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)»

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Красноярск – 2020

Работа выполнена в Федеральном государственном автономном образовательном учреждении высшего образования «Сибирский федеральный университет».

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

Официальные оппоненты: **Моисеев Павел Александрович**
доктор биологических наук, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук, лаборатория геоинформационных технологий, заведующий

Арефьев Станислав Павлович
доктор биологических наук, Институт проблем освоения Севера Сибирского отделения Российской академии наук – структурное подразделение ФИЦ ТюмНЦ СО РАН, сектор биоразнообразия и динамики природных комплексов, заведующий

Семенов Сергей Михайлович
доктор физико-математических наук, профессор, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт географии Российской академии наук, лаборатория антропогенных изменений климатической системы, главный научный сотрудник

Ведущая организация: Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования "Северо-Восточный федеральный университет имени М.К. Аммосова"

Защита диссертации состоится «16» февраля 2021 года в 10^{00} часов на заседании диссертационного совета Д 999.119.02 на базе ФГАОУ ВО «Сибирский федеральный университет» и ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук» по адресу: 660041, г. Красноярск, пр. Свободный 79, ауд. Р8-06.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ФГАОУ ВО «Сибирский федеральный университет» и на сайте организации http://www.sfu-kras.ru

Автореферат разослан “___” _____2020 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета Лариса Александровна Глущенко

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ:

Актуальность

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 годичных 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 годичных 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 годичных 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 годичных колец деревьев с результатами имитационного моделирования позволит количественно оценить последствия изменений окружающей среды на локальном, региональном и глобальном уровне.

Цель работы:

Основная цель исследования – определить влияние климатических факторов на структурно-функциональные параметры годичных колец хвойных и лиственных видов древесных растений, произрастающих в различных природно-климатических зонах Евразии.

Задачи:

1. Провести исследования сезонного формирования ксилемы годичных 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 годичных кольцах деревьев, полученного в результате дендроклиматического анализа.
5. Оценить влияние факторов неклиматической природы на радиальный рост и параметры годичных 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 годичных колец у деревьев из различных природно-климатических зон Евразии.
2. Влияние общих климатических условий определяет синхронность погодичной изменчивости $\delta^{13}C$ в годичных 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, связывающего климат, сезонный рост основных лесообразующих 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/apps/xcell/).

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). 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 Yekaterinburg, 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.

Благодарности

Автор выражает благодарность научному консультанту, доктору биологических наук, академику РАН Е.А. Ваганову за ценные советы, 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), д-ра. Р. Зигфольфа и д-ра М. Сауррера (Dr. R. Siegwolf, Dr. M. Saurrer, Институт им. Пауля Шеррера PSI, Филлиген, Швейцария). Анатомические измерения древесины были проведены при технической поддержке д.б.н. Силкина П.П., а также д-ра Г. фон Аркса и д-ра 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).

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.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. Аналитический обзор литературы

Широко известно, что 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 предоставляет возможность установить, как и когда 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). 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.). Проведение исследований в данном направлении дает возможность определить не только продолжительность сезона роста деревьев, но и внести фактор «время» в последующий анализ параметров годичных колец с внутригодичным разрешением.

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). В течение последних десятилетий исследования связи анатомической структуры ксилемы древесных растений и водного транспорта, показали, что сосуды древесины у лиственных видов и трахеиды у хвойных являются важной составляющей транспортной системы, определяющей водный баланс растений (Comstock, Sperry, 2000; Hacke et al., 2001, 2006; Pittermann et al., 2006; Sperry et al., 2006; Choat et al., 2008; Fonti, Jansen, 2012). Поэтому в условиях избыточного или недостаточного увлажнения деревьям необходимо сформировать трахеиды с соответствующими размерами, чтобы гарантировать эффективный и безопасный транспорт воды.

Быстро развивающейся частью дендрохронологии является анализ погодичной и внутрисезонной динамики соотношения изотопов углерода и

кислорода в годичных кольцах деревьев (Leavitt, 1993; McNulty, Swank, 1995; Barber et al., 2000; Helle, Schleser, 2004; McCarrol, Loader, 2004; Kagawa et al., 2006; Sidorova et al., 2012; и др.). В целом, исследования в данном направлении помогают решить три задачи: провести палеоклиматические реконструкции (Epstein, Krishnamurthy, 1990; Churakova (Sidorova) et al., 2019), проанализировать многолетнюю динамику отклика растений на факторы окружающей среды (температура воздуха, количество осадков, интенсивность солнечной радиации и другие) и оценить влияние антропогенных факторов на рост деревьев (Ивлев, 2004; De Silva, 1979; Leavitt, Long, 1985; Knorre et al., 2010; и др.).

В настоящее время все больше научных групп объединяют полученные данные параметров годичных колец деревьев 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 и математического моделирования) 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

Исследования хвойных и лиственных видов деревьев проводились вдоль двух трансектов с севера на юг: Европейского (I) – от Флакалиден (Швеция) до Коллелонго (Италия) протяженностью ~ 2500 км) и Центрально-Сибирского (II) – от Игарки до Монгун-Тайги ~ 2000 км), и одного трансекта в криолитозоне Сибири (III) с запада на восток от Туры до Спасской Пади (~ 1500 км) (Рис. 1, Табл. 1). Выбор трансектов обусловлен сменой климатических условий, когда континентальность климата изменяется с запада на восток, а температура воздуха – с севера на юг.

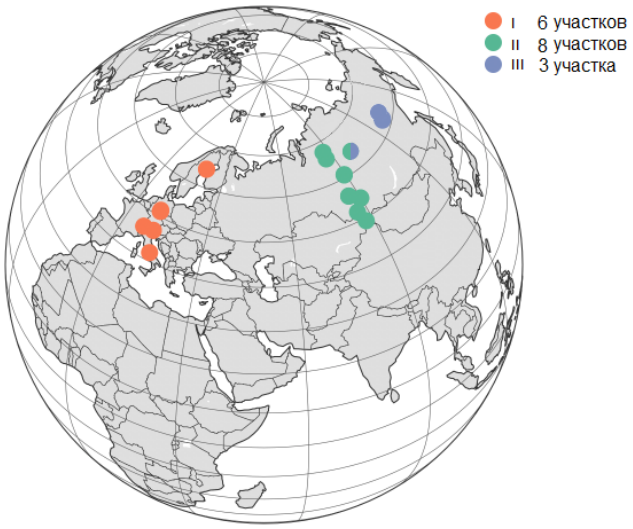

Рисунок 1. Положение исследуемых участков вдоль трансектов: I – Европейский трансект (оранжевые точки); II – Центрально-Сибирский трансект (зеленые точки); III – криолитозона Сибири (синие точки).

Собранный дендрохронологический материал предварительно проходил обработку перед дальнейшим анализом и измерениями. Измерение ширины годичных колец подготовленных образцов производилась с помощью полуавтоматической компьютерной установки LINTABV–5.0 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).

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 Центрально-Сибирского трансекта (Тура, Красноярск, Минусинск) были взяты микрокерны древесины длиной около 1 см с периодичностью 1 раз в неделю в течение сезона роста. Всего в течение вегетационного периода сбор сезонных образцов древесины проводился от 15 до 22 раз. Параметры формирующихся годичных колец измерялись на тонких (15 мкм) поперечных срезах древесины, полученных с помощью санного микротома Thermo Scientific Microm HM 450. Срезы помещались в раствор астра-голубого (2%-й раствор) и сафранина (1%-й раствор) для контрастного окрашивания лигнифицированных и нелигнифицированных тканей.

Для измерения анатомических характеристик годичных колец использованы тонкие (20 мкм) поперечные срезы древесины, окрашенные метиленовым синим (Пирс, 1962) или сафранином (Фурст, 1979; Ваганов и др., 1985). В 2004 – 2008 гг. изображения срезов древесины были получены при помощи системы анализа изображений (Image System) (Carl Zeiss, Jena), 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). С 2009 г. измерения анатомических параметров ксилемы проводились в Институте леса им. В.Н. Сукачева при помощи системы анализа изображений AxioScope 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*), и площадь люмена (*LUM*). 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., Silverspring, MD, USA), а также уникального программного обеспечения ROXAS (von Arx G., Carrer M., 2014).

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). Для нескольких видов деревьев были проведены денситометрические измерения с помощью денситометра DENDRO–2003 (Schweingruber, 1988; Kirdyanov, 1999) и получены различные параметры.

Таблица 1.

