

ЭКОЛОГИЯ

Климатические сигналы в анатомической структуре годичных колец лиственницы Гмелина, растущей в условиях контрастных гидротермальных условий Условия в пределах экотона лесотундры

В. В. Факрутдинова^{a, *}, В. Е. Бенькова^a Западно-Сибирский, и А. В. Шайкин^b

^a Сибирский филиал Института лесоводства им. В. Н. Сукачева СО РАН, филиал Федерального института лесного хозяйства
центра «Красноярский научный центр СО РАН», г. Новосибирск, 630082, Россия

Института лесоводства им. В. Н. Сукачева СО РАН, Федерального

^b Института лесного хозяйства «Красноярский научный центр СО РАН», г. Красноярск, 660036, Россия

*e-mail: v.simank@gmail.com Получено 20 апреля 2016 г.

Аннотация. Обсуждаются результаты сравнительного анализа анатомического строения годичных колец
лиственницы Гмелина (Rupr.) Rupr., произрастающей в лесотундровом экотоне на севере Средней Сибири в
контрастных гидротермических условиях многолетних мерзлых почв. Установлено, что наилучшие почвенно-
гидротермические условия влияли на формирование относительно крупных трахеид в ранней и поздней древесине в
течение всего исследуемого периода. Современное потепление климата вызвало положительную тенденцию в
ежегодных изменениях клеточных характеристик у деревьев, произрастающих в относительно благоприятных
почвенных условиях, и не вызвало наблюдаемых изменений у деревьев, произрастающих в неблагоприятных
условиях. Структура анатомии древесины водопроводящей (ранней) зоны годичного кольца в благоприятных
условиях определяется погодой конца мая и июня, а в неблагоприятных — погодой конца апреля и мая.

DOI: 10.1134/S1062359017050089

Ширина годичных колец является чувствительным
признаком структуры древесины, «реагирующим на любое
изменение условий произрастания» (Яценко-Хмельский, 1954;
Чавчавадзе, 1979). Многочисленные дендрохронологические
исследования выявили, что изменение ширины годичных колец
существенно зависит от климатических условий региона и
географического положения произрастания (Шиятов, 1973; Фритц,
1976; Швайнгруббер, 1996 и др.). Установлено, что в высоких
широтах ширина годичных колец статистически тесно связана
с летней температурой воздуха, преимущественно в июне и
июле, что позволяет отслеживать ее с современными и прошлыми
изменениями (Ваганов и др., 1996; Хантамиров, 1999; Эспер,
Швайнгруббер, 2004; Ваганов, Шиятов, 2005 и др.). В последние
десятилетия корреляция между этими показателями несколько
ослабла (Briffa et al., 1998; и др.).

Исследователи связывают это с современным потеплением
климата в зоне сплошного распространения многолетней
мерзлоты, с опровергающим ее ослаблением лимитирующей роли
температуры воздуха и усилением прямого воздействия на рост
деревьев других внешних факторов, таких как адк (Мзегга,
1999), высота снежного покрова и сроки его схода с
поверхности почвы, гидротермические свойства сезонно-талого
слоя (Ваганов и др., 1999; Кидрянов и др., 2003;

Табакова и др., 2011; Бенькова и др., 2012, 2014; и т. д.).

Если ширина годичного кольца и число трахеид у хвойных
определяют радиальный прирост в целом за сезон, то соотношение
анатомического строения годичных колец отражает
внутрисезонную динамику радиального прироста (Лобжанидзе,
1961; Ларсон, 1994; Ваганов, Шайкин, 2000). Зрелые трахеиды,
образовавшиеся в разные периоды вегетационного сезона,
замедленно различаются по размеру и толщине стенок. Анализ
изменений этих показателей дает возможность обнаружить
внутрисезонные изменения скорости роста дерева и выявить
причины формирования той или иной структуры годичных колец
(Денне, Додд, 1981; Ларсон, 1994; Ваганов, Шайкин, 2000;
Швайнгруббер и др., 2006; Фонт и др., 2013; Брюханова и др., 2014).
В высоких широтах существуют специфические соотношения
среди. Они связаны, прежде всего, с наличием вечной мерзлоты
и низкими температурами воздуха, обуславливающими короткий
вегетационный период. Древесные растения здесь отличаются
высокой чувствительностью к изменениям условий среди и
климата (МГЭИК..., 2001 и др.). На стволах деревьев часто
встречаются ложные, морозобойные и с ветвистыми кольцами разного
типа строения (Швайнгруббер, 1996; Гурская, Бенькова, 2013 и
др.).

Таблица 1. Параметры лиственничных деревьев на пробных площадях

Параметр	СП	СПЗ
Покрывание кроны	0.2	0.4
Средний диаметр деревьев, см	7.95	6.08
Средняя высота дерева, м	4.72	3.21
Средняя длина кроны, м	1.23	0.94
Средний диаметр кроны, м	2.07	1.14
Средний темп роста за последний год, мм/год	0,86 ± 0,07 0,11 ± 0,04	

Более ранние исследования в пределах экотона поляриной границы леса на полуострове Таймыр (Бенькова и др., 2012) показали, что *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr., растущий непосредственно на границе с тундрой, отличается от деревьев, растущих на определенном расстоянии от границы в его более высокой интенсивности радиального роста и лучших биометрических параметрах. Было высказано предположение, что наблюдаемое различие обусловлено различными гидротермальными условиями почвы. Очевидно, рост деревьев в различные гидротермические условия почвы зависят от транспортной функции ксилемы в зависимости от структуры водопродной системы. Элементы последние в войных деревьях являются проводниками ранних древесных трахеид, по которым происходит водный поток воды и растворенных веществ. Питательные вещества поступают из корней в крону. Трахеиды ранней древесины образуются в физиологически активных годовичных кольцах, прилегающих к камбию. Эти кольца образуют водопродную область ствола, называемая «заболонью» (Исав, 1965).

