

Древе (2003) 17:61–69
DOI 10.1007/s00468-002-0209-z

ОРИГИНАЛЬНАЯ СТАТЬЯ

Александр Кирдянов · Малкольм Хьюз
Евгений Ваганов · Фриц Швайнгрубер · Павел Силкин

Значение температуры начала лета и даты таяния снега
для роста деревьев в Сибирской Субарктике

Получено: 5 мая 2000 г. / Принято: 11 июля 2002 г. / Опубликовано онлайн: 24 августа 2002 г.
© Springer-Verlag 2002

Аннотация Древесный материал для не менее 12 листовеннцвствсайты[Larix sibirica Ldb, Larix gmelinii (Rupr.) Rupr, Larix cajanderi Mayr] влзисевернойграницылесавСибирибылпроанализировансцельюизучениявлиянияклиматическихФакторы, влияющие на рост годичных колец деревьев в высоких широтах. Размеченные годичного кольца, максимальная плотность поздней древесины годичного кольца ширина, измеренная с помощью анализа изображений и рентгеновской радиоденситометрии и расчет клеточной структуры поздней древесины толщина был использованы Корреляционный анализ годичных колец хронологии структуры параметров темпратурами, средненними за периоды в 5 дней (пентада), показываю, что ранние летнетемпература (средняя для 5–6 пентад, в зависимости от по региону, начиная с середины июня) и дата таяния снега являются наиболее важными факторами, которые определяют сезонный рост и структуру годичных колец деревьев. Анализ инструментальных климатических данных показывает, что положительная тенденция начала роста в boreальном и умеренном климате Температура начала лета сочеталась с зимней Осадки (октябрь–апрель) увеличиваются, и это сочетание приводит к более поздней таянию снега. На основе результатов моделирования роста годичных колец деревьев было показано, что более позднее таяние (отсюда задержка начала камбиальной активности и, как следствие, в результате, снижение производства древесины) объясняет изменение соотношении между шириной годичных колец деревьев и динамикой летнетемпературы наблюдаемые после 1960-х годов для большая территория Сибирской Субарктики. Понимание роли зимних осадков в контроле кольца роста, благодаря его влиянию на сроки камбиальной активации, предполагает возможность использования параметров кольца воструктурной для создания реконструкций изменений климата осадков прошлой зимы

А. Кирдянов (✉) · Е. Ваганов · П. Силкин
Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Акаемгородок,
Красноярск, 660036, Россия
электронная почта: Institute@forest.akadem.ru
Тел.: +7-3912-433686, Факс: +7-3912-433686

М. Хьюз
Лаборатория исследований годичных колец, Университет Аризоны Тусон,
AZ 85721, США

Ф. Швайнгрубер
Швейцарский федеральный институт исследований леса, снега и ландшафта,
Центр шоссе 111, 8903 Бирменсдорф Швейцария

Ключевые слова Дендрохронология · Годичный рост деревьев · Структура годичных колец деревьев · Температура начала лета · Снег крышка

Введение

Температура является наиболее важным ограничивающим фактором для всех Процессы роста деревьев в высоких широтах (Шиятов 1986 год; Джексоби и Д'Арриго, 1989; Д'Арриго и др. 1992 год; Бриффа и др. 1995, 1998а, 1998б; Ваганов и др. 1996). Сезонный ход температуры имеет очень сильное влияние о сезонной кинетике образования годичных колец и трахеид производства (Канделаки и Демянов 1982; Ваганов и др. 1994, 1996). Кребер и Чалонер (1984) указали на то, что начало роста в boreальном и умеренном климате имеет значительную степень зависимости от температуры. Данные по физиологии активности камбия показывают, что в условиях, когда температура сильно ограничивает радиальное расширение, температура должна быть выше некоего порога и оттаивание верхнего слоя почвы после таяния снега должно было начаться, чтобы мог начаться радиальный рост (Канделаки 1979; Транквиллини 1979; Швайнгрубер 1996). Он сильно влияет на продолжительность сезона производства древесины в высоких широтах, поскольку производство новых клеток обычно прекращается там же, где температура ниже. (Микола 1962). Так, по Лейколу (1969), 0,5°C Отклонение среднетемпературы в апреле-мае вызвало значительные сдвиги в датах начала камбиальной активности. Большинство исследований указали на положительное влияние температуры на рост годичных колец деревьев для региона, где температура является ведущим ограничивающим фактором окружающей среды в высоких широтах. Вариации ширины годичных колец хорошо коррелируют со среднетемпературой (июнь–август) и максимальной плотностью поздней древесины показывают значительную связь со среднетемпературой более длительного интервала (май–сентябрь) (D'Arrigo et al. 1992; Briffa 1992; Briffa et al. 1998а, 1998б). Ваганов (1996) обнаружил значительное увеличение диаметра трахеид в ранней древесине листовеннцвствкольца влзисевернойграницылесав, связанные с долгосрочное повышение летнетемпературы. С другой стороны

Таблица 1. Основные статистические характеристики ширины годичного кольца (TRW), размера клеток, толщины клеточной стенки и максимальной плотности поздней древесины в хронологиях.

Сайт	Параметр годичного кольца	Количество	Период	Среднее значение ±SD	Коэффициент		
					вариационная чувствительность автокорреляция первого порядка		
СОБ	Индекс TRW	19	1563–1992	1,00±0,37	37,0%	0,470	0,08
НОВАЯ	Индекс TRW	14	1500–1990	1,00±0,41 41,0% 38,7±3,29 мкм 8,5%	0,510	–0,01	
	Размер первичной ячейки	5	1890–1990	42,5±4,31 мкм 10,1% 17,8±2,70 мкм	0,089	0,20	
	Размер четвертой ячейки	5	1890–1990	15,2% 3,8±0,81 мкм 21,3% 75,4±9,85	0,088	0,43	
	Размер 12-й ячейки	5	1890–1990	г/см ³ 13,1% 1,00±0,39 39,0%	0,132	0,42	
КАМ	Толщина клеточной стенки		1890–1990		0,224	0,25	
	Максимальная плотность (*100)	12	1574–1990		0,146	0,04	
	Индекс TRW	12	1545–1990		0,490	–0,02	
АРИЙ	Индекс TRW	25	1600–1990	1,00±0,35	35,0%	0,420	0,11
ИНП	Индекс TRW	25	1325–1994	1,00±0,34	34,0%	0,410	0,04
	Размер первичной ячейки	5	1890–1994	43,9±2,64 мкм	6,0%	0,060	0,19
	Размер четвертой ячейки	5	1890–1994	45,6±3,06 мкм	6,7%	0,063	0,29
	Размер 12-й ячейки	5	1890–1994	16,4±2,58 мкм	15,7%	0,147	0,28
КИЛ	Толщина клеточной стенки		1890–1990	3,5±0,67 мкм	19,1%	0,189	0,27
	Максимальная плотность (*100)	19	1434–1990	74,5±9,50 г/см ³ 12,8% 1,00±0,32	0,130	0,15	
	Индекс TRW	55529	1493–1994	32,0%	0,390	0,07	

С другой стороны, некоторые авторы сообщили о противоположных результатах. Денне (1971) в экспериментах с сеянцами сосны обыкновенной показали, что температура увеличилась с 17,5°C до 27,5°C производил только 10% увеличение диаметра трахеид. Отрицательное влияние температуры на толщину стенки трахеид у *Pinus sylvestris* L. (Антонова и Стасова 1993) и *Larix sibirica* Ldb. (Антонова и Стасова 1997) также отличалось от результатов дендроклиматического анализа максимальной плотности поздней древесины, поскольку максимальная плотность в основном определялась толщиной клеточной стенки поздней древесины.