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

Трансект	№	Участок	Страна	с.ш.	в.д.	м н.у.м.	T, °C	P, мм/год	Вид	Лиственный/ Хвойный	ШГК	Плотность древесины x-ray/ расчетная	$\delta^{13}C$-сезон	$\delta^{13}C$	Анатомия	Ксилогенез
I	1	Флакалиден	Швеция	64°12'	19°45'	310	1,9	590	Picea abies (L.) H. Karst	X	+	+	+	-	+	-
I	1	Флакалиден	Швеция	64°12'	19°45'	310	1,9	590	Pinus sylvestris L.	X	+	+	+	-	+	-
I	2	Лейнефелде	Германия	51°19'	10°22'	450	6,8	780	Fagus sylvatica L.	Л	+	+	+	-	-	-
I	3	Хайних	Германия	51°04'	10°27'	445	6,8	780	Picea abies (L.) H. Karst	X	+	-	+	-	+	-
I	3	Хайних	Германия	51°04'	10°27'	445	6,8	780	Fagus sylvatica L.	Л	+	+	+	-	-	-
I	3	Хайних	Германия	51°04'	10°27'	445	6,8	780	Acer pseudoplatanus L.	Л	+	+	+	-	-	-
I	3	Хайних	Германия	51°04'	10°27'	445	6,8	780	Fraxinus excelsior L.	Л	+	+	+	-	-	-
I	4	Гампель	Швейцария	46°18'	7°44'	800	9,6	604	Larix decidua Mill.	X	+	-	-	-	+	-
I	4	Гампель	Швейцария	46°18'	7°44'	800	9,6	604	Picea abies (L.) H. Karst	X	+	-	-	-	+	-
I	5	Ренон	Италия	46°36'	11°28'	1730	3,8	1008	Picea abies (L.) H. Karst	X	+	+	+	-	+	-
I	5	Ренон	Италия	46°36'	11°28'	1730	3,8	1008	Pinus cembra L.	X	+	+	+	-	+	-
I	6	Коллелонго	Италия	41°50'	13°35'	1560	6,3	1180	Fagus sylvatica L.	Л	+	+	+	-	-	-
II	7	Игарка	Россия	67°28'	86°34'	20	-8,2	494	Betula pubescens Ehrh.	Л	+	-	-	-	-	-
II	8	Туруханск	Россия	65°47'	85°57'	35	-6,3	546	Betula pubescens Ehrh.	Л	+	-	-	-	-	-
II	9	Зотино	Россия	60°41'	89°19'	90	-3,7	493	Betula pubescens Ehrh.	Л	+	-	+	-	+	-
II	9	Зотино	Россия	60°41'	89°19'	90	-3,7	493	Populus tremula L.	Л	+	-	+	-	-	-
II	9	Зотино	Россия	60°41'	89°19'	90	-3,7	493	Pinus sylvestris L.	X	+	+	+	-	+	-
II	9	Зотино	Россия	60°41'	89°19'	90	-3,7	493	Picea obovata L.	X	+	-	+	-	-	-
II	9	Зотино	Россия	60°41'	89°19'	90	-3,7	493	Abies sibirica L.	X	+	-	-	-	-	-
II	10	Красноярск	Россия	56°01'	85°56'	536	1,6	491	Betula pendula Roth.	Л	+	-	-	-	-	-
II	10	Красноярск	Россия	56°01'	85°56'	536	1,6	491	Larix sibirica Ledeb.	X	-	+	-	-	+	+
II	10	Красноярск	Россия	56°01'	85°56'	536	1,6	491	Pinus sylvestris L.	X	-	+	-	-	+	+
II	11	Минусинск	Россия	54°22'	89°55'	319	1,9	300	Larix sibirica Ledeb.	X	+	+	-	-	+	-
II	11	Минусинск	Россия	54°22'	89°55'	319	1,9	300	Pinus sylvestris L.	X	+	-	-	-	+	+
II	11	Минусинск	Россия	54°22'	89°55'	319	1,9	300	Betula pendula Roth.	Л	+	-	-	-	+	-
II	12	Горно-Алтайск	Россия	51°58'	85°58'	290	2,7	600	Betula pendula Roth.	Л	+	-	-	-	-	-
II	13	Монгун-Тайга	Россия	49°23'	87°24'	2250	-2,8	150	Larix sibirica Ledeb.	X	+	+	-	-	+	-
II/III	14	Тура	Россия	64°16'	100°9'	589	-9,0	370	Larix gmelinii (Rupr.) Rupr.	X	+	+	-	+	+	+
II/III	14	Тура	Россия	64°16'	100°9'	589	-9,0	370	Picea obovata Ledeb.	X	+	+	-	+	+	-
II/III	14	Тура	Россия	64°16'	100°9'	589	-9,0	370	Betula pubescens Ehrh.	Л	+	-	-	+	+	-
III	15	Якутск	Россия	62°08'	128°39'	230	-10,4	238	Larix cajanderi Mayr.	X	+	+	-	-	+	-
III	16	Спасская Падь	Россия	62°15'	129°37'	220	-9,8	233	Pinus sylvestris L.	X	+	+	-	-	+	-
III	17	Таймыр	Россия	70°	103°	100	-12,7	260	Larix gmelinii (Rupr.) Rupr.	X	+	-	-	-	+	-
III	18	Индигирка	Россия	69°	148°	200	-13,7	207	Larix cajanderi Mayr.	X	+	-	-	-	+	-

Данные внутрисезонной динамики соотношения изотопов углерода ($^{13}C/^{12}C$) в годичных кольцах были получены в Институте биогеохимии Макса Планка (Йена, Германия) с помощью метода сканирования годичных колец, используя лазерную абляцию и масс-спектрометрию (Schulze et al., 2004). Исследовалось по пять деревьев хвойных и лиственных видов на участках в России, Германии, Италии и Швеции.

Измерение $\delta^{13}C$ с погодичным разрешением для деревьев лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr + $\delta^{18}O$.), 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). Измерение стабильных изотопов углерода и кислорода проводилось при помощи масс-спектрометра Дельта С фирмы Финниган, Бремен, Германия, соединенного с элементным анализатором (EA-1110, Италия). $\delta^{13}C$ и $\delta^{18}O$ рассчитывалось согласно стандартному уравнению:

$$\delta_{\text{образца}} (‰) = (R_{\text{образца}}/R_{\text{стандарта}}-1)1000, \qquad (1)$$

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

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 годичных колец деревьев оценивали с помощью t-теста. Для статистической обработки данных сезонного формирования годичных колец хвойных был использован пакет в программной среде R – CAVIAR (Rathgeber et al., 2018), предназначенный для проверки, визуализации и обработки данных ксилогенеза.

Анализ влияния климатических факторов на погодичную изменчивость ширины годичных колец, соотношения стабильных изотопов углерода и кислорода в древесине/целлюлозе годичных 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 (http://meteo.ru/data) или с сайта Королевского метеорологического института Голландии (https://climexp.knmi.nl). Расчеты проводились в программе Statistica (Боровиков, 1997) и программной среде R (R Core Team, 2019).

В работе был применен модифицированный алгоритм имитационной модели роста древесных растений Ваганова-Шашкина (Ваганов, Шашкин, 2000) – VS-осциллограф (Тычков и др., 2012; Shishov et al., 2016).

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

I Исследование различных параметров годичных колец сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), ели европейской (*Picea abies* (L.) H. Karst.) и сосны кедровой европейской (*Pinus cembra* L.) (Табл. 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 $\delta^{13}C$ в годичных кольцах деревьев с различными темпами роста; и (4) установить степень влияния условий текущего и предшествующего года на параметры годичных колец.

Исследование было проведено на трех участках: в Швеции (FLA), Германии (HAI) и Италии (REN). 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. 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 участков влияет, главным образом, температура воздуха.

Сопоставление ширины годичных колец (абсолютных значений в мм) ели европейской со средним значением $\delta^{13}C$ (‰) показало общую тенденцию (Рис. 2). 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 $\delta^{13}C$ у ели из Италии могут указывать на водный стресс в течение сезона роста.

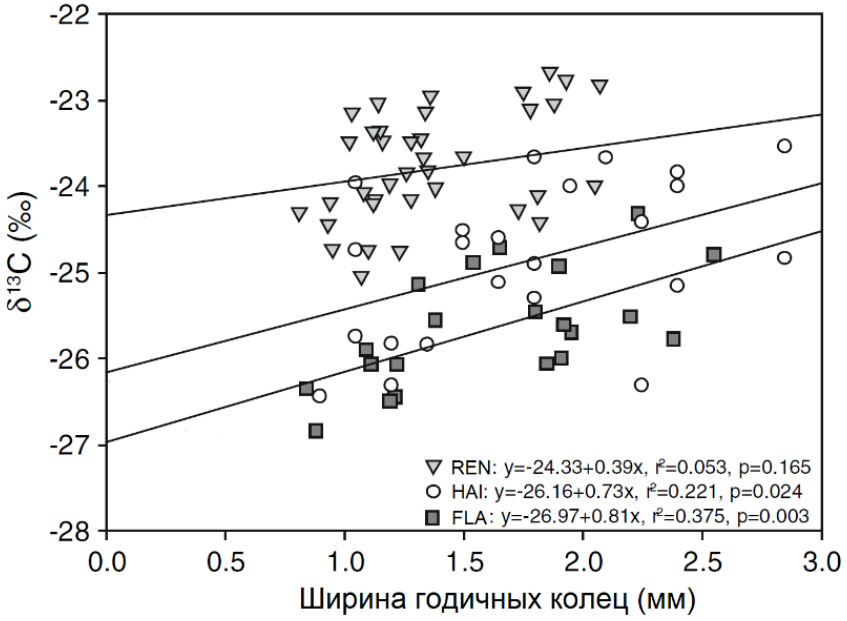

Рисунок 2. Зависимость соотношения изотопов углерода в годичных кольцах ели европейской от радиального прироста: REN – Италия, HAI – Германия, FLA – Швеция.

Сопоставление внутрисезонной динамики различных параметров годичных колец ($\delta^{13}C$, *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 $\delta^{13}C$ 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 $\delta^{13}C$ 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 $\delta^{13}C$ изменяются и коррелируют с *GPP* и климатическими условиями роста. Согласно гипотезе, что запасающие углеводы больше используются при формировании широких колец, чем узких, различия $\delta^{13}C$ 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 $\delta^{13}C$ от ($\delta^{13}C$ – 1). 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.

Изучение взаимосвязи между параметрами годичных колец и $\delta^{13}C$, а также их связи с климатическими условиями для трех участков, 22 лет и 760 отдельных наблюдений, показало, 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 $\delta^{13}C$ 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 ^{o}C. Как показали результаты данного этапа исследования, длительные изменения прироста годичных колец и максимальной плотности древесины имеют как видовую так и локальную (разные условия произрастания) специфику.

II 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 годичных 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.). 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.

Распределение измеренных и расчетных параметров вдоль двух главных компонент был использован для установления сходства между хронологиями (Рис. 3).

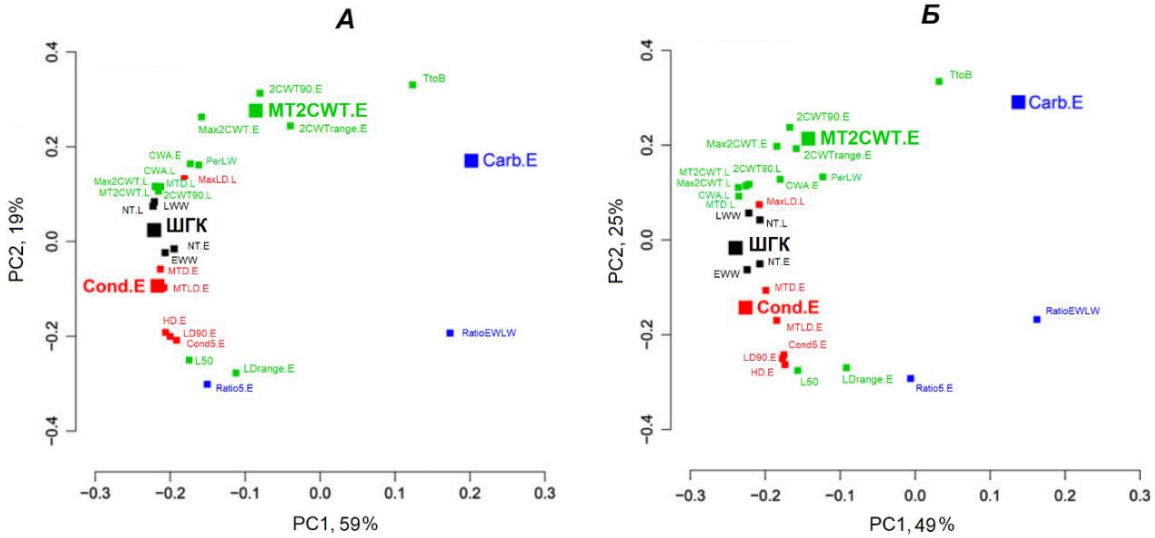

Рисунок 3. Распределения анатомических параметров годичных колец лиственницы европейской (*А*) и ели европейской (*Б*), полученное методом главных компонент (PCA). Параметры представляют четыре функциональные группы (черные – интенсивность роста, красные – гидравлическую проводимость, зеленые – безопасность водопроведения и механическую прочность, синие – затраты на строительство проводящей системы).