Целью данной работы является изучение влияния тех же климатических факторов на анатомическом кольце дерева структурные характеристики, измененные местными микробиологическими условиями роста, в основном гидротермальными условиями почвы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование проводилось на Котуйской возвышенности. (Таймырский Долгано-Ненецкий район Красноярского края), в среднем течении р. Котуй. (70°52' 53" с.ш., 102°58' 26" в.д.). Общие климатические характеристики района следующие: субарктический тепловой режим, с сплошное распространение вечной мерзлоты, средние температуры января и июля –29,6°С и +12,5°С соответственно, среднегодовая температура –13°С, годовое количество осадков 247 мм. Деревос тои на 100% состоят из *Larix gmelinii* (Нурин, 1978; Абаймов и др., 1997).

Ксилотомический материал собирали в двух пробоотборниках Участки (ПУ), заложенные в 2008 году на северо-северо-восточном склоне (4°–7°) горы Одишанча. ПУ разнообразный гидротермический режим почвы, древесная биометрических характеристик, а также по степени развития живого мохового покрова. СП1 был создан в разреженной лиственничной кустарниково-кустарниковой и моховой зоне в

Верхняя часть склона (303 м над уровнем моря) непосредственно на границе с тундрой. Толщина мохового покрова составляла 2–4 см. На момент наблюдения 20 июля 2009 г., глубина сезонного талого слоя достигла 90 см. Температура на поверхности под мохом была 10,5°С, а объемное содержание влаги было 34%. СПЗ располагался в нижней части склона (71 м над уровнем моря), 300 м от реки и 40 м над поверхностью воды, на расстоянии 1700 м от СП1, в редком лиственничном осокорно-моховом лесу. Для СПЗ характерна высокая влажность и низкая температура почвы в течение всего вегетационного периода. Относительно небольшая глубина сезонного протаивания, 68 см, что обусловлено наличием более толстых моховых (7 см) и торфяно-органических слоев. (толщина 15 см, в пять раз больше, чем на СП1), препятствует прогреванию почвы. На момент наблюдения на 20 июля 2009 года температура на поверхности под моховым покровом составила 5,5°С, а объемный Влажность воздуха была 50%. Температура почвы была измеряется с помощью почвенного термометра, а объемный Содержание влаги измерялось с помощью оборудования SenseTM Hydro (Campbell Scientific Australia Pty. Ltd., Австралия).

Ранее было установлено, что лиственничная СГВ имеет худшие биометрические характеристики (таблица 1) и ее радиальные рост имеет более высокую чувствительность к изменениям климата факторы (Бенькова и др., 2012).

На каждом СП было выбрано пять деревьев лиственничных. Средний диаметр дерева на высоте 1,3 м от земли Поверхность почвы в СП1 и СПЗ составляла 9,8 и 7,8 см, а соответствующая высота составила 6,98 и 6,64 м. Деревья были более 80 лет, поэтому был выбран фактор возраста немного больше размера последних колец дерева и его клеточного строения Структура. Диск был взят из стебля каждого дерева на высоте 1/4 высоты ствола над поверхностью почвы. Были взяты образцы дисков шириной 5–8 мм. из двух выбранных радиусов. Воздушно-ухватываемые образцы лиственничных размягались кипячением в воде в течение 1–2 ч. Затем, используя кольцевидный микротом, мы приготавливали поперечные срезы толщиной 15–17 мкм. Срезы были окрашивали раствором метиленового синего в течение 2–3 мин, когда детали конструкции стали более заметными.

Для изготовления временных препаратов были выбраны лучшие участки, в том числе последние 45 лет крайних колец заболони, образовавшиеся в 1964–2008 гг. Затем срезы промывали водой, помещали на предметное стекло в капле с мезиглицерином и воды (1 : 2), и накрывали покровным стеклом (Чавчавадзе и др., 1992). Временные препараты были исследованы на Устройством компьютерного анализа изображений (Анализ изображений) Система, Карл Цейс, Германия). В годовичных кольцах деревьев от внутренней границы к внешней, радиальный размер трахеид образовывал ряды (D) и двойной Толщина стенки трахеиды (2CWT) измерялась с помощью Точность 0,2 мкм. Для получения средних характеристик чешек кольца, данные, полученные для пяти рядов были усреднены. Значимость различий

Полученные средние значения оценивались с использованием критерия Стьюдента.

Таблиц а2. Средние анатомичес кие х арактерис тики г одичных колец , образовавшихся в период 1964–2008 г г . у лис твенниц

С П	Ранняя древесина			Поздняя древесина			
	De, мкм CWTе, мкм	He	EWe, мкм DI, мкм CWTI, мкм			Нл	ДВЛ, мкм
СП1	36,2 ± 1,2	3,1 ± 0,2	22 ± 2,9 775,3 ± 80,8 5,6 ± 0,4			4,7 ± 0,4	8 ± 1,0 133,6 ± 20,9
SP3	32,4 ± 1,0	3,1 ± 0,2	3 ± 0,2 86,5 ± 6,8	3,4 ± 0,1		3,6 ± 0,2	2 ± 0,2 22,9 ± 2,7

SP — пробная площадь; De, DI — средние радиальные размеры трахеид в ранней и поздней древесине; CWTе и CWTI — средняя толщина клеточной стенки; He и NI — среднее (по г одичным кольцам) число трахеид в радиальном ряду в ранней и поздней древесине; EWe и LWI — средняя (по г одичным кольцам) ширина ранней и поздней древесины в кольце.

Провести сравнительный анализ г одичных колец по анатомичес кие х арактерис тики трахеид, нормализация была выполнена. Для этой задачи были выполнены трахеидог раффы (г рафики изменения радиальног о размера и толщины с тенки трахеид в радиальном ряду от внутренней г раниц ы кольца к внешнему) были построены. Количество чейки в ряду от внутренней г раниц ы г одичног о кольца дерева до внешнего был нормализован по единому стандарту Число лоя чеек (N). Нормализация «сжимается» или «растягивается» их с одну трахеидог рамму по ос и х, регулируя количество чеек в кольце до числа N, и отображает значения на ос и Y неизменными. В этом детали корпус а кольцавой конструкции не подвергаются деформации. Операция нормализации и описан метод построения трахеидог раммы. подробно ранее (Ваганов и др., 1985). В нашем случае нормализация к среднему числу чеек в дереве. Проведено кольцевое обследование (n = 20) за 1964–2008 г г .