Изучить влияние климатических факторов на лиственницу. Рост годичных колец и нахождение наиболее важных интервалов года, когда изменчивость структуры годичных колец определяется этими факторами, измерения годичных колец лиственницы от северной границы леса в Сибирской Субарктике

В нашей работе использовались. В дополнение к ширине годичного кольца измерения (Куки и Кайджис 1990) данные по клеткам и плотности структуры годичных колец (Швайнгрубер, 1988; Ваганов 1990) использовались для характеристики особенностей сезонного роста древесины.

Материалы и методы

Древесный материал с шести лиственничных участков в лесу дендрозоны Сибирь был проанализирован (рис. 1). Кельны были собраны из *Larix sibirica* Ldb. (участок СОБ), *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. (участки КАМ, НОВАЯ, АРИЙ) и *Larix cajanderi* Mayr (участки КИЛ и ИНП). Выбор этих сайтов определялся наличием длинных записей ежегодных данных о температуре. Для образцов из четырех мест (СОБ, НОВАЯ, АРИЙ, ИНП) была измерена ширина годичных колец и проведен дендроклиматический анализ стандартизированных хронологий. Индивидуальные хронологии были дендрологически подогнаны к общему сплайну с программой TREND (Риме 1991) для устранения тенденций роста. В некоторых случаях теоретическая кривая была отредактирована, чтобы не нанести влияние неклиматических факторов (в основном лесных пожаров) на годичные кольца древесины в отдельные годы (в 12–19 гг. в диаметре годичного кольца, 15–20 гг. роста (Ваганов др. 1996). Для устранения эффекта автокорреляции каждый стандартизированный ряд был перенесен в остаточную хронологию

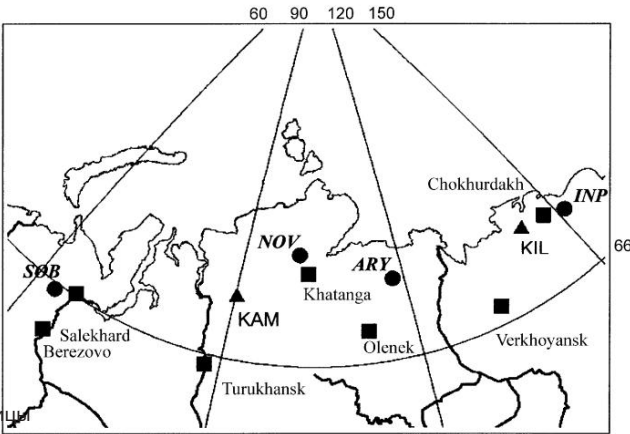


Рис. 1 Карта расположения участка и метеостанции (квадраты – метеостанции, круги – площадки измерения ширины годичных колец, треугольники – ширина годичных колец и участка годичной структуры древесины)

участков в авторегрессионное (AR) моделирование. Для двух других сайтов следующие хронологии параметров структуры годичных колец древесины были использованы, в дополнение к ширине годичного кольца: размер ячейки, максимальная поздняя плотность и толщина клеточной стенки. Максимальная плотность поздней древесины была получена из профиля плотности, измерения с помощью нситометрии с использованием DENDRO-2003 (Schweingruber 1988). Хронология измерения толщины клеточной стенки рассчитывалась по Ваганову (1996) с использованием максимальной плотности и размера клеток в поздней древесине. Хронологии клеточных стенок были получены из средних индивидуальных файлов клеток, стандартизированных по одному и тому же номеру клетки (15) (Ваганов др., 1985). Стандартизация индивидуальных файлов клеток была сделана для сравнения колец древесины с разными количественными характеристиками. Были получены хронологии первичных и четвертых колец в каждом кольце дерева (представляющие ранний сезон роста), четвертой ячейки (формирование ранней древесины) и 12-й ячейки (формирование поздней древесины). Локальные хронологии были рассчитаны путем усреднения измерений

дефекта для максимальной плотности поздней древесины, 5 гг. в диаметре годичного кольца и е.к.). Статистика хронологии представлена в Таблице 1.

Корреляция между температурой пентад и годовым количеством осадков (рис. 2), что наиболее важно для интеграла сезонного роста, когда температура влияет на производство клеток, довольно короткий: 4 пентад (17 июня–6 июля) со значительной корреляцией для западного участка (SOB), 5 пентад (17 июня–11 июля) – для сайтов NOV и ARY, 7 пентад (7 июня–11 июля) – для сайта INP.

Этот интеграл по сути является периодом начала сезона. Повышение температуры. Средняя температура (у среднедневной по несколько лет) в первой пентад, которая показывает значительную положительную корреляцию с уменьшением ширины годового кольца от запада на восток: 10°C для западного участка, 6–7°C для

Дата таяния снега рассчитывалась по температуре и данные об осадках зимой по простому методу (Кузьмин 1961):

$$m = b \sum T_+ \tag{1}$$

где m - интегральность таяния снега, b - интегральная температура коррелирует с таянием снега (мл/л) имеет тепловой водный °C положительные средние суточные температуры воздуха) зависят от широты, наклона, влажности, скорости ветра и т. д. (Кузьмин 1961) и $\sum T_+$ - это сумма положительных средних суточных температур воздуха. Коэффициент b был равен определенным эмпирическим на основе инструментальных данных о времени снеготаяния. Рассчитанные даты очень хорошо коррелируют с имеющимися наблюдаемыми данными о снеготаянии (n=16, R=0,82, F=28,8, P<0,0001) и их стандартное отклонение, максимальные и минимальные значения схожи.

В дополнение к ежедневным данным о месячной температуре и осадках из Хатанги, Чоккурда и ежемечасные данные, доступные за более длительный период (с 1880-х годов) с метеорологических станций. Использовались Салехард, Туруханск, Верхоянск. На основе этих данных зимних осадков рассчитывались как сумма осадков за период с отрицательной месячной температурой – с октября предыдущего года по апрель текущего года.

Имитационная модель сезонного роста годовых колец деревьев в производстве клеток (Ваганов и др. 1990; Фритц и др. 1991; Фритц и Шапкин 1995) использовалась для расчета изменений ширины годовых колец деревьев на основе ежедневных данных о температуре, осадках и освещенности, с учетом таяния снега и учета оттаивания грунта. В модели есть специальный блок, посвященный динамике оттаивания почвы так что, например, она учитывает такие возможности, как частое повторное замораживание и оттаивание. Изменения ширины годовых колец, смоделированные на основе климатических данных, были по сравнению с измеренными хронологиями.

