands, 2011. – 514 p.
367. Meinzer, F.C. Carbon isotope discrimination, gas exchange and growth of sugarcane cultivars under salinity / F.C. Meinzer, Z. Plaut, N.Z. Saliendra // Plant Physiology. – 1994. – V. 104. – P. 521-526.
368. Meko, D.M. Pilot study of latewood-width of conifers as an indicator of variability of summer rainfall in the North American monsoon region / D.M. Meko, C.H. Baisan // International Journal of Climatology. – 2001. – V.2 1(6). – P. 697-708.
369. Methods of Dendrochronology. Application in Environmental Sciences / Eds. Cook E.R. et al. – Dordrecht, Boston, London: Kluwer Acad. Publ., 1990. – 394 p.
370. Mikola, P. (1962) Temperature and tree growth near the northern timberline / P. Mikola; In: Kozlowski T.T. (Eds.) Tree growth. – Ronald, New York, – P. 265–287.
371. Mitchell, T.D. An improved method of constructing a database of monthly climate observations and associated highresolution grids / T.D. Mitchell, P.D. Jones // International Journal of Climatology. – 2005. – V. 25. – P. 693 – 712.
372. Michelot, A. Comparing the intra-annual wood formation of three European species (*Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris*) as related to leaf phenology and non-

- structural carbohydrate dynamics / A. Michelot, S. Simard, C. Rathgeber, E. Dufrene, C. Damesin // *Tree Physiology*. – 2012. – V. 32. – P. 1033–1045.
373. Montwe, D. An experimentally controlled extreme drought in a Norway spruce forest reveals fast hydraulic response and subsequent recovery of growth rates / D. Montwe, H. Spiecker, A. Hamann // *Trees: Structure and Function*. – 2014. – V. 28. – P. 891–900.
374. Moser, B. Potential shift in tree species composition after interaction of fire and drought in the Central Alps / B. Moser, C. Temperli, G. Schneiter, T. Wohlgemuth // *European Journal of Forest Research*. – 2010. – V. 129. – P. 625–633.
375. Moser, L. Timing and duration of European larch growing season along altitudinal gradients in the Swiss Alps / L. Moser, P. Fonti, U. Büntgen, J. Esper, J. Luterbacher, J. Franzen, D. Frank // *Tree Physiology*. – 2010. – V. 30. – P. 225–233.
376. Mund, M. The influence of climate and fructification on the inter-annual variability of stem growth and net primary productivity in an old-growth, mixed beech forest / M. Mund, W.L. Kutsch, C. Wirth, T. Kahl, A. Knohl, M.V. Skomarkova, E.-D. Schulze // *Tree Physiology*. – 2010. – V. 30. – P. 689–704.
377. Mund M. Carbon pools of European beech borests (*Fagus sylvatica*) under different silvicultural management / M. Mund. – *Berichte des Forschungszentrums Waldokosysteme*. Gottingen, Reihe A Bd 189. – 2004. – 226 p.
378. Munro, M.A.R. Image analysis of tracheid dimensions for dendrochronological use / M.A.R. Munro, P.M. Brown, M.K. Hughes, E.M.R. Garcia // *Tree Rings, Environment and Humanity. Radiocarbon*. – 1996. – P. 843–853.
379. Myglan, V.S. A 2367-year tree-ring chronology for the Altai–Sayan Region (Mongun-Taiga mountain massif) / V.S. Myglan, O.Ch. Oidupaa, E.A. Vaganov // *Archaeology, Ethnology and Anthropology of Eurasia*. – 2012. – V. 40. – P. 76 – 83.
380. Nath, C.D. Growth rings in tropical trees: role of functional traits, environment, and phylogeny / C.D. Nath, F. Munoz, R. Pélissier, D.F.R.P. Burslem, G. Muthusankar // *Trees: Structure and Function*. – 2016. – V. 30. – P. 2153– 2175.
381. Nehrbass-Ahles, C. The influence of sampling design on tree-ring-based quantification of forest growth / C. Nehrbass-Ahles, F. Babst, S. Klesse, M. Nötzli, O. Bouriaud, R. Neukom, M. Dobbertin, D. Frank // *Global Change Biology*. – 2014. – V. 20(9). – P. 2867–2885.

382. Niinemets, Ü. Stomatal conductance alone does not explain the decline in foliar photosynthetic rates with increasing tree age and size in *Picea abies* and *Pinus sylvestris* / Ü. Niinemets // *Tree Physiology*. – 2002. – V. 22. – P. 515–535.
383. Nikolaev, A.N. Influence of climate and soil hydrothermal regime on radial growth of *Larix cajanderi* and *Pinus sylvestris* in Central Yakutia, Russia / A.N. Nikolaev, P.P. Fedorov, A.R. Desyatkin // *Scandinavian Journal of Forest Research*. – 2009. – V. 24. – P. 217-226.
384. Nossov, D.R. Edaphic and microclimatic controls over permafrost response to fire in interior Alaska / D.R. Nossov, M.T. Jorgenson, K. Kielland, M.Z. Kanevskiy // *Environment Research Letters*. – 2013. – 8:035013.
385. Novak, K. Frequency and variability of missing tree rings along the stems of *Pinus halepensis* and *Pinus pinea* from a semiarid site in SE Spain / K. Novak, M. de Luis, K. Čufar, J. Raventós // *Journal of Arid Environments*. – 2011. – V. 75. – P. 494–498.
386. Novitskaya, L.L. The role of sucrose in regulation of trunk tissue development in *Betula pendula* Roth. / L.L. Novitskaya, F.V. Kushnir // *Journal of Plant Growth Regulation*. – 2006. – V. 25(1). – P. 18-29.
387. Ohse, B. Do limiting factors at Alaskan tree lines shift with climate regimes? / B. Ohse, F. Jansen, M. Wilmking // *Environmental Research Letters*. – 2012. – 7:015505.
388. Olano, J.M. New star on the stage: amount of ray parenchyma in tree rings shows a link to climate / J.M. Olano, A. Arzac, A.I. García-Cervigón, G. von Arx, V. Rozas // *New Phytologist*. – 2013. – V. 198(2). – P. 486-495.
389. Olano, J. M. Quantitative tracheid anatomy reveals a complex environmental control of wood structure in continental Mediterranean climate / J.M. Olano, M. Eugenio, A.I. García-Cervigón, M. Folch, V. Rozas // *International Journal of Plant Sciences*. – 2012. – V. 173. – P. 137–149.
390. O’Leary, M.H. Biochemical basis of carbon isotope fractionation / M.H. O’Leary; In: *Stable isotopes and plant carbon – water relations* / Eds. Ehleringer J.R., Hall A.E., Farquhar G.D. San Diego, Boston, N.Y. et al. Acad. Press, Inc., 1993. – Part I. Ch. 3. – P. 19-27.
391. Oliveira, J.M. Seasonal cambium activity in the subtropical rain forest tree *Araucaria angustifolia* / J.M. Oliveira, E. Santarosa, V. DePatta Pillar, F.A. Roig // *Trees: Structure and Function*. – 2009. – V. 23. – P.107–115.
392. Oren, R. Nutritional disharmony and forest decline: a conceptual model / R. Oren, E.-D. Schulze // *Ecological Studies*. – 1989. – V. 77. – P. 425–443.

393. Oribe, Y. Effect of heat on cambial reactivation during winter dormancy in evergreen and deciduous conifers / Y. Oribe, T. Kubo // *Tree Physiology*. – 1997. – V. 17. – P. 81–87.
394. Oribe, Y. Relationships between cambial activity, cell differentiation and the localization of starch in storage tissues around the cambium in locally heated stems of *Abies sachalinensis* (Schmidt) Masters / Y. Oribe, R. Funada, T. Kubo // *Trees: Structure and Function*. – 2003. – V. 17. – P. 185–192.
395. Osborn, T.J. Adjusting variance for sample-size in tree-ring chronologies and other regional mean timeseries / T.J. Osborn, K.R. Briffa, P.D. Jones // *Dendrochronologia*. – 1997. – V. 15. – P. 89–99.
396. Osterkamp, T.E. Evidence for warming and thawing of discontinuous permafrost in Alaska / T.E. Osterkamp, V.E. Romanovsky // *Permafrost Periglacial Process*. – 1999. – V. 10(1). – P. 17–37.
397. Pacheco, A. Linking wood anatomy and xylogenesis allows pinpointing of climate and drought influences on growth of coexisting conifers in continental Mediterranean climate / A. Pacheco, J.J. Camarero, M. Carrer // *Tree Physiology*. – 2016. – V. 36. – P. 502–512.
398. Panyushkina, I.P. Summer temperature in northeastern Siberia since 1642 reconstructed from tracheid dimensions and cell numbers of *Larix cajanderi* / I.P. Panyushkina, M.K. Hughes, E.A. Vaganov, M.A.R. Munro // *Canadian Journal of Forest Research*. – 2003. – V. 33. – P. 1905–1914.
399. Panyushkina, I.P. Mixed response of decadal variability in larch tree-ring chronologies from upper tree-lines of the Russian Altai / I.P. Panyushkina, D.V. Ovchinnikov, M.F. Adamenko // *Tree-Ring Research*. – 2005. – V. 61. – P. 33–42.
400. Parent, S. Missing growth rings at the trunk base in suppressed balsam fir saplings / S. Parent, H. Morin, C. Messier // *Canadian Journal of Forest Research*. – 2002. – V. 32. – P. 1776–1783.
401. Petit, G. Hydraulic constraints limit height growth in trees at high altitude / G. Petit, T. Anfodillo, V. Carraro, F. Grani, M. Carrer // *New Phytologist*. – 2011. – V. 189. – P. 241–252.
402. Picon, C. Leaf gas exchange and carbon isotope composition responses to drought in a drought-avoiding (*Pinus pinaster*) and drought-tolerant (*Quercus petraea*) species under present and elevated atmospheric CO₂ concentrations / C. Picon, J.M. Guehl, A. Ferhi // *Plant, Cell and Environment*. – 1996. – V. 19. – P. 182–190.

403. Pilcher, J.R. Biological considerations in the interpretation of stable isotope ratios in tree rings / J.R. Pilcher; In: Problems of Stable Isotopes in Tree Rings, Lake Sediments and Peat Bogs as Climatic Evidence for the Holocene. Eds. Frenzel B. et al. – Palaoklimaforschung, Palaeoclimate Research. – 1995. – V. 15. – P. 157-161.
404. Pitterman, J. Mechanical reinforcement of tracheids compromises the hydraulic efficiency of conifer xylem / J. Pitterman, J.S. Sperry, J.K. Wheeler, U.G. Hacke, E.H. Sikkema // Plant, Cell and Environment. – 2006. – V. 29. – P. 1618-1628.
405. Pohl, K.A. Decoupling tree-ring signatures of climate variation, fire, and insect outbreaks in Central Oregon / K.A. Pohl, K.S. Hadley, K.B. Arabas // Tree-Ring Research. – 2006. – V. 62. – P. 37–50.
406. Polge H. (1966) Etablissement des courbes de variation de la densite du bois par exploration densitometrique de radiographies d'echantillons preleves a la tariere sur des arbres vivants / H. Polge // Annals of Forest Science. – 1966. – V. 23. – P. 1-206.
407. Polge, H. La xylochronologie, perfectionnement logie de la dendrochronologie / H. Polge, R. Keller // Annals of Forest Science. – 1969. – V. 26. – P. 225-256.
408. Ponton, S. Comparison of water-use efficiency of seedlings from two sympatric oak species: genotype x environment interactions / S. Ponton, J.-L. Dupouey, N. Breda, E. Dreyer // Tree Physiology. – 2002. – V. 22. – P. 413-422.
409. Popkova, M.I. Modeled tracheidograms disclose drought influence on *Pinus sylvestris* tree-rings structure from Siberian forest-steppe / M.I. Popkova, E.A. Vaganov, V.V. Shishov, E.A. Babushkina, S. Rossi, M.V. Fonti, P. Fonti // Frontiers in Plant Science. – 2018. – 9:1144.
410. Poussart, P.F. Resolving seasonality in tropical trees: multi-decade, high-resolution oxygen and carbon isotope records from Indonesia and Thailand / P.F. Poussart, M.N. Evans, D.P. Schrag // Earth and Planetary Science Letters. – 2004. – V. 218. – P. 301– 316.
411. Prendin, A.L. Axial xylem architecture of *Larix decidua* exposed to CO₂ enrichment and soil warming at the tree line / A.L. Prendin, G. Petit, P. Fonti, C. Rixen, M.A. Dawes, G. von Arx // Functional Ecology. – 2018. – V. 32(2). – P. 273-287.
412. Prislan, P. Seasonal ultrastructural changes in the cambial zone of beech (*Fagus sylvatica*) grown at two different altitudes / P. Prislan, U. Schmitt, G. Koch, J. Gričar, K. Čufar // IAWA Journal. – 2011. – V. 32. – P. 443–459.

413. Pritzkow, C. Relationship between wood anatomy, tree-ring widths and wood density of *Pinus sylvestris* L. and climate at high latitudes in northern Sweden / C. Pritzkow, I. Heinrich, H. Grudd, G. Helle // *Dendrochronologia*. – 2014. – V. 32. – P. 295–302.
414. Prokushkin, A.S. Permafrost regime affects the nutritional status and productivity of larches in Central Siberia / A.S. Prokushkin, A.V. Kirdyanov, O.V. Masyagina, F. Hagedorn, O.S. Pokrovsky, J. Viers, M.P. Prokushkina, W.H. McDowell // *Forests*. – 2018. – 9, 314.
415. R Core Team (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
416. Rathgeber, C.B. Cambial activity related to tree size in a mature silver-fir plantation / C.B. Rathgeber, S. Rossi, J.D. Bontemps // *Annals of Botany*. – 2011. – V. 108. – P. 429–438.
417. Rathgeber, C.B.K. CAVIAR: an R package for checking, displaying and processing wood-formation-monitoring data / C.B.K. Rathgeber, P. Santenoise, H.E. Cuny // *Tree Physiology*. – 2018. – V. 38(8). – P. 1246-1260.
418. Repo, T. Delayed soil thawing affects root and shoot functioning and growth in Scots pine / T. Repo, T. Lehto, L. Finér // *Tree Physiology*. – 2008. – V. 28. – P. 1583–1591.
419. Rinn F. Tsap V 3.6 Reference manual: computer program for tree-ring analysis and presentation / F. Rinn. – Germany, Heidelberg, 1996. – 263 p.
420. Rinn F. TSAPWin Time series analysis and presentation: dendrochronology and related applications. Version 4.64 / F. Rinn. – Heidelberg, Germany, 2011. – 92 p.
421. Rinne, K.T. Examining the response of needle carbohydrates from Siberian larch trees to climate using compound-specific $\delta^{13}\text{C}$ and concentration analysis / K.T. Rinne, M. Saurer, A.V. Kirdyanov, M.V. Bryukhanova, A.S. Prokushkin, O.V. Churakova (Sidorova), R.T.W. Siegwolf // *Plant, Cell and Environment*. – 2015a. – V. 38. – P. 2340-2352.
422. Rinne, K.T. The relationship between needle sugar carbon isotope ratios and tree rings of larch in Siberia / K.T. Rinne, M. Saurer, A.V. Kirdyanov, N. Loader, M.V. Bryukhanova, R. Werner, R.T.W. Siegwolf // *Tree Physiology*. – 2015b. – V. 35(11). – P. 1192-1205.
423. Robertson, I. Signal strength and climate relationships in $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios of tree ring cellulose from oak in East England / I. Robertson, V.R. Switsur, A.H.C. Carter, A.C. Barker, J.S. Waterhouse, K.R. Briffa, P.D. Jones // *Journal of Geophysical Research*. – 1997. – V. 102. – P. 19507-19516.

424. Romanovsky, V.E. Thermal state and fate of permafrost in Russia: first results of IPY / V.E. Romanovsky, A.L. Kholodov, S.S. Marchenko, N.G. Oberman, D.G. Drozdov, G.V. Malkova, N.G. Moskalenko, A.A. Vasiliev, D.O. Sergeev, M.N. Zheleznyak; In: Kane D.L., Hinkel E.M. (Eds.) Proceedings of the Ninth International Conference on Permafrost. – Fairbanks, AK, USA: Institute of Northern Engineering, 2008. – P. 1511–1518.
425. Rossi, S. Pattern of xylem phenology in conifers of cold ecosystems at the northern hemisphere / S. Rossi, T. Anfodillo, K. Čufar, H.E. Cuny, A. Deslauriers, P. Fonti, D. Frank, J. Gričar, A. Gruber, J.G. Huang, T. Jyske, J. Kašpar, G. King, C. Krause, E. Liang, H. Makinen, H. Morin, P. Nöjd, W. Oberhuber, P. Prislan, C. Rathgeber, A. Saracino, I. Swidrak, V. Treml // *Global Change Biology*. – 2016. – V. 22. – P. 3804–3813.
426. Rossi, S. Trephor: a new tool for sampling microcores from tree stems / Rossi S., Anfodillo T., Menardi R. // *IAWA Journal*. – 2006. – V. 27. – P. 89–97.
427. Rossi, S. Evidence of threshold temperatures for xylogenesis in conifers at high altitudes / S. Rossi, A. Deslauriers, T. Anfodillo, V. Carraro // *Oecologia*. – 2007. – V. 152. – P. 1–12.
428. Rossi, S. Age-dependent xylogenesis in timberline conifers / S. Rossi, A. Deslauriers, T. Anfodillo, M. Carrer // *New Phytologist*. – 2008a. – V. 177. – P. 199–208.
429. Rossi, S. Critical temperatures for xylogenesis in conifers of cold climates / S. Rossi, A. Deslauriers, J. Gričar, J.-W. Seo, C.B.K. Rathgeber, T. Anfodillo, H. Morin, T. Levanic, P. Oven, R. Jalkanen // *Global Ecology and Biogeography*. – 2008b. – V. 17. – P. 696–707.
430. Rossi, S. Comparing needle and shoot phenology with xylem development on three conifer species in Italy / S. Rossi, C.B.K. Rathgeber, A. Deslauriers // *Annals of Forest Science*. – 2009. – V. 66(2). – P. 206.
431. Sangüesa-Barreda, G. Remote-sensing and tree-ring based characterization of forest defoliation and growth loss due to the Mediterranean pine processionary moth / G. Sangüesa-Barreda, J.J. Camarero, A. García-Martín, R. Hernández, J. de la Riva // *Forest Ecology and Management*. – 2014. – V. 320. – P. 171–181.
432. Sano, M. Summer temperature variations in southern Kamchatka as reconstructed from a 247-year tree-ring chronology of *Betula ermanii* / M. Sano, F. Furuta, T. Sweda // *Journal of Forest Research*. – 2010. – V. 15. – P. 234–240.
433. Sass, U. The variability of vessel size in beech (*Fagus sylvatica* L.) and its ecophysiological interpretation / U. Sass, D. Eckstein // *Trees: Structure and Function*. – 1995. – V. 9. – P. 247–252.

434. Sass-Klaassen, U. Vessel formation in relation to leaf phenology in pedunculate oak and European ash / U. Sass-Klaassen, C.R. Sabajo, J. Den Ouden // *Dendrochronologia*. – 2011. – V. 29. – P. 171–175.
435. Saurer, M. Correlating $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ in cellulose of trees / M. Saurer, K. Allen, R. Siegwolf // *Plant, Cell and Environment*. – 1997. – V. 20. – P. 1543-1550.
436. Saurer, M. Stable carbon isotopes in tree rings of beech: climatic versus site-related influences / M. Saurer, S. Borella, F. Schweingruber, R. Siegwolf // *Trees: Structure and Function*. – 1997a. – V. 11. – P. 291-297.
437. Saurer, M. An investigation of the common signal in tree ring stable isotope chronologies at temperate sites / M. Saurer, P. Cherubini, C.E. Reynolds-Henne, K.S. Treydte, W.T. Anderson, R.T.W. Siegwolf // *Journal of Geophysical Research. Biogeosciences*. – 2008. – 113(G04035).
438. Savidge, R.A. Xylogenesis, genetic and environmental regulation—a review / R.A. Savidge // *IAWA Journal*. – 1996. – V. 17. – P. 269-310.
439. Savidge, R.A. Auxin and ethylene regulation of diameter growth in trees / R.A. Savidge // *Tree Physiology*. – 1988. – V. 4(4). – P. 401-414.
440. Scartazza, A. Comparisons of $\delta^{13}\text{C}$ of photosynthetic products and ecosystem respiratory CO_2 and their responses to seasonal climate variability / A. Scartazza, K. Mata, G. Matteucci, D. Yakir, S. Moscatello, E. Brugnoli // *Oecologia*. – 2004. – V. 140. – P. 340–351.
441. Scheidegger, Y. Linking stable oxygen and carbon isotopes with stomatal conductance and photosynthetic capacity: a conceptual model / Y. Scheidegger, M. Saurer, M. Bahn, R. Siegwolf // *Oecologia*. – 2000. – V. 125. – P. 350-357.
442. Schenk, H.J. Hydraulic integration and shrub growth form linked across continental aridity gradients / H.J. Schenk, S. Espino, C.M. Goedhart, M. Nordenstahl, H.I.M. Cabrera, C.S. Jones // *PNAS*. – 2008. – V. 105. – P. 11248–11253.
443. Schleser G.H. Carbon isotope fractionation during CO_2 -fixation by plants / G.H. Schleser. – *Modern Ecology: Basic and Applied Aspects*. Elsevier. 1991. – P. 24-37.
444. Schmidt, N.M. Reconstructing century-long snow regimes using estimates of High Arctic *Salix arctica* radial growth / N.M. Schmidt, C. Baittinger, M.C. Forchhammer // *Arctic, Antarctic and Alpine Research*. – 2006. – V. 38. – P. 257-262.
445. Schmitz, N. A patchy growth via successive and simultaneous cambia: key to success of the most widespread mangrove species *Avicennia marina*? / N. Schmitz, E.M.R. Robert, A.

- Verheyden, J. Gitundu Kairo, H. Beeckman, N. Koedam // *Annals of Botany*. – 2008. – V. 101. – P. 49–58.
446. Schoonmaker, A.L. Hydraulic acclimation to shading in boreal conifers of varying shade tolerance / A.L. Schoonmaker, U.G. Hacke, S.M. Landhausser, V.J. Lieffers, M.T. Tyree // *Plant, Cell and Environment*. – 2010. – V. 33. – P. 382–393.
447. Schulze, B. Laser-Ablation-Combustion-GC-IRMS—a new method for online analysis of intraannual variation of $\delta^{13}\text{C}$ in tree ring / B. Schulze, C. Wirth, P. Linke, W.A. Brand, I. Kuhlmann, V. Horna de Zimmermann, E.-D. Schulze // *Tree Physiology*. – 2004. – V. 24. – P. 1193–1201.
448. Schulze, E.-D. *Plant ecology* / E.-D.Schulze, E. Beck. – Müller-Hohenstein – Springer, Heidelberg, 2006. – 846 p.
449. Schuur, E.A.G. Vulnerability of permafrost carbon to climate change: implications for the global carbon cycle / E.A.G. Schuur, J. Bockheim, J.G. Canadell, E. Euskirchen, C.B. Field, S.V. Goryachkin, S. Hagemann, P. Kuhry, P.M. Lafleur, H. Lee, G. Mazhitova, F.E. Nelson, A. Rinke, V.E. Romanovsky, N. Shiklomanov, C. Tarnocai, S. Venevsky, J.G. Vogel, S.A. Zimov // *BioScience*. – 2008. – V. 58(8). – P. 701-714.
450. Schweingruber, F.H. *Tree Ring: Basics and Applications of Dendrochronology* / F.H. Schweingruber. – Dordrecht: Reidel. Publ., 1988. – 276 p.
451. Schweingruber, F.H. *Trees and wood in dendrochronology. Morphological, anatomical, and tree-ring analytical characteristics of trees frequently used in dendrochronology* / F.H. Schweingruber. – Springer series in wood science. Springer. Berlin; Heidelberg, 1993. – 402 p.
452. Schweingruber, F.H. *Atlas of woody plant stems* / F.H. Schweingruber, A. Boerner, E.-D. Schulze – Springer, Heidelberg, 2007. – 229 p.
453. Seo, J.-W. Optimizing cell-anatomical chronologies of Scots pine by stepwise increasing the number of radial tracheid rows included-Case study based on three Scandinavian sites / J.-W. Seo, M. Smiljanic, M. Wilmking // *Dendrochronologia*. – 2014. – V.32. – P. 205–209.
454. Serreze, M.C. Observational evidence of recent change in the northern high-latitude environment / M.C. Serreze, M. Dyurgerov, V. Romanovsky, W.C. Oechel, J.T. Zhang, R.G. Barry, J.E. Walsh, F.S.III. Chappin, T. Osterkamp // *Climate Change*. – 2000. – V. 46(1-2). – P. 159-207.

455. Shishov, V.V. VS-oscilloscope: a new tool to parameterize tree radial growth based on climate conditions / V.V. Shishov, I.I. Tychkov, M.I. Popkova, V.A. Ilyin, M.V. Bryukhanova, A.V. Kirilyanov // *Dendrochronologia*. – 2016. – V. 39. – P. 42-50.
456. Shugart, H.H. Modelling boreal forest dynamics in response to environmental change / Shugart H.H., Smith T.M. // *Unasylva*. – 1992. – V. 43(170). – P. 30-38.
457. Sidorova, O.V. A multi-proxy approach for revealing recent climatic changes in the Russian Altai / O.V. Sidorova, M. Saurer, V.S. Myglan, A. Eichler, M. Schwikowski, A.V. Kirilyanov, M.V. Bryukhanova, O.V. Gerasimova, I. Kalugin, A. Daryin, R.T.W. Siegwolf // *Climate Dynamics*. – 2012. – V. 38. – P. 175-188.
458. Sidorova, O.V. The application of tree-rings and stable isotopes for reconstructions of climate conditions in the Altai-Sayan Mountain region / O.V. Sidorova, R. Siegwolf, V.S. Myglan, N.J. Loader, G. Helle, M. Saurer // *Climatic Change*. – 2013. – V. 120(1–2). – P. 153–167.
459. Sidorova, O.V. Do centennial tree-ring and stable isotope trends of *Larix gmelinii* (Rupr.) indicate increasing water shortage in the Siberian north? / O.V. Sidorova, R. Siegwolf, M. Saurer, A.V. Shashkin, A.A. Knorre, A.S. Prokushkin, E.A. Vaganov, A.V. Kirilyanov // *Oecologia*. – 2009. – V. 161(4). – P. 825-835.
460. Sidorova, O.V. Spatial patterns of climatic changes in the Eurasian north reflected in Siberian larch tree ring parameters and stable isotopes / O.V. Sidorova, R.T.W. Siegwolf, M. Saurer, M.M. Naurzbaev, A.V. Shashkin, E.A. Vaganov // *Global Change Biology*. – 2010. – V. 10. – P. 1003-1018.
461. Skomarkova, M.V. Inter-annual and seasonal variability of radial growth, wood density and carbon isotope ratios $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ in tree rings of beech (*Fagus sylvatica*) growing in Germany and Italy / M.V. Skomarkova, E.A. Vaganov, M. Mund, A. Knohl, P. Linke, A. Boerner, E.-D. Schulze // *Trees: Structure and Function*. – 2006. – V. 20(5). – P. 571-586.
462. Sperry, J.S. Water deficit and hydraulic limits to leaf water supply / J.S. Sperry, U.G. Hacke, R. Oren, J.P. Comstock // *Plant, Cell and Environment*. – 2002. – V. 25. – P. 251–263.
463. Sperry, J.S. Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels / J.S. Sperry, U.G. Hacke, J. Pittermann // *American Journal of Botany*. – 2006. – V. 93. – P. 1490-1500.

464. Spicer, R. The effects of cambial age and position within the stem on specific conductivity in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) sapwood / Spicer R., Gartner B.L. // *Trees: Structure and Function*. – 2001. – V. 15. – P. 222–229.
465. St-Germain, J.-L. Latitudinal variation in tree-ring and wood cell characteristics of *Picea mariana* across the continuous boreal forest in Quebec / J.-L. St-Germain, C. Krause // *Canadian Journal of Forest Research*. – 2008. – V. 38. – P. 1397–1405.
466. Steppe, K. Tree size- and age-related changes in leaf physiology and their influence on carbon gain / K. Steppe, Ü. Niinemets, R.O. Teskey; In: *Size- and Age-Related Changes in Tree Structure and Function*; Meinzer F.C., Lachenbruch B., Dawson T.E. (Eds.) – Springer: Dordrecht, The Netherlands, 2011. – V. 4. – P. 235–253.
467. Steppe, K. Diel growth dynamics in tree stems: linking anatomy and ecophysiology / K. Steppe, F. Sterck, A. Deslauriers // *Trends Plant Sci.* – 2015. – V. 20. – P. 335–343.
468. Stuiver, M. C-13/C-12 Ratios in tree rings and the transfer of biospheric carbon to the atmosphere / M. Stuiver, R.L. Burk, P.D. Quay // *Journal of Geophysical Research*. – 1984. – V. 89. – P. 1731–1748.
469. Sudachkova, N.E. The annual dynamics of reserve compounds and hydrolytic enzyme activity in the tissues of *Pinus sylvestris* L. and *Larix sibirica* Lebed. / N.E. Sudachkova, I.L. Milyutina, L.I. Romanova, G.P. Semenova // *Eurasian Journal of Forest Research*. – 2004. – V. 7. – P. 1–10.
470. Sugimoto, A. Importance of permafrost as a source of water for plants in east Siberian taiga / A. Sugimoto, N. Yanagisawa, D. Naito, N. Fujita, T.C. Maximov // *Ecological Research*. – 2002. – V. 17(4). – P. 493–503.
471. Sundberg, B. Origin and dynamics of indoleacetic acid under polar transport in *Pinus sylvestris* / B. Sundberg, C. Ugglå // *Physiologia Plantarum*. – 1998. – V. 104(1). – P. 22–29.
472. Souto-Herrero, M. A 481-year chronology of oak earlywood vessels as an age-independent climatic proxy in NW Iberia / M. Souto-Herrero, V. Rozas, I. García-González // *Global and Planetary Change*. – 2017. – V. 155. – P. 20–28.
473. Suzuki, M. Phenological comparison of the onset of vessel formation between ring-porous and diffuse-porous deciduous trees in a Japanese temperate forest / M. Suzuki, K. Yoda, H. Suzuki // *IAWA Journal*. – 1996. – V. 17. – P. 431–444.

474. Swidrak, I. Comparing growth phenology of co-occurring deciduous and evergreen conifers exposed to drought / I. Swidrak, R. Schuster, W. Oberhuber // *Flora*. – 2013. – V. 208. – P. 609–617.
475. Tang, K.L. The delta C-13 of tree rings in fulk-bark and strip-bark bristlecone pine trees in the White Mountains of California / K.L. Tang, X.H. Feng, G. Funkhouser // *Global Change Biology*. – 1999. – V. 5. – P. 33-40.
476. Tautenhahn, S. Dispersal limitation drives successional pathways in Central Siberian forests under current and intensified fire regimes / S. Tautenhahn, J.W. Lichstein, M. Jung, J. Kattge, S.A. Bohlman, H. Heilmeyer, A. Prokushkin, A. Kahl, C. Wirth // *Global Change Biology*. – 2016. – V. 22(6). – P. 2178-2197.
477. Tchebakova, N.M. From vegetation zones to climatypes: Effects of climate warming on Siberian ecosystems / N.M. Tchebakova, G. Rehfeldt, E.I. Parfenova; in: Osawa, A., Zyryanova, O.A., Matsuura, Y., Kajimoto, T., Wein, R.W. (Eds.) *Permafrost ecosystems: Siberian larch forests. Ecological Studies 209*. – Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. New York, 2010. – P. 427-446.
478. Treydte, K. Signal strength and climate calibration of a European tree-ring isotope network / K. Treydte, D. Frank, J. Esper, L. Andreu, Z. Bednarz, F. Berninger, T. Boettger, C.M. D'Alessandro, N. Etien, M. Filot, M. Grabner, M.T. Guillemin, E. Gutierrez, M. Haupt, G. Helle, E. Hilasvuori, H. Jungner, M. Kalela-Brundin, M. Krapiec, M. Leuenberger, N.J. Loader, V. Masson-Delmotte, A. Pazdur, S. Pawelczyk, M. Pierre, O. Planells, R. Pukiene, C.E. Reynolds-Henne, K.T. Rinne, A. Saracino, M. Saurer, E. Sonninen, M. Stievenard, V.R. Switsur, M. Szczepanek, E. Szychowska-Krapiec, L. Todaro, J.S. Waterhouse, M. Weigl, G.H. Schleser // *Geophysical Research Letters*. – 2007. – 34: L24 302.
479. Turetsky, M.R. The resilience and functional role of moss in boreal and arctic ecosystems / M.R. Turetsky, B. Bond-Lamberty, E. Euskirchen, J. Talbot, S. Frolking, A.D. McGuire, E.-S. Tuittila // *New Phytologist*. – 2012. – V. 196. – P. 49–67.
480. Tychkov, I.I. (2019) How can the parameterization of a process-based model help us understand real tree-ring growth? / I.I. Tychkov, I.V. Sviderskaya, E.A. Babushkina, M.I. Popkova, E.A. Vaganov, V.V. Shishov // *Trees: Structure and Function*. – 2019. – V. 33(2). – P. 345-357.
481. Tyree, M.T. *Xylem structure and the ascent of sap* / M.T. Tyree, M.H. Zimmermann– 2nd edn. – Springer, Berlin, 2002. – 284 p.

482. Tyree, M.T. Biophysical perspectives of xylem evolution: is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? / M.T. Tyree, S.D. Davis, H. Cochard // *IAWA Journal*. – 1994. – V. 15. – P. 335–360.
483. Uggla, C. Function and dynamics of auxin and carbohydrates during earlywood/latewood transition in Scots pine / C. Uggla, E. Magel, T. Moritz, B. Sundberg // *Plant Physiology*. – 2001. – V. 125(4). – P. 2029-2039.
484. Uggla, C. Indole-3-acetic acid controls cambial growth in Scots pine by positional signaling1 / C. Uggla, E.J. Mellerowicz, B. Sundberg // *Plant Physiology*. – 1998. – V. 117(1). – P. 113–121.
485. Ursache, R. Genetic and hormonal regulation of cambial development / R. Ursache, K. Nieminen, Y. Helariutta // *Physiologia Plantarum*. – 2013. – V. 147(1). – P. 36–45.
486. Vaganov, E.A. The traheidogram method in tree-ring analysis and its application / E.A. Vaganov; In: Cook E.R., Kairiuktis L.A. (Eds.) *Methods of dendrochronology. Applications in the environmental sciences*. – Kluwer, Dordrecht, 1990. – P. 63–75.
487. Vaganov, E.A. Influence of snowfall and melt timing on tree growth in subarctic Eurasia / E.A. Vaganov, M.K. Hughes, A.V. Kirilyanov, F.H. Schweingruber, P.P. Silkin // *Nature*. – 1999. – V. 400. – P. 149-151.
488. Vaganov, E.A. *Growth Dynamics of Conifer Tree Rings: Images of Past and Future Environments* / E.A. Vaganov, M.K. Hughes, A.V. Shashkin. – Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2006. – 358 p.
489. Vaganov, E.A. Dendrochronology of larch trees growing on Siberian permafrost / E.A. Vaganov, A.V. Kirilyanov; *Permafrost ecosystems: Siberian larch forests*. Eds. Osawa A., Zyryanova O.A., Matsuura Y., Kajimoto T., Wein R.W. – *Ecological Studies* 209. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. New York, 2010. – P. 347-363.
490. Vaganov, E.A. Intra-annual variability of anatomical structure and $\delta^{13}\text{C}$ values within tree rings of spruce and pine in alpine, temperate and boreal Europe / E.A. Vaganov, E.-D. Schulze, M.V. Skomarkova, A. Knohl, W. Brand, C. Roscher // *Oecologia*. – 2009. – V. 161. – P. 729-745.
491. van der Sleen, P. Stable isotopes in tropical tree rings: Theory, methods and applications / P. van der Sleen, P.A. Zuidema, T.L. Pons // *Functional Ecology*. – 2017. – V. 31. – P. 1674– 1689.

492. Van Der Wal, R. Mosses mediate grazer impacts on grass abundance in arctic ecosystems / R. Van Der Wal, R.W. Brooker // *Functional Ecology*. – 2004. – V. 18. – P. 77–86.
493. Verheyden, A. Annual cyclicality in high-resolution stable carbon and oxygen isotope ratios in the wood of the mangrove tree *Rhizophora mucronata* / A. Verheyden, G. Helle, G.H. Schleser, F. Dehairs, H. Beeckman, N. Koedam // *Plant Cell and Environment*. – 2004. – V. 27. – P. 1525–1536.
494. Vicente-Serrano, S.M. A multi-scalar drought index sensitive to global warming: the standardized precipitation evapotranspiration index–SPEI / S.M. Vicente-Serrano, S. Beguería, J.I. López-Moreno // *Journal of Climate*. – 2010. – V. 23. – P. 1696–1718.
495. Vieira, J. Age-dependent responses of tree-ring growth and intra-annual density fluctuations of *Pinus pinaster* to Mediterranean climate / J. Vieira, F. Campelo, C. Nabais // *Trees: Structure and Function*. – 2009. – V. 23. – P. 257–265.
496. Vieira, J. Xylogenesis in the early life stages of maritime pine / J. Vieira, A. Carvalho, F. Campelo // *Forest Ecology and Management*. – 2018. – V. 424. – P. 71–77.
497. Villalba, R. Large-scale temperature changes across the southern Andes: twentieth-century variations in the context of the past 400 years / R. Villalba, A. Lara, J.A. Boninsegna, M. Masiokas, S. Delgado, J.C. Aravena, F.A. Roig, A. Schmelter, A. Wolodarsky, A. Ripalta // *Climatic Change*. – 2003. – V. 59. – P. 177–232.
498. von Arx, G. ROXAS – a new tool to build centuries-long tracheid-lumen chronologies in conifers / G. von Arx, M. Carrer // *Dendrochronologia*. – 2014. – V. 32. – P. 290–293.
499. von Arx, G. Quantifying vessel grouping – added value from the image analysis tool ROXAS / G. von Arx, C. Kueffer P., Fonti // *IAWA Journal*. – 2013. – V. 34. – P. 433–445.
500. Von Felten, S. Carbon allocation in shoots of alpine treeline conifers in a CO₂ enriched environment / S. Von Felten, S. Hättenschwiler, M. Saurer, R. Siegwolf // *Trees: Structure and Function*. – 2007. – V. 21. – P. 283–294.
501. Wagner, R. ¹³C discriminations of *Pinus sylvestris* vs. *Pinus ponderosa* at a dry site in Brandenburg (eastern Germany): 100-year growth comparison / R. Wagner, P.A. Insinna, B. Gotz, S. Junge, T. Boettger // *Isotopes in Environmental and Health Studies*. – 2007. – V. 43(2). – P. 117–128.
502. Walcroft, A.S. Seasonal changes in stable carbon isotope ratios within annual rings of *Pinus radiata* reflect environmental regulation of growth processes / A.S. Walcroft, W.B.

- Silvester, D. Whitehead, F.M. Kelliher // Australian Journal of Plant Physiology. – 1997. – V. 24. – P. 57–68.
503. Walter, H. Klimadiagramm Weltatlas / H. Walter, H. Lieth– Fischer, Jena, 1967.
504. Wang, L. Relationships between anatomical and densitometric characteristics of black spruce and summer temperature at tree line in northern Quebec / L. Wang, S. Payette, Y. Bégin // Canadian Journal of Forest Research. – 2002. – V. 32. – P. 477–486.
505. Warren, C.R. Water availability and carbon isotope discrimination in conifers / C.R. Warren, J.F. McGrath, M.A. Adams // Oecologia. – 2001. – V. 127. – P. 476–486.
506. Watson, E. Spatial patterns of pre-instrumental moisture variability in the southern Canadian Cordillera / E. Watson, B.H. Luckman // Journal of Climate. – 2005. – V. 18. – P. 2847–2863.
507. Weber, P. Radial growth responses to drought of *Pinus sylvestris* and *Quercus pubescens* in an inner- Alpine dry valley / P. Weber, H. Bugmann, A. Rigling // Journal of Vegetation Science. – 2007. – V. 18. – P. 777–792.
508. Wesolowski, T. Timing of bud burst and tree-leaf development in a multispecies temperate forest / T. Wesolowski, P. Rowinski // Forest Ecology and Management. – 2006. – V. 237. – P. 378–393.
509. Wheeler, E.A. Variations in dicot wood anatomy: a global analysis based on the Insidewood database / E.A. Wheeler, P. Baas, S. Rodgers // IAWA Journal. – 2007. – V. 28. – P. 229–258.
510. White, M.A. The impact of growing-season length variability on carbon assimilation and evapotranspiration over 88 years in the eastern US deciduous forest / M.A. White, S.W. Running, P.E. Thornton // International Journal of Biometeorology. – 1999. – V. 42. – P. 139–145.
511. Whittaker, R.H. Communities and ecosystems / R.H. Whittaker. – New York, NY: MacMillan, 1975. – 385 p.
512. Wigley, T.M.L. On the average value of correlated time series, with applications in dendrochronology and hydrometeorology / T.M.L. Wigley, K.R. Briffa, P.D. Jones // Journal of Climate and Applied Meteorology. – 1984. – V. 23. – P. 201–213.
513. Wilmking, M. Continuously missing outer rings in woody plants at their distributional margins / M. Wilmking, M. Hallinger, R. Van Bogaert, T. Kyncl, F. Babst, W. Hahne, G.P.

- Juday, M. De Luis, K. Novak, C. Völlm // *Dendrochronologia*. – 2012. – V. 30. – P. 213–222.
514. Wilpert, K. Die Jahrringstruktur von Fichten in Abhängigkeit vom Bodenwasserhaushalt auf Pseudogley und Parabraunerde / K. Wilpert. – Freibg. Bodenkd. Abh. – Freiburg, 1990. – 243 p.
515. Wilson, B.F. Mitotic activity in the cambial zone of *Pinus strobus* / B.F. Wilson // *American Journal of Botany*. – 1966. – V. 53. – P. 364-372.
516. Wirth, C. Comparing the influence of site quality, stand age, fire and climate on aboveground tree production in Siberian Scots pine forests / C. Wirth, E.-D. Schulze, V. Kusnetova, I. Milyukova, G. Hardes, M. Siry, B. Schulze, N.N. Vygodskaya // *Tree Physiology*. – 2002. – V. 22. – P. 537–552.
517. Wirth, C. Above-ground biomass and structure of pristine Siberian Scots pine forests as controlled by competition and fire / C. Wirth, E.-D. Schulze, W. Schulze, D. von Stunzner-Karbe, W. Ziegler, I.M. Miljukowa, A. Sogatchev, A.B. Varlagin, M. Panvyorov, S. Grigoriev, W. Kusnetzova, M. Siry, G. Hardes, K. Zimmerman, N.N. Vygodskaya // *Oecologia*. – 1999. – V. 121. – P. 66-80.
518. Wofsy, S.C. Net exchange of CO₂ in a mid-latitude forest / S.C. Wofsy, M.L. Goulden, J.W. Munger, S.-M. Fan, P.S. Bakwin, B.C. Daube, S.L. Bassow, F.A. Bazzaz // *Science*. – 1993. – V. 260. – P. 1314-1317.
519. Yadav, R.R. Precipitation reconstruction using ring-width chronology of Himalayan cedar from western Himalaya: Preliminary results / R.R. Yadav, W.-K. Park // *Journal of Earth System Science*. – 2000. – V. 109(3). – P. 339-345.
520. Yakir, D.L. The use of stable isotopes to study ecosystem gas exchange / D.L. Yakir, L. Sternberg // *Oecologia*. – 2000. – V. 123. – P. 297-311.
521. Yasue, K. The effects of tracheid dimensions on variations in maximum density of *Picea glehnii* and relationships to climatic factors / K. Yasue, R. Funada, O. Kobayashi, J. Ohtani // *Trees: Structure and Function*. – 2000. – V. 14 – P. 223-229.
522. Zahner, R. The influence of thinning and pruning on the date of summerwood initiation in red and jack pines / R. Zahner, W.W. Oliver // *Forest Science*. – 1962. – V. 8. – P. 51–63.
523. Zeng, Q. Effects of age and size on xylem phenology in two conifers of northwestern China / Q. Zeng, S. Rossi, B. Yang // *Frontiers in Plant Science*. – 2018. – 8:2264.

524. Zhai, L. Variation in intra-annual wood formation, and foliage and shoot development of three major Canadian boreal tree species / L. Zhai, Y. Bergeron, J.G. Huang, F. Berninger // *American Journal of Botany*. – 2012. – V. 99(5). – P. 827-837.
525. Zhou, T. Age-dependent forest carbon sink: Estimation via inverse modeling / T. Zhou, P. Shi, G. Jia, Y. Dai, X. Zhao, W. Shangguan, L. Du, H. Wu, Y. Luo // *Journal of Geophysical Research. Biogeoscience*. – 2015. – V. 120. – P. 2473–2492.
526. Ziaco, E. Wood cellular dendroclimatology: testing new proxies in Great Basin Bistlecone pine / E. Ziaco, F. Biondi, I. Heinrich // *Frontiers in Plant Science*. – 2016. – 7: 1602.
527. Zimmermann, M.H. Xylem Structure and the Ascent of Sap / M.H. Zimmermann – Berlin: Springer-Verlag; 1983. – 143p.
528. Zyryanova, O.A. White birch trees as resource species of Russia: their distribution, ecophysiological features, multiple utilizations. / O.A. Zyryanova, M. Terazawa, T. Koike, V.I. Zyryanov // *Eurasian Journal of Forest Research*. – 2010. – V. 13(1). –P. 25-40.
529. Zweifel, R. Intra-annual radial growth and water relations of trees: implications towards a growth mechanism / R. Zweifel, L. Zimmermann, F. Zeugin, D.M. Newbery // *Journal of Experimental Botany*. – 2006 – V. 57 – P. 1445–1459.
530. <http://aisori.meteo.ru/ClimateR>
531. <http://www.ncdc.noaa.gov/paleo/ftp-treering.html>
532. <https://climexp.knmi.nl>