Федеральное государственное бюджетное научное учреждение

«Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр

Сибирского отделения Российской академии наук»

(ФИЦ КНЦ СО РАН, КНЦ СО РАН)

На правах рукописи

Табакова Ксения Андреевна

НАУЧНО-КВАЛИФИКАЦИОННАЯ РАБОТА (ДИССЕРТАЦИЯ)

«Климатический отклик параметров структуры древесных колец лиственницы сибирской на северной и верхней границах ареала»

Направление подготовки: 06.06.01 Биологические науки

Научная специальность: 03.02.08 Экология

Квалификация (степень) выпускника:

Исследователь. Преподаватель-исследователь

Научный руководитель:

Доктор биологических наук

Ведущий научный сотрудник

Кирдянов Александр Викторович

Красноярск – 2025

Оглавление

[1 Введение 3](#_Toc195618832)

[1.1 Пространственная структура и экологические границы ареала лиственницы сибирской 5](#_Toc195618833)

[1.1.1 Общая характеристика ареала лиственницы сибирской 5](#_Toc195618834)

[1.1.2 Северная граница ареала 9](#_Toc195618835)

[1.1.3 Верхняя граница ареала 11](#_Toc195618836)

[1.1.4 Южная и восточная граница ареала 14](#_Toc195618837)

[1.1.5 Экологические особенности ареала 16](#_Toc195618838)

[1.2 Дендрохронологические исследования лиственницы сибирской в контексте климатических изменений 18](#_Toc195618839)

[1.2.1 Ширина годичных колец и климатический отклик 18](#_Toc195618840)

[1.2.2 Изотопный состав древесины в контексте климатических условий 21](#_Toc195618841)

[1.2.3 Макроструктурные особенности древесины в пределах ареала 24](#_Toc195618842)

[1.3 Микроклиматические характеристики лиственницы сибирской 27](#_Toc195618843)

[1.3.1 Морфология клеток в разных зонах ареала 27](#_Toc195618844)

[1.3.2 Сезонная структура и ритмика прироста древесины 30](#_Toc195618845)

[1.3.3 Анатомическая изменчивость в условиях климатического градиента 33](#_Toc195618846)

[2 Материалы и методы 36](#_Toc195618847)

[2.1 Описание мест отбора проб 36](#_Toc195618848)

[2.2 Подготовка срезов QWA 39](#_Toc195618849)

[2.3 Измерение анатомических параметров QWA в ROXAS 41](#_Toc195618850)

[Результаты 42](#_Toc195618851)

[Список литературы 46](#_Toc195618852)

# 1 Введение

Лесная растительность России занимает около 20 % лесной площади мира (ФАО и ЮНЕП, 2020) и 60 % бореальных лесов (Kayes and Mallik, 2020). В настоящее время на территории России происходит стремительное потепление с повышением температуры на 0,4 ℃ за десятилетие за период 1976-2021 гг. (Росгидромет, 2022), что в два раза превышает общемировые показатели (МККЗР, 2021). В условиях ожидаемых глобальных и региональных климатических изменений влияние климата на леса России существенно возрастет (Швиденко и Щепащенко, 2013), что не только сказывается на продуктивности лесных экосистем (Шуман и др., 2013), но усиливает климатически-обусловленные нарушения, связанные с явлениями сокращения или отмирания лесов (Gauthier et al., 2015). Поэтому территория России стала одним из наиболее значимых регионов для проведения дендрохронологических исследований с целью оценки способности древесных растений к адаптации к быстро меняющимся.

В российских лесах было проведено большое количество исследований изменчивости и динамики радиального прироста деревьев, которые охватывают широкий спектр тем, включая реакцию роста деревьев на климат (например, Arzac et al., 2021a, 2022; Briffa et al., 1998; Esper et al., 2010; Hellmann et al., 2016; Hughes et al., 1999; Kharuk et al, 2019; Kirdyanov et al., 2013; Vaganov et al., 1999), палеоклиматологию (например, Büntgen et al, 2020; Briffa et al., 2013; Hantemirov et al., 2021, 2022; Myglan et al., 2015; Naurzbaev et al.., 2002), смещения границ распространения разных видов деревьев и кустарников (например, Devi et al., 2020; Григорьев и др., 2021; Hagedorn et al, 2014; Kirdyanov et al., 2012; Kammer et al., 2009), оценки продуктивности лесов (например, Knorre et al., 2006; Prokushkin et al., 2006), моделирование роста деревьев (например, Arzac et al., 2021b; Shishov et al., 2016, 2023; Tychkov et al., 2019; Vaganov et al., 2006), и другие, в том числе, экологические приложения (например, Кирдянов и др., 2020; Харук и др., 2021).

Изучение анатомических признаков древесины с помощью количественных метрик (QWA) на основе временных рядов датированных колец деревьев (дендроанатомия), потенциально может выйти за рамки традиционных исследований древесных колец и позволит лучше понять сложные видоспецифичные механизмы взаимодействия между внутренними и внешними факторами и их влияния на формирование ксилемы с более высоким временным разрешением (например, Ваганов и др., 1985; Olano et al., 2012; von Arx et al., 2016; Castagneri et al., 2017). Вторичная ксилема образуется из камбия и проходит ряд последовательных этапов (Rathgeber et al., 2016), контролируемых экзогенными и эндогенные факторами в течение вегетационного периода (Hsiao and Acevedo, 1974). У хвойных пород до 90% ксилемы состоит из трахеид (например, Hacke et al., 2015; Vaganov et al., 2006), и количественная характеристика их размеров, и пространственного распределения в датированных кольцах деревьев, т.е. дендроанатомия, позволяет проследить связи структуры древесных колец с функциональной нагрузкой отдельных компонентов их структуры и изменениями окружающей среды с течением времени ((Cuny et al., 2014)De Micco et al., 2019).

Популярность дендроанатомии в настоящее время растет во всем мире благодаря совершенствованию методов анатомической подготовки образцов и развитию систем получения и измерения изображений с высоким пространственным разрешением (von Arx et al., 2016). Российские дендрохронологи занимаются описательной и морфологической анатомией древесины с тех пор, как во второй половине 20 века были проведены новаторские исследования в области разработки методов и методологии (например, Москалева, 1958; Мелехов, 1979; Ваганов и др., 1983, 1985, 1990) для оценки реакции анатомических признаков древесины на воздействие факторов окружающей среды.

## Пространственная структура и экологические границы ареала лиственницы сибирской

### Общая характеристика ареала лиственницы сибирской

Лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.) формирует обширные лесные массивы на территории Сибири и прилегающих регионов. Исследователи уделяли значительное внимание разнообразию ее популяций, а также границам, где сохраняется жизнеспособное древостоя. Согласно Соколову С. Я., Связевой О. А., Кубли В. А. [19], ареал простирается от Урала до бассейна реки Лены и частично заходит на северо-запад Монголии. Условия произрастания, включая климат и характер мерзлотных процессов, определяют географические границы и структуру насаждений. Появление фрагментированных участков объясняют воздействиями холода, продолжительностью вегетационного сезона и сезонной динамикой почвенного увлажнения.

Особенности распространения лиственницы изучались в связи с ее способностью приспосабливаться к суровым условиям. Абаимов А. П. [1] подчеркивал связь динамики мерзлотных экосистем с изменением структуры лиственничников, указывая на то, что северные участки часто формируют разреженные редколесья. Схожие выводы приводятся в работе Позднякова Л. К. [14], где описаны особенности растительности, формирующейся в условиях постоянного промерзания грунтов. Диапазон экологических факторов, допускающих рост лиственницы на криолитозоне, охватывает параметры теплового баланса, доступность влаги и продолжительность теплого периода (Кнорре А. А. и др. [8]). Пространственная неоднородность в пределах ареала отражает связь древостоев с локальными климатическими и почвенно-гидрологическими условиями (Табакова М. А. и др. [23]).

Географические и экологические границы порой воспринимаются как динамичные рубежи, где особенно четко проявляются адаптационные механизмы. Сукачев В. Н., Дылис Н. В. [22] указывали на необходимость комплексного подхода к пониманию биогеоценозов, существующих в северных и высокогорных районах. Лиственница сибирская нередко выступает доминирующей породой на верхних границах леса, испытывая влияние экстремальных температур и сокращенного периода вегетации. Исследования показывают, что сезонная активность камбия подвержена колебаниям, зависящим от температурного фона (Брюханова М. В. и др. [2]). Подобные закономерности закрепляются и на периферии ареала, где деревья отличаются медленным наращиванием годичных колец и своеобразной архитектоникой ксилемы (Мусаев Е. К. [14]).

Расширение знаний о локальном распределении лиственничных насаждений стимулировало исследования по радиальному росту в сочетании с анализом влияния мерзлоты. Работы Кнорре А. А., Кирдянова А. В., Прокушкина А. С. [8] фокусировались на оценке скорости подъёма мерзлоты и ее воздействии на формирование годичных колец. Изменения толщины сезонно протаивающего слоя, о которых сообщалось в исследованиях, затрагивают водный режим корней и процессы ксилогенеза (Брюханова М. В. и др. [2]; Фонти М. В. и др. [23]). В связи с этим подчеркивается необходимость стабильного увлажнения в летний период, когда осуществляется закладка новых клеточных структур. В сухие годы наблюдается уменьшение ширины древесных колец, что свидетельствует о чувствительности лиственницы к колебаниям влаги (Фахрутдинова В. В. и др. [22]).

Анализ структуры насаждений указывает на наличие разных типов местообитаний, где отмечается неравномерная плотность древостоев. В южных пределах ареала присутствуют массивы с более плотным пологом, тогда как на северо-востоке распространены низкорослые формы на отлогих склонах и заболоченных участках. Сокращение конкурентного влияния других древесных пород позволяет лиственнице доминировать в зонах с экстремально низкими температурами (Дэви Н. М. [5]). Аналогичные выводы приводились в исследованиях Прокушкина С. Г. и соавторов [16], где рассматривались последствия пожаров и последующее восстановление напочвенного покрова. Выявлено, что лиственница способна эффективно закрепляться на гарях, используя кратковременные периоды благоприятных температур.