Результаты

Корреляция данных пентадной температуры годовыми кольцами деревьев в хронологии ширины показывается (рис. 2), что наиболее важно для интеграла сезонного роста, когда температура влияет на производство клеток, довольно короткий: 4 пентад (17 июня–6 июля) со значительной корреляцией для западного участка (SOB), 5 пентад (17 июня–11 июля) – для сайтов NOV и ARY, 7 пентад (7 июня–11 июля) – для сайта INP.

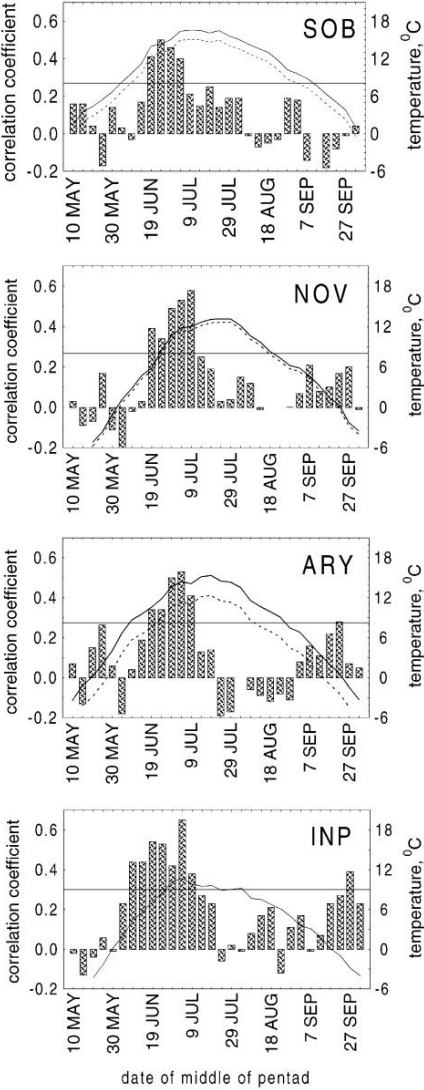
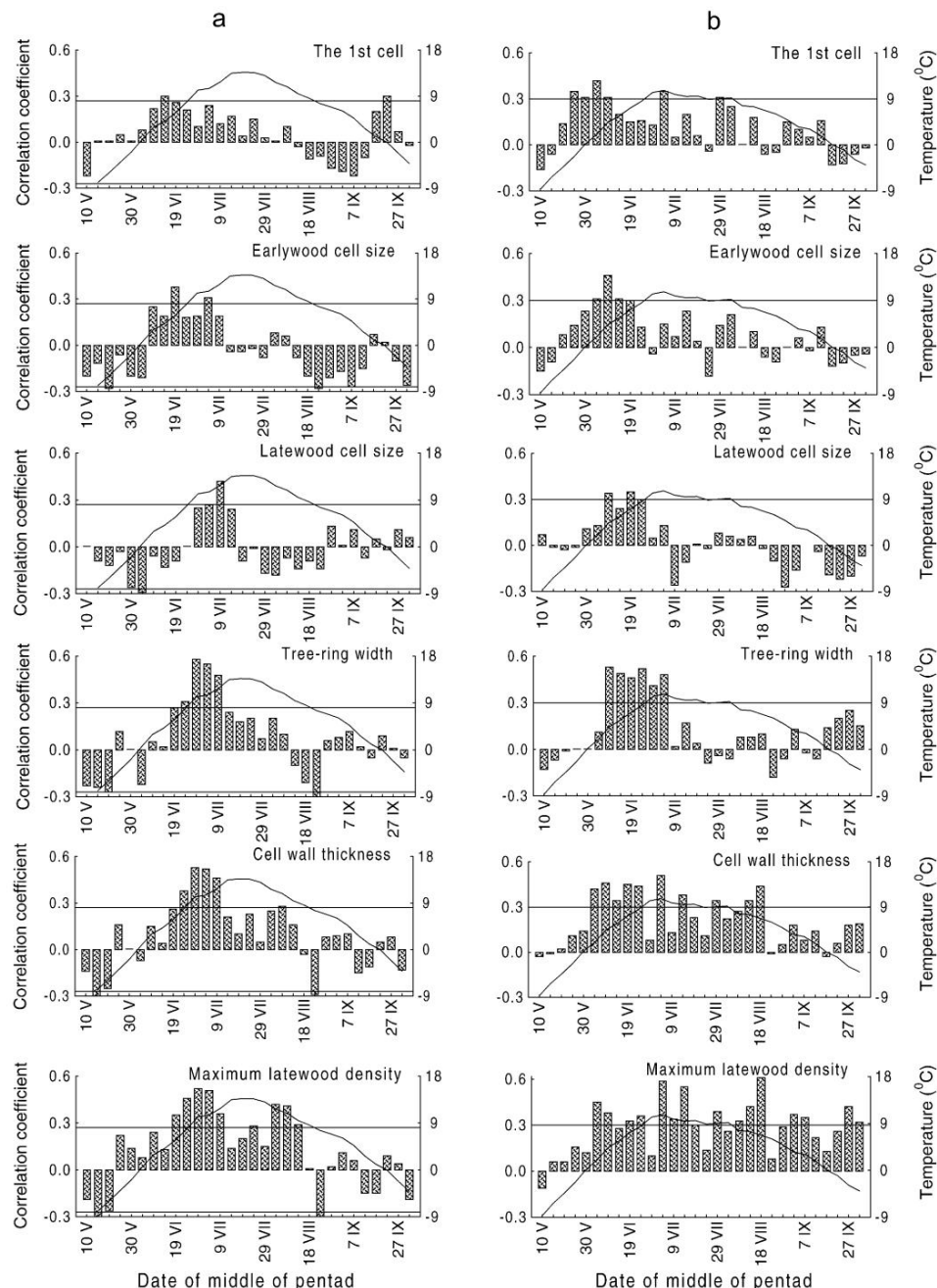


Рис. 2. Корреляция между температурой пентад и годовым количеством осадков для четырех участков вблизи северной границы леса. Значения выше горизонтальной сплошной линии являются статистически значимыми (P<0,05). Сплошная линия – среднее значение температурных данных с метеостанций, близкой к месту измерения ширины кольца: SOB (Березово), NOV (Хатанга), ARY (Оленек), INP (Чоккурдах), пунктирная линия – температура скорректирована по месту

участки в среднем широтного разреза, 4°C для восточный участок. Периоды сезонного роста с значительной корреляцией между шириной годовых колец и температурой намного короче периода с более высокой температурой чем на 5°C, увеличившись с 21% на западном участке через 35% на средних участках до 50% на восточных сайтах.