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 годичных колец исследуемых видов содержится сигнал схожий с тем, который зафиксирован в изменчивости ШГК. Исключение составил параметр Carb.E.

Дендроклиматический анализ был проведен путем расчета коэффициентов корреляции Пирсона между обобщенными хронологиями параметров годичных 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 получен с помощью AET-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, MTWALL.E and Carb.E). Результаты анализа показали, что параметры годичных колец фиксируют смешанный сигнал (при $p < 0.05$) (Рис. 4). В целом для годичных колец лиственницы европейской и ели европейской в Швейцарских Альпах было обнаружено, что расчетные параметры трахеид, описывающие эффективность водопроведения, имеют высокую пластичность (то есть высокую погодичную вариабельность), согласованность между индивидуальными деревьями, и высокую корреляцию с величиной годичного прироста. Засушливые условия в течение сезона роста вызывают повышение «стоимости на строительство» проводящей системы, обеспечивая гидравлическую безопасность, и при этом подавляют рост и эффективность водопроведения.

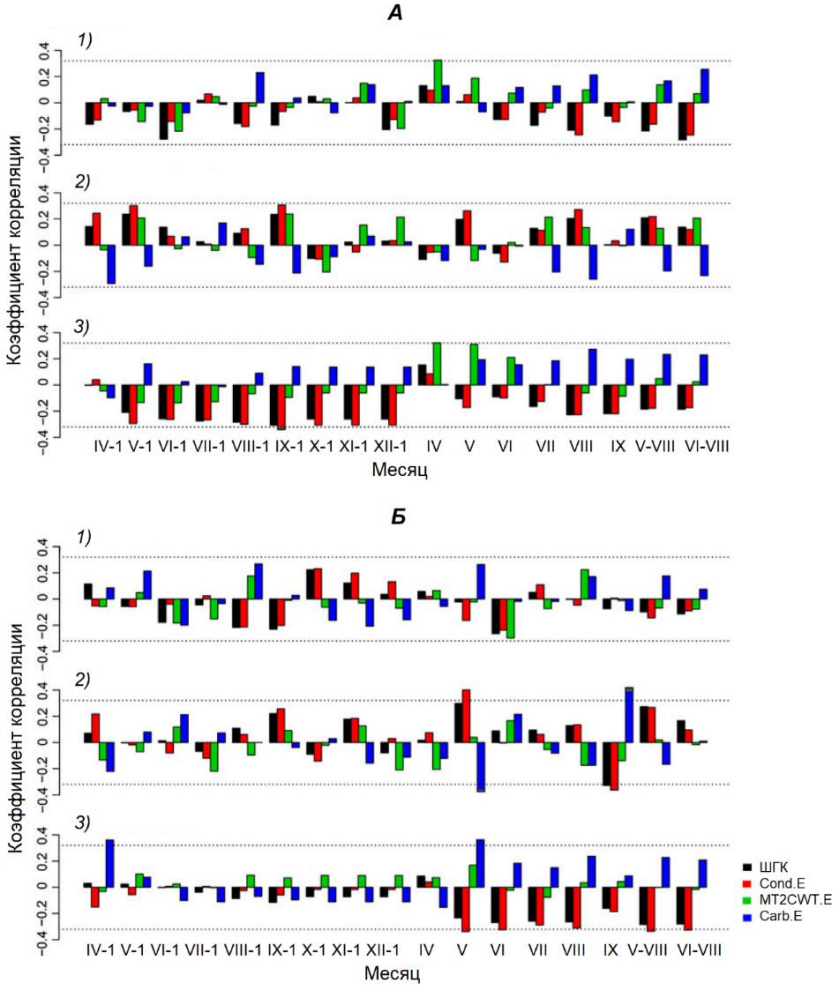

Рисунок 4. Коэффициенты корреляции параметров годичных колец лиственницы европейской (*А*) и ели европейской (*Б*) с температурой воздуха (*1*), количеством осадков (*2*), и дефицитом влажности почвы (*3*) с апреля по декабрь предшествующего года, и с апреля по сентябрь текущего, а также в среднем за период с мая по август и с июня по август текущего года. Расчеты проведены для периода с 1960 по 2010 г. Пунктирной линией обозначены критические значения коэффициентов при $p < 0.05$.

III Сопоставление изменчивости радиального прироста, плотности древесины и соотношения изотопов углерода в годичных кольцах бука европейского в умеренном и средиземноморском климате позволило выявить лимитирующие рост факторы, а также определить влияние факторов среды неклиматической природы.

Климатически обусловленные изменения ширины годичных 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 межсериальной 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 годичного кольца, как было отмечено ранее для лиственных видов (Kozlowski, Pallardy, 1997).

Для участка COL (Табл.1) в центральной части Италии характерно основное выпадение осадков в осеннее - зимний период, что обусловливает 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. 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.

Деревья бука, произрастающие в HAI и LEI (Табл.1), 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.

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.

Соотношение изотопов углерода в годичных кольцах бука значительно варьировало между деревьями, и изменялось в пределах от –30.5 ‰ до –25.5 ‰. Важно отметить, что деревья в лесах, где проводятся рубки ухода, с высокой

плотностью насаждения и одновозрастной структурой имеют более высокие значения $\delta^{13}C$ относительно их размера крон, чем деревья в разновозрастных древостоях в тех же условиях произрастания. Это обусловило более высокие значения $\delta^{13}C$ для участка LEI (–25.27 ‰ ± 1.59) и COL (–25.20 ‰ ± 0.54), чем для HAI (–26.14 ‰ ± 1.39).

Особый вопрос в интерпретации данных соотношения изотопов углерода представляет участие запасающих веществ в формировании древесины годичных колец. Расчетные (смоделированные) данные $\delta^{13}C$ ассимилятов на участке HAI показали расхождения с сезонным трендом $\delta^{13}C$ 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 $\delta^{13}C$ ассимилятов повышалось, а в древесине – понижалось, достигнув в середине сезона значений, на 2 ‰ ниже, чем у ассимилятов. В конце сезона роста $\delta^{13}C$ ассимилятов возросло, а в древесине осталось прежним, указывая на то, что текущие ассимиляты не были немедленно использованы на построение ксилемы годичных колец в конце сезона роста. В 2003г. древесина в самом начале сезона роста, как и в 2002 г., была обогащена ^{13}C, что указывает на использование запасенных с прошлого года углеводов для формирования ксилемы. Расчетное соотношение изотопов углерода ассимилятов в течение сезона постоянно увеличивалось, достигнув максимальных значений в августе, в то время как $\delta^{13}C$ в древесине оставалось постоянным, осенью наблюдалось такое же расхождение, как и для влажного 2002 г. Сопоставление смоделированных значений $\delta^{13}C$ ассимилятов и измеренных данных $\delta^{13}C$ в древесине годичных колец показало, что около 30–40% годичного кольца в той или иной степени обусловлено участием запасенных веществ и перераспределением текущих продуктов фотосинтеза (то есть 10–20% вначале сезона роста испытывает влияние резервов, и 10–20% в конце сезона роста не использует весь пул ассимилятов, запасая их на следующий год).

В целом, различные параметры годичных колец (ШГК, плотность древесины, $\delta^{13}C$) откликаются на различные климатические факторы в течение сезона роста и могут дополнять друг друга в дендроклиматическом анализе. 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.

IV Сопоставление изменчивости радиального прироста, анатомических параметров ксилемы, плотности древесины и соотношения изотопов углерода в годичных кольцах 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 (HAI, Германия, Табл. 1) позволило выявить видовые особенности их отклика на климатические факторы (Брюханова и др., 2010).

Было установлено, что плотность древесины бука изменяется в диапазоне 379–988 мг/см^3, клена – 427–722 мг/см^3, ясеня – 241–779 мг/см^3 (Рис. 5).

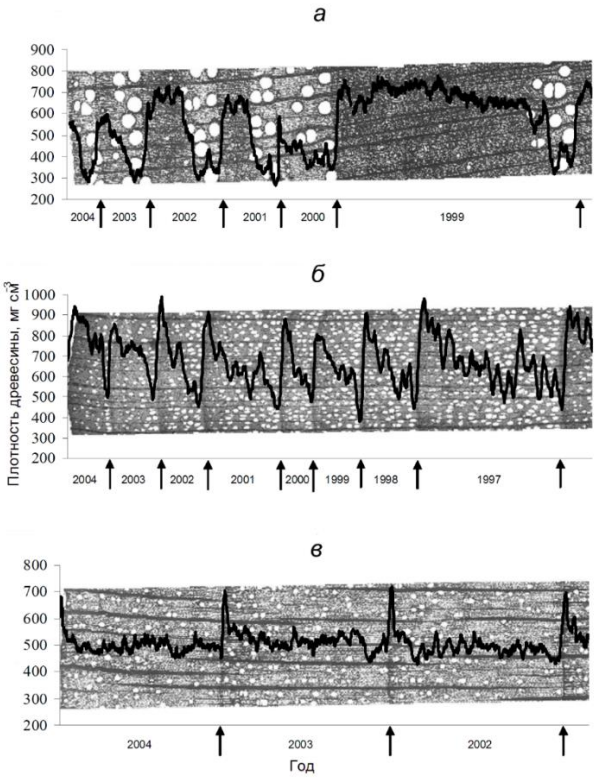

Рисунок 5. Профили плотности древесины годичных колец исследуемых видов: *а* – ясень обыкновенный (кольцесосудистая древесина); *б* – бук европейский (рассеяннососудистая древесина); *в* – клен ложноплатановый (рассеяннососудистая древесина). Стрелками указаны границы годичных колец.