В г одичных кольцах лис твенниц ы г раниц а между водой. Проводящая ранняя и поздняя древесина, как правило, визуально выражена отчетливо, но не во всех случаях. Для четкой отнесенности трахеид к ранней или поздней древесине, числовое. Были разработаны критерии. Мы использовали критерий Мюрка (Denne, 1988): трахеиды, имеющие двойную толщину клеточной стенки, большую или равную размеру просвета, были считались трахеидами поздней древесины.

Для определения сроков в пределах вегетационный период с о значительным влиянием климатических факторов факторы клеточных х арактерис тик г одичных колец , был использован с кользаций корреляционный анализ функций отклика климата. Мы рассматривали корреляцию радиальные размеры трахеид ранней и поздней древесины (De и DI) и толщина их клеточных стенок (CWTе и CWTI) с рядами средних суточных температур и суточные осадки, усредненные в «окне» 20 дней, двигающаяся по ос и времени с шагом пять дней. Ранее эти значения были показаны как «20-дневные «Окно» и «5-дневный шаг» оптимальны для мест, характеризующихся коротким вегетационным периодом (Симанко и др., 2013).

Ежедневные климатические данные для метеостанций Хатанга были взяты из Национальной метеорологической службы, Интернет-источник погоды <ftp://ftp.ncdc.noaa.gov/pub/data/ghcn/daily/>.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Низкая скорость радиальног о прироста лис твенниц ы на СП1, как по сравнению с деревьями на SP3, подтверждало чрезмерное содержание хлорофилла в почвенной воде. Деревья на SP1 и SP3 также имеют значительные различия в средней древесине анатомические х арактерис тики туловища (в 1/4 высоты с поверхности почвы). Все показатели (таблица 2) в SP1, за исключением толщины клеточной стенки ранней древесины трахеиды (CWTе), были значительно больше, чем в SP3. Х арактерис тики зоны ранней древесины г одичных колец на SP1 и SP3 сильно различаются, особенно по количеству трахеид в радиальном ряду (семь раз) и в ширине зоны ранней древесины (девять раз), тогда как х арактерис тики зоны поздней древесины различаются только числом трахеиды (в 1,5 раза). Таким образом, по данным анатомических х арактерис тики, можно сделать вывод, что с истема транспортировки воды в стволы деревьев из SP1 более развитые: водопроводящие (ранняя древесина) зона занимает большую площадь в г одичных кольцах: ширина ранней древесины составляет около 90% ширины кольца на SP1 и 78% на SP3. Относительно крупные трахеиды, с обычными транспортировка большего объема воды за единицу времени.

Распределение трахеид по радиальным размерам является неотъемлемой чертой анатомическог о строения древесины. Древесного образца (Ваганов и Шапкин, 2000), который содержит информацию о качестве и физико-механических свойствах древесины. По количеству и размеру крупных (ранняя древесина) и мелких (поздняя древесина) трахеид мы можем оценить эффективность ксилемног о транспорта и его механические свойства. Для каждого SP мы оценили распределения клеток по радиальным размерам в ряд г одичных колец деревьев, сформированный в 1964–2008 г г ., усредненный по деревьям исследования. Распределения имеют бимодальный х арактер (рис. 1) и состоят из двух перекрывающихся максимумов.

У деревьев, растущих на SP1 в относительно благоприятных условиях гидротермические условия на границе тундры, первый максимум сложен чейками 20–25 мкм по размеру (14,5%) и второй (размытый) максимум Клетки размером 35–45 мкм (31,8%). Размер 12,4% чейки соответствуют среднему значению для всех колец (30,6 ± 0,9 мкм) и доля очень мелких клеток (размером до 10 мкм) составляет всего 0,4,2%. В деревьях, растущих в SP3 максимум на г рафике распределений равен. Выражено более отчетливо. Первый максимум (21,4%) состоит из мелких клеток (до 10 мкм), второй максимум (18,3%) приходится на клетки размером 35–40 мкм, а 7% — на

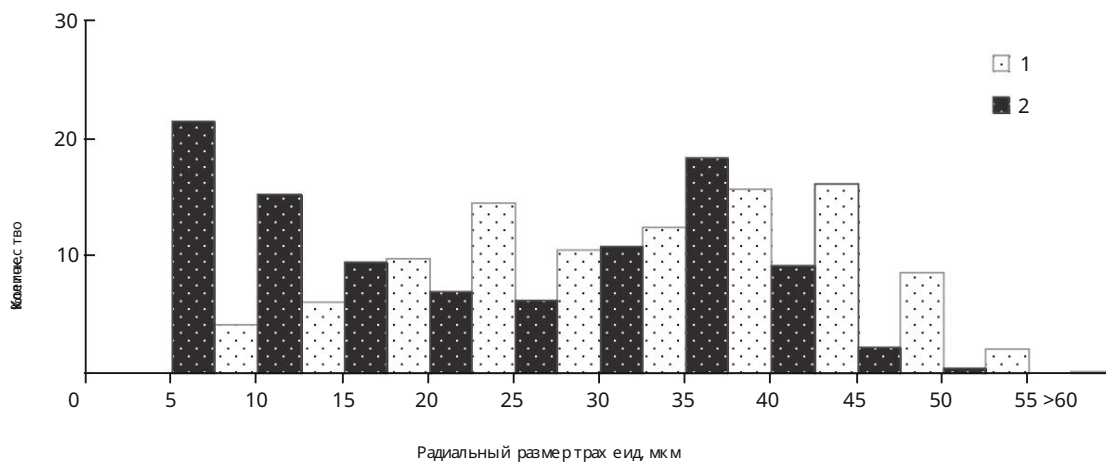


Рис. 1. Распределение трахеид по радиальным размерам в годичных кольцах (1964–2008 гг.) у *Larix gmelinii* на пробных площадях SP1 (1) и SP3 (2).