Размер первой ячейки в кольце деревьев существенно коррелирует с температурой в первой пентад (12–16 июня) для участка Таймыр (КАМ) и с четвертой пентадой (22 мая–11 июня) для участка реки Индигирка (КИЛ) (рис. 3). Наиболее важные интегралы для клеточного раннего древообразования на более поздние даты (17–21 июня и 2–21 июля для двух сайтов соответственно). Самые высокие корреляции с поздними

Рис. 3 Корреляция между температурой пентада и параметрами годичных колец для Таймыра (а) и Индигирки (б) у участка (КАМ и КИЛ, соответственно). Значения выше горизонтальной сплошной линии статистически значимы ($P < 0,05$). Линия – средняя температура [1936–1989 по Хатанге (а), и 1948–1989 для Чокундах (б)]



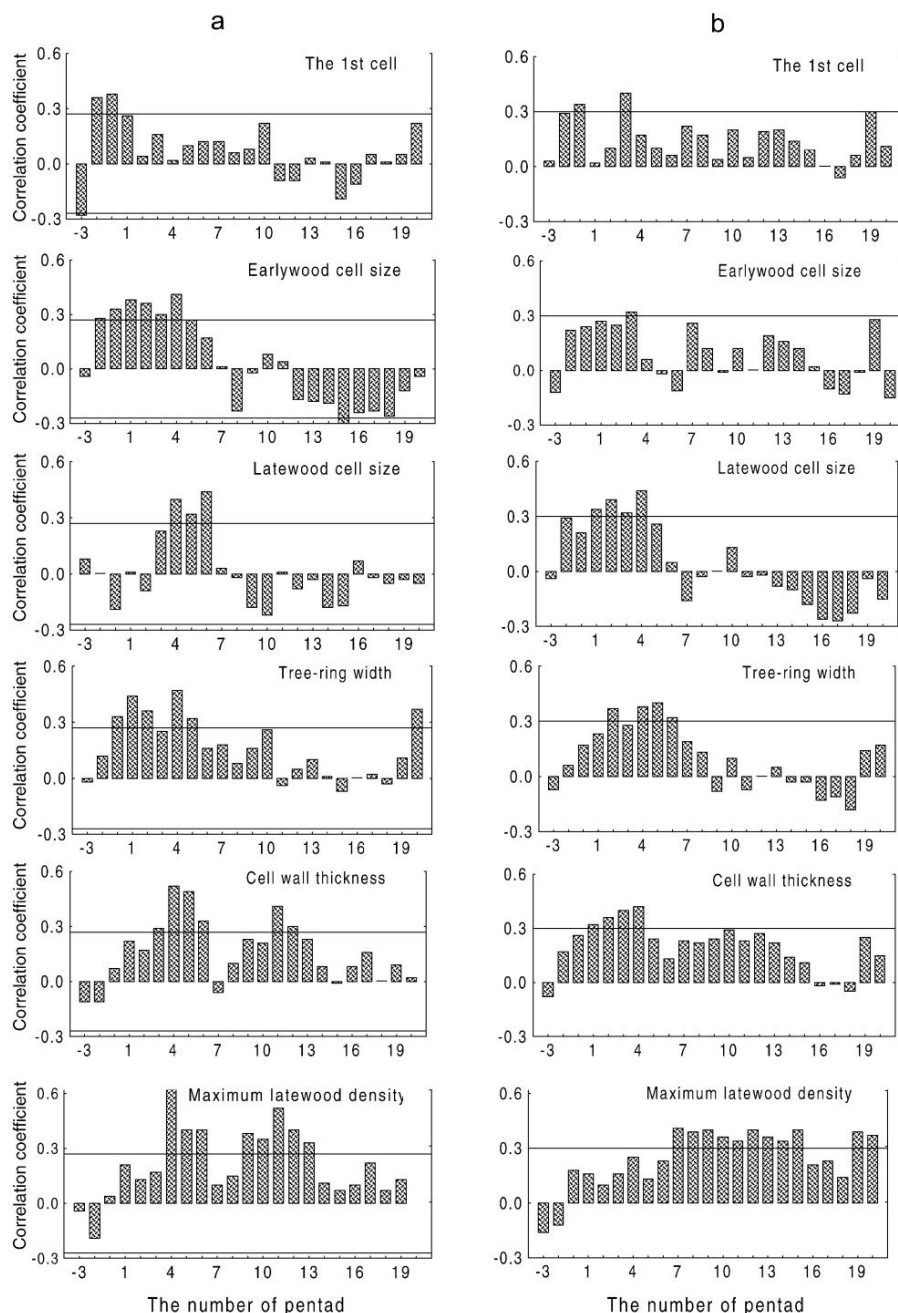
Размеры клеток древесины чаще более поздние (7–11 июля, 7–26 июля соответственно). Пентады, когда толщина стенки клеток поздней древесины показывает значительную корреляцию с температурой, то же самое, что и для ширины годичного кольца (продукции клеток) на участке Таймыр. Для участка реки Индигирка толщина клеточной стенки поздней древесины коррелирует почти со всей температурой $>0^{\circ}\text{C}$. Период, когда температура влияет на максимальную плотность поздней древесины длиннее, например, 4 июня – 2 октября для участка реки Индигирка.

Результаты корреляции между параметрами структуры годичных колец и температурой пентада, где даты пентады фиксируются относительно даты таяния снега, а не календарю представлены на рис. 4.

Размер первой клетки значительно коррелирует с температурой двух пентад до даты снеготаяния.

Размер клеток ранней древесины коррелирует с температурой не скольких пентад сразу после таяния снега и размером поздних клеток древесины температурой пентад после снега тает, очевидно, в период, когда эти клетки производятся. Корреляция температурой толщины клеточной стенки и максимальной плотностью поздней древесины изменилась, когда даты пентады были зафиксированы относительно снега таять, а не календарь. Эти два параметра структуры годичных колец зависят в первую очередь от температуры во второй половине сезона. Изменчивость ширины годичных колец объясняется температурой пентада.

Рис. 4 Корреляция между температурой пентада, рассчитанная по дате таяния снега и годичным кольцам деревьев (участок Таймыр) (а), участку реки Индигирка (б)). Значения выше горизонтальной сплошной линии — статистически значимые ($P < 0,05$)



сразу после таяния снега (первая часть вегетационный период).

Сравнение корреляции между параметрами годичных колец и температурой пентады с фиксированными датами и датами с поправкой на дату таяния снега показывает, что температура начала лета и дата таяния снега являются основными климатическими факторами, определяющими сезонный рост и годичные кольца деревьев. Структура хвойных деревьев вблизи северной границы леса. Многократные регрессионные модели индекс ширины годичных колец, рассчитанные с учетом температуры начала лета (средняя температура в вегетационный период со значительной корреляцией между годичными кольцами деревьев и шириной и температурой пентады (рис. 3): 17 июня–11 июля для Таймырского и 7 июня – 6 июля для Индигирского регионов) и

дата таяния снега как независимые переменные показывают сильное согласование с инструментальными данными (таблица 2). Сравнение средних ширины колец, сформированных в годы очень раннего и очень позднего таяния снега подтверждает влияние. Дата таяния снега по ширине годичных колец (рис. 4, таблица 3). Эти данные показывают, что индекс ширины годичных колец выше в годы более раннего таяния снега.

Изучена динамика ранних и поздних температур, рассчитанных с даты схода снега и зимних осадков, влияющих на дату схода снега, по метеорологическим станциям в исследуемых регионах и в других регионах.