Если сравнивать погодичные изменения ширины годичных колец у трех исследуемых видов, следует отметить отсутствие синхронности, тогда как погодичная изменчивость соотношения изотопов углерода выявляет общий характер, несмотря на различия в абсолютных значениях $\delta^{13}C$ (Табл. 2).

Таблица 2.
Средние среднеквадратичные вариации $\delta^{13}C$ в годичных кольцах исследуемых видов.

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

Внутрисезонные изменения соотношения изотопов углерода в годичных кольцах исследуемых видов схожи для 2001, 2003 и 2004 гг. и имеют высокие коэффициенты корреляции. Исключением является только 2000, когда внутрисезонные изменения $^{13}C/^{12}C$ имеют общий характер у клена и бука и отличаются у таковых для ясеня, и 2002 г., когда, наоборот, ясень и бук

показывают весьма схожую внутрисезонную динамику $\delta^{13}C$, а клен – существенно отличающуюся.

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. 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, то есть плотность древесины увеличивается, а $\delta^{13}C$ уменьшается. Для клена статистически значимой связи между изменениями плотности древесины и $\delta^{13}C$ 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, 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 (Рис. 6). Полученные данные подтвердили данную гипотезу для исследуемых видов, с наивысшей связью для деревьев клена и бука, и более слабой – для деревьев ясеня.

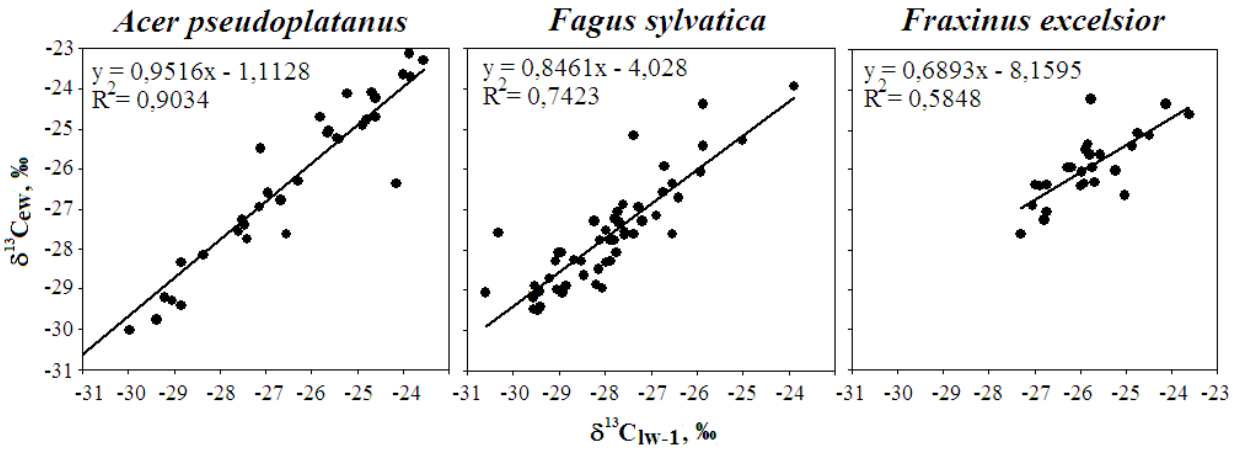

Рисунок 6. Зависимость соотношения изотопов углерода в ранней древесине годичного кольца ($\delta^{13}C_{ew}$) от соотношения изотопов углерода в поздней древесине предыдущего годичного кольца ($\delta^{13}C_{lw-1}$) ясеня (*Acer pseudoplatanus*), бука (*Fagus sylvatica*) и клена (*Fraxinus excelsior*).

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 $\delta^{13}C$ у трех исследуемых видов, так и сходство во внутрисезонных изменениях соотношения изотопов углерода. Полученные данные $^{13}C/^{12}C$ 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 значимо различается.

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

I *Для зоны северной тайги* (64°18' с.ш. 100°11' в.д., 589 м н.у.м.) проводились исследования лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.), произрастающей в зоне распространения многолетне-мерзлотных грунтов в Средней Сибири на участках, отличающихся по гидротермическому режиму почвы. Отбор образцов (кернов) проводился в течение 2007–2008 гг. и 2011–2014 гг. с конца мая по конец августа. Результаты наблюдений подтвердили определяющее влияние температуры и влажности почвы, а также глубины деятельного горизонта почвы на начало и продолжительность фаз формирования ксилемы лиственницы. Деревья, произрастающие в разных топоэкологических условиях, характеризуются различной скоростью образования клеток, их растяжения и лигнификации клеточных стенок трахеид, с расхождением в продолжительности каждой фазы от 5 до 21 дня. Выбранный район исследования и полученные для него данные существенно расширяют знания о возможных изменениях продуктивности лиственничных насаждений криолитозоны Средней Сибири, а также позволяют составить прогноз ее динамики в связи с текущими и ожидаемыми климатическими изменениями.

Для зоны южной тайги на базе государственного природного заповедника «Столбы» (55°53′ с. ш., 92°46′ в. д., 536 м н.у.м.) было исследовано сезонное формирование годичных колец лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb., хвойного листопадного) и сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L., хвойного вечнозеленого вида), произрастающих в низкогорном (LAL) и среднегорном (NAR) поясе южной тайги, что обуславливает различный температурный режим территории.

Анализ фенологии камбиальной активности подтверждает 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. 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 показали как видовую специфичность, так и влияние условий произрастания на рост сосны обыкновенной и лиственницы сибирской вдоль высотного трансекта.

К полученным данным для сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) была применена модель Ваганова-Шашкина (Ваганов, Шашкин, 2000). Период калибровки был выбран с 2000 по 2014 г. Данный период выбран для того, чтобы исключить смешанный климатический сигнал, вызванный относительным повышением температуры воздуха, по сравнению с предыдущими годами. Для калибровочного периода нами была получена значимая положительная корреляция между исходной древесно-кольцевой хронологией и смоделированной кривой роста (R = 0.52, p < 0.005), и синхронностью 78.6 %. Анализ средней интегральной скорости роста показал, что в среднем сезон роста для данного вида деревьев начинается на 135 день (15 мая) и заканчивается на 270 день (конец сентября). Продолжительность сезона роста составляет 135 дней.

Данные результаты совпадают с полученными ранее, 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 различаются не более чем на 10 дней.

Анализ средних частных скоростей роста, зависящих от температуры и влажности почвы, показал, что для данного местообитания рост сосны лимитируется температурой (Рис. 7) в течение всего периода роста.

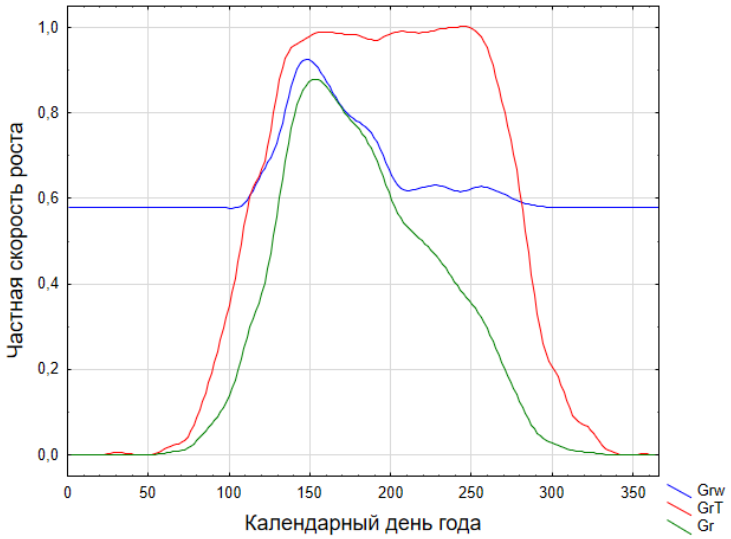

Рисунок 7. Средние частные скорости роста сосны обыкновенной в зависимости от температуры (*GrT*) и влажности почвы (*Grw*), полученные для периода с 2000 по 2014 г.

Для зоны лесостепи (Малая Минуса, 53°43′ с.ш., 91°47′ в.д., 251 м н.у.м) были получены данные сезонного роста сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в разновозрастном древостое для деревьев двух возрастных групп (30 и 95 лет). Начало камбиальной активности в сторону ксилемы у двух групп было синхронным и наблюдалось с 11 апреля (Рис. 8 *А*). Продолжительность камбиальной активности составила 110 дней, со средним количеством клеток в зоне в этот период, равным 10. Максимальная активность камбиальной зоны молодых деревьев наблюдалась на две недели раньше (18 мая), по сравнению со старыми (2 июня), в это же время появились первые клетки ксилемы в зоне растяжения (Рис. 8 *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.

Появление клеток в зоне первичной лигнификации и утолщение клеточных стенок наблюдалось с 8 мая у молодых деревьев, и с 16 мая у старых деревьев, с максимумом 7 и 28 августа соответственно (Рис. 8 *В*).

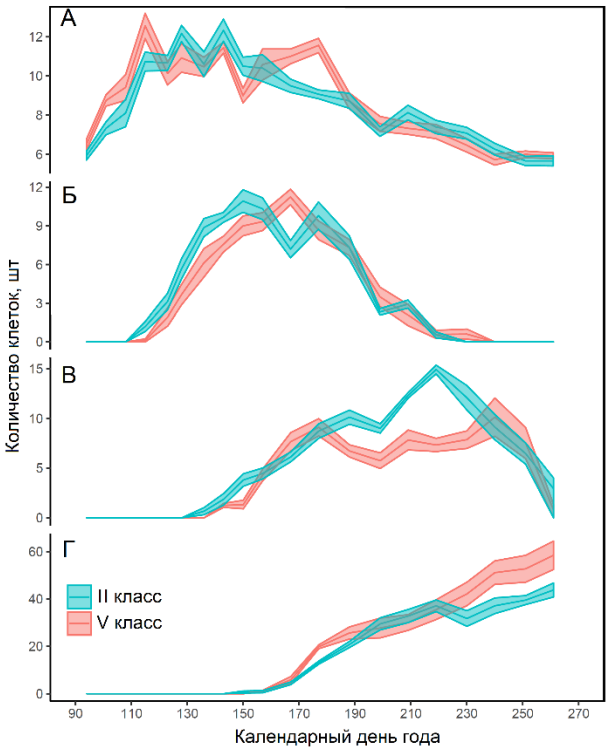

Рисунок 8. Усредненное количество клеток (± стандартная ошибка) в различных зонах годичного кольца сосны обыкновенной II (красный) и V (синий) классов возраста в течение сезона роста. *А* – камбиальная зона; *Б* – зона растяжения клеток; *В* – зона первичной лигнификации клеточной стенки; *Г* – зона зрелых трахеид.