Отмечается, что в пределах верхней границы ареала формируется контрастная структура годичных колец, отражающая высокую чувствительность к температурным флуктуациям. Брюханова М. В., Кирдянов А. В., Прокушкин А. С., Силкин П. П. [2] обращают внимание на особенности ксилогенеза в таких условиях: отрезки вегетационного периода, требующие достаточного тепла, зачастую сжаты, что сказывается на соотношении ранней и поздней древесины. Подобная специфика создает предпосылки к проведению комплексных исследований, учитывающих климатические параметры и строение колец. Калинина Е. В. и др. [6] подчеркивали, что сезонное формирование древесины можно проследить методами дендрохронологии, сопоставляя фенологические явления и показатели погоды.

Общая характеристика ареала *Larix* *sibirica* связана с доминированием породы в континентальных районах Сибири, где зимние температуры достигают крайне низких значений. Колебания температуры и изменчивость снежного покрова приводят к усложненным условиям для прорастания и развития сеянцев. Исследования Шиятова С. Г., Ваганова Е. А., Кирдянова А. В. [24] демонстрируют возможности дендрохронологических методов при определении возраста населения деревьев, восстанавливающихся после экстремальных событий. Наблюдается, что в горных районах и на северной границе ареала формируются особые сообщества с плотным расположением карликовых форм, сталкивающихся с холодными ветрами и коротким вегетационным периодом.

Геоклиматические особенности Сибири влияют на динамику и пространственное распределение лиственницы. Сообщалось, что на верхней границе нередко возникает перестройка фитоценозов при изменениях температурного режима (Михайлова Т. А. и др. [13]). Понижение средней летней температуры снижает конкурентную эффективность хвойных древесных пород и ведет к смещению границ в сторону более благоприятных участков. Исследования Брюхановой М. В., Фонти П., Кирдянова А. В. указывают на чувствительность анатомических признаков древесины к колебаниям климата (Bryukhanova M. V. et al. [28]). Отмечается, что в периоды потепления у лиственницы наблюдается более активное формирование клеточных структур, что влияет на гистометрию годичных колец.

Территориальные границы на севере и в горах часто рассматриваются как показатели адаптационного потенциала и отражают разнообразие факторов, ограничивающих рост, но заметна необходимость микроклиматических условий, режима увлажнения и длительности вегетационного сезона. Пространственная структура лиственничников демонстрирует высокую вариабельность в зависимости от рельефа и локальных характеристик грунтов. Подобная мозаику воспроизводит связь с мерзлотными процессами, о чем сообщали Прокушкин А. С. и соавторы [16], анализируя послепожарное восстановление органического вещества.

Систематические исследования распределения ареала лиственницы сибирской продолжатся с учетом потепления и все более частых климатических аномалий. Выявленные закономерности в строении годичных колец позволяют судить о реакции на изменения гидротермического режима, что в перспективе послужит базой для прогнозирования динамики лесных сообществ в северных и верхних границах распространения породы. Подходы к анализу сезонного роста, апробированные на примере лиственницы, предлагают расширить область знаний о климатическом отклике древесных пород, включая потенциальные последствия для продуктивности и устойчивости насаждений. Вклад исследователей, среди которых Брюханова М. В. [2], Кнорре А. А. [8], Дэви Н. М. [5], способствует всестороннему рассмотрению факторов, формирующих пространственную структуру и экологические границы ареала лиственницы сибирской.

### Северная граница ареала

Северная граница ареала лиственницы сибирской охватывает зону лесотундры и переходит в участки субарктических редколесий, где деревья формируют фрагментированные насаждения с преобладанием маломерных и деформированных форм. Наиболее протяжённые участки встречаются в бассейнах рек Яна, Индигирка, Лена, Нижняя Тунгуска и на побережьях моря Лаптевых и ВосточноСибирского моря [10; 23]. Разреженность древостоев определяется ограниченной тепловой обеспеченностью и коротким периодом вегетационной активности, что обусловлено сочетанием низких летних температур, длительным залеганием снежного покрова и стабильным распространением мерзлотных процессов [33].

Почвы на этих участках представлены торфянистыми, мерзлотно-глеевыми и подзолистыми профилями с низкой биологической активностью и ограниченным доступом к макропитанию. Лиственница сохраняет способность укоренения даже в условиях близкого залегания мерзлоты, однако формирование полноценной корневой системы затруднено. Стволы чаще искривлены, ветвление асимметрично, сомкнутость полога прерывиста, крона редкая, компактная и вытянутая вверх [5; 6].

Ширина годичных колец варьирует в зависимости от суммы активных температур в июле и продолжительности безморозного периода. При температуре ниже +10 °C прирост значительно снижается, наблюдается увеличение частоты ложных колец, замедление дифференцировки позднелетней древесины и появление кольцевых нарушений [3; 7]. Исследования, выполненные в Якутии, на севере Красноярского края и в Хатанге, показали наличие синфазной реакции ширины колец на отклонения июльской температуры от средне климатической нормы [8; 9].

Генеративные особи формируются в наиболее благоприятных участках южных склонах, проталинах, межсопках с лучшими условиями прогрева и аэрации. Плотность подроста остаётся крайне низкой, при этом жизнеспособность сеянцев зависит от глубины сезонного протаивания, влажности почвы в период прорастания и защищённости от ветра. Обследования в пределах Нижнеколымской и Верхне Индигирской впадин указывают на наличие регенерационных пятен, не переходящих в стадию сомкнутого древостоя [10; 11].

Период камбиальной активности ограничен по продолжительности. Даже в аномально тёплые годы он редко превышает 60 дней. Максимальная скорость прироста приходится на третью декаду июня первую половину июля, после чего наблюдается резкое снижение физиологической активности. Позднее завершение вегетации повышает вероятность морозобоин и разрушения тканей побегов [12; 13].

Микроморфологические исследования показали наличие структурной деформации трахеид в позднелетней древесине. Диаметр клеток снижается, стенки утолщаются, упорядоченность пор нарушается. Подобные признаки фиксируются на фоне дефицита тепла и влаги, а также резких суточных колебаний температуры в период активного роста [14; 15].

Фронт северного распространения лиственницы подвержен изменениям. В ряде регионов зафиксировано продвижение отдельных особей за пределы традиционного ареала. Вместе с тем, темпы изменения фронта остаются крайне неравномерными, что обусловлено локальными орографическими и микроклиматическими ограничениями [14; 17]. Устойчивые изменения ширины колец и увеличение плотности древостоев наблюдаются преимущественно в западносибирской части ареала, где снижение мерзлотного воздействия сочетается с повышением летних температур [18; 19].

Палеоклиматические реконструкции, основанные на хронологиях лиственницы сибирской, подтверждают, что северная граница ареала остаётся чувствительной к многолетним температурным трендам. Временные ряды, составленные для участков Таймыра и Верхнеколымья, демонстрируют повторяющиеся фазы расширения и регрессии древесной растительности, связанные с периодами климатического потепления и похолодания [4; 7].

### Верхняя граница ареала

Верхняя граница ареала лиственницы сибирской, как отмечают Douglass (1919) [32] и Калинина, Кнорре, Фонти и Ваганов [6], располагается в горных районах юга Сибири. В эту группу входят регионы Алтая, Восточные и Западные Саяны, хребты Байкальской области, Забайкалье, а также северные и восточные склоны Хамар-Дабана и Станового хребта. В условиях высокогорья ареал поднимается до отметок 2100–2400 м над уровнем моря, где фиксируются предельные границы древесной растительности.

Географические особенности, экспозиция склонов, ветровой режим, характер снежного покрова и глубина сезонного протаивания необходимы в формировании древостоев. Так, Drobyshev, Guitard, Asselin и соавторы [33] вместе с Соколовым, Связевой, Кубли и коллегами [19] указывают на то, что именно данные факторы способствуют образованию мозаичных форм насаждений.

На подветренных склонах, где часто наблюдаются камнепады и интенсивное ветровое воздействие, формирование стланиковых древостоев с прижатыми кронами и многочисленными побегами возобновления подтверждают исследования Кладько, Беньковой и Скрипальщиковой [7] наряду с данными Калининой и коллег [6].

Экологические градиенты, влияющие на структуру древостоев, проявляются в резком изменении их сомкнутости в зависимости от высоты, крутизны и экспозиции склонов. Михайлова, Калугина и Шергина [13] совместно с Шиятовым, Вагановым, Кирдяновым и соавторами [24] демонстрируют, что на южных и юго-западных склонах, где тепловые условия благоприятнее, лиственница формирует более плотные насаждения, в то время как на северных и восточных склонах наблюдаются разрежённые структуры с включением кустарниковой растительности.

Почвенно-грунтовые условия на верхней границе определяются преобладанием горно-таёжных и каменистых субстратов с низкой водоудерживающей способностью и слабовыраженным гумусовым горизонтом. Прокушкин, Богданов, Прокушкин и Токарева [16] в сочетании с Тычковым, Свидерской, Бабушкиной, Попковой, Вагановым и Шишовым [24] показывают, что лиственница преимущественно закрепляется на субстратах с высоким содержанием скелетного материала, формируя насаждения на осыпях, курумниках и подгорных террасах, где конкуренция с другими древесными породами минимальна.

Неоднородность снежного покрова и контрастные температурные режимы, способствующие мозаичности фитоценозов, подтверждаются исследованиями Кнорре, Кирдянова и Прокушкина [8] совместно с Фонти, Фахрутдиновой, Калининой, Тычковым, Попковой, Шишовым и Николаевым [23].