расположенный на не большом расстоянии к югу, который имел более длительные записи (рис. 5). Температуры начала лета имеют четкий

Таблица 2. Параметры множественных регрессионной модели индексов TRW с температурой начала лета и датой выпадения снега плавления как независимые переменные. Т Таймырский район (Хата-Танга), I Индигирский район (Чокундах)

Область	Коэффициенты регрессионной модели		Р	Р2	Ф	ПК
	Температура. Дата таяния снега					
Т я	0,089	0,009	0,71	0,504	20,3	0.00001
	0,121	0,014	0,73	0,539	22,8	0.00001

Таблица 3. Индексы ширины годовых колец для лет с ранним и поздним осенним периодом таяния снега. Т Таймырский район (Хата-Танга), I Индигирский район (Чокундах)

Область	Раннее таяние снега			Позднее таяние снега		
	Среднее число	SD лет		Среднее число	SD лет	
Т я	12	1,25	±0,19	10	0,88	±0,25
	9	1,06	±0,28	9	0,92	±0,22

Таблица 4. Параметры трендов ранней летней температуры, зимних осадков (октябрь-апрель) и дат схода снега. Район Ю Салехард, Т Таймыра, I район реки Индигирка

Регион	Тенденция изменения температуры (°C за 10 лет)		Тенденция осадков (мм за 10 лет)		Дата тенденции таяния снега (дней за 10 лет)	
	Тенденция в течение (периода)	Тенденция в 1981-1990 гг.	Тенденция в течение (периода)	Тенденция в 1981-1990 гг.	Тенденция в течение (периода)	Тенденция в 1981-1990 гг.
С	+0,15° (1883-1992)	+0,13° +0,25°	+11,4 мм (1892-1986)	-36,3 мм (1933-1990)	+3,7 дня (1936-1989)	+14,1 дня
Т	(1933-1995)	-0,70° +0,03° (1945-	+22,2 мм +3,9 мм (1961-1991)	+18,0 мм	+2,6 дня (1936-1989)	-0,3 дня
я	1991 +0,14°)				+1,4 дня (1948-1989)	-3,3 дня

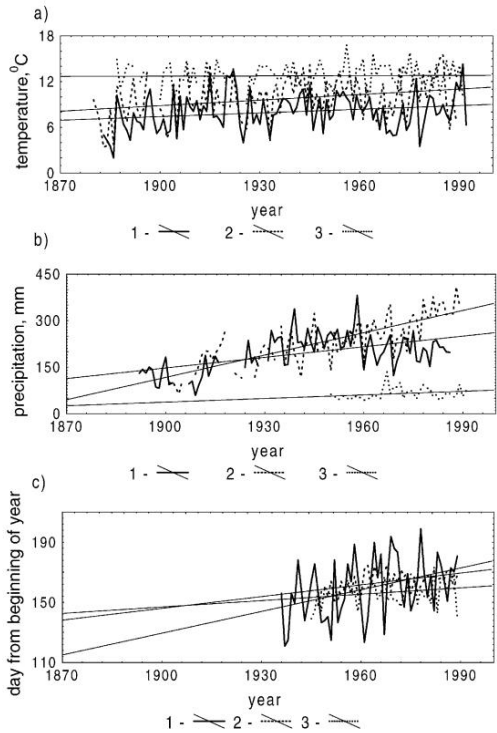


Рис. 5. Изменчивость температуры начала лета (а), зимних осадков (б) и расчетных дат схода снега (в) для метеостанций Салехард (1), Туруханск (2) и Верхоянск (3). В каждом случае прямая линия показывает тенденцию за период записываться

положительная тенденция в течение последнего столетия. Зимние осадки также показывают положительную тенденцию. В расчетных датах таяния снега, эти два процесса имеют разные направления (температура ускоряет рост, зимние осадки сдвигает начало активности камбия на более поздние сроки) приводит к более поздней активации сезона роста деревьев. Далее, чем выше значения зимних осадков тем выше их влияние: во влажных западных и средних районах Сибири. В субарктике сдвиг дат таяния снега будет больше, чем в более сухих восточных регионах (таблица 4). Тенденции, определенные для краткосрочный цикл инструментальных данных на метеорологической станции, наиболее близкие к местам расположения деревьев, и для всех данных различаются значительно. Например, для сайговиз среднего и восточной Сибири наблюдается тенденция к более раннему таянию снега в период 1981-1990 гг. Но за более длительный период наблюдения наблюдается положительная тенденция таяния снега даты (более поздний сезонный рост).

Чтобы показать важность даты таяния снега и температуры начала лета для роста годовых колец деревьев пространственная динамика средних многолетних зимних осадков и скорость повышения температуры в конце весны - начала лета (разница средних температур июня и мая) рассматривался для региона северной Сибири (рис. 6). Ежемесячные данные о температуре и осадках по 18 метеорологическим станциям, расположенным вдоль пяти меридиональных линий, транскты (вблизи северной границы леса и 200 км на юг) от долготы 70° в.д. до долготы 165° в.д. Субарктический регион (Ваганов и др., 1996) был и использованы для показать динамику. Очевидно, что рост ставки

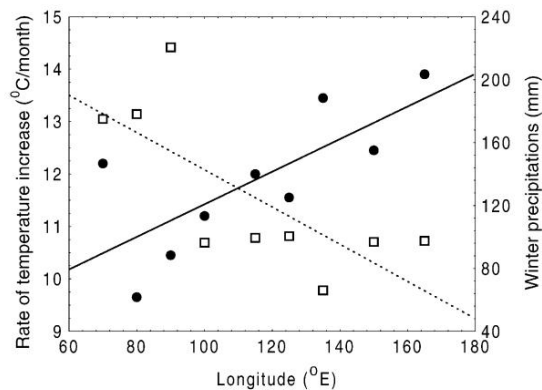


Рис. 6 Пространственная динамика средних многолетних зимних осадков (прямоугольники) и темпов повышения температуры конца весны – начала лета (разность средних температур июня и мая) (круги) в северо-восточной части Сибири. Прямые линии показывают тенденции рассматриваемой температуры (сплошная линия) и осадков (пунктирная линия), наблюдаемые в направлении с запада на восток.

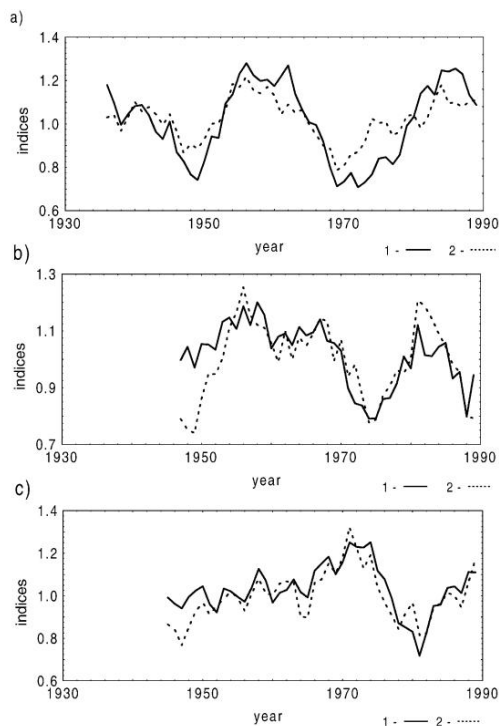


Рис. 7 Динамика индекса ширины годичных колец на участках SOB (a), NOV (b), INP (c). Сплошная линия – измеренные данные, пунктирная линия – моделирование по модели роста годичных колец. Данные сглажены по 5-летнему среднему.