Появление зрелых трахеид с полностью сформированной вторичной клеточной стенкой в ранней древесине было синхронным для всех исследуемых групп и зарегистрировано в начале июня. Максимальное количество клеток (до 60) в этой зоне наблюдалось для сосны V класса возраста (Рис. 8 *Г*). Но если рассматривать количество сформированных клеток как процент от их общего числа в кольце, следует отметить высокую скорость формирования трахеид сосны II класса возраста, около 80% годичного кольца которой было сформировано до начала августа.

Сравнение усредненных для двух возрастных групп трахеидограмм для 2014 г. показала следующее: динамика радиальных размеров клеток по годичному кольцу практически одинакова для обеих групп, их максимальные размеры практически не отличаются (43–44 мкм) и приходятся на первую треть продуцированных в сезоне трахеид. 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).

Максимальных значений толщина клеточной стенки у молодых деревьев достигает раньше и значение больше, чем у деревьев большего возраста (6.2 мкм по сравнению с 5.5 мкм соответственно). Клетки с утолщенными стенками в годичных кольцах молодых деревьев продуцируются в тот интервал сезона, когда отмечаются наибольшие расхождения между группами в интегральных кривых роста.

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.

II Денроклиматические исследования (извлечение климатического сигнала из ширины годичных 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; Meko, 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.

Исследования климатической обусловленности изменчивости радиального прироста и изотопного состава годичных колец хвойных и лиственных видов деревьев, произрастающих в условиях средней тайги Центральной Сибири (участок Зотино, Табл. 1) позволили: 1) рассмотреть какие климатические факторы и в какой степени оказывают влияние на параметры годичных колец, и 2) провести сравнительный анализ их погодичной изменчивости при одинаковых погодных условиях.

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 межсериального 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, $p < 0.05$).

Расчет коэффициентов корреляции остаточных хронологий со среднемесячными климатическими переменными за общий период для всех видов (с 1941 по 1998 г.) показал, что на погодичную вариабельность радиального прироста влияет главным образом температура июня (коэффициенты корреляции равны 0.41, 0.37, 0.40, 0.44 для ели, пихты, осины и березы, соответственно, $p < 0.05$). Следует отметить влияние количества осадков марта на радиальный прирост годичных 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. 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.

Анализ климатического сигнала в изотопном составе годичных колец показал довольно слабые значения корреляций по сравнению с шириной годичных колец. Для анализа использовались только три хронологии (для сосны, березы и осины), что обусловлено их длинной (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.

Сравнивая погодичные изменения соотношения изотопов углерода исследуемых видов, следует отметить их заметную синхронность (Рис. 9).

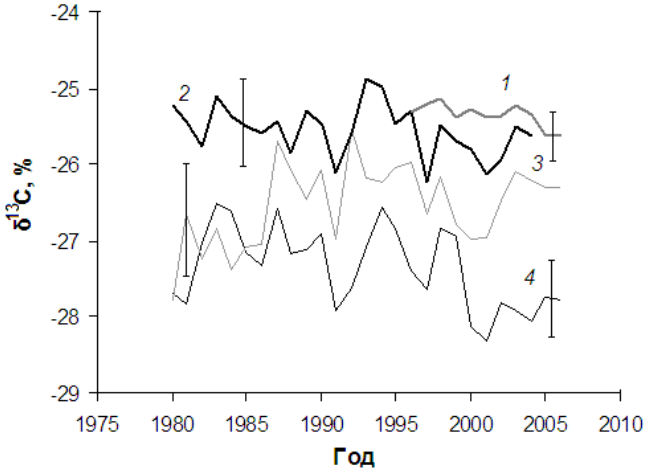

Рисунок 9. Многолетние изменения соотношения изотопов углерода в годичных кольцах ели (*1*), сосны (*2*), осины (*3*) и березы (*4*).

Коэффициенты корреляции между $\delta^{13}C$ 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 3 приведены средние значения $\delta^{13}C$ для годичных 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 годичных кольцах у разных деревьев одного вида характерны для *Betula pubescens* (до 6‰), для *Populus tremula* и *Pinus sylvestris* он составляет 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.

Корреляция между изменчивостью прироста и изотопного состава у всех исследуемых видов незначима и отрицательна (для березы –0.35, для осины –0.39, для сосны –0.21, $p > 0.05$), что, вероятно, связано с разной сезонной динамикой

клеточного роста годичных колец и использованием запасных и текущих ассимилятов.

Таблица 3.
Средние среднеквадратичные вариации $\delta^{13}C$ в годичных кольцах исследуемых видов (Брюханова и др., 2011)

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

В качестве примера были выбраны два года, 1989 – с дефицитом увлажнения в первой половине сезона и 1991 – с оптимальным увлажнением. 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.

Данные по использованию резервных ассимилятов в формировании древесины годичных колец в начале сезона роста (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. Сопоставление таких данных для четырех исследуемых видов показало значительную вариабельность. Значения коэффициентов корреляции составили 0.76, 0.60, 0.45 и 0.20 для сосны, ели, осины и березы соответственно ($p < 0.05$).

Значимая синхронность в погодичных изменениях изотопного состава годичных колец сосны и двух лиственных пород сочетается с существенными различиями в сезонном изменении $^{13}C/^{12}C$. 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.

III Исследование анатомической структуры и изотопного состава годичных колец сосны обыкновенной разного возраста (200 и 20 лет) было основано на гипотезе, что деревья характеризуются возрастными особенностями, например, разной скоростью роста и различной чувствительностью к факторам окружающей среды, которые могут влиять на способность дерева регистрировать сезонный климатический сигнал. Исследования деревьев в разновозрастных древостоях или деревьев с разными скоростями роста 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.

Измерения ширины годичных колец и соотношения изотопов углерода были проведены для 1980–2003 гг. у старых деревьев и для 1999–2003 гг. у молодых деревьев (Рис. 10).

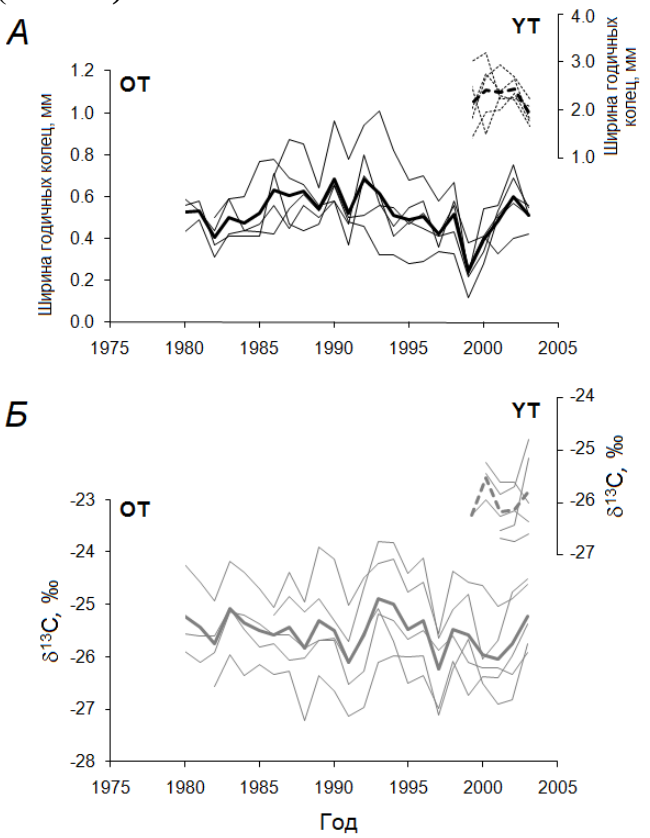

Рисунок 10. Хронологии по ширине годичных колец (*А*) и $\delta^{13}C$ (*Б*) для старых (OT) и молодых (YT) деревьев. Тонкими линиями представлены индивидуальные хронологии, толстой линией – средняя обобщенная хронология для каждого параметра/группы деревьев.

Ширина годичных 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 (OT) и 36.6 ± 5.7 мкм (YT), и толщиной клеточной стенки 3.7 ± 1.4 мкм.

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 (Рис. 11), чтобы сравнить характер изменения $\delta^{13}C$ в этих зонах у колец разной ширины для молодых и старых деревьев.

Результаты сравнения показали значимые различия для двух групп деревьев как вначале 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 $\delta^{13}C$ 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 $\delta^{13}C$ составила 0.2–3.0 % у старых и 0.5–3.9 % у молодых деревьев для разных лет роста.

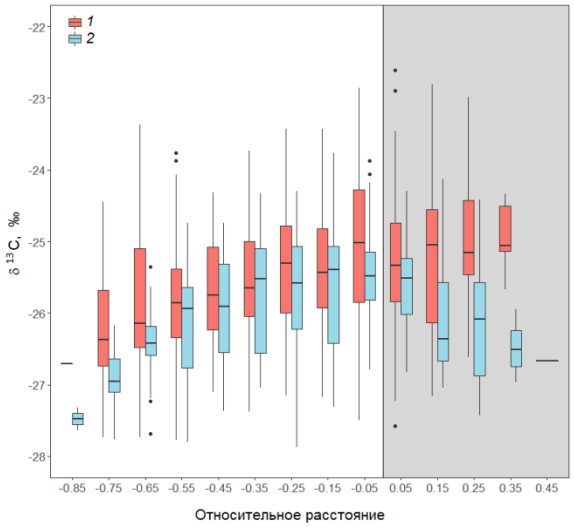

Рисунок 11. Внутрисезонное распределение $\delta^{13}C$ внутри годичных колец старых (*1*) и молодых (*2*) деревьев относительно границы между зонами ранней и поздней древесины (негативные значения – ранняя древесина, позитивные значения – поздняя древесина).

Для общего периода с 2000 по 2003 гг. внутрисезонные вариации $\delta^{13}C$, площади клеточной стенки трахеид и площади люмена были сопоставлены для двух групп деревьев. 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 $\delta^{13}C$ 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 гг. у старых деревьев), тогда как для влажных лет отмечался сглаженный ход $^{13}C/^{12}C$ (например, в 2001 г.). Однако в 2000 и 2002 гг. разные группы деревьев показали разный характер изменения соотношения изотопов углерода внутри годичных колец.

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 12, формирование клеток ксилемы и измеренного для них соотношения изотопов углерода занимает от 4 (в зоне ранней древесины) до 8 недель (в зоне поздней древесины).

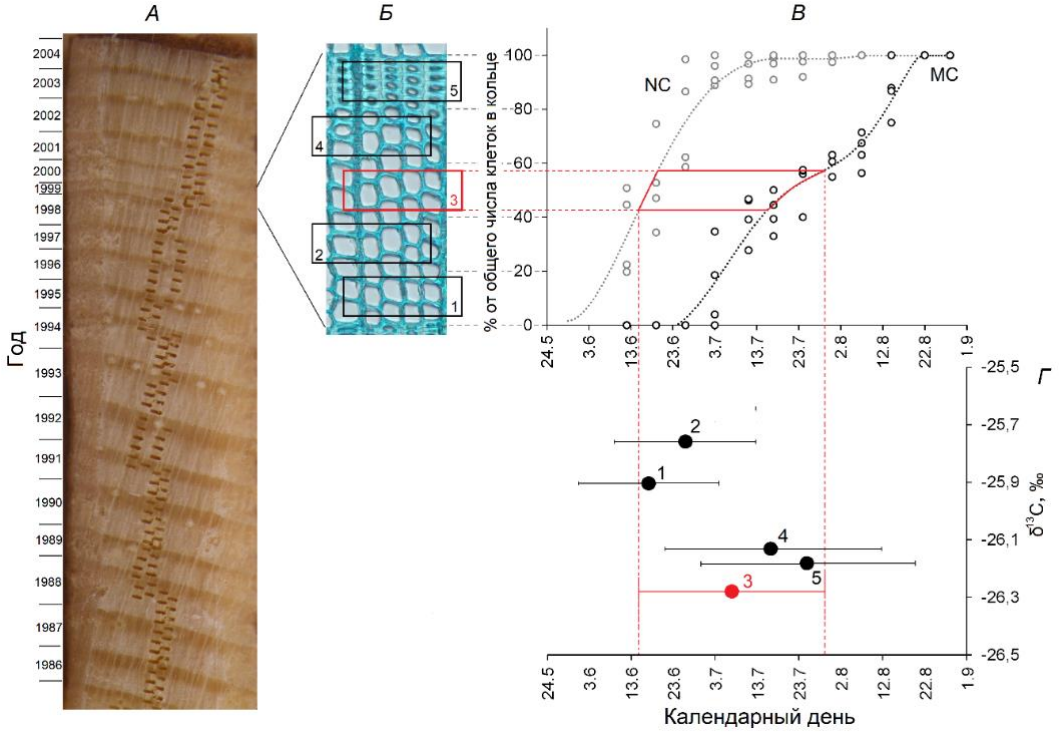

Рисунок 12. Приведение к абсолютной временной шкале сезонных измерений $\delta^{13}C$ через данные ксилогенеза. *А* – керн сосны обыкновенной (дерево №5, ОТ) с выжигами после проведения лазерной абляции; *Б* – фотография среза годичного кольца 2000 г. со схематичным положением выжигов; *В* – кривая появления 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 $\delta^{13}C$, привязанные к календарной дате.

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). Несмотря на короткий ряд данных для участка YT (всего 4 года), корреляция между соотношением изотопов углерода в годичных кольцах молодых деревьев с температурой воздуха оказалась значимой 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 годичных колец.

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.

IV 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. Гораздо меньше внимания было уделено покрытосеменным видам, что может быть также связано с методологическими сложностями их датировки в связи с особенностями анатомической структуры годичных 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 рост фактора в разных природных и климатических зонах. Исследование было проведено вдоль Центрально-Сибирского трансекта для шести участков (Табл. 1). 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).

Расчет коэффициентов корреляции индексированных хронологий со среднемесячными климатическими переменными показал, что на погодичную вариабельность радиального прироста «северных» участков (Игарка, Туруханск, Тура) и Зотино влияет, главным образом, температура июня (Рис. 13 *Б*) (коэффициенты корреляции равны 0.40, 0.48, 0.48, 0.31 ($p < 0.05$), соответственно). Значимой корреляции прироста березы для этих участков со среднемесячным количеством осадков не наблюдается. Отличные от других результаты показывают 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.

Сравнение хронологий между собой показало, что хронологии «северных» участков имеют близкую динамику погодичных изменений. 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.

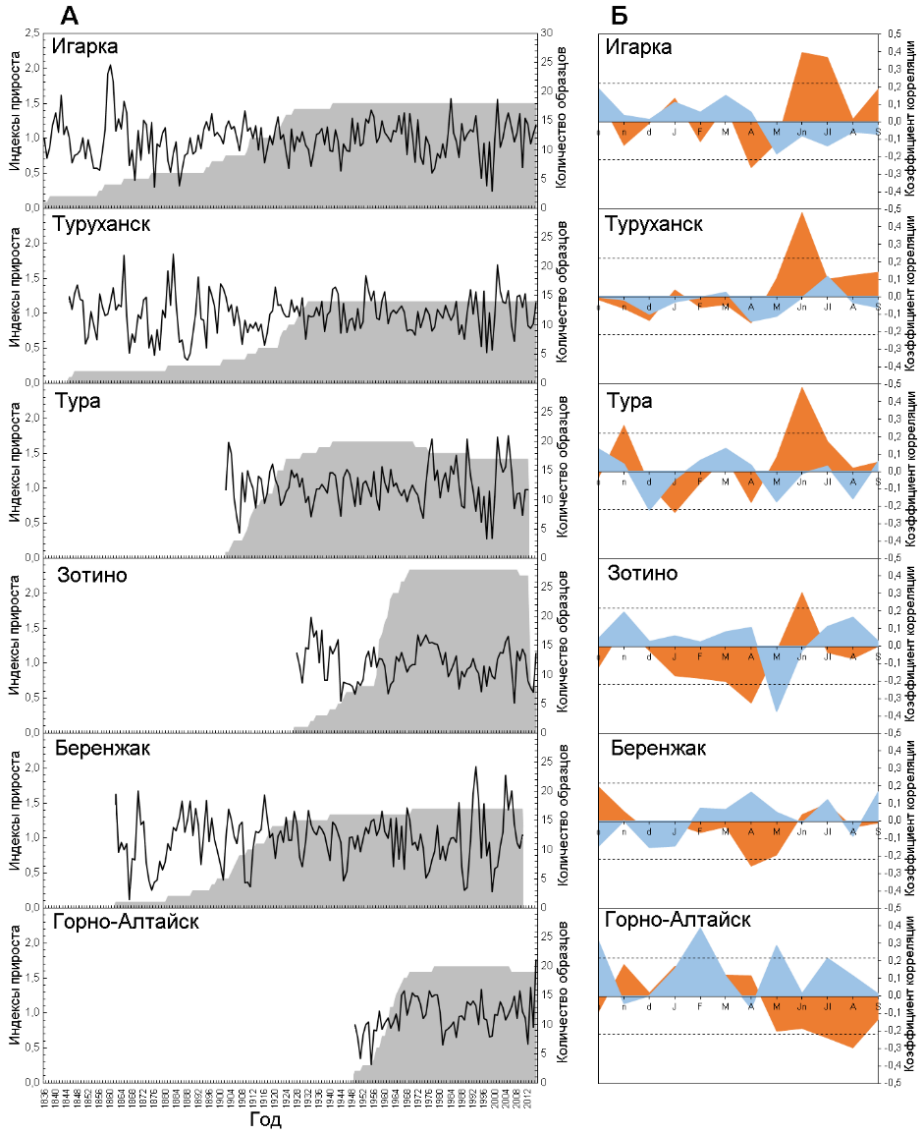

Рисунок 13. *А* – индексированные хронологии по ширине годичных колец березы (линии) и количество образцов (серая поверхность) для исследуемых участков; *Б* - коэффициенты корреляции хронологий по ширине годичных колец с климатическими параметрами (оранжевый – корреляция с температурой, синий – с количеством осадков), пунктирной линией обозначена значимость коэффициентов при $p < 0.05$.

Как известно, наибольшее влияние температуры на процессы роста деревьев отмечается на полярном пределе распространения лесной растительности, и уменьшается к югу, где, как правило, возрастает роль дефицита увлажнения. В результате проведенного 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. 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.

V Для высокогорных районов республики Тыва состояние исследований по дендроклиматологии представлено большим количеством работ, основанных как на использовании такого показателя как ширина годичного кольца, так и многопараметрических подходах (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) et al., 2019). Нет сомнения, что наиболее точную информацию о климатических условиях роста древесных растений можно получить при объединении измерений ширины годичных колец с показателями их анатомической структуры, в результате чего становится возможным установить более детальные связи роста деревьев с климатическими условиями с высоким временным разрешением.

Средний размер годичных колец деревьев лиственницы сибирской на участке Монгун-Тайга 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 мкм^2 и площадь клеточной стенки 383.04 ± 45.76 мкм^2. Результаты статистического анализа хронологий по ширине годичных колец показали, что прирост текущего года почти на 50% определяется условиями предшествующего года). Сравнение хронологий между собой показало, что хронология по ширине годичных 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* ($R = –0.08$, $p < 0.01$).

Ранее рядом авторов отмечено, что 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 годичных колец (Рис. 14).

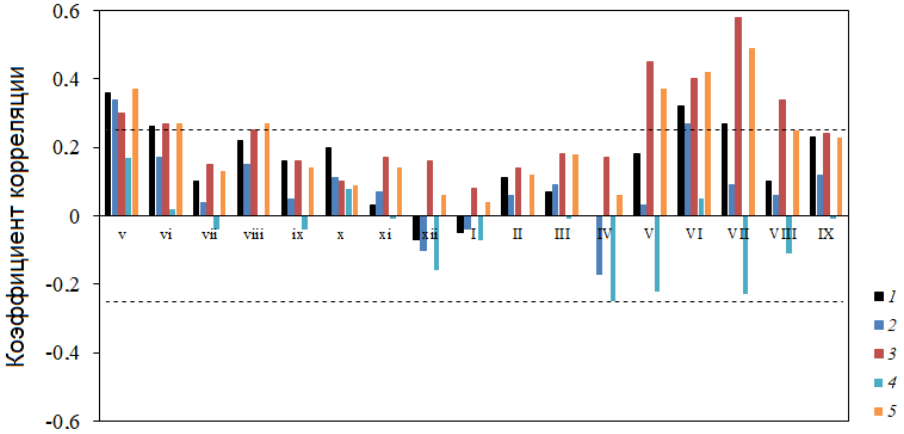

Рисунок 14. Коэффициенты корреляции хронологий параметров годичных колец лиственницы с ежемесячной температурой воздуха с мая предшествующего года по сентябрь текущего (*1* – ширина годичных колец, *2* – радиальный размер трахеид, *3* – толщина клеточной стенки, *4* – площадь клеточной стенки, *5* – площадь люмена). Пунктирными линиями обозначен уровень значимости при $p < 0.01$.

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 годичных колец.

Впоследствии исследованный набор данных был нами использован для ретроспективного (с 1695 г.) анализа радиального прироста лиственницы и анатомической структуры годичных колец (Fonti et al., 2013). Для этого внутригодичные 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.

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 годичных колец ($\delta^{13}C$, $\delta^{18}O$) 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 годичных колец, был различным во времени, 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).

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

I Проведенное исследование сезонного роста годичных колец лиственницы Гмелина на трех участках с различными гидротермическими условиями почвы в криолитозоне Средней Сибири подтвердило определяющее влияние температуры и влажности почвы, а также глубины деятельного горизонта на начало и продолжительность ксилогенеза лиственницы в зоне распространения многолетнемерзлых грунтов. Полученные результаты явились основанием для гипотезы, что исследуемые древостои могут быть выбраны в качестве модельных экосистем, представляющих три стадии прогрессирующей деградации мерзлоты (ДВ (долина водотока) - ПТ (поверхность надпойменной террасы) - БК (береговая

кромка) от менее к более глубокому оттаиванию). Для этого помимо радиального прироста деревьев, было проанализировано анатомическое строение ксилемы и соотношение изотопов углерода ($\delta^{13}C$) и кислорода ($\delta^{18}O$) в целлюлозе годичных колец лиственницы Гмелина для периода 2000–2009 гг.

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 годичных 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 г.), согласно метеоданным с метеорологической станции «Тура». 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.

За 10 исследуемых лет (с 2000 по 2009 г.) относительно узкие годичные кольца с небольшими трахеидами и узкой клеточной стенкой были сформированы на участках БК и ПТ в годы с неблагоприятными климатическими условиями. 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 и 600 мкм^2 соответственно), и площади люмена (895 и 975 мкм^2 соответственно) (Рис. 15 *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 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.

Соотношение изотопов углерода и кислорода в целлюлозе годичных колец за исследуемый период (2000–2009 гг.) показали достаточно схожую погодичную динамику (Рис. 15 *Б*). Менее негативные значения $\delta^{13}C$ (–23.89 ± 1.21 ‰ (среднее значение ± стандартная ошибка)) наблюдались у деревьев с береговой кромки, а наиболее негативные (–25.84 ± 0.84 ‰) – в долине временного водотока. Среднее значение $\delta^{13}C$ для деревьев с припойменной террасы составило –25.04 ± 1.09 ‰. Коэффициенты корреляции для этого параметра ($^{13}C/^{12}C$) между участками составили от 0.63 до 0.82 ($p < 0.05$). Для всех исследуемых участков было характерно наибольшее значение $\delta^{13}C$ для сухого 2006 г. и наименьшие значения – для более влажных лет (2001, 2007, 2008 гг., и за исключением БК, 2004 г.).

Средние значения $\delta^{18}O$ в целлюлозе годичных 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 $\delta^{18}O$ на участке ДВ составила 4‰. Корреляция соотношения изотопов кислорода в годичных кольцах исследуемых

деревьев между участками была положительной, но статистически значимой (R = 0.92, $p < 0.05$) только между ДВ и ПТ.

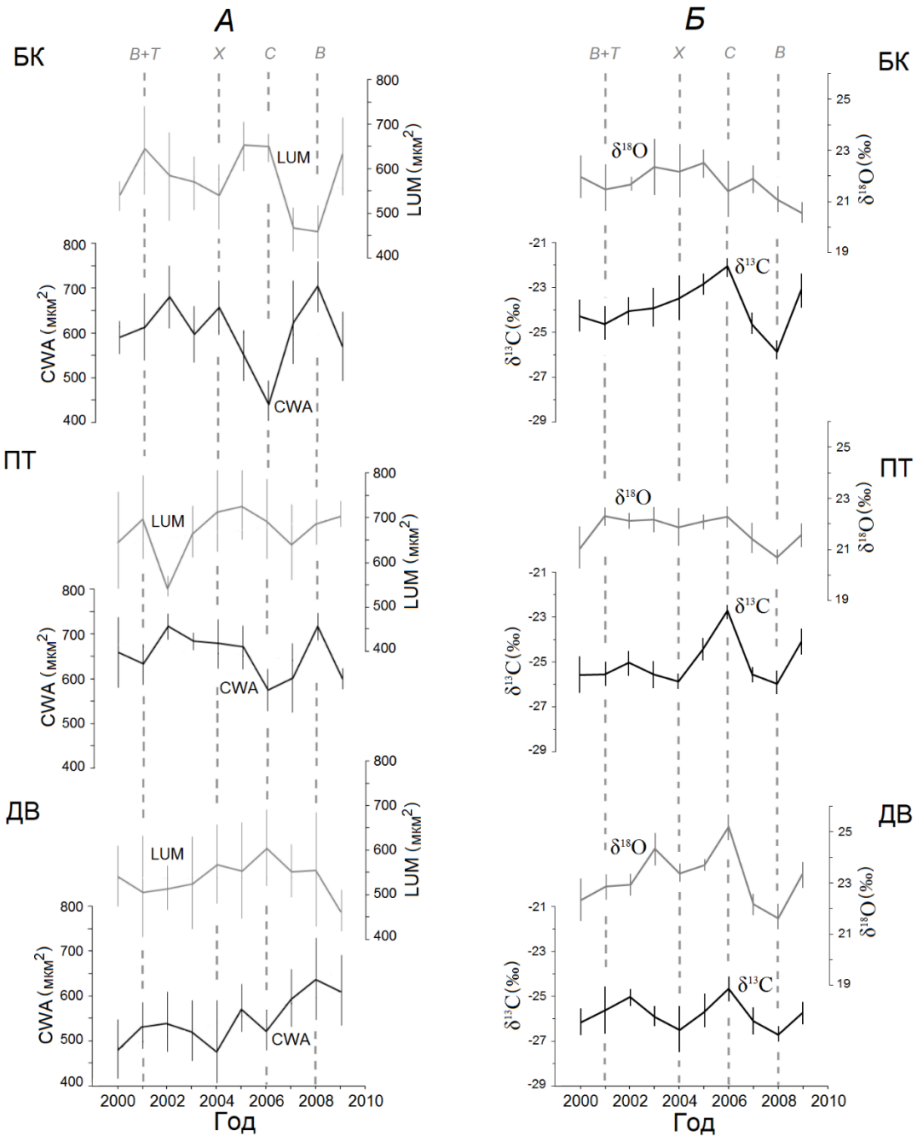

Рисунок 15. *А* – средние значения площади клеточной стенки (*CWA*) и площади люмена трахеид (*LUM*); *Б* – средние значения соотношения изотопов углерода ($\delta^{13}C$) и кислорода ($\delta^{18}O$) в целлюлозе годичных колец лиственницы Гмелина на трех исследуемых участках (БК – береговая кромка, ПТ – поверхность надпойменной террасы, ДВ – долина временного водотока). Вертикальными тонкими линиями обозначено стандартное отклонение. Пунктирные линии обозначают влажный и теплый (В + Т, 2001 г.), холодный (Х, 2004 г.), сухой (С, 2006 г.) и влажный (В, 2008 г.) сезоны роста.

В Табл. 4 приведены полученные результаты влияния факторов окружающей среды на физиологические параметры и структуру годичных 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 годичных колец, таких как площадь люмена и площадь клеточной стенки трахеид, а также изотопном составе целлюлозы ($\delta^{13}C$ и $\delta^{18}O$).

Таблица 4.
Изменение параметров годичных 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 годичных колец, CWA – площадь клеточной стенки, LUM – площадь люмена. ↑= увеличение, ↗ = небольшое увеличение, ↘ = небольшое понижение, ↓ = понижение

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

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 исчерпывается. Скорость изменения, однако, может варьировать в зависимости от мощности напочвенного покрова, который регулирует теплообмен между почвой и атмосферой.

II Исследования березовых древостоев (*Betula pubescens* Ehrh.) в криолитозоне Сибири и применение имитационной модели роста годичных колец Ваганова-Шашкина (Ваганов, Шашкин, 2000), позволили установить, 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. В отличие от 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 (Кнорре 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 одного из трех исследуемых участков 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 показали также специфические локальные связи величины радиального прироста с климатическими факторами. Это может быть обусловлено положением каждого участка над уровнем моря, когда при одинаковом количестве осадков испарение с поверхности почвы (или напочвенного растительного покрова) может быть различно, и 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 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. В условиях криолитозоны Центральной Сибири моделирование было успешно использовано для объяснения наблюдаемых закономерностей изменения роста деревьев березы пушистой с суточным разрешением и вклада каждого лимитирующего рост фактора в модификацию ШГК в течение вегетационного периода. Полученная информация позволяет оценить ожидаемое воздействие регионального потепления на рост годичных колец березы в локальном и региональном масштабах. Так, 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.

III Длительные изменения климата и краткосрочные экстремальные события вызывают широкий спектр структурных и функциональных реакций

годичных 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 годичных колец, анатомические параметры ксилемы и соотношение изотопов углерода $\delta^{13}C$ в целлюлозе годичных колец за период 1936–2012 гг.

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 годичных кольцах трех исследуемых видов также показало общую погодичную вариацию. Корреляция между видами варьировались от 0.46 (между березой и елью, $p < 0.05$) до 0.64 (между березой и лиственницей, $p < 0.05$).

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 $\delta^{13}C$ с температурой воздуха методом скользящих средних (30 лет с шагом 1 год). Лиственница Гмелина показывает устойчивый климатический сигнал как для ширины годичных колец, так и для соотношения изотопов углерода. При этом наибольшее влияние на прирост деревьев оказывает температура воздуха июня, тогда как $\delta^{13}C$ устойчиво зависит от температуры воздуха июля. В отличие от лиственницы, ель сибирская показывает смену отклика ШГК и $\delta^{13}C$ 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 годичных 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 XX столетия, и повышение коэффициентов корреляции между ШГК и температурой июня для последних нескольких десятилетий, тогда как $\delta^{13}C$ показывает устойчивый сигнал во времени, когда температура воздуха июля оказывает значимое влияние на изменчивость этого параметра.

Результаты анализа параметров годичных колец с индексом засушливости SPEI (Vicente-Serrano et al., 2010) указывают на усиление положительного влияния температур конца мая – начала июня на радиальный прирост лиственницы с повышением влажности сезона роста. 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 годичных колец березы, однако следует отметить некоторое повышение уровня сигнала и его смещение в сезоне примерно на две недели для более влажных лет. Такой результат говорит о том, что, несмотря на количество доступной влаги, температура воздуха является лимитирующим фактором для прироста ели сибирской и березы пушистой для данного региона.

Большой интерес представляло установить, как экстремальные погодные условия влияют на параметры годичных колец трех исследуемых видов. Для этого был применен подход, 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 Рис. 16 *А*, выделяются крайние значение для трех групп – сухие, холодные, а также влажные и теплые года. Для них были получены средние значения параметров годичных колец (Рис. 16 *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 $\delta^{13}C$ 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.

Результаты 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, годичные кольца, с большим размером сосудов и таким же (средним) размером трахеид.

Ель отличается реакцией на экстремальные сезоны роста от листопадных видов. Изменения анатомических параметров ксилемы данного вида меняются в узком диапазоне. При этом следует отметить значительный отклик соотношения изотопов углерода на меняющиеся условия среды.

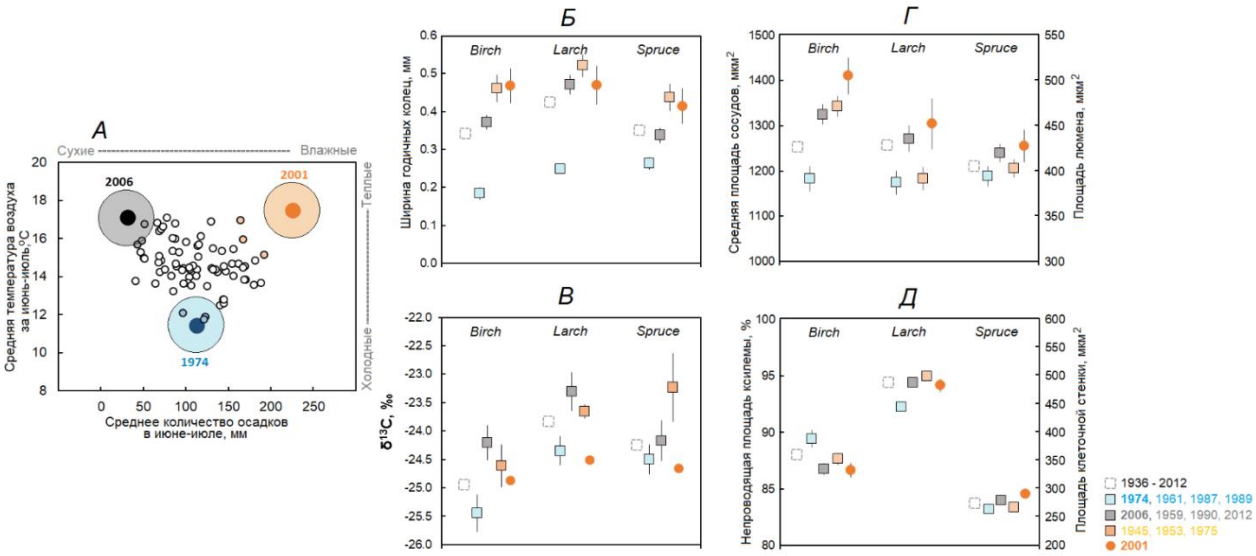

Рисунок 16. *А* – отношение средней температуры воздуха к сумме количества осадков в июне – июле для периода с 1936 по 2009 г. Большим черным кругом выделены сухие года (1959, 1990, 2012, с наиболее засушливым 2006 г.), синим – холодные года (1961, 1987, 1989 гг., с наиболее холодным 1974 г.), оранжевым – экстремальный (теплый и влажный) 2001 г. и годы, близкие к нему по условиям (1945, 1953, 1975 гг.); *Б* – ширина годичных колец; *В* – соотношение изотопов углерода $\delta^{13}C$; *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 г. (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.

Таким образом, анализ изменчивости параметров годичных колец лиственного и хвойных видов деревьев позволяют сделать вывод о том, что, во-первых, береза пушистая в данных условиях произрастания наиболее чувствительна к экстремальным факторам среды по сравнению с хвойными видами, и, во-вторых, 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).

IV 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, 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. Динамика

именно этих показателей, а также соотношение ранней и поздней древесины в кольце представляют наибольший интерес для современных дендроклиматических исследований.

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

Анализ изменчивости радиального прироста всех видов деревьев за исследуемый период (1960–2011 гг.) показал как различную погодичную динамику, так и различные тренды, несмотря на схожие средние значения ширины годичных колец. 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*) 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*) (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).

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 трехеид для зоны ранней и поздней древесины.

Так, годичные кольца ели из Эвенкии и сосны из Спасской Пади характеризуются наименьшим размером люмена по сравнению с видами лиственницы (среднее значение ± стандартное отклонение для ранней и поздней древесины: ель – LD_{ew} = 21.8 ± 7.4 мкм, LD_{lw} = 4.3 ± 2.4 мкм, сосна – LD_{ew} = 28.3 ± 10.5 мкм, LD_{lw} = 6.1 ± 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 годичные 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 ± 10.1 мкм, LD_{ew} =44.1 ± 11.2 мкм соответственно).

Корреляционный анализ измеренных и расчетных параметров годичных колец исследуемых видов в среднем по кольцу, а также для ранней и поздней древесины показал, что радиальный прирост ели наименее связан с изменениями размеров анатомических параметров трахеид. 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, так же как и для лиственницы Каяндера из Якутии, связь анатомических параметров и ширины годичного кольца выражена сильнее, а для сосны из Спасской Пади следует отметить наивысшую корреляцию размеров трахеид с радиальным приростом. Таким образом, при благоприятных условиях изменения ширины годичных колец происходят вместе с увеличением размеров трахеид, их люмена и толщины клеточной стенки.

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. 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.

Анализ связи анатомических параметров годичных 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, 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, которые в последующем могут быть использованы на построение клеточных стенок трахеид.

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 г. 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.

ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

1. Впервые были получены данные соотношения изотопов углерода ($\delta^{13}C$) 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 $\delta^{13}C$ (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 годичных кольцах.
7. Анализ сезонного формирования годичных 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 годичных 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 годичных 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.

Основные результаты и содержание диссертации отражены в публикациях в журналах, включенных в Перечень ВАК

1. Скомаркова, М.В. Годичные и внутрисезонные изменения радиального прироста, плотности древесины и соотношения изотопов $^{13}C/^{12}C$ в годичных кольцах бука / М.В. Скомаркова, Е.А. Ваганов, Э.-Д. Шульце, П. Линке // Лесоведение. – 2006. – №2. – С. 9-20.
2. Skomarkova, M.V. Inter-annual and seasonal variability of radial growth, wood density and carbon isotope ratios $^{13}C/^{12}C$ 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.
3. Ваганов, Е.А. Влияние климатических факторов на прирост и плотность древесины годичных колец ели и сосны в горах Северной Италии / Е.А. Ваганов, М.В. Скомаркова, Э.-Д. Шульце, П. Линке // Лесоведение. – 2007. – №2. – С. 37-44.
4. Ваганов, Е.А. Вариации структуры и изотопного состава годичных колец ели и сосны в горах Северной Италии / Е.А. Ваганов, М.В. Скомаркова, Э.-Д. Шульце, П. Линке // Лесоведение. – 2007. – №3. – С. 32-39.
5. 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.

6. Vaganov, E.A. Intra-annual variability of anatomical structure and $\delta^{13}C$ 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.
7. 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.
8. Брюханова, М.В. Сезонные изменения $^{13}C/^{12}C$, 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.
9. 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.
10. 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.
11. 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.
12. 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.
13. 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. Kirdyanov, M.V. Bryukhanova, O.V. Gerasimova, I. Kalugin, A. Daryin, R.T.W. Siegwolf // Climate Dynamics. – 2012. – V. 38. – P. 175-188.
14. 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.
15. 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. Kirdyanov, O.V. Naumova, E.A. Vaganov // American Journal of Botany. – 2013. – V. 100 (7). – P. 1332-1343.
16. 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.
17. 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.
18. Bryukhanova, M.V. The response of $\delta^{13}C$, $\delta^{18}O$ and cell anatomy of *Larix gmelinii* tree rings to differing soil active layer depths / M.V. Bryukhanova, P. Fonti, A.V.

Kirdyanov, R.T.W. Siegwolf, M. Saurer, N.P. Pochebyt, O.V. Churakova (Sidorova), A.S. Prokushkin // Dendrochronologia. – 2015. – V. 34. – P. 51-59.
19. 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. – 2015. – V. 35(11). – P. 1192-1205.
20. Rinne, K.T. Examining the response of needle carbohydrates from Siberian larch trees to climate using compound-specific $\delta^{13}C$ 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. – 2015. – V. 38. – P. 2340-2352.
21. 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. Vavrčík, J.J. Camarero, M.V. Bryukhanova, T. Jyske, J. Gričar, V. Gryc, M. De Luis, J. Vieira, K. Čufar, A.V. Kirdyanov, 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. doi: 10.1038/NPLANTS.2015.160;
22. 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. Kirdyanov // Dendrochronologia. – 2016. – V. 39. – P. 42-50.
23. 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.
24. Fonti, M.V. Age-effect on intra-annual $\delta^{13}C$-variability within Scots pine tree-rings from Central Siberia / M.V. Fonti, E.A. Vaganov, C. Wirth, A.V. Shashkin, N.V. Astrakhantseva, E.-D. Schulze // Forests. – 2018. – V. 9(6). – P. 1-14.
25. 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.
26. 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.
27. 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.
28. 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. Kirdyanov, 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.