ячейки, размеры которых соответствуют значению среднего для всех колец ($24,7 \pm 0,8$ мкм). Таким образом, основное отличие между распределениями трахеид по радиальному размеру для SP1 и SP3 таково, что у деревьев, выращенных на SP3, клетки более четко разделены по размеру на мелкие и крупные, с мелкими трахеидами. Радиальный размер которых <10 мкм, приблизительно в 3,5 раза больше, чем в деревьях, растущих на SP1. Из анализа распределений можно сделать вывод, что такой клеточный характер ксилемы, как «средний размер трахеид» менее информативен, поскольку дерево кольца содержат очень малую часть таких размеров: в нашем случае, 7 и 13%.

Подробная информация об основных моделях внутри сезонные изменения динамики роста отражены в трахеидог раммах годичных колец. Трахеидог раммы (рис. 2) показали следующее:

(1) В «нормализованном» кольце дерева все клетки. Деревья на SP1 заметно больше, чем на SP3, за исключением краевые клетки, имеющие одинаковые размеры.

(2) В деревьях на SP3 максимальная клеточная стенка толщина удерживается клетками, образующими треть и четверть кольца, а на SP1 — ячейками, расположенными ближе к внешней границе кольца. Максимальная клеточная стенка толщина деревьев на SP1 в 1,34 раза больше, чем на SP3. В общем, все ячейки в деревьях на SP1, которые образуют вторую половину годичных колец, имеют значительно более толстые стенки. В то же время, среднее значения этого параметра по годичным кольцам деревьев из SP1 и SP3 за период 1964–2008 гг. существенно не отличались: $3,8 \pm 0,2$ и $3,6 \pm 0,1$ мкм, t -тест $<2,01$, $p < 0,05$. Следовательно, этот параметр, как и средний радиальный размер трахеид малоинформативен ценность для сравнительного анатомического анализа.

(3) Довольно высокая годовая изменчивость радиального размера из клеток, составляющих первую половину годичных колец (включая раннюю древесину) была обнаружена в деревьях на обоих СП. В то же время изменчивость с толщиной трахеид, составляющих вторую

половина годичных колец, включая позднюю древесину, существенно выше в деревьях на SP1. Изменчивость анатомические особенности обусловлены, по-видимому, изменчивостью годовых и сезонных изменений в погодные условия во время формирования дерева кольца. Анализ трахеид показал, что чувствительность ксилемы к изменениям погодных факторов отличается в деревьях, растущих на SP1 и SP3 в различных гидротермических условиях.

Анализ влияния климатических факторов на анатомическую характеристику годичных колец деревьев была проведена по клеточным ронологиям и по «подвижным корреляционным функциям реакции климата» отдельно для ранней древесины и поздний лес. Последние были отобраны с помощью Mork критерий.

В ронологиях клеток (рис. 3) наблюдается увеличение тенденции радиальных размеров и толщины стенки трахеид на SP1 четкий. Годовая изменчивость климатических условий (рис. 3) влияет на размер ранних трахеид древесины SP3 более четко по сравнению с SP1. При этом время, деревья на SP1 имеют более высокую изменчивость в размерах трахеид поздней древесины и их стенок.

Несмотря на различия в ронологиях клеток, обусловленные различиями в условиях выращивания, изменчивость параметров клеток, полученных в SP1 и SP3, (рис. 3) характеризуется высокой с их корреляцией: коэффициент корреляции $R = 0,60$ – $0,94$ при уровне значимости $R = \pm 0,30$, $p < 0,05$. Следовательно, трахеид ронологии, полученные на обоих СП, имеют общую климатический сигнал.

Скользящие функции корреляции отклика для 1964–2008 (рис. 4) выявили временные периоды в пределах вегетационный период, когда климатические факторы (температура воздуха и осадки) существенно влияют на характеристики клеток годичных колец. У деревьев, растущих на SP1, положительная корреляция между радиальным размером и толщиной стенки трахеид поздней древесины при температуре воздуха с третьей декады мая по определен конец июня (рис. 4а, 4в, кривые 2).

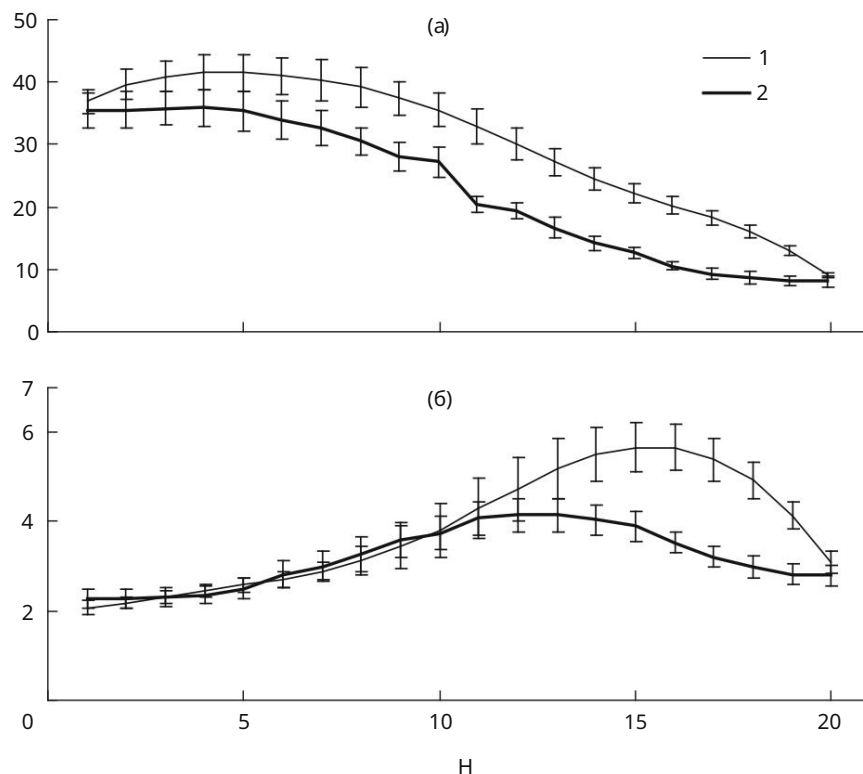


Рис. 2. Трахеидогаммы годичных колец (1964–2008 гг.) по радиальному размеру (а) и толщине клеточной стенки (б) трахеиду *Larix gmelinii* на SP1 (1) и SP3 (2). N — число трахейд в радиальном ряду клеток годичных колец, нормализованное к 20.

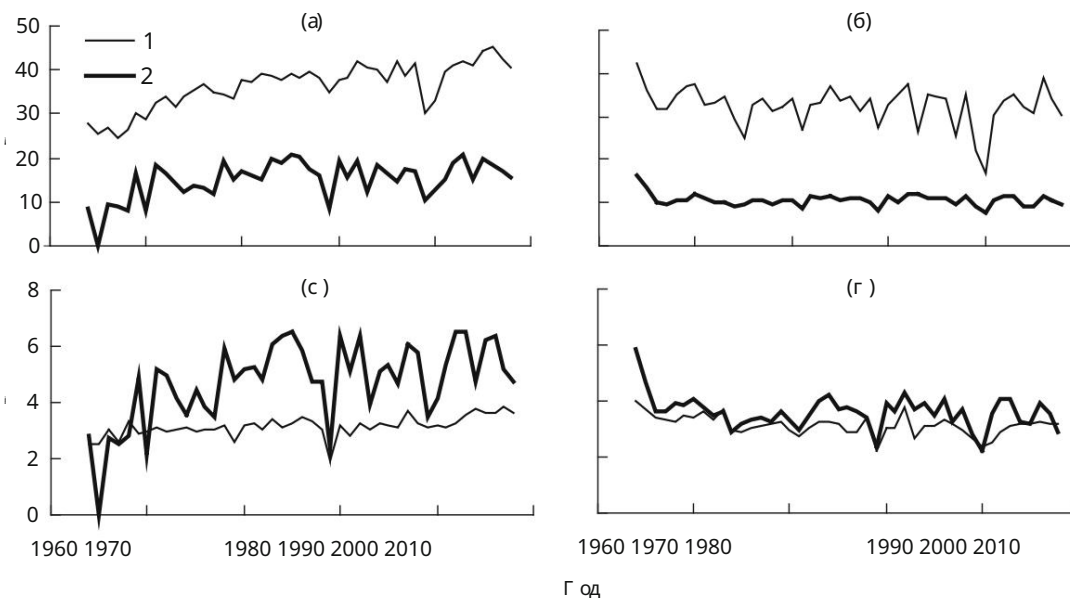


Рис. 3. Временной ряд радиального размера трахеид (а и б) и толщины клеточной стенки (в и г) в ранней древесине (1) и поздней древесине (2) годичных колец (1964–2008 гг.) у *Larix gmelinii* на SP1 (а и в) и SP3 (б и г).

На аналогичные характеристики ранних трахейд древесины (толщину клеточной стенки и радиальные размеры) температурный фактор, судя по значениям M_R , видимо, оказывает не оказывает (рис. 4а, 4в, кривые 1). Отрицательная корреляция между

радиальный размер трахейд ранней древесины (рис. 4б, кривая 1), радиальный размер и толщина стенки трахейд поздней древесины (рис. 4б, 4г, кривые 2) с количеством осадков были

температура. Толщина стенок трахеид ранней древесины не имела существенной связи с осадками (рис. 4б, кривая 1).

Таким образом, у деревьев на СП1 погодные условия с 20 мая до конца июня оказывают существенное влияние на обменности строения годичных колец. Поздняя древесина более чувствительна к воздействию обоих климатических факторов, а ранняя (провоцирующая) — только к осадкам: чем больше осадков выпадает в указанный период сезона, тем мельче образуются трахеиды ранней древесины.

У деревьев, выращенных на СВ, отрицательная корреляция между радиальными размерами и толщиной клеточных стенок ранней древесины и толщиной клеточных стенок поздней древесины с температурой воздуха выявлена с середины апреля до третьей декады мая (рис. 4д, 4ж, кривые 1, 2). Температура не оказывает существенного влияния на радиальный размер трахид в поздней древесине (рис. 4д, кривая 2). Корреляция всех исследованных показателей с осадками оказалась незначимой или на пределе значимости (рис. 4е, 4з, кривые 1, 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты представляют собой пример того, как в комплексе при относительно быстрой смене внешних условий (потепление климата, высокая годовая изменчивость летних температур и/или снижение запасов почвенной влаги в сезонно-талом слое) проявляются признаки, свидетельствующие о ее «локальной адаптации», направленной на поддержание или восстановление транспортной функции дерева (Гамалеи, 2011). Установлено, что на СП1, расположенном в верхней части склона непосредственно на границе с тундрой, произрастают здоровые деревья с хорошо развитой кроной и годичными кольцами, которые более чем в два раза шире, чем у деревьев того же возраста, произрастающих на СВ в нижней части склона.

Согласно уточненным значениям температуры воздуха, полученным на метеостанции Хатанга с 1964 по 2008 гг., с среднемесячные температуры мая и июня имеют выраженную положительную тенденцию (первая увеличилась на 3,2°C, вторая на 2,6°C). В то же время среднемесячные температуры июля и августа не изменились. Повышение средней температуры воздуха в мае и июня за последние десятилетия улучшило условия произрастания на СП1.

Это проявляется в динамике радиального роста (Бенькова и др., 2012) и в клеточных хронологиях *Larix gmelinii* (рис. 3).

В. Бенькова и др. (2012) привели аргументы, позволяющие сделать вывод о том, что благоприятные условия для роста обеспечиваются гидротермическими свойствами почвы, которые были значительно лучше, чем на СВ. Очевидно, что температура на поверхности почвы под слабо развитым моховым покровом на СП1 также возросла за последние десятилетия. Вместе с ростом активности корневой системы увеличилась интенсивность ростовых процессов (фотосинтез, транспирация и т. д.).

увеличилось, что сопровождается повышением эффективности водопроведения. В годичных кольцах образовались более крупные трахеиды, способные транспортировать больший объем воды за единицу времени, об этом свидетельствует положительная тенденция средних размеров трахеид ранней древесины и трахеид в годичных кольцах (рис. 3). Неблагоприятные почвенные условия на СВ не улучшились, а возможно, ухудшились из-за увеличения с течением времени мощности мохово-лишайникового слоя. Из-за возрастной интенсивности тока воды по клону на СВ, по-видимому, увеличилось количество избыточной почвенной влаги; температура воды в почвенном горизонте высокой концентрации корней листовенницы не увеличилась по данным измерений 2008 г. (Бенькова и др., 2012) и оставалась достаточно низкой (близкой к 0°C) из-за теплоизоляции щеголишного мохово-лишайникового покрова. Таким образом, даже при недавнем потеплении в мае-июне почвенная вода остается «недоступной» для корней, а потенциальная транспирация в связи с повышением температуры воздуха увеличивается. В связи с нарушением водного баланса возникает риск эмболии водопроводящих элементов. Для снижения этого риска формируются более мелкие трахеиды в ранней древесине, на размер которых потепление климата не влияет (рис. 3).

Подчеркнем, что формирование отличительных обменностей клеточной структуры годичных колец у листовенницы в контрастных почвенно-гидротермических условиях происходит под влиянием различных факторов, выявленных с помощью кольцевой корреляционной функции отклика климата (рис. 4). У листовенницы на СВ существенное влияние погодных условий на анатомические характеристики древесины проявляется раньше и занимает меньше времени, чем на СП1. Фенологические наблюдения (Карбаинова, 2006) выявили, что проявление войных побегов у *Larix gmelinii* в районе наших исследований тесно связано с июньскими температурами и сильно варьирует по датам в связи с их высокой годовой изменчивостью: за 14 лет наблюдений фактическая амплитуда колебаний дат этой фенофазы составила 34 дня — с 10 июня по 14 июля. Очевидно, дата начала радиального прироста тесно связана с началом роста войных побегов и ее следует связывать также с июньскими температурами. Майский период предшествующий началу радиального прироста, соответствует предсезонной реактивации камбия, которая может длиться довольно долго — до двух месяцев (Прислан и др., 2011). Таким образом, результаты, полученные методом кольцевой функции отклика климата, подтверждают гипотезу, выдвинутую ранее на основе анализа влияния климатических факторов на радиальный прирост (Бенькова и др., 2012): сезон радиального прироста на СВ начинается раньше, чем на СП1.

Объяснение полученных корреляций (рис. 4) следующее: на СП1 увеличение влажности почвы в связи с обильными осадками в конце мая и июне отрицательно влияет на эффективность водопроведения. Увеличение количества осадков обычно сопровождается понижением температуры и, следовательно, уменьшением транспирации. Обилие почвенной влаги и низкая транспирация

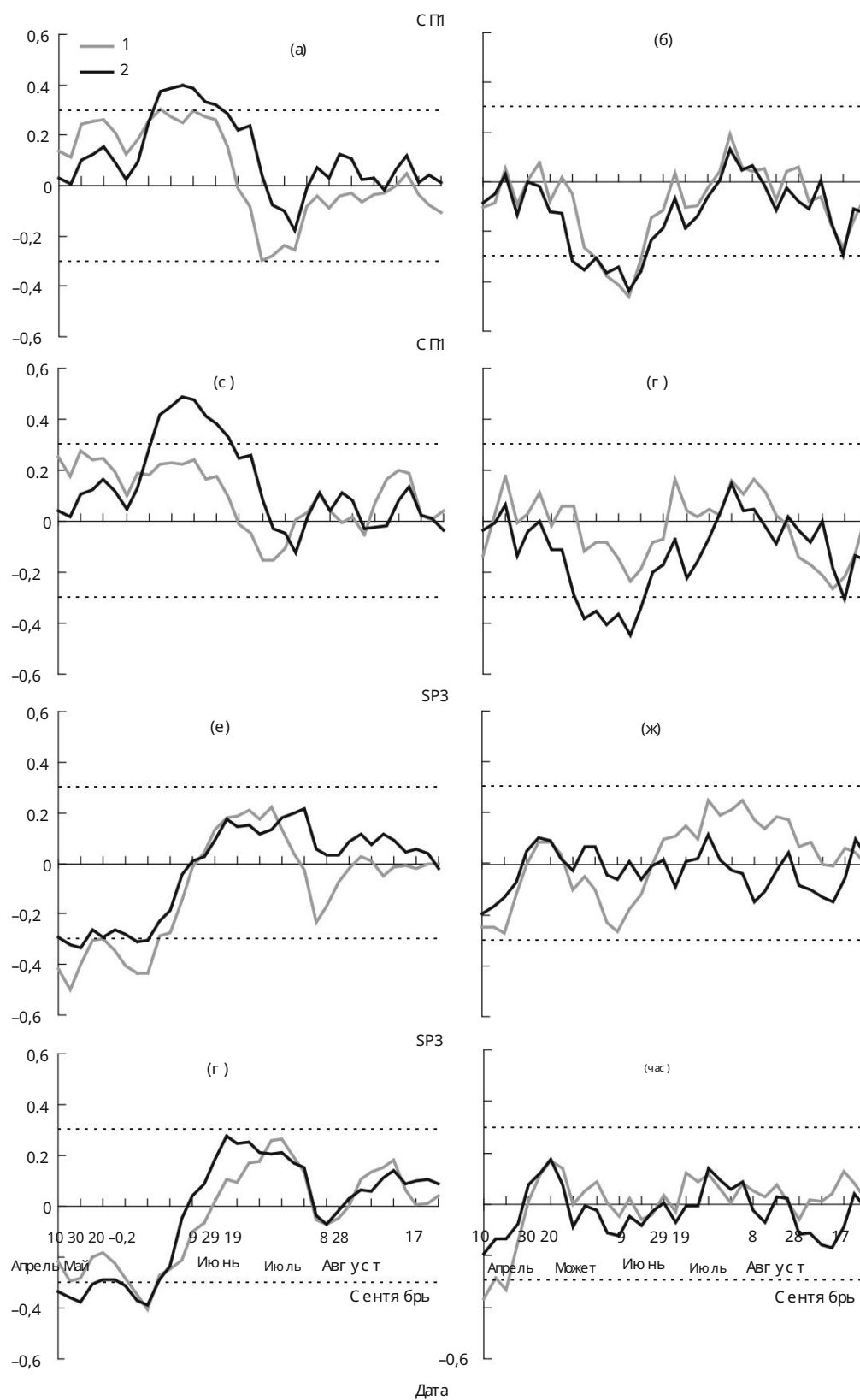


Рис. 4. Скользящие корреляционные 20-дневные функции отклика радиального роста (а, б, е и г) и толщины клеточной стенки (с, д, г и и) ранней древесины (1) и поздней древесины (2) в зависимости от температуры воздуха (а, с, е и г) и осадков (б, д, ф и и) у *Larix gmelinii* на SP1 и SP3 (1964–2008).

дыхании создают условия для низкой эффективности транспорта воды от корней к кроне.

Мы рассматриваем позднюю древесину в кольце дерева как «буферную» зону между этим и следующим древесным кольцом; толстая стенка поздних клеток древесины как «губка», в которой микросубмикроскопическая вода (она там в связанном состоянии) и растворенные питательные вещества хранятся. Дерево может использовать эти резервы в следующем году, если будут неблагоприятные погодные условия в начале вегетационного периода. Повышение температуры воздуха в конце мая и июнь текущего сезона сопровождается увеличением интенсивности фотосинтеза и большего количества продуктов обмена веществ, которые используются для образования относительно толстых клеточных стенок в поздней древесине, с последующим запасом большего количества воды.

Предсезонный период с 20 апреля до конца мая, который наступает раньше, чем в SP1, имеет большое значение в формировании анатомической структуры годовых колец на SP3. Относительно высокие температуры воздуха в этот период провоцируют раннюю предсезонную реактивацию камбий. Вода и питательные вещества, запасенные в предыдущем сезоне, расходуются на эту деятельность. Между тем, замёрзшие почвы, покрытые толстым слоем термоизолирующего материала, не допускают их завершения через корень с истечением длительного времени, и дерево в начале радиального сезонного роста может испытывать дефицит почвенной воды. В связи с плохим тургором клетки, образованные имеют относительно небольшой конечный размер. Небольшие трахеиды в ранней древесине плохо проводят воду и защищают от эмболии.

ВЫВОДЫ

Деревья *Larix gmelinii*, растущие в пределах лесотундрового экотона на СП, расположенных относительно на небольшом расстоянии друг от друга, в контрастных гидротермических почвенных условиях различаются по клеточным характеристикам. Ежегодное прироста, а также продолжительностью и степенью влияние на них климатических факторов.

Лучшие гидротермические условия почвы обусловили образование относительно крупных трахеид в ранней и поздней древесине за весь исследуемый период (1964–2008 гг.).

Текущее потепление климата влияет на анатомическую структуру годовых колец деревьев, растущих в разных почвах. Гидротермальные условия по-разному: это привело к положительной тенденции в ежегодном изменении характеристик ксилемы листовенницы, произрастающей в благоприятных почвенных условиях, направленная на сокращение транспортной функции ксилемы и не вызвало существенных изменений в деревьях, растущих в неблагоприятных условиях.

Строение водопроводящих зон деревьев годовых колец деревьев, растущих в разных почвенно-гидротермических условиях, определяют разное время роста сезон: при относительно благоприятных условиях это конец мая – июнь, что соответствует всему периоду сезонной активности камбия, а при неблагоприятных условиях – конец апреля – май, т.е.

предсезонная реактивация камбия, на которой начинается сезонный рост зависит.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа была поддержана Российским фондом. на фундаментальные исследования, проект № 14-04-00443.

ССЫЛКИ

- Абаимов А.П., Бондарев А.И., Зырянова О.А., Шитова С.А. Леса Красноярского Заполярья. Красноярск: Наука, 1997.
- Бенькова В.Е., Шайкин А.В., Наурызбаев М.М., Прокушкин А.С., Симанько В.В. Роль микробиологических условий произрастания листовенницы Гмелина в экологическом тонусе верхнеграницы лесанаполустове Таймыра. Лесоведение. 2012. Вып. 5, стр. 59–70.
- Бенькова В.Е., Зырянова О.А., Шайкин А.В., Бенькова А.В., Собакин Д.С., Симанько В.В., Зырянов В.И. Эффект пространственной мозаичности лишайниково-мохового покрова на радиальном росте листовенницы Гмелина (Центральная Эвенкия) // Лесоведение. 2014. № 4. С. 41–49.
- Брифа К.Ф., Шайнгерубер Ф., Джонс П., Осборн Т., Харрис И., Шитов С. и Ваганов Э., Снижение чувствительности Современный рост деревьев в зависимости от температуры в высоких северных широтах, Nature, 1998, т. 391, стр. 678–682.
- Брюханова М.В., Кирдянов А.В., Свидерская И.В., и Почебыт, Н.П. Влияние погодных условий на анатомическое строение годовых колец листовенницы Гмелина Север Средней Сибири // Лесоведение. 2014. № 4. С. 36–40.
- Чавчавадзе Е.С., Древесина хвойных. Морфологические характеристики пород: морфологические особенности и диагностическое значение. Ленинград: Особенности, диагностическое значение. Наука, 1979.
- Чавчавадзе Е.С., Брянецова З.Е., Гончарова Е.В., Неретина Е.В., Горбачева Г.Н., Коржикова З.А. Атлас древесины и волокон для бумаги. Волокна для бумаги. М.: Ключ, 1992.
- Денне, депутат, Определение поздней древесины по Мэрку (1928), Бюллетень IAWA, 1988, том 10, нет. 1, стр. 59–62.
- Денн, МР и Додд, RS, Экологический контроль дифференциации ксилемы, в книге «Развитие клеток ксилемы», под ред. Барнетта Дж. Р., Кент: Castle House Publ. Ltd, 1981, стр. 236–255.
- Эссу, К., Анатомия растений, Нью-Йорк: Wiley, 1965.
- Эспер, Дж. и Шайнгерубер, Ф.Х., Крупномасштабная граница распространения деревьев изменения, зафиксированные в Сибири, Geophys. Rev. Lett., 2004, т. 31, № 6, стр. 1–5.
- Фонти П., Брюханова М.В., Мыглан В.С., Кирдянов А.В., Наумова, О.В., Ваганов, Е.А. Температурно-индуцированные отклики структуры ксилемы *Larix sibirica* (Pinaceae) из Русского Алтая, Am. J. Bot., 2013, т. 7, стр. 1332–1343.
- Фриттс, Х.К., Годичные кольца и климат, Лондон, Нью-Йорк, Сан-Франциско: Acad. Press, 1976.
- Гамалей Ю.В. Кривофиты Евразии: происхождение и структурно-функциональные особенности // Бот. журн., 2011, т. 96, с. № 12, стр. 1521–1546.

Гурская МА, Бенькова В.Е. Типы светлых колец у *Larix sibirica* и *L. gmelinii* на верхней границе леса в Урало-Сибирской Субарктике // Бот. журн. 2013. Т. 98, № 8. С. 1037–1054.

МГ ЭИК 2001: Обобщающий отчет. Вклад рабочих групп I, II и III в Третий оценочный отчет Межправительственной группы экспертов по изменению климата, Уотсон, Р.Т., ред., Основная группа авторов. Кембридж, Кембридж, Великобритания: Cambg. Издательство университета, 2001.

Карбаинова Т.В. Среднегодовое значение фенологической даты «начало отращивания хвойных побегов» лиственницы даурской на северной границе ареала // Исследование природы Таймыра. 2006. № 5. С. 86–94.

Хантемиров Р. М. Древовидно-кольцевая реконструкция летних температур на севере Западной Сибири за последние 3248 лет // Сиб. экологический журнал. 1999. Т. 6, № 2. С. 185–191.

Кирдянов, А. Хьюз, М., Ваганов, Э., Швайнг рубер, Ф., и Силкин, П., Значение ранней летней температуры и данных о снеготаянии для роста деревьев в Сибирской Субарктике, Деревья, 2003, т. 17, с. тр. 61–69.

Ларсон, П.Р., Соусидский камбий: развитие и структура, Берлин: Springer Verlag, 1994.

Лобжанидзе Е. О. Камбии и формирование годичных колец древесины. Тбилиси: Изд. АН СССР, 1961.

Мазепа В.С. Влияние осадков на динамику радиального прироста хвойных деревьев в субарктических районах Евразии // Лесоведение. 1999. № 6. С. 15–22.

Норин Б.Н., Ары-Мас. Природные условия, флора и растительность. Л.: Наука, 1978.

Прислан, П., Шмитт, У., Кох, Г., Грикар, Й. и Куфар, К., Сезонные ультраструктурные изменения в камбиальной зоне бука (*Fagus sylvatica*), выращенного на двух разных высотах, IAWA J., 2011, т. 32, № 4, с. тр. 443–459.

Швайнг рубер, Ф. Х., Годичные кольца и окружающая среда. Дендроклиматология, Бирменсдорф, Берн, Штутгарт, Вена: Haupt Publ., 1996.

Швайнг рубер, Ф. Х., Борнер, А. и Шульце, Э.-Д., Атлас древесных стволов растений. Эволюция, структура и изменения в окружающей среде, Берлин, Гейдельберг: Springer-Verlag, 2006.

Шиятов С. Г. Дендроклиматология, ее принципы и методы, Зап. Свердловск. Отд. Всесоюз. Ботан. общ., 1973, вып. 6, с. тр. 53–81.

Симанько В. В., Бенькова А. В., Шашкин А. В. Применение «с кольцевых функций отклика» для определения влияния климатических факторов на радиальный прирост деревьев // Вестник КрасГАУ. 2013. № 7. С. 188–194.

Табасова МА, Кирдянов АВ, Брюханова МВ, Прокушкин АС. Зависимость радиального прироста лиственницы Гмелина на севере Средней Сибири от местных условий произрастания // Журн. Сиб. фед. ун-та. Сер. биол., 2011. № 4. С. 314–324.

Ваганов Е.А., Шашкин АВ. Рост и структура годичных колец хвойных. Новосибирск: Наука, 2000.

Ваганов Е.А., Шиятов С.Г. Дендроклиматические и дендроклиматические исследования в Северной Евразии // Лесоведение. 2005. № 4. С. 18–27.

Ваганов Е.А., Шашкин АВ, Свидерская И.В., Высоккая Л.Г. Гистометрический анализ роста древесных растений. Новосибирск: Наука, 1985.

Ваганов Е.А., Шиятов С.Г., Мазепа В.С. Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике. Новосибирск: Наука, 1996.

Ваганов, Е.А., Хьюз, М.К., Кирдянов, АВ., Швайнг рубер, Ф.Х., Силкин, П.П. Влияние сроков выпадения и таяния снега на рост деревьев в субарктической Евразии // Природа. 1999. Т. 400. № 8. С. 149–151.

Яценко-Хмельевский А.А. Основы и методы анатомического исследования древесины. М.: Изд. АН СССР, 1954.

Перевод С. Кузьмина