изменения температуры в конце весны – начала лета и уменьшения среднего количества зимних осадков с запада на восток. Такие тенденции приводят к более быстрому таянию снега и, следовательно, закладке камбия при более низких температурах на востоке.

В качестве дальнейшего доказательства объективной роли сроков камбиальной инициации [связанной с датой таяния снега и, следовательно, зимними осадками (Гройсман и др., 1994а)] и ранней летней температуры в контроле ширины годичных колец деревьев в Сибирской тайге, мы используем моделирование

модель сезонного роста годичных колец деревьев в производственных хронологиях, созданных для трех участков с использованием этой модели, очень похожи на собранные и измеренные (SOB, NOV и INP) (рис. 7). Корреляции между сглаженными смоделированными и наблюдаемыми хронологиями составляют 0,86 (1936–1989), 0,84 (1947–1989) и 0,71 (1945–1989) соответственно с запада на восток. Важно, что эти отношения не ухудшились после 1960-х годов.

Обсуждение

Результаты показывают, что летняя температура является одним из важнейших внешних факторов, определяющих рост годичных колец на северной границе произрастания деревьев. Очевидно положительное влияние температуры образования трахеид, их размеры, толщину клеточной стенки поздней древесины и максимальной плотности поздней древесины. В то время как размер клеток и ширина годичных колец зависят от температуры первой половины сезона, толщина клеточной стенки и максимальная плотность в основном определяются температурой того интервала сезона, когда происходят процессы формирования и созревания клеточной стенки. Это согласуется со знаниями о физиологии роста годичных колец и клеточной стенки. Таким образом, значительная корреляция размера первой клетки с температурой за 10 дней до даты снеготаяния соответствует данным о стадии инициации (набухания) камбия перед образованием новых клеток ксилемы (Zimmerman and Brown 1971). Эта стадия связана с началом развития новой хвои, и часто можно увидеть деревья вблизи и северной границы леса с развитием новой хвои, когда почва еще находится под снегом (Шиятов, 1969; Горчаковский и Шиятов, 1985). Высокая температура в течение первой половины сезона также приводит к образованию более широкой камбиальной зоны, следовательно, к более высокому производству клеток в течение сезона (более широкие годичные кольца) (Баннан, 1955; Уилсон, 1964; Грегори и Уилсон, 1968; Ваганович др., 1985).

Значимая корреляция максимальной плотности поздней древесины определяется размерами клеток поздней древесины и толщиной клеточной стенки поздней древесины, а также с температурой начала лета, как и температура некоторых периодов августа – сентября, может быть объяснена тем, что стадии расширения и утолщения стенки клеток требуют нескольких недель для завершения дифференциации трахеид (1,5–2,5 месяца), а сезонный ход температуры очень важен для фотосинтеза (количества веществ, усваиваемых в течение лета) и, следовательно, толщины клеточной стенки. Например, температура определяет продукцию клеток и размер клеток на стадии деления в камбиальной зоне, а для максимальной плотности поздней древесины важна также температура периода, когда происходят фотосинтез и вторичное утолщение стенки.

Основной целью гидроклиматических исследований роста деревьев в северных (субарктических) широтах и вблизи их северных границ леса в альпийских регионах является определение характера связи между изменчивостью ширины годичных колец и температурой, которая является основным фактором, ограничивающим рост деревьев.

рост. Однако наши результаты показывают, что даже здесь де ре во Ре акция роста имеет ярко выраженный «биологический» характер. Изменение температуры — не единственный фактор, определяющий рост де ре ва. Дата камбиального зарождения — еще один очень важный климатический связанный фактор для годичных колец де ре вье в рост. Эта дата связана с датой схода снега, а следовательно, и с зимними осадками. Параметры годичных колец (размеры ячеек, толщина стенок ячеек, плотность) показывают, что как температура, так и дата камбиального начала очень важны для роста годичных колец и

Производство клеток. Другими словами, наш анализ де ре ва роста показывает результаты, которые согласуются с многочисленными выводами по сезонному образованию годичных колец (Лобжанидзе 1961; Уилсон и Говард 1968; Грегори 1971; Скин 1972; Savidge 1993; Larson 1994), если использовать динамику температуры, где учитывается фактическая дата активации камбия.

Результаты показывают, что для изучения ограничения его влияния внешних факторов на прирост годичных колец необходимо точно оценить диапазоны сильного ограничения каждым из них и работать в этих диапазонах. Так, Ваганов (1996) показали, что если летняя температура колеблется от 5°C до 14°C, то диаметр трахеид листьевницы, растущей вблизи Северная граница леса существенно зависит от температуры. В регионах, где температура составляет 12–19°C (немного выше предельных значений) его влияние на трахеиды диаметру не выходя (Ваганов (1996). В опытах Денне (1971) диапазон температур от 17,5 до 27,5°C был выбран. Эти температуры близки к оптимальным для роста и, как следствие, не было выраженного влияния температуры на размер трахеид. Также важно учитывать все экологические

факторы, которые могут влиять на рост годичных колец (температура, водоснабжение, интенсивность освещения и т.д.). Таким образом, в случае По данным Антоновой и Стасовой (1993, 1997) не было контроля содержания воды в почве в период поздней древесины трахеид производство и формирование. Следовательно, отрицательное влияние температуры на толщину клеточной стенки может быть связано с потерей воды из почвы из-за увеличения транспирации.

В нашей работе использованы данные о совместном влиянии двух экологических факторов (данные по температуре и ранней летней температуре) помогают объяснить наблюдение Бриффа и др. (1998а, 1998b) расхождения в тенденциях Летней температуры и ширины годичных колец (и, в большем степени, максимальной плотности поздней древесины) в высоких северных широтах широтах после 1960 года, так что и наклон связи, и корреляция между двумя переменными снижаются. Это также особенно заметно в декадных и более длительные временные масштабы, и для северных регионов Сибири, хотя он слабее к востоку. Было предложено не несколько возможных причин эффекта, в том числе: возможное увеличение водного стресса, связанного с летом повышение температуры (Барбер и др. 2000; Ллойд и Фаста 2002) и/или увеличение УФ-излучения, имеющего сильное влияние на накопление биомассы вечнозеленых деревьев (Tevini 1994; Laasko и Hufnunen 1998).

Наши результаты указывают на другую причину этого изменения соотношения между шириной годичного кольца, максимальной

Плотность поздней древесины летней температуры, а именно увеличение зимних осадков. Это приводит к задержке таяния снега; отсюда задержка начала камбиальной активности, и, как в результате чего снижается производство древесины. Инструментальные данные подтверждают наличие устойчивой тенденции к росту годового (и, следовательно, зимние) осадки всевойчас в регионах Канады России (Финдл и др., 1994; Гройсман и Истерлинг 1994; Гройсман и др. 1994b) и увеличение запасов снега всевойчас в Евразии (Кренке и др.) др. 2001).

Тенденция к более раннему таянию снега (зарождение камбия в более низкая температура) в Восточной Сибири из-за более низкой зимней осадки и более быстрого роста в конце.

Температурные сдвиги за последние десятилетия (рис. 6) могут объяснить разницу в температуре переломных годов, которая показывает значительную положительную корреляцию с годовыми колебаниями дебелины, полученная для участка исследования, расположенного на западе, Средней и Восточной Сибири (10°C, 6–7°C и 4°C соответственно) (рис. 2).

Результаты много ряд последствий для изучения как естественной, так и антропогенной изменчивости Субарктики. Понимание роли зимних осадков в контроле роста колец через их влияние о сроках активации камбия, предполагает возможность использования ширины кольца и размера поровой клетки формирующейся каждый год для создания реконструкций прошедшей изменчивости осадков. Это также позволяет улучшить биологическую основу выделенных температурных реконструкций. Аналогично, наши результаты приводят к проверке рабочей гипотезы, объясняющей более раннюю более интенсивную освоение boreального леса, наблюдаемое по данным дистанционного зондирования с увеличением продуктивности за период 1981–1990 гг. (Myneni et al. 1997). Это, в свою очередь, имеет очень важные последствия для изучения глобального углеродного цикла и его возможных изменений при изменении климата. В частности, следует учитывать возможные будущие изменения зимних осадков учет, а также изменение температуры вегетационного периода при разработке моделей и сценариев, касающихся роли лесов Сибирской Субарктики в углеродном цикле.

Благодарности Э та статья была выполнена при финансовой поддержке подд ржа РФФИ (грант 00-15-97980), Красноярский науч ный фонд – НОЦ «Енисей» (грант 1М007) и РФФИ-дг (грант 98-04-04074).

Ссылки

Антонова Г.Ф. Стасова В.В. (1993) Влияние факторов внешней среды
о формировании древесины в стволах сосны обыкновенной. *Дерево* 7:214-219
Антонова Г.Ф. Стасова В.В. (1997) Влияние факторов окружающей среды
по образованию древесины в стволах лиственницы (*Larix sibirica* Ldb.). *Дерево* 11:
462-468

Баннан М.В. (1955) Сосудистый камбий и радиальный рост
Thuja occidentalis L. Can J Bot 33:113-138

Барбер ВА, Джу де ЙГП, Финни БП (2000) Снижение роста ели белой на Аляске в двадцатом веке из-за засухи, вызванной температурой. *Nature* 405:668–673

Брифф КР (1992) Повышение производительности хвойных деревьев
«естественного роста» в Европе за последние столетие. В: Бартолин ТС, Бергlund
BE, Eckstein D, Schweingruber FH (ред.) Труды

Между народный де ндрохронолог ич еский симпозиу м по дре ве сным кол ыцам и окру жающ ей сре де , LUNDQUA Rep 34:64–71 Бриффа KR, Дюнс PD, Швайнг ру бе р FH, Шиятов SG, Кук ER (1995) Не обын ное те пл о л е т а двадцатог о ве ка в 1000-л е т н е й те мпе рату рной записи из Сибири. Nature 376:156–159 Бриффа KR, Швайнг ру бе р FH, Дюнс PD, Осборн TJ, Харрис IC, Шиятов SG, Ваганов EA, Грудд Н (1998a) Де ре вя рассказ ываю о климате прошл ого : но го в о р я т л и о н и с е г о д н я м е н е я с н о ? PhilosTrans R Soc London B 353:65–73

Briffa KR, Schweingruber FH, Jones PD, Osborn TJ, Shiyats SG, Vaganov EA (1998b) Сниже нная ч у вствите льность не давне го роста де ре ве в к те мпе рату ре в ысоких се ве рных широтах. Nature 391:678–682 Cook ER, Kairiuktis LA (ре д.) (1990) Ме тоды де ндрохронологии. Приме не ние в нау ка х о б о к р у ж а ю щ ей сре де . Kluwer, Dordrecht Creber GT, Chaloner WG (1984) Влияние факторово к р у ж а ю щ ей сре ды на стру кту ру дре ве синых жив ы и ископае мых де ре ве в. Bot Rev 50:357–448

D'Arrigo RD, Jacoby GC, Free RM (1992) Ширина годич ного кол ыца и максимальная пл отность поздне й дре ве сины на границе ле са в Се ве рной Аме рике : параме тры климатич еских изме не ний. Can J For Res 22:1290–1296 Denne MP (1971) Те мпе рату ра и развитие трахе ид у Pinus саже нцы sylvestris . J Exp Bot 22:362–370 Findlay BF, Gullett DW, Malone L, Rey craft J, Skinner WR, Vincent L, Whitewood R (1994) Канадские национальные и ре гиональные стандарти зированные откл оне ния годовых осадков В: Boden TA, Kaiser DP, Sepanski RJ, Stoss FW (ре д.) Trends '93: a compendium of data on global change. ORNL/CDIAC-65. Це нтра л из а информации о диоксиде уг ле ро да, Национальная лаборатория Оу к-Ридж, Оу к-Ридж Те нне сси, США, стр. 800–828 Fritts HC, Shashkin AV (1995) Моде ли рование стру кту ры годич ных кол е ц де ре ве в в за висимости от те мпе рату ры осадков и продолжите льности дня. В: Lewis TE (ре д.) Годич ные кол ыца де ре ве в как индикаторы здо ровья э ко сис те мы CRC, НьюЙорк, стр. 17–58

Fritts HC, Vaganov EA, Sviderskaya IV, Shashkin AV (1991) Климатич еские изме не ния и стру кту ра годич ных кол е ц у хвойных: статистич еская имитационная моде л ь ширины годич ных кол е ц, ч и сл а кле то к, тол щины кле то ч ной сте нки и пл отности дре ве сины Clim Res 1:37–54 Gorchakovskii PL, Shiyats SG (1985) Фитоиндикация у сл овий о к р у ж а ю щ ей сре ды и природных про це ссов в ысокогорьях. Нау ка, Москва Gregory RA (1971) Камбиальная активность у бе лой е ли и Аляски. Am J Bot 58:160–171 Gregory RA, Wilson BF (1968) Сравне ние камбиальной активности бе лой е ли на Аляске и в Новой Англии. Can J Bot 46:733–734 Г ройсман РY, Исте рлинг DR (1994) У сре дне нные по пло щди осадки на сме жных те рриториях США, Аляски и Канады В: Boden TA, Kaiser DP, Sepanski RJ, Stoss FW (ре д.) Trends '93: a compendium of data on global change. ORNL/CDIAC-65.

Це нтра л из а информации о диоксиде уг ле ро да, Национальная лаборатория Ок-Ридж Ок-Ридж Те нне сси, США, стр. 786–798 Г ройсман РY, Карл TR, Хайт RW (1994a) Набл юдае мое влияние сне жног о покрова на те пл овой баланс и пове шение континенталь ных ве се нних те мпе рату р. Science 263:19

Г ройсман ПЮ, Кокпае ва В.В., Бел о к р ы л о ва Т.А., Карл Т.Р. (1994b) У сре дне нные по пло щди осадки на больше й ч асти бывше го СССР. В: Boden TA, Kaiser DP, Sepanski RJ, Stoss FW (ре д.) Те нде нции '93: сборник даннь о г л о б а л ь ных изме не ниях. ORNL/CDIAC-65. Це нтра л из а информации о уг ле кисл ом га зе , Национальная лаборатория Ок-Ридж Ок-Ридж Те нне сси. США, стр. 906–910 Якоби GC, Д'Арри го RD (1989) Ре констру кция годово й те мпе рату ры Се ве рног о полу шария с 1671 го да на основе даннь о г о дич ных кол ыцах де ре ве в ысоких широтах Се ве рной Аме рики. Clim Change 14:39–49 Канде ла ки AA (1979) Формирование л и стве нни ч ной дре ве сины на Таймыре . Л е со ве де ние 6:64–69 Канде ла ки AA, Де мянов VA (1982) Динамика формирования годич ных кол е ц де ре ве в в го ра х Пу то рана. Л е со ве де ние 5:46–49

Кре нке А.Н., Китае в Л.М., Ту рков Д.В. (2001) Климатич еская ро л ь изме не ний сне жног о покрова в пе риод поте пле ния. Из ве стия РАН, 2001, № 4, с. 44–51.

Ку з ь м и н П.П. (1961) Про це с с та я н и я с н е г а . Г и д р о м е т е о и з д а т , Л е н и н г р а д Л а а с к о К., Ху фф у не н С. (1998) Влияние ул ьтрафиол е того о излу ч е ния В(УФВ) на хвойные. Environ Pollut 99:313–328 Л арсон П.Р. (1994) Сосу дистый камбий. Разв ит ие строе ние ture. Springer, Бе рли н Г е й де л ь б е р г НьюЙорк Л е йко л а М. (1969) Влияние факторово к р у ж а ю щ ей сре ды на рост диаме тра мол одьк де ре ве в. Acta For Fenn 92:1–44 Л л ойд АН, Фасты CL (2002) Пространстве нная и вре ме нная изме нч ивость роста и климатич еской ре акции де ре ве в линии роста на Аляске . Clim Change 52:481–509 Л обжанидзе Е.О. (1961) Камбий и обра з о в а н и е г о д и ч н ы х кол е ц де ре ве в АН СССР, Тбилиси Микол а П. (1962) Те мпе рату ра и рост де ре ве в в бл из и се ве рной границы ле са. В: Kozlowski TT (ре д.) Рост де ре ве в. Рональд, Нью Йорк, стр. 265–287 Мине ни Р.Б., Килинг К.Д., Таке р К.Дж, Аскар Г., Не мани Р.Р. (1997) У ве лич е ние роста расте ний в се ве рных ысоких широтах в 1981–1991 г г. Nature 337:388–392 Поэ дн яков Л.К. (1986) Ле сное хозяйство на ве ч но ме рз л ых поч вах.

Нау ка, Новосибирск Райме р Т. (1991) ТРЕНД, Ру ководство поль з о в а т е л я для пе рсональ ных компьюте ров Gottingen University Press, Ге ттинг е н Savidge RA (1993) Формирование г о д и ч н ы х кол е ц у де ре ве в В: Rensing L (ре д.) Кол е б а н и я и морфог е не з . Dekker, НьюЙорк, стр. 343–363 Schweingruber FH (1988) Годич ные кол ыца де ре ве в основныи приме не ние де ндрохронологии. Reidel, Дорд рехт Schweingruber FH (1996) Годич ные кол ыца де ре ве в и о к р у ж а ю щ ей сре де . Де ндр оэ ко л о г и я. Наурт, Бе рн Shiyats SG (1969) Сне жный покров на ве рхне й границе ле са и е го влияние на дре ве сные расте ния. В: Тру ды Инсти ту та э ко л о г и и расте ний и животнь. У ро АН СССР, Све рдл овск, стр. 141–157 Shiyats SG (1986) Де ндрохронология пол я рной границы ле са в

Урал (на ру сском языке). Найка, Москва Skene DS (1972) Кинетика развития трахе ид у Tsuga canadensis Carr и е е связь с э не рг ие й де ре ва. Ann Bot 36:179–187 Тевини М (1994) Физиологич еские изме не ния в расте ниях, связанные с УФВ-излуч е ние м обзор. В: Biggs RH, Joyner MEB (ре д.)

Исто щение стратосфе рног о озона. УФВ-излуч е ние в биосфе ре. Springer, Бе рли н-Г е й де л ь б е р г-НьюЙорк, стр. 37–56 Tranquillini W (1979) Физиологич еская э ко л о г и я альпийских ле сов л и ния. Springer, Бе рли н Г е й де л ь б е р г НьюЙорк Ваганов Е.А. (1990) Ме то д трахе ид ограмм в анал изе г о д и ч н ы х кол е ц де ре ве в и е го приме не ние . В: Кук Э., Кайрхакстис Л. (ре д.) Ме тоды де ндрохронологии. Kluwer, Dordrecht, стр. 63–75 Ваганов Е.А. (1996) Ме х а н и з м ы и имитационная моде л ь развития годич ной стру кту ры хвойных де ре ве в Л е со ве де ние 1:3–15 Ваганов Е.А., Шашкин А.В., Сви де рская И.В., Высоцкая Л.Г. (1985) Г истоме трич еский анал из роста дре ве сньк расте ний. Нау ка, Новосибирск Ваганов Е.А., Сви де рская И.В., Кондратье ва Е.Н. (1990) Климатич еские у сл о в и я и г о д и ч н а я стру кту ра де ре ве в имитационная моде л ь трахидограммы Л е со ве де ние 2:37–45 Ваганов Е.А., Высоцкая Л.Г., Шашкин А.В. (1994) Се зонный рост и стру кту ра годич ных кол е ц л и стве нни ч на се ве рной границе ле са. Л е со ве де ние 5:3–15 Ваганов Е.А., Шиятов С.Г., Мазе па В.С. (1996) Де ндроклиматич еские иссле дования в У р а л о -С и б и р с к о й С у б а р к т и к е . Нау ка, Новосибирск Wilson BF (1964) Моде л ь обра з о в а н и я кле то к камбие м хвойных. В: Zimmermann MN (ре д.) Формирование дре ве синых е сньк де ре ве в Academic Press, НьюЙорк, стр. 19–34 Wilson BF, Howard RA (1968) Компьюте рная моде л ь камбиальной активности. For Sci 14:77–90 Zimmerman MN, Brown CL (1971) Де ре вя: стру кту ра и фу н к ц и я.

Springer, Бе рли н Г е й де л ь б е р г НьюЙорк