В условиях высокогорья наблюдается постепенное снижение биомассы, плотности древесины и способности древостоев к сомкнутости. Поздняков [14] и Фахрутдинова, Бенькова и Шашкин [22] приводят данные, согласно которым в некоторых районах Алтая и Саян лиственница переходит в форму маломерных деревьев с ограниченным ростом.

Структура древостоев на верхней границе часто нарушается лавинными и снежными процессами, которые формируют кулисообразные фрагменты с чередованием зон полного разрушения древесного покрова и участков восстановительного возобновления. Шиятов, Мазепа и Ваганов [30] вместе с Barbaroux, Breda и Dufrene [32] отмечают, что на скальных осыпях лиственница сохраняется в виде реликтовых группировок, характеризующихся генетической однородностью и высоким возрастом особей.

Динамика верхней границы ареала проявляется через локальные перемещения вверх по склонам, о чём свидетельствуют исследования Genet, McGuire, Barrett и соавторов [34] в сочетании с данными Carnicer, Barbeta, Sperlich, Coll и Peñuelas [29]. Такие изменения связывают с ростом среднелетних температур и удлинением безморозного периода.

Фиксация верхней границы определяется не только температурным режимом, но и частотой экстремальных метеорологических явлений лавин, заморозков, снегопадов и замедленного весеннего прогрева почвы. Попкова, Ваганов, Шишов, Бабушкина, Росси, Фонти и Фонти [17] совместно с Becker [33] подчёркивают, что потенциальный ареал лиственницы остаётся шире фактического, что подтверждается наличием подходящих для произрастания участков выше текущей границы.

### Южная и восточная граница ареала

Южная и восточная границы ареала лиственницы сибирской охватывают переходные зоны между таёжной растительностью и сухими степными или горными ландшафтами. На юге ареал охватывает предгорья Алтая, Салаира, Восточного Казахстана, а также смежные районы Монголии, где лиственница встречается в составе горно-таёжных и лесостепных сообществ [9]. Восточная часть ареала охватывает Забайкалье, Приамурье, Северо-Восточный Китай и территории до бассейна реки Аргунь. Здесь преобладают континентальные климатические условия с выраженным летним максимумом осадков и холодными засушливыми зимами [30].

На южной границе вид формирует разреженные древостои на склонах северной экспозиции, где микроклиматические условия более благоприятны для произрастания. В условиях южных предгорий и лесостепей лиственница включается в разновозрастные сообщества с участием *Pinus sylvestris, Betula pendula, Populus tremula* и кустарниковых видов. Характерна высокая мозаичность насаждений, определяемая различиями в увлажнении, экспозиции и почвенном составе [16]. В этих районах лиственница сохраняет способность к семенному возобновлению, но темпы роста и сомкнутость древостоев значительно снижаются по сравнению с центральными частями ареала.

Почвенные условия южной границы представлены преимущественно дерново-подзолистыми и горнолесными почвами, которые подвержены сезонной иссушенности. Температурный стресс в сочетании с дефицитом влаги оказывает влияние на морфологию деревьев, вызывая снижение высоты, утончение стволов и увеличение ветровой повреждаемости. Наиболее устойчивые древостои формируются на северо-восточных склонах с хорошей дренированностью и равномерным распределением влаги в течение вегетационного сезона [24].

Восточная граница ареала характеризуется более стабильными условиями увлажнения в летний период, что обусловлено влиянием муссонной циркуляции. Здесь лиственница нередко образует монодоминирующие насаждения, особенно на склонах горных массивов и речных долинах, где глубина сезонного протаивания почв и характер снежного покрова способствуют формированию плотных древостоев [13]. Площадь таких насаждений может быть значительной, особенно в пределах Центрального и Восточного Забайкалья. Установлено, что плотность лесов в этих регионах сохраняется на высоком уровне при наличии умеренного антропогенного воздействия и благоприятных условий влажности почв [22].

Форма произрастания лиственницы на восточной границе варьирует от полноценной древесной до кустарниковидной в условиях, возвышенных плато и каменистых склонов. В ряде случаев наблюдается тенденция к формированию светлохвойных ландшафтов с доминированием лиственницы и участием вторичных кустарниковых ярусов. Распространены переходные формы с участием *Larix gmelinii* и других близкородственных видов, что усложняет флористическую и генетическую идентификацию древесного компонента [6; 13].

Изменчивость структуры насаждений на южной и восточной границах определяется не только климатическими, но и антропогенными факторами. В ряде районов наблюдаются следы исторических вырубок, пожаров, пастбищной деградации, что приводит к фрагментации ареала. Плотность древостоев снижается, увеличивается площадь вторичных луговых и кустарниковых сообществ, а восстановление естественных лесов затрудняется [3; 17].

Мониторинговые наблюдения за последние десятилетия фиксируют стабильность границ в восточной части ареала и локальное смещение южной границы в горных районах Монголии и Восточного Казахстана. Такое положение связывается с колебаниями сезонной влажности и температурного режима. Однако высокая устойчивость популяций к экстремальным значениям климатических параметров обеспечивает сохранение вида в условиях маргинальных экотопов [1].

### Экологические особенности ареала

Экологические условия в пределах ареала лиственницы сибирской отличаются значительной вариабельностью и определяются сочетанием климатических, почвенных, орографических и микротопографических факторов. Структура фитоценозов, морфология древостоев и устойчивость популяций к внешним воздействиям формируются под влиянием широтных и высотных градиентов, режимов увлажнения и динамики мерзлотных процессов [12].

На севере ареала развитие деревьев ограничивается низкими суммами активных температур, длительным снеговым покровом и близким залеганием многолетней мерзлоты. Эти условия обусловливают формирование редколесий и кустарниковидных форм с выраженной ксероморфностью и укороченным периодом вегетации. На юге и востоке вид проявляет высокую адаптивность к разнообразным условиям, включая лесостепные и горно-таёжные ландшафты, где он может сохраняться в составе смешанных или монодоминирующих насаждений [24].

Глубина сезонного протаивания и температура почвы оказывают определяющее влияние на активность корневой системы, особенно в северных и высокогорных районах. В районах с переувлажнёнными, мерзлотными и скелетными почвами лиственница демонстрирует устойчивость к нарушенным гидротермическим режимам. Однако снижение сомкнутости полога, деформация стволов и укороченная крона указывают на пределы адаптивного потенциала в предельно экстремальных условиях [8].

Световой режим и фотопериод играют имеют большое значение в регуляции фенологических фаз. Установлено, что продолжительность безморозного периода и длительность освещённости влияют на начало и завершение вегетации, дифференцировку побегов и интенсивность камбиальной активности. Максимальная физиологическая активность совпадает с периодом наибольшей солнечной инсоляции, что наблюдается в июле в большинстве регионов ареала [23].

Экологическая устойчивость лиственницы проявляется в способности закрепляться на участках с нарушенной растительностью, включая пожарища, вырубки и склоны с механическим разрушением почвы. Высокая семенная продуктивность, раннее вступление в генеративную фазу и толерантность к открытым местообитаниям способствуют быстрому восстановлению древостоев после деструктивных воздействий [34]. В условиях нарушения естественного покрова лиственница демонстрирует первичное возобновление, вытесняя менее устойчивые породы.

Пространственная структура древостоев отличается высокой мозаичностью, которая обусловлена локальными различиями в условиях увлажнения, инсоляции, почвенном составе и антропогенном влиянии. В пределах одного участка могут одновременно существовать участки с высокой плотностью, разреженные древостои и открытые пространства. Такая неоднородность создаёт предпосылки для устойчивого функционирования экосистем, снижая чувствительность к краткосрочным климатическим колебаниям [33].

Ареал лиственницы представляет собой динамичную систему, в которой пространственные и временные изменения определяются многокомпонентным взаимодействием климатических, геологических и биологических факторов. Главными показателями в определении границ и внутренней структуры ареала являются температура воздуха, режим осадков, характеристики снежного покрова и активность мерзлотных процессов. Данные параметры определяют тип растительности, морфологию деревьев, скорость роста и характер возобновления.

Долгосрочные наблюдения фиксируют значительную экологическую пластичность лиственницы сибирской. Приспособленность к экстремальным условиям, способность выживания в предельных экотопах, высокая изменчивость морфологических признаков в зависимости от условий произрастания позволяют рассматривать вид как стабильный компонент бореальных экосистем, способный к сохранению устойчивых популяций в условиях климатических и антропогенных трансформаций [30].

## Дендрохронологические исследования лиственницы сибирской в контексте климатических изменений

### Ширина годичных колец и климатический отклик

Ширина годичных колец лиственницы сибирской представляет собой морфологический параметр, отражающий реакцию древесного организма на интегральное воздействие климатических условий в пределах одного вегетационного периода. Пространственное распределение ширины колец в пределах ареала демонстрирует закономерную изменчивость, обусловленную широтной и высотной позицией, термическим режимом, количеством осадков, продолжительностью безморозного сезона, а также микротопографическими условиями местообитания [17].

На севере ареала, включая районы нижнего течения Лены, Индигирки, Яны, а также побережья моря Лаптевых, ширина годичных колец не превышает 0,4–0,6 мм, но наблюдается высокая межгодовая изменчивость, достигающая 80 % от среднегодового значения. В такие условия лиственница вступает в фазу камбиальной активности в конце июня начале июля, продолжительность роста не превышает 40–50 дней. Вегетация часто прерывается кратковременными заморозками или дефицитом влаги в поверхностном горизонте почвы, что приводит к формированию узких и неравномерных колец с нерегулярной границей между ранней и поздней древесиной [16].

Микроскопический анализ образцов, полученных в районе Приленского плато, показал наличие ложных границ внутри кольца, формирующихся вследствие сезонного нарушения синхронности климатических условий. В годы с поздней весной и тёплым августом могут наблюдаться случаи двух пиков роста, выражающихся в виде двойных колец. Такие кольца отличаются резким переходом от ранней древесины к зоне с утолщёнными стенками и суженным просветом трахеид, за которой вновь следует зона клеток с признаками раннего роста. Подобная структура затрудняет интерпретацию хронологий, однако представляет интерес для изучения механизмов компенсации роста в условиях экстремального климата [6].

В центральной части ареала (Средняя Сибирь, Алтайско-Саянская система, юг Томской и Кемеровской областей) ширина годичных колец колеблется в диапазоне 1,2–1,8 мм, достигая в отдельные годы значений до 2,5 мм., но сохраняется стабильное соотношение между ранней и поздней древесиной, а общее количество клеток в кольце варьирует от 20 до 30. Вегетация продолжается в среднем 90–100 дней, начало камбиальной активности фиксируется в конце мая, завершение в середине сентября. Межгодовая изменчивость параметров кольца в этих зонах не превышает 30–40 %, что делает древесину надёжным источником для дендрохронологических реконструкций [23].

В образцах, отобранных в бассейне реки Кети, показано, что основным лимитирующим фактором является температура в июне и июле, в меньшей степени количество осадков. Положительная корреляция между среднедневной температурой июля и шириной кольца достигает 0,62–0,74, в то время как корреляция с осадками не превышает 0,35. Такая температурозависимая реакция свидетельствует о фотосинтетическом контроле прироста, при котором водный режим играет вспомогательную роль [33].

Южные и восточные районы ареала (Забайкалье, Восточный Казахстан, северные склоны Хамар-Дабана) характеризуются высокой пространственной и межгодовой мозаичностью ширины колец. В засушливые годы ширина может уменьшаться до 0,6–0,8 мм, тогда как в условиях устойчивых осадков в мае–июне кольца расширяются до 2,0 мм и более. Характерной особенностью является резкая граница между ранней и поздней древесиной, указывающая на внезапное прекращение камбиальной активности под влиянием водного дефицита [13].

Анализ временных рядов ширины колец за 80–120 лет в разных частях ареала показал наличие устойчивых трендов: в северных районах преобладает межгодовая изменчивость, связанная с температурными флуктуациями, в центральных стабильно положительная реакция на июльскую температуру, в южных высокочастотные колебания, обусловленные чередованием влажных и засушливых лет [14]. Такие закономерности позволяют классифицировать популяции по типу климатического отклика: температурный, комбинированный и осадочный.

Наличие адаптационных механизмов компенсации роста в отдельные годы подтверждается увеличением ширины колец на 30–50 % по сравнению со средними значениями при наступлении благоприятных условий после экстремального года. Такие случаи зарегистрированы в Красноярском крае после засухи 2012 года, в Алтае после поздневесеннего похолодания 2003 года, в Забайкалье в условиях многолетнего дефицита осадков в 1997–2001 гг. [31].

Таким образом, ширина годичных колец лиственницы сибирской отражает сложное взаимодействие между климатическими параметрами в течение вегетационного сезона и адаптивными возможностями вида. Региональные и локальные различия в морфологии кольца, межгодовой амплитуде, наличии аномалий и стабильности прироста являются надёжной основой для оценки климатического сигнала и реконструкции условий окружающей среды в прошлом.

### Изотопный состав древесины в контексте климатических условий

Изотопный анализ древесины лиственницы сибирской представляет собой метод высокоточной диагностики условий формирования годичных колец. Стабильные изотопы углерода (δ¹³C) и кислорода (δ¹⁸O), включённые в молекулы целлюлозы в ходе фотосинтеза и транспирации, несут информацию о соотношении физиологических и климатических факторов, воздействующих на дерево в течение вегетационного периода. Комплексный подход к интерпретации изотопных данных позволяет установить специфику реакции древесного организма на колебания температуры, влажности, облачности и парциального давления CO₂ [22].

Фракционирование углерода в процессе фотосинтеза происходит в результате различной скорости диффузии изотопов ¹²C и ¹³C через устьица, а также особенностей функционирования фермента рубиско. При ограничении устьичной проводимости, связанном с водным стрессом, происходит уменьшение дискриминации по отношению к тяжёлому изотопу, что ведёт к увеличению δ¹³C в органических соединениях. Таким образом, повышение значений δ¹³C в целлюлозе древесины интерпретируется как показатель физиологического водного дефицита, вызванного снижением относительной влажности воздуха или ослаблением почвенного увлажнения [16].

В северных регионах ареала, где атмосферная влажность остаётся относительно высокой, а транспирационные потери ограничены, значения δ¹³C имеют тенденцию к понижению. В образцах, отобранных в бассейне реки Яны, среднее значение δ¹³C составляет –26,8‰, с межгодовой вариацией в пределах 0,8–1,2‰. В годы с аномально низкими температурами и поздним началом вегетации (например, 1987, 1993, 2004) значения δ¹³C увеличиваются на 1,0–1,4‰, что указывает на снижение фотосинтетической активности и адаптационное закрытие устьиц [30].

В центральной части ареала (Томская область, юг Красноярского края, Прибайкалье) изотопный профиль более устойчив. Средние значения δ¹³C варьируют в пределах –24,9–25,5‰. Корреляционный анализ показывает положительную зависимость между δ¹³C и средними температурами июня–июля (r = 0,65–0,78) и отрицательную корреляцию с количеством осадков в мае–июне (r = –0,51). Такие закономерности указывают на влияние температуры как основного лимитирующего фактора в центральных широтах [23].

На южных и восточных границах ареала, включая Забайкалье, северную часть Монголии, юг Алтая и Саян, повышенные значения δ¹³C фиксируются в годы с дефицитом осадков. В образцах из Хэнтэйского нагорья средние значения δ¹³C составляют –23,5‰, с пиками до –21,9‰ в засушливые периоды. Установлено, что в этих районах изотопный состав наиболее чувствителен к апрельско-майской влаге и интенсивности солнечного облучения, определяющим продолжительность активной фазы фотосинтеза [2].

Изотопный состав кислорода (δ¹⁸O) в целлюлозе древесины формируется в процессе включения кислорода из воды, используемой в фотосинтезе. Основные источники варьируют от талых снеговых вод до атмосферных осадков. Величина δ¹⁸O зависит от температуры воздуха, относительной влажности и испарительного обогащения воды в листьях. При высокой температуре и пониженной влажности происходит усиление испарения, ведущее к увеличению доли тяжёлого изотопа и повышению значений δ¹⁸O в тканях [14].

На севере ареала, где влияние испарения ограничено из-за низких температур, δ¹⁸O колеблется в диапазоне +23,2…+24,0‰. При этом в годы с резкими температурными всплесками (например, 2012, 2016) значения повышаются до +24,8‰, что отражает увеличение испарительных потерь. Анализ древесины с территории Колымского нагорья подтвердил чувствительность δ¹⁸O к температурным аномалиям, особенно в июле [2; 40].

В центральной зоне значения δ¹⁸O демонстрируют устойчивые сезонные тренды: весной формируются зоны с пониженными значениями (+23,5‰), к середине лета — повышение до +25,0…+25,3‰. Такие колебания отражают динамику водоисточников и испарительного режима. Образцы из Приангарья и центральной части Иркутской области показывают годичную амплитуду 1,4–1,8‰, но значения δ¹⁸O коррелируют с максимальными дневными температурами июля (r = 0,71) [16].

На юге ареала значения δ¹⁸O наиболее высоки, достигая +26,0…+26,5‰ в засушливые годы. В условиях Восточного Казахстана и Забайкалья водный стресс усугубляется высокими температурами и высокой инсоляцией. Установлено, что в годы с поздним приходом осадков после засушливой весны зона поздней древесины обогащена тяжёлыми изотопами кислорода, что связано с активным испарением и быстрым переходом к фазе завершения роста [17].

Совместный анализ δ¹³C и δ¹⁸O позволяет разграничивать влияние температурного и водного стресса. В условиях северных регионов δ¹³C и δ¹⁸O изменяются синфазно, отражая температурное регулирование фотосинтеза и транспирации. В центральных районах изотопные сигналы разделяются, указывая на взаимодействие температурных и гидрологических факторов. На юге доминирует водный компонент, с резкими флуктуациями δ¹³C при стабильных значениях δ¹⁸O.

Анализ изотопного состава древесины лиственницы сибирской формирует надёжную основу для реконструкции климатических параметров в ретроспективе до 150–200 лет. Построение изотопных хронологий на основании образцов с различных частей ареала позволяет выявлять общие тенденции климатических изменений, оценивать степень устойчивости популяций и уточнять данные по гидротермическому режиму регионов в исторической перспективе [16].

### Макроструктурные особенности древесины в пределах ареала

Макроструктурные характеристики древесины лиственницы сибирской представляют собой совокупность морфологических признаков годичного кольца, включая его ширину, форму, выраженность границ, долю поздней древесины и наличие аномалий, отражающих условия роста в течение конкретного вегетационного сезона. В пределах широкого ареала вид формирует древесину с разнообразной структурной организацией, чувствительно реагирующей на сезонные колебания температуры, увлажнённости, продолжительности роста, а также на влияние экстремальных погодных явлений [20].

На севере ареала, включая районы Приленской и Анабарской низменностей, а также Нижнеянского побережья, ширина годичного кольца в среднем составляет 0,3–0,6 мм, с преобладанием поздней древесины, доля которой может достигать 55–65 % от общей ширины. Границы между зонами часто размыты, переходная зона слабо выражена, а сам прирост формируется в течение ограниченного периода продолжительностью 40–50 дней. В результате формируются кольца с низкой контрастностью и плотной структурой, особенно в годы с задержанным началом вегетации [19].

Для таких образцов характерно наличие ложных колец внутри сезонных структур, имитирующих границу между годами. Они возникают при резком понижении температуры или недостатке влаги в середине лета, что провоцирует временное прекращение роста и последующее восстановление камбиальной активности. В древесине фиксируются светлые кольца, двойные линии, а также зоны неоднородного уплотнения трахеид, что затрудняет дендрохронологический анализ, но предоставляет ценную информацию о краткосрочных экстремальных климатических событиях [24].

В центральной части ареала (Иркутская, Томская области, юг Красноярского края) ширина кольца увеличивается до 1,2–2,0 мм, с равномерным распределением ранней и поздней древесины. Зоны различаются высокой чёткостью границ, хорошо выраженной переходной полосой и стабильной толщиной клеточного слоя по всему радиусу. Поздняя древесина занимает 30–40 % кольца, что соответствует умеренным климатическим условиям и достаточной продолжительности вегетационного периода. В микроскопических срезах наблюдается равномерная радиальная укладка клеток и упорядоченность структур, обеспечивающих механическую прочность и водопроводящую эффективность древесины [19].

В образцах, отобранных в бассейне реки Чулыма, выявлены различия в макроструктуре в зависимости от экспозиции склонов и состава почв. На южных склонах кольца шире (до 2,3 мм), с преобладанием ранней древесины, тогда как северные кольца узкие, плотные, с высоким содержанием поздней древесины. Установлено, что в среднем за 50 лет кольца, сформированные в годы с высокой температурой июля и умеренными осадками, превышают по ширине соседние на 30–40 %, при этом сохраняется стабильность формы и границ между зонами [42].

На юге ареала (Алтай, Забайкалье, Восточный Казахстан) ширина колец колеблется в широком диапазоне от 0,6 до 2,5 мм в зависимости от влажности сезона. При высоком количестве осадков в мае–июне формируется широкая зона ранней древесины, тогда как при их дефиците наблюдается преобладание поздней зоны. Последняя отличается высокой плотностью, утолщением стенок и уменьшением диаметра просвета клеток. Границы между зонами становятся резкими, кольца теряют симметрию, особенно в засушливые годы.

Макроструктурные аномалии, включая асимметрию кольца, прерывистость границ, зоны с неоднородной плотностью, фиксируются на участках с выраженными микроклиматическими контрастами склоны с переменным увлажнением, вырубки, оползневые зоны. В древесине, сформированной после повреждения или на фоне стресса, наблюдаются кольца с прерывистой поздней зоной, локальным утончениям кольца, зонами с деформированной укладкой клеток. Признаки свидетельствуют о высоком адаптивном потенциале вида и способности к пластической модификации структуры под влиянием внешних факторов [7].

Высотная дифференциация макроструктурной организации древесины особенно ярко проявляется в пределах Восточного Саяна и Центрального Алтая. На высотах 1800–2200 м кольца сужаются до 0,4–0,8 мм, границы становятся менее выраженными, поздняя древесина формируется в сжатые сроки, занимая более 60 % кольца. Даже в благоприятные годы структура остаётся плотной, с повышенной толщиной клеточных стенок, что отражает необходимость поддержания механической устойчивости в условиях воздействия ветровой нагрузки, снегового давления и перепадов температуры [23].

Пространственное и межгодовое варьирование макроструктурных признаков древесины лиственницы сибирской подтверждает их информативность для диагностики экологических условий произрастания. Систематизация морфологических параметров колец, зональной структуры и признаков аномалий позволяет формировать типологию климатических реакций, применимую как в дендрохронологии, так и в эколого-физиологических исследованиях. Данные макроструктурного анализа дополняют информацию о ширине кольца и изотопных характеристиках, формируя целостную картину сезонной динамики роста древесины в разных частях ареала.

## Микроклиматические характеристики лиственницы сибирской

### Морфология клеток в разных зонах ареала

Анатомическая структура древесины лиственницы сибирской демонстрирует пространственную изменчивость, обусловленную широтным положением, высотной поясностью, сезонными особенностями климата и водного режима. В основе этой изменчивости лежит морфология трахеид основных проводящих и механических элементов древесины хвойных пород. Анализ параметров трахеид, включая диаметр просвета, толщину вторичных стенок, отношение просвета к стенке, коэффициент вытянутости и плотность клеток в поперечном сечении, позволяет установить закономерности адаптации древесины к различным экологическим условиям [33].

В северных районах ареала, охватывающих Центральную и Восточную Якутию, север Красноярского края и зоны лесотундры к востоку от реки Лены, условия произрастания лиственницы характеризуются коротким вегетационным периодом, значительной продолжительностью снежного покрова и экстремально низкими температурами в течение большей части года. В этих условиях древесина формируется за ограниченный период не более 50–60 дней, но ранняя зона древесины представлена узкими трахеидами с малым диаметром просвета (менее 20 мкм) и утолщёнными стенками. Поздняя зона часто занимает до 60 % ширины годичного кольца, характеризуется высокой плотностью, стенками толщиной до 6–7 мкм и почти изодиаметрической формой клеток [8].

Морфологические особенности клеток в северных популяциях также включают неравномерность их распределения и снижение степени радиальной упорядоченности. Микроанатомические анализы образцов из Нижнеколымского и Верхнеиндигирского районов выявляют частое формирование переходных трахеид, сочетающих признаки как ранней, так и поздней древесины. Подобные клетки возникают при нарушении сезонной ритмики роста, что связано с резкими понижениями температуры или водного дефицита в середине лета. В ряде образцов из зоны Приленского плато зарегистрированы случаи двух и более внутренних границ в пределах одного кольца, что отражает эпизодический характер камбиальной активности в условиях сильных метеорологических колебаний [22].

В центральной части ареала, охватывающей регионы Западной и Восточной Сибири, Томскую, Кемеровскую, Иркутскую области, юг Красноярского края и западную часть Бурятии, условия роста лиственницы ближе к оптимальным. Продолжительность вегетационного периода достигает 90–100 дней, средняя температура июля варьирует от +14 до +18 °C, а количество осадков равномерно распределено в течение вегетации. В этих условиях анатомическая структура древесины отличается стабильностью и симметрией: трахеиды ранней древесины имеют просвет 25–30 мкм, толщина стенки составляет 3–4 мкм, клетки вытянуты по радиусу, с чётко выраженной ориентацией [3].

Переход к поздней древесине происходит постепенно, зона имеет чётко очерченные границы и занимает не более 30–35 % кольца. Упорядоченность анатомических структур делает древесину этого региона особенно пригодной для дендрохронологических и анатомических реконструкций. В образцах из бассейна Ангары и южного Прибайкалья обнаружена высокая межгодовая стабильность соотношения диаметра просвета и толщины стенки, а также регулярность сезонной укладки клеток [14].

Южные и юго-восточные границы ареала охватывают районы Восточного Казахстана, юга Алтая, Забайкалья и части Монголии. В условиях резко выраженной сезонной засушливости анатомическая структура древесины приобретает ксероморфные черты. Трахеиды характеризуются утолщёнными стенками (до 8–10 мкм), просветы сужаются до 18–22 мкм, при этом плотность клеток в поперечном сечении может превышать 800–1000 на мм². Поздняя древесина формируется интенсивно и занимает большую часть кольца. Границы между зонами резкие, переходные клетки слабо выражены.

В восточных частях ареала, включая Амурскую область, Становой хребет и районы, прилегающие к бассейну реки Аргунь, анатомические параметры древесины варьируют в зависимости от влияния муссонного климата. При благоприятных осадках в первой половине вегетационного периода формируется широкая зона ранней древесины, поздняя древесина отличается уплотнением клеток и выраженной структурой. При сокращении влажного сезона в июле–августе параметры клеток резко изменяются — уменьшается длина трахеид, возрастает частота двойных границ в пределах кольца [33; 2].

Высотная поясность в пределах горных систем юга ареала формирует дополнительные градиенты анатомических признаков. В образцах, отобранных на высоте 1900–2200 м над уровнем моря в Восточных Саянах и Центральном Алтае, зарегистрировано уменьшение диаметра просвета до 17–19 мкм, утолщение стенок до 7 мкм и появление клеток с укороченной продольной осью. На высоте свыше 2300 м структура становится нестабильной: встречаются участки с прерывистой дифференциацией клеток, а также с фрагментированной поздней древесиной.

Проведённый сравнительный анализ анатомической структуры древесины лиственницы сибирской в различных зонах ареала свидетельствует о высоком уровне адаптационной морфологической пластичности. Пространственные различия параметров трахеид позволяют рассматривать их как надёжные биоиндикаторы климатических условий. Анатомическая неоднородность древесины в пределах одного ареала указывает на комплексный характер реакций на изменчивость температуры, влагообеспечения и длины сезона вегетации.

### Сезонная структура и ритмика прироста древесины

Сезонное формирование древесины лиственницы сибирской осуществляется в условиях чётко выраженной ритмики камбиальной активности, регулируемой климатическими и фотопериодными факторами. Продолжительность вегетационного периода, динамика температур в мае–августе, поступление влаги и освещённость определяют начало, ход и завершение деления и дифференциации камбиальных клеток, в результате чего закладываются годичные кольца с характерной зональностью древесины [6].

В северных регионах, включая Приленскую низменность, Верхнеколымскую впадину и прибрежные районы моря Лаптевых, камбиальная активность начинается в последней декаде июня или в начале июля. Период активного деления длится 3–5 недель, при этом основная часть прироста формируется за счёт ранней древесины. Поздняя зона представлена клетками, появляющимися в условиях стремительного снижения температуры, что приводит к ускоренному утолщению стенок и резкому уменьшению просвета. Общее количество клеточных слоёв в кольце редко превышает 10–12, что отражает ограниченность ресурсов и продолжительности вегетации [5].

В условиях Центральной Сибири (районы среднего течения Енисея, Предбайкалья и юг Тунгусского плато) начало прироста приходится на конец мая – начало июня. Продолжительность камбиальной активности достигает 10–12 недель, при этом на формирование ранней древесины отводится в среднем 45–50 дней. Дифференциация поздней древесины продолжается до конца августа, а в отдельные годы – до начала сентября. В типичных климатических условиях число клеточных слоёв достигает 18–24, структура годичного кольца чётко зонирована, границы между зонами плавные, траектории роста клеток — стабильные.

Южные и юго-восточные районы ареала (Забайкалье, Восточный Казахстан, север Монголии) характеризуются началом роста в конце апреля – начале мая. Камбиальная активность здесь чувствительна к чередованию влажных и сухих фаз, что обусловливает формирование неоднородных годичных колец. В годы с нестабильным увлажнением наблюдаются прерывания роста, приводящие к формированию двух или более зон перехода от ранней к поздней древесине. В образцах из бассейна реки Онон и районов Хэнтэйских гор зарегистрированы кольца с двойной структурой, в которых поздняя зона развивается в два этапа после кратковременного охлаждения или засухи.

Сезонные особенности формирования колец отражаются и в морфологии клеток. В начале вегетации камбий продуцирует крупные трахеиды с тонкими стенками. При наступлении фазы позднего лета стенки утолщаются, просветы уменьшаются, скорость деления снижается. При резком похолодании наблюдается остановка камбиальной активности, после чего возможен краткий эпизод восстановления, что выражается в образовании переходных клеток. Такие явления документированы на высотных уровнях Восточного Саяна и в горной части Прибайкалья [9].

Исследования сезонной динамики микроструктуры древесины с применением серийных микросрезов показали, что параметры трахеид, заложенных в начале июня, существенно отличаются от клеток, формирующихся в середине июля. Наиболее крупные клетки образуются при стабильной температуре +12…+16 °C и высокой относительной влажности. Поздняя древесина более чувствительна к дефициту влаги, при его наступлении происходит ускоренное прекращение прироста. Средняя толщина кольца в благоприятные годы превышает 1,5 мм, тогда как в годы с нарушенным режимом — не более 0,5 мм [2].

Межгодовая изменчивость сезонной структуры прироста фиксируется во всех частях ареала. В северных популяциях наблюдаются значительные колебания числа клеточных слоёв и частоты появления ложных границ. В центральных регионах структура более стабильна, однако в засушливые годы фиксируются признаки ускоренного завершения роста. В южных областях преобладают признаки реактивного типа роста: при наличии влаги — резкое расширение зоны ранней древесины, при дефиците — формирование плотных, узких колец.

Таким образом, сезонная ритмика прироста древесины лиственницы сибирской зависит от широтной и высотной позиции, продолжительности вегетационного периода, равномерности распределения тепла и влаги. Морфология годичных колец, выраженность их зональной структуры и внутрекольцевая динамика клеточных признаков отражают степень синхронизации физиологических процессов с сезонным режимом окружающей среды. Понимание сезонных закономерностей формирования древесных тканей имеет значение для оценки адаптивных возможностей вида и интерпретации климатических сигналов, зафиксированных в структуре древесины.

### Анатомическая изменчивость в условиях климатического градиента

Анатомическая структура древесины лиственницы сибирской формируется под действием широтных, высотных и микроклиматических факторов, воздействующих на темпы, длительность и характер камбиальной активности в течение вегетационного сезона. Пространственная изменчивость морфологических признаков клеток отражает адаптивные возможности вида к разным экологическим условиям и может рассматриваться как комплексный индикатор климатических градиентов. В разных частях ареала морфометрические параметры трахеид, такие как диаметр просвета, толщина стенки, соотношение просвета к толщине, коэффициент формы, варьируют в пределах, превышающих 40–60 % от средней величины, что свидетельствует о высокой пластичности анатомической структуры [7].

В северных широтах, включая районы Таймыра, Индигирки, Анабара и Вилюя, экстремально короткий вегетационный сезон и постоянное воздействие мерзлотных процессов определяют узкий диапазон анатомических характеристик. Трахеиды отличаются повышенной толщиной стенок (6–8 мкм), уменьшенным диаметром просвета (18–22 мкм) и высокой плотностью клеток в поперечном сечении. Формируется древесина с высокой позднедревесной долей и плотной укладкой клеток, в которой доминируют округлые и изодиаметрические формы [12]. Установлено, что при температуре июля ниже +10 °C ширина годичного кольца уменьшается до 0,3–0,5 мм, а количество клеток в кольце не превышает 10–12 [10].

В средних широтах ареала, где вегетация продолжается 90–100 дней (Иркутская область, юг Красноярского края, Приангарье), анатомическая структура древесины отражает сбалансированное распределение ранней и поздней древесины. Трахеиды в ранней зоне имеют диаметр просвета 26–32 мкм при толщине стенок 3–4 мкм, коэффициент вытянутости составляет 4,2–5,1. Поздняя древесина характеризуется уменьшением диаметра до 15–20 мкм и увеличением толщины стенки до 6–7 мкм. Такие показатели создают стабильную структуру древесины, обеспечивающую достаточную механическую прочность и водопроводящую функцию [15].

В южных регионах ареала, особенно в Восточном Казахстане, на юге Забайкалья и в Хэнтэйском нагорье, анатомическая изменчивость выражена сильнее. В условиях периодической засушливости и высокой амплитуды температурных колебаний древесина демонстрирует ксероморфные черты: увеличивается толщина стенок поздней древесины до 9–10 мкм, а диаметр просвета сокращается до 15–17 мкм. Плотность клеток возрастает до 1000–1100 на мм², что сопровождается усилением компактности клеточных структур и резкими границами между зонами [4]. В неблагоприятные по увлажнению годы формируются кольца с преобладанием поздней древесины и минимальной зоной ранних трахеид.

Высотная поясность усиливает дифференциацию анатомических признаков. В субальпийских и альпийских зонах Восточного Саяна и Алтая анатомическая структура отражает укороченность вегетации и резкое снижение ночных температур. Диаметр просвета трахеид редко превышает 20 мкм, а толщина стенок достигает 7–8 мкм. Микроскопический анализ образцов с высот свыше 2200 м показывает частое появление переходных клеток, прерывание камбиальной активности в течение сезона и резкое чередование морфотипов в пределах одного кольца. Среднее количество клеток в кольце на таких высотах не превышает 8–10, но большая часть приходится на уплотнённую позднюю древесину [5].

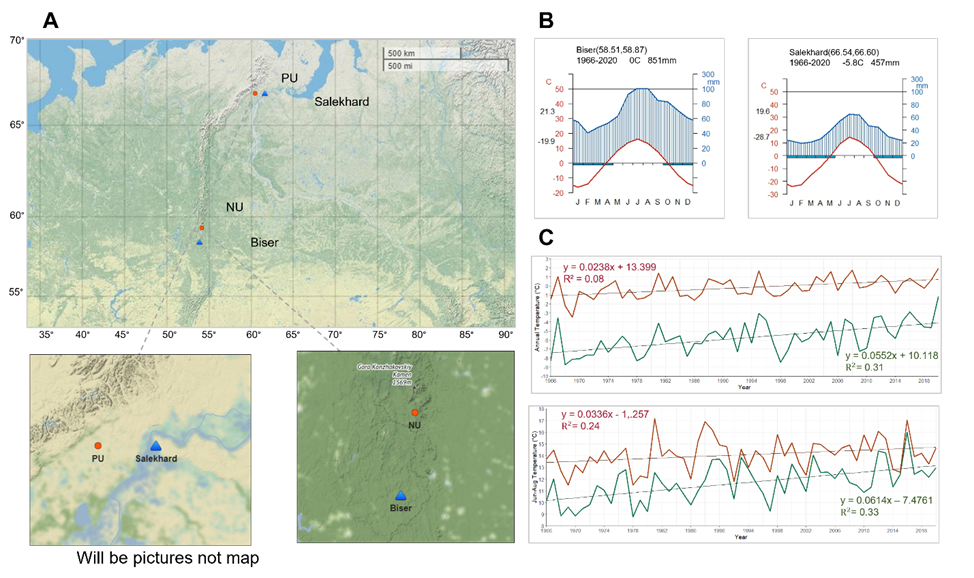
Межгодовая изменчивость анатомических признаков фиксируется во всех зонах ареала. В годы с благоприятным режимом увлажнения и умеренной температурой просвет трахеид увеличивается, коэффициент вытянутости возрастает, структура становится более регулярной. В засушливые или холодные годы наблюдается обратная тенденция: клетки становятся плотнее, уменьшается размер просвета, усиливается толщина стенки.

Пространственная изменчивость анатомических признаков древесины лиственницы сибирской отражает не только физиологические реакции на внешнюю среду, но и накопленные адаптационные механизмы, сформировавшиеся в ходе длительной эволюции в условиях Северной Азии. Полученные данные служат основой для типологии анатомических адаптаций, связанных с климатическими градиентами, и могут быть использованы в целях реконструкции прошлых климатических условий и оценки устойчивости древесных популяций к будущим изменениям климата.

# 2 Материалы и методы

## 2.1 Описание мест отбора проб

Исследование проводилось на четырех участках, расположенных на границах распространения лиственницы сибирской (*Larix sib*irica Ledeb.) на Урале и в Сибири. Два участка были заложены в Уральских горах (Россия; рис. 1а), а именно на северной границе леса на Полярном Урале (далее PU; 66°54'N-65°45'E, 125 м над уровнем моря) и верхней границе леса на Северном Урале (далее NU; 59°37'N-59°15'E, 750 м над уровнем моря). Еще один участок представлен материалом для верхней границы леса на Алтае (участок Актру, далее ALT; 50°5'0.3732''N-87°1.3416''E, 2150 м над уровнем моря). Материал для участка в северной лесотундре на участке, расположенном севернее Игарки (далее XAN; 68°04'38.2''N-86°44'42.0''E, 56 м над уровнем моря) характеризует рост лиственницы на севере Средней Сибири. По данным ближайших метеорологических станций, климатические условия значительно различаются между участками: среднегодовые температуры составляют -5,8 °C и -0,2 °C, а годовое количество осадков 450 мм и 850 мм в год за период 1966-2020 гг. на PU и NU соответственно (рис. 1б). Более того, среднегодовая температура увеличилась со скоростью 0,6 °C и 0,3 °C за десятилетие в PU и NU, соответственно, за тот же период (рис. 1c). Напротив, осадки не показали какой-либо значимой тенденции. Метеорологические данные были получены со станции Салехард (66°53'N-66°53'E, 15 м над уровнем моря), расположенной примерно в 50 км от PU и станции Бисер (58°51'N-58°87'E, 464 м над уровнем моря) в 86 км от участка NU.



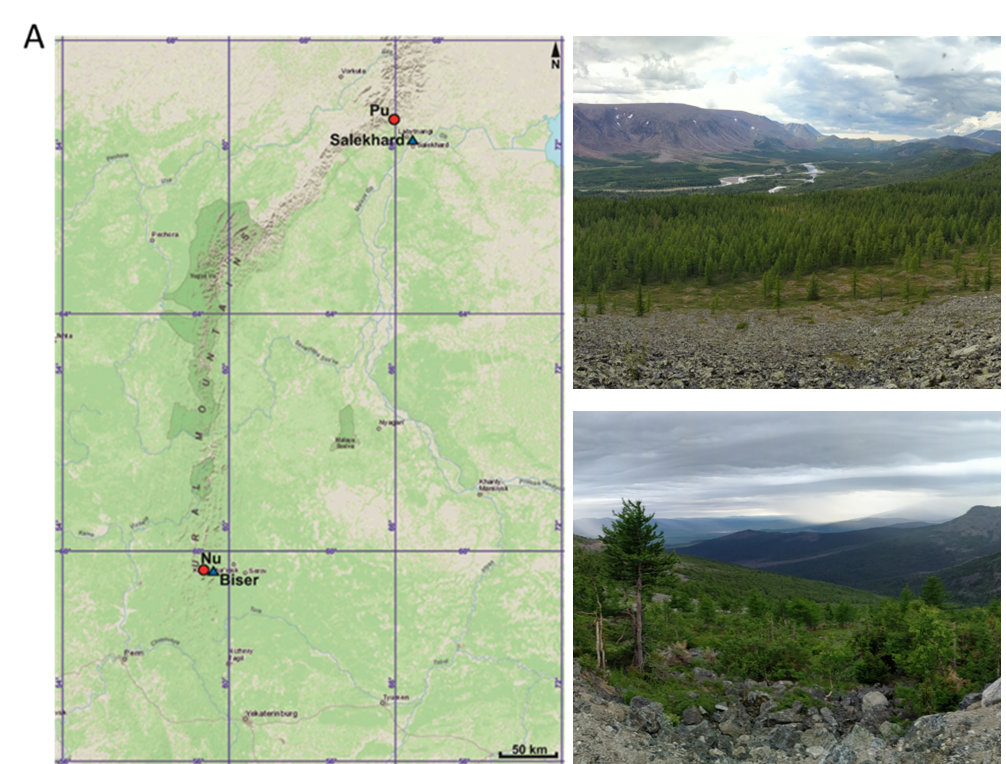
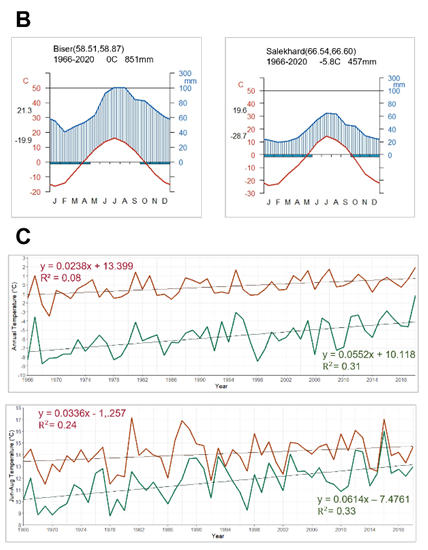


Рисунок 1. Местоположение и климат района исследования участков, расположенных в Уральских горах.

(А) Красные точки указывают местоположение участков на Полярном (далее PU; 66°54'N-65°45'E, 125 м над уровнем моря) и Северном Урале (далее NU; 59°37'N- 59°15'E, 750 м над уровнем моря), а синие треугольники показывают ближайшую к каждому месту метеостанцию.

(В) Климатическая диаграмма по метеостанциям Бисер и Салехард за период 1966–2020 гг.

(С) Годовые и июньско-августовские тренды температуры за периоды 1966–2020 гг. в Бисере (красная линия) и Салехарде (зеленая линия).

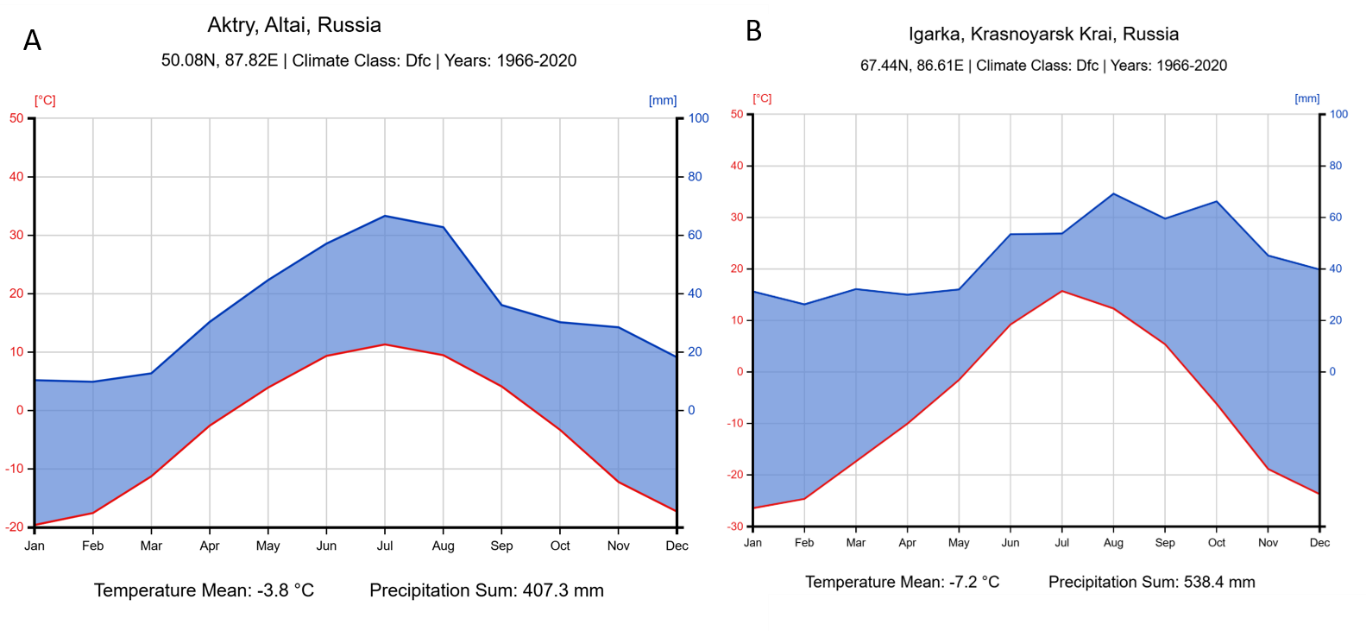


Рисунок 2. Местоположение и климат района исследования участков.

(A) Климатическая диаграмма по метеостанции Актру за период 1966–2021 гг.

(B) Климатическая диаграмма по метеостанции Игарка за период 1966–2021 гг.

Климатические данные за 1966–2020 гг. получены с ближайшей к каждому участку метеостанции и доступны на сайте www.meteo.ru. Для Алтая использовались данные для такого периода с метеостанции Актру (50°08'N- 87°82'E, 2114 м над уровнем моря), а для исследовательской площадки Игарка использовались данные с метеостанции Игарка (67°44'N- 86°61'E, 25 м над уровнем моря).

Пробы отбирались буром 5-10 мм на высоте груди (1,3 м). Для каждого дерева измеряли диаметр и возраст ствола на высоте груди, а также общую высоту. Всего на каждом из участков был собран древесный материал для не менее 30 деревьев.

## 2.2 Подготовка срезов QWA

Выборка из десяти деревьев (хронологии которых наиболее коррелировали с обобщенной хронологией RW) была отобрана для подготовки постоянных гистологических препаратов. После отбора необходимого количества керны сушились до воздушно-сухого состояния и помещались в аппарат Сокслета на 72 часа для экстракции смол. Затем керны нарезались на секции в направлении параллельном расположению трахеид под размер кассет для парафиновой заливки и помещаются в тканевой процессор на 24 часа для дальнейшей экстракции смол и инфильтрации.

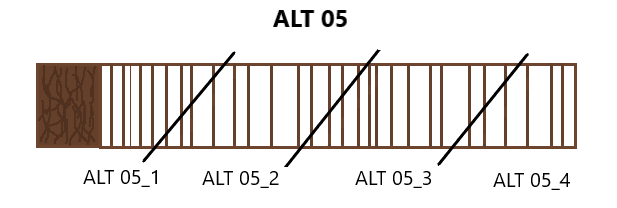


Рисунок 2. Пример подготовки секционированного образца для парафинизацации.

Для измерения анатомических характеристик годичных колец использованы тонкие гистологические срезы толщиной 10–12 мкм при помощи роторного микротома (Leica RM2125) с использованием одноразовых лезвий (Leica DB80LX, Termo MX35 Ultra, Feather S35).

Полученные срезы окрашивают раствором альцианового синего (или астрового синего) и сафранина для получения дифференциального окрашивания, в результате чего лигнифицированные клетки становятся красными, а неодревесневшие (с меньшим содержанием лигнина) остаются синими.

Кроме того, для фиксации анатомического препарата использовали Eukitt (Табакова и др., 2021) или Витрогель (Биовитрум) с применением покровного стекла.

На последнем этапе тонкие срезы следует оцифровывать с помощью сканера слайдов Hamamatsu NanoZoomer. После чего изображения конвертируются с помощью программы ObjectiveConvert в формат tiff для дальнейшей нарезки в MATLAB на секции.

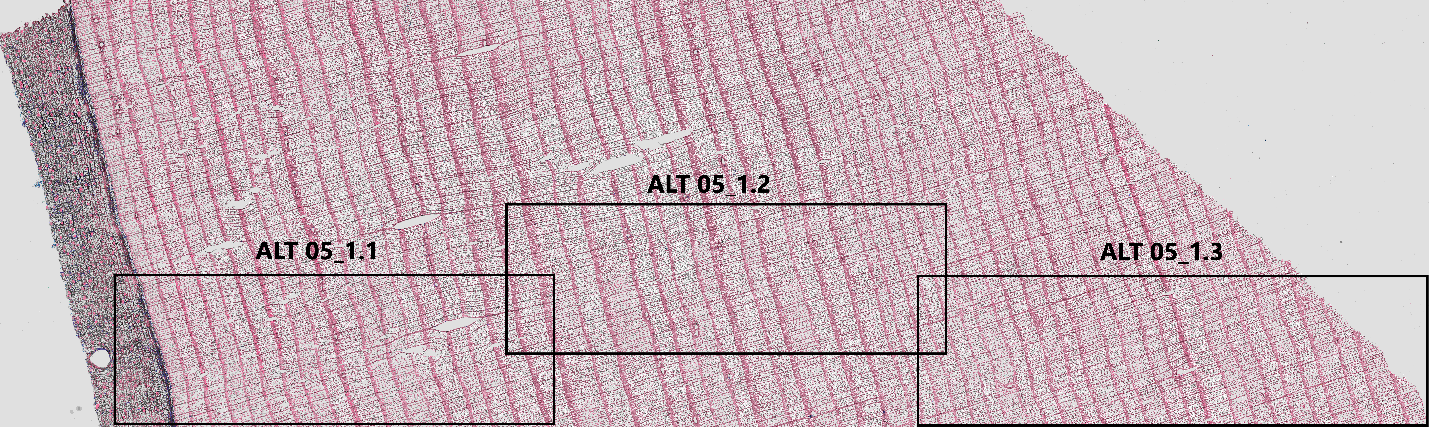


Рисунок 3. Пример оцифрованного анатомического образца после нарезки в MATLAB, используемый для дальнейшего автоматического распознавания клеток.

## 2.3 Измерение анатомических параметров QWA в ROXAS

Изображение образцов калибруются и создается проект для автоматического распознавания клеток с использованием конфигурационного файла для конкретного вида древесины. После чего происходит мануальный анализ клеток в программном обеспечении ROXAS для подсчета количественных характеристик анатомических образцов. Мы исключили измерения образцов с поврежденными во время отбора проб или подготовки клеточными стенками. Выходные данные были суммированы по четырем анатомическим параметрам клеток, включая среднюю ширину кольца (MRW), толщину клеточной стенки, ориентированную в радиальном (CWTrad) направлении (Prendin et al., 2017; Von Arx and Carrer, 2014), а также максимальный (MaxLA) и средний размер (MLA) люмена (Björklund et al., 2020; Edwards et al., 2022). Учитывая отсутствие какой-либо очевидной долгосрочной онтогенетической тенденции в анатомических рядах, детрендирование обычно не считается необходимым (Каррер и др., 2018) в исследованиях QWA. Тем не менее, чтобы увеличить межгодовой климатический сигнал и удалить многодесятилетние тенденции в анатомических и метеорологических временных рядах древесины, мы стандартизировали временные ряды с использованием 30-летнего кубического сглаживающего сплайна в дополнение к необработанным рядам. На следующем этапе были рассчитаны эмпирические показатели дендроклиматических сигналов (Hughes et al., 2011) - средняя межсерийная корреляция (RBAREFF) и выраженный популяционный сигнал (EPS) (Wigley et al., 1984) - для проверки силы экологической информации, встроенной в хронологии, с использованием максимального перекрытия парных корреляций (Bunn et al., 2014). Все анализы были выполнены в R Studio (RStudioTeam, 2020) с использованием пакета R dplR (Bunn, 2008;Bunn et al., 2014).

# Результаты

Первая часть - описание статистик хронологий. Но для начала напиши, что для участка было измерено столько-то колец, столько-то клеток. Или данные получены для стольки-то образцов, колец, клеток.

Двадцать шесть (PU) и двадцать три (NU) керна были успешно перекрестно датированы из тридцати отобранных деревьев на каждом участке. (таблица 1).

Хронологии RW, BI и DBI охватывают более 210 лет (1811–2020) на обоих участках, а средняя длина сегмента составила 210 ± 37 (среднее ± SD) и 210 ± 34 года на PU и NU соответственно. Остаточные хронологии RW (рис. S1) показали более высокую среднюю чувствительность на NU, чем на PU, хотя межсерийная корреляция и отношение сигнал/шум были выше на PU. Значения r bt варьировались от 0,65 до 0,68 для RW и от 0,36 до 0,56 для параметров интенсивности синего цвета. Отношение сигнал/шум (SNR) было выше для хронологий RW, что указывает на более сильный внешний сигнал. Средний коэффициент чувствительности RW был значительно выше, чем для параметров плотности, что отражает более низкую изменчивость измерений плотности по сравнению с параметрами радиального роста. Выраженный сигнал популяции (EPS) был выше 0,9 для всех хронологий, что показывает надежность хронологий в течение периода исследования.

Таблицы есть. Описывай. Только добавь туда и измерения ширины колец, если пишешь, что их используешь. В этой же главе покажи рисунки с хронологиями и опиши, насколько синхронно деревья себя ведут. Укажи спец. годы, когда все вниз или все вверх. Выдели наиболее низкие и высокие значения/годы. Проведи корреляционный анализ между хронологиями средними и опиши.

Таблица 1. Статистические характеристики измерений параметров структуры древесных колец. (MLA- средний размер люмена; MRW-средняя ширина кольца; MaxLA-максимальный размер люмена; CWTRad- средняя толщина клеточной стенки радиального среза).

|  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- |
| Site | Tree-ring parametr | Mean | SD |
| ALT | MLA | 176,947 мкм^2 | ±47,257 мкм^2 |
| ALT | MRW | 89,6мкм | ±28,036мкм |
| ALT | MaxLA | 413,233мкм^2 | ±158,982мкм^2 |
| ALT | CWTRad | 0,419мкм | ±0,063мкм |
| NU | MLA | 53,065 мкм^2 | ±9,374 мкм^2 |
| NU | MRW | 32,548мкм | ±13,883мкм |
| NU | MaxLA | 194,946мкм^2 | ±51,461мкм^2 |
| NU | CWTRad | 0,383мкм | ±0,040мкм |
| PU | MLA | 51,665 мкм^2 | ±11,414 мкм^2 |
| PU | MRW | 59,045мкм | ±30,061мкм |
| PU | MaxLA | 200,923мкм^2 | ±32,313мкм^2 |
| PU | CWTRad | 0,409мкм | ±0,059мкм |
| XAN | MLA | 62,21 мкм^23 | ±12,694 мкм^2 |
| XAN | MRW | 25,855мкм | ±13,556мкм |
| XAN | MaxLA | 204,186мкм^2 | ±31,637мкм^2 |
| XAN | CWTRad | 0,429мкм | ±0,241мкм |

Таблица 2.

|  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- |
| Site | Tree-ring parametr | Mean sensitivity | EPS (Arstan) | Rbar (Arstan) |
| ALT | MRW | 0,168 | 0,809 | 0,298 |
| ALT | MLA | 0,073 | 0,365 | 0,054 |
| ALT | MaxLA | 0,069 | 0,023 | 0,003 |
| ALT | CWTRad | 0,032 | 0,28 | 0,037 |
| NU | MRW | 0,283 | 0,928 | 0,561 |
| NU | MLA | 0,089 | 0,78 | 0,262 |
| NU | MaxLA | 0,097 | 0,599 | 0,13 |
| NU | CWTRad | 0,047 | 0,758 | 0,239 |
| PU | MRW | 0,377 | 0,91 | 0,503 |
| PU | MLA | 0,134 | 0,853 | 0,367 |
| PU | MaxLA | 0,095 | 0,824 | 0,318 |
| PU | CWTRad | 0,086 | 0,902 | 0,48 |
| XAN | MRW | 0,16 | 0,641 | 0,152 |
| XAN | MLA | 0,064 | 0,603 | 0,132 |
| XAN | MaxLA | 0,05 | 0,451 | 0,076 |
| XAN | CWTRad | 0,35 | 0,25 | 0,032 |

Таблица 1 представляет характеристики параметров структуры древесных колец лиственницы сибирской (*L. sibirica*) на четырех исследуемых участках. Параметры включают средний размер люмена (MLA), среднюю ширину кольца (MRW), максимальный размер люмена (MaxLA) и среднюю толщину клеточной стенки радиального среза (CWTRad).

Наибольшее значение средней площади годичного кольца (MLA) зафиксировано на **ALT** (176,947 ± 47,257 мкм2), что значительно превышает значения на остальных участках. Высокие показатели на **ALT**, вероятно, обусловлены более благоприятными условиями роста на высоте 2150 м, включая достаточное количество осадков и более продолжительный вегетационный период. Участки **PU** и **NU** демонстрируют близкие значения MLA, что отражает схожие ограничения роста в северных регионах, связанные с низкими температурами (-5,8 °C на **PU** и -0,2 °C на **NU**). Промежуточное значение на **XAN** может быть связано с переходным характером лесотундровой зоны.

Участок **ALT** демонстрирует наибольшую среднюю ширину колец (89,6 ± 28,036 мкм), что подтверждает более интенсивный радиальный рост на этом участке, связанный с благоприятным климