

Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение
высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»
Институт фундаментальной биологии и биотехнологии
Кафедра водных и наземных экосистем

УТВЕРЖДАЮ

Заведующий кафедрой

_____ М. И. Гладышев

подпись

« _____ » _____ 2018 г.

БАКАЛАВРСКАЯ РАБОТА

Исследование влияния условий окружающей среды на формирование
ранней и поздней древесины у хвойных в Центральной Якутии

06.03.01 - Биология

Руководитель

проф., д.т.н. Шишов В.В.

подпись, дата

д.б.н. Силкин П.П.

Выпускник

Анарбекова А.А.

подпись, дата

Красноярск 2018

РЕФЕРАТ

Выпускная квалификационная работа по теме «Исследование влияния условий окружающей среды на формирование ранней и поздней древесины у хвойных в Центральной Якутии» содержит 33 страницы текстового документа, 8 иллюстраций, 3 таблицы и 38 использованных источников.

РАННЯЯ ДРЕВЕСИНА, ПОЗДНЯЯ ДРЕВЕСИНА, КЛИМАТ.

Цель работы: исследование реакции древесных растений на меняющиеся условия окружающей среды.

Задачи работы:

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

В результате проведенного исследования было показано:

1. Отсутствие значимых различий в климатическом отклике деревьев одного и того же вида в пределах одного и того же местообитания;

2. Деревья *Pinus sylvestris* показали более ранний отклик на весенние осадки (май), чем древесные растения *Larix cajanderi* (июнь), что потенциально увеличивает сезон роста древесных растений сосны обыкновенной по сравнению с деревьями лиственницы Каяндара.
3. Положительная тенденция по увеличению биомассы в зоне поздней древесины (LW) на больших высотах на уровне моря (в более экстремальных условиях), тогда как на более низких высотах наблюдается обратный тренд для обоих видов в рамках долго. Это означает, что различные тренды в формировании поздней древесины (LW) могут отражать различную структуру использования ресурсов деревьями. Деревья в более неблагоприятных условиях произрастания ориентированы на производство структурных элементов, тогда как деревья, растущие в более хороших условиях, способствуют производству проводящих элементов.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	5
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	8
1.1 Описание структуры годичного кольца	8
1.2 Ранняя и поздняя древесина	8
1.3 Влияние на прирост внешних и внутренних факторов	9
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	13
2.1 Характеристика исследуемого района. Сбор образцов	13
2.2 Описание участков	13
2.3. Описание видов древесных растений.....	15
2.4 Обработка данных для последующего анализа с использованием специализированного ПО	17
2.5. Определение экстремальных лет	17
2.6. Статистический анализ	18
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ	19
3.1 Климатический отклик.....	Error! Bookmark not defined. 20
3.2 Экстремальные годы	Error! Bookmark not defined. 22
3.3 Тренды ранней и поздней древесины	Error! Bookmark not defined. 24
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	20
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ.....	21
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ.....	22

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность работы: В начале лета 1992 г. на самом представительном форуме в Рио-де-Жанейро было доказано, что проблема слежения за состоянием лесных экосистем на рубеже XX и XXI столетий приобретает особую значимость. Для решения задач предвидения направленных изменений в лесных экосистемах возникает потребность в получении информации об их состоянии и изменчивости за возможно более длительные отрезки времени. Такие сведения можно заполучить по приросту годичных колец древесных растений. В настоящее время накоплено большое количество информации по годичным кольцам деревьев, произрастающих в различных естественных зонах и уже используемых при решении широкого спектра научных и прикладных задач. (Ловелиус Н.В., Тищенко В.В., Кожухарь Н.С., Скачков Б.И., Ахтямов А.Г., Ту-някин В.Д. , 1997)

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

Климатическая изменчивость приводит к изменениям вторичного роста деревьев, определяя клеточную структуру и функцию вдоль древовидного кольца (Vaganov et al., 2011), кодируя климатические сигналы при внутригодовой разрешающей способности в структурах ксилемы на разных стадиях образования древесины (Rossi et al., 2006). Понимание экологических механизмов, контролирующих вторичный рост на внутригодовой шкале, необходимо для оценки реакции деревьев на изменение климата. Анализ по климатическим градиентам может отражать корректировки, позволяющие видам

процветать в широком диапазоне условий окружающей среды. Кроме того, реакция роста на конкретный элемент климата, т.е. осадки, могут варьироваться вдоль градиентов для одного и того же вида (Sohar et al., 2016).

Кольца деревьев в значительной степени подвержены влиянию климатических условий (Fonti et al., 2010; Vaganov et al., 2011), а ширина древесного кольца широко используется в качестве прокси для анализа климатического воздействия на вторичный рост деревьев, отражающий климатические сигналы в годовом (Buntgen et al., 2011). Однако кольца деревьев предоставляют больше информации за пределами ширины кольца, т.е. размер ячейки, толщина клеточной стенки, ранняя и поздняя древесина, имеют большой потенциал, обеспечивающий дополнительную экологическую информацию (Arzac et al., 2018a, 2018b, Fonti и др., 2010; Vaganov, 1990), которая может выявлять климатические сигналы в внутригодовой резолуции. Использование нескольких прокси ксилемы может обеспечить более глубокое понимание факторов, контролирующих рост деревьев и реагирование на климат.

Внутригодовой рост определяет клеточную структуру вдоль кольца. У хвойных клетки трахеид могут принимать более 90% древесины (Vaganov et al., 2006), а условия окружающей среды, контролирующие рост, обнаруживают кратковременные эффекты в течение вегетационного периода (Olano et al., 2012; Zweifel et al., 2006), что привело к дифференциации широких и тонкостенных ранних ячеек (связанных с гидравлическими свойствами), сформированных в начале вегетационного периода, к узким и толстостенным клеткам позднего дерева (связанным со структурными свойствами), сформированным в конце.

Баланс между клетками ранней и поздней древесины связан с гидравлической эффективностью (т. е. количество сока может перемещаться через ксилему) и гидравлической безопасностью (т. е. резистентность к экструзии). Таким образом, размер просвета трахеидов коррелирует с проводимостью, а толщина клеточных стенок связана с сопротивлением клеточной имплозии (Nascke et al., 2001).

В этой работе мы проанализировали климатические факторы, контролирующие *Larix cajanderi* Mayr и *Pinus sylvestris* вторичный рост и долю поздней древесины вдоль климатического градиента 800 км, близкого к восточному распределению обоих видов. *L. cajanderi* и *P. sylvestris* являются двумя основными доминирующими видами хвойных пород в российских бореальных лесах.

Мы предположили, что экологический контроль за вторичным ростом и долей поздней древесины будет отличаться по градиенту из-за дифференциальных климатических условий. Кроме того, мы ожидаем получить дифференциальные ответы по видам.

Цель работы: исследование реакции древесных растений на меняющиеся условия окружающей среды.

Задачи работы:

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

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Описание структуры годичного кольца

Образованием массивной древесины хвойные обязаны кольцу меристематической ткани — камбию, действующему постоянно в течение нескольких десятков, сотен, а иногда и тысяч лет. В пределах зон, где выражена смена сезонов года, у древесных растений наблюдается периодическая активность камбиального слоя. У деревьев появляется один слой прироста за вегетационный период.

На величину годичного прироста деревьев (или активность камбиальных клеток) оказывает влияние большое количество как внутренних, так и внешних комплексно действующих факторов. Из внутренних факторов наибольшее влияние оказывают порода дерева, наследственная индивидуальная изменчивость, возраст и плодоношение (Denne, 1971). Из внешних факторов на величину прироста влияют климатические и почвенно-грунтовые условия, фитоценотические взаимоотношения, разного рода катастрофы (пожары, буреломы, нападения насекомых вредителей), а также хозяйственная деятельность человека. Радиальный прирост деревьев (ширина годичного кольца) находится под контролем внутренних факторов и изменяется внешними (Тишин, 2011).

1.2 Ранняя и поздняя древесина

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

Образование крупных клеток с тонкими стенками в начале сезона роста связано с тем, что увеличение годичного кольца в данный период происходит

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

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

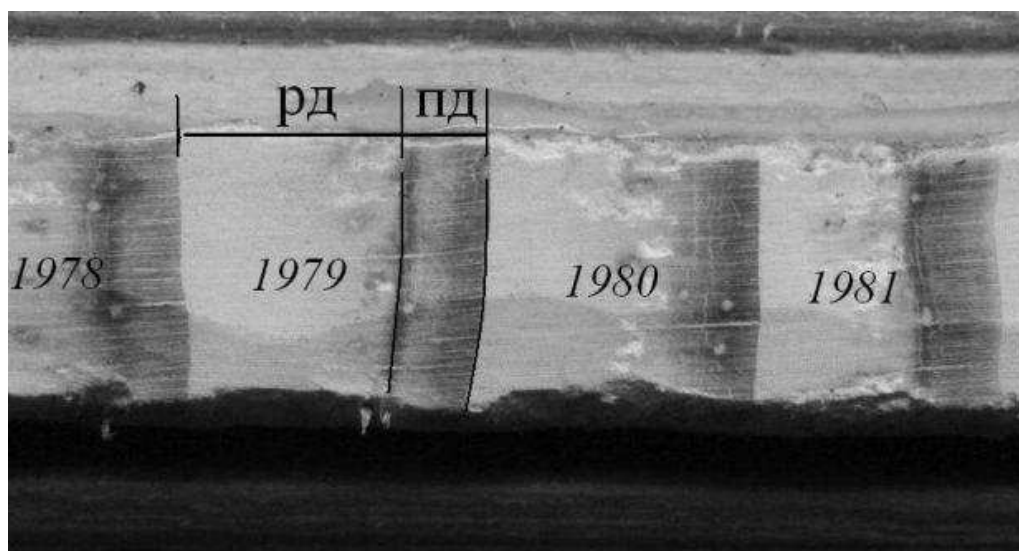


Рисунок 1. Поперечный срез древесины. Годичные кольца сосны обыкновенной, рд – ранняя, пд – поздняя древесина (увеличение $\times 7$). (Тишин, 2011)

1.3 Влияние на прирост внешних и внутренних факторов

В основу дендрохронологических исследований положен тот факт, что деревья, произрастающие в пределах небольшого района, величиной прироста сходно реагируют на изменение внешних условий.

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

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

Г. Фриттс, обобщив данные измерений ширины годичных колец у деревьев, растущих в зоне, переходной между лесной и полупустынной, с разным ежегодным количеством осадков в названных зонах, выявил следующие закономерности изменения ширины колец в зависимости от градиента увлажнения и увеличения длительности периода в сезоне, когда влажность лимитирует рост (Ваганов, Шашкин, 2000):

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

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

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

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

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

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

Например, эффект влияния интенсивности света можно учесть, сравнивая рост господствующих и угнетенных деревьев в древостое. Известно, что фотопериод значительно влияет на объемный вес древесины, определяя пропорции крупных клеток ранней древесины и толстостенных поздней в годичном кольце. Отмечено, что при длительном освещении увеличивается

продолжительность роста хвой и образуются трахеиды большого диаметра (Zelawski, 1957; Larson, 1964). Внесение минеральных удобрений, как правило, резко увеличивает общий прирост древесины и рост ствола в высоту, однако часто возрастание прироста отстает от времени внесения удобрений.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1 Характеристика исследуемого района. Сбор образцов

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

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

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

2.2 Описание участков

Четыре участка *L. cajanderi* и три участка *P. sylvestris* были отобраны вдоль 800 км восточно-западного градиента с увеличением высоты в зоне вечной мерзлоты в Республике Саха (Россия), от Якутска до Оймякона (Рисунок 2). Первый участок (S1), самый западный, находился на высоте 206 м над уровнем моря Якутска со средней годовой температурой воздуха $-9,9^{\circ}\text{C}$ и общим годовым осадком 269,9 мм.

Второй участок (S2) расположен на высоте 245 м над уровнем моря и над населенным местом Крест-Халджай с годовой температурой воздуха $-11,9^{\circ}\text{C}$ и общим годовым осадком 281,4 мм. Третий участок (S3) был расположен на высоте 465 м над уровнем моря, со средней годовой температурой $-13,2^{\circ}\text{C}$ и общим годовым осадком 377,5 мм. Четвертый участок (S4), самый восточный, был расположен на высоте 626 м над уровнем моря и над населенным пунктом Оймякон со средней годовой температурой $-18,6^{\circ}\text{C}$ и общим годовым осадком 278,0 мм (Рисунок 3). Климатические данные были получены из набора данных CRU с высоким разрешением ($0,5^{\circ}$) (Таблица 1). Анализ климатических тенденций показал, что за период 1966-2015 гг. средняя годовая температура повысилась на $0,21^{\circ}\text{C}$, и месяц июнь с более высокой тенденцией потепления.

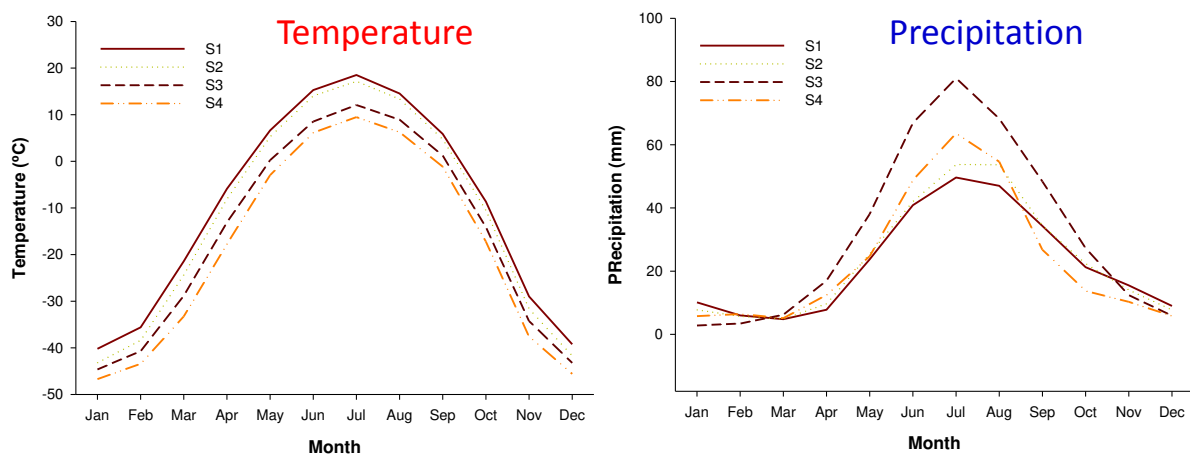


Рисунок 2. Сравнение средней годовой температуры и общего годового количества осадков среди мест отбора проб. Метрологические данные охватывают общий период 1966-2015 гг. И были взяты из $0,5$ разрешений решетки CRU.

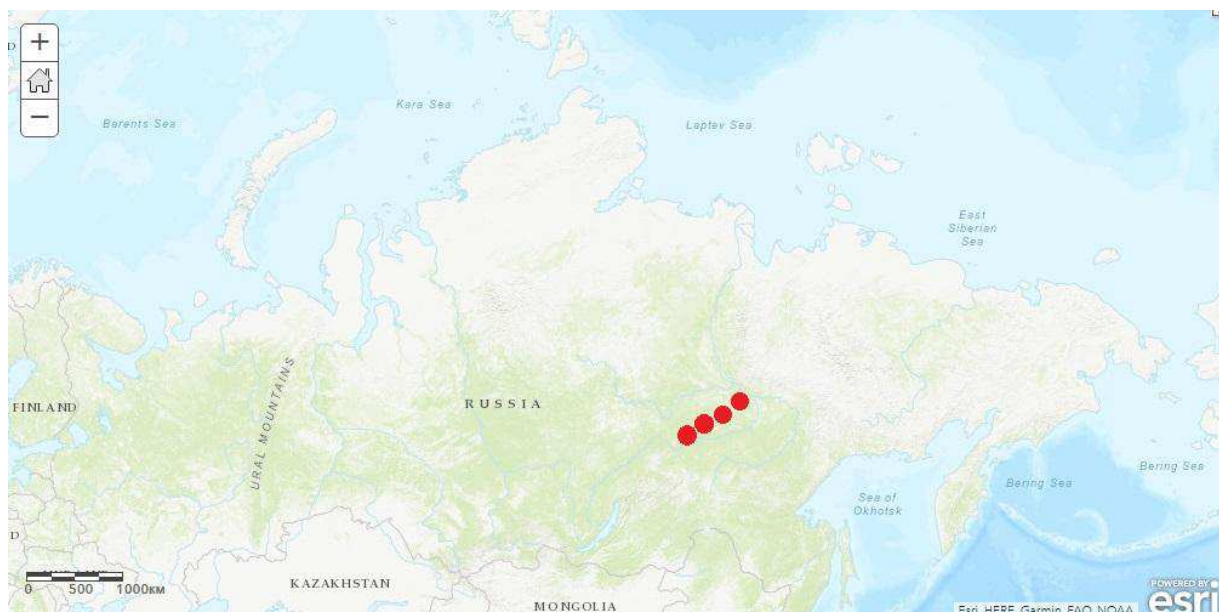


Рисунок 3. Участки исследования

Таблица 1. Характеристика участков выборки. Метеорологические данные были получены сетями CRU с разрешением $0,5^\circ$ для общего периода 1966-2015 гг. Lc, *Larix cajanderi*; Ps, *Pinus sylvestris*.

Участки	Дерево		Возраст (mean±SD)		Широта	Долгота	Высота (masl)	Средняя годовая температура (°C)	Общее количество осадков в год (mm)
	Lc	Ps	Lg	Ps					
S1	21	21	112±33	128±34	43°17' N	02°54' W	206	-9.9	269.9
S2	19	15		84±8	42°44' N	03°24' W	245	-11.9	281.4
S3	14	15	148±29	90±41	41°45' N	02°28' W	465	-13.2	377.5
S4	20	-	75±16	-	40°50' N	01°52' W	626	-18.6	278.0

2.3. Описание видов древесных растений

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

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

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

Сосна обыкновенная (*P. sylvestris*) – это вечнозеленое хвойное дерево, относится к классу хвойные, порядку сосновые, семейству сосновые, роду сосны.

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

2.4 Обработка данных для последующего анализа с использованием специализированного ПО

Керны были обработаны вручную и отполированы серией мелкодисперсных наждачных бумаг до ксилемы. После визуального перекрестного датирования ширина колец, ширина ранней древесины и ширина поздней древесины измерялись с точностью до 0,001 мм с использованием LinTab-5, сопряженного с компьютером. Точность перекрестного датирования была проверена с использованием программного обеспечения COFESHA (Grissino-Mayer, 2001). Каждый отдельный исходный ряд для измеряемой ширины был стандартизован с использованием программного обеспечения ARSTAN (Cook, Holmes, 1996). К серии была применена сплайн-функция с 50%-ной частотной характеристикой на периоде 32 года, которая уменьшила неклиматическую дисперсию при сохранении высокочастотной климатической информации (Cook, Peters, 1981), однако долгосрочные климатические эффекты удаляются. Из-за высокой корреляции между хронологиями ранней и поздней древесины линейная регрессия была использована для устранения зависимости поздней от ранней древесины (Babst et al., 2016), с использованием скорректированного индекса (LWadj) (Meko and Baisan, 2001), коррелированного с хронологией ранней древесины (Stahle et al., 2009).

2.5. Определение экстремальных лет

Для нахождения экстремальных лет были подсчитаны стандартные отклонения выше и ниже значений хронологий годичных колец для каждого участка и вида. Был проведен климатический анализ для оценки факторов окружающей среды, вызывающих производство узких и широких колец. Кроме того, для анализа изменения ширины ранней и поздней древесины мы рассчитали отношения узких и широких колец для участков и видов.

Мы оценили временные тренды в производстве ранней и поздней древесины среди участков и видов по порядку, чтобы оценить влияние участка и различия между хвойными видами.

2.6. Статистический анализ

В работе были использованы корреляции Пирсона для определения взаимосвязи между остаточными хронологиями ширины годичного кольца, ранней древесины, скорректированным индексом (LW_{adj}), минимальным и максимальным радиальным диаметром ($D_{min}; D_{max}$) и месячными климатическими факторами за общий период (1966-2015) для каждого участка. Климатические временные ряды (общее количество месячных осадков и среднемесячная температура) охватывали временной ряд, состоящее из предыдущего года с июля по сентябрь текущего года.

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ

Были измерены такие показатели как ширина годичного кольца, ширина ранней и поздней древесины в общей сложности для 125 деревьев. Остаточные хронологии ширины годичного кольца показали значения средней чувствительности (msx) от 0,09 до 0,21, средняя корреляция между индивидуальными видами (r_{bt}) 0,24 - 0,43 и выраженные сигналы популяций (EPS) более 0,78 на всех участках (Таблица 2), что предполагает адекватную репликацию и высокий общий сигнал в каждой местности. Однако эти параметры показали минимальные значения для сосновых участков.

В целом, деревья обоих видов показали максимальный средний прирост на самых высоких участках; *L. cajanderi* 78,0 мкм \pm 7,7 мкм (среднее \pm SD) в S4, тогда как *P. sylvestris* производит более широкие кольца 89,2 мкм \pm 14,0 в S3 (Таблица 2). Лиственницы произвели в среднем меньшие кольца, чем сосны (65 мкм и 70 мкм соответственно). Интересно, что лиственницы производят более низкую долю ранней древесины на средних кольцах (60%), чем сосны (77%). Другими словами, лиственницы производят более высокую долю поздней древесины (40%), чем сосны (23%) (Таблица 2).

Таблица 2. Дендрохронологическая статистика для остаточных хронологий *Larix cajanderi* и *Pinus sylvestris* для каждого участка и параметры за общий период 1966-2015 гг.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Отсутствие значимых различий в климатическом отклике деревьев одного и того же вида в пределах одного и того же местообитания;

2. Деревья *Pinus sylvestris* показали более ранний отклик на весенние осадки (май), чем древесные растения *Larix cajanderi* (июнь), что потенциально увеличивает сезон роста древесных растений сосны обыкновенной по сравнению с деревьями лиственницы Каяндара.

3. Положительная тенденция по увеличению биомассы в зоне поздней древесины (LW) на больших высотах на уровне моря (в более экстремальных условиях), тогда как на более низких высотах наблюдается обратный тренд для обоих видов в рамках долго. Это означает, что различные тренды в формировании поздней древесины (LW) могут отражать различную структуру использования ресурсов деревьями. Деревья в более неблагоприятных условиях произрастания ориентированы на производство структурных элементов, тогда как деревья, растущие в более хороших условиях, способствуют производству проводящих элементов.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

ПД – поздняя древесина

РД – ранняя древесина

ШГК – ширина годичного кольца

AC1 – автокорреляция

CRU- Climatic Research Unit

Dmax – максимальный радиальный размер

Dmin – минимальный радиальный размер

EPS – expressed population signal

Lc – *Larix cajanderi*

LW adj – скорректированный индекс

Ps – *Pinus sylvestris*

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

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

мониторинг состояния экосистем. Май (19-23, 1997 г.). Оренбург. Материалы конференции. 1997. -с. 73-74.

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

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

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

that create dendroclimatic records? A mechanistic model of the climatic control on conifer tree-ring growth dynamics, in: Hughes, M., Swetnam, T., Diaz, H. (Eds.), *Dendroclimatology: Progress and Prospects*. Springer, - 2011. pp. 36–76. doi:10.1007/978-1-4020-5725-0

35. Vaganov, E.A. The Tracheidogram Method in Tree-Ring Analysis and Its Application, in: Cook, E., Kairiukstis, L. (Eds.), *Methods of Dendrochronology*. Springer Netherlands, - 1990. - p. 63–76. doi:10.1007/978-94-015-7879-0

36. Vaganov, E.A., Hughes, M.K., Shashkin, A. V. *Growth Dynamics of Conifer Tree Rings Images of Past and Future Environments*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. - 2006. doi:10.1017/CBO9781107415324.004

37. Zelawski, W. Environmental effects on wood formation.-*Acta Soc. Bot. Pol.* 26. - 1957. - p. 79-103

38. Zweifel, R., Zimmermann, L., Zeugin, F., Newbery, D.M., Intra-annual radial growth and water relations of trees : Implications towards a growth mechanism. *J. Exp. Bot.* 57, - 2006.- p. 1145–1459. doi:10.1093/jxb/erj125

Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение
высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»
Институт фундаментальной биологии и биотехнологии
Кафедра водных и наземных экосистем

УТВЕРЖДАЮ

Заведующий кафедрой


М. И. Гладышев

подпись

« 21 » июля 2018 г.

БАКАЛАВРСКАЯ РАБОТА

Исследование влияния условий окружающей среды на формирование
ранней и поздней древесины у хвойных в Центральной Якутии

06.03.01 - Биология

Руководитель




проф., д.т.н. Шишов В.В.

подпись, дата

д.б.н. Силкин П.П.

Выпускник



Анарбекова А.А.

подпись, дата

Красноярск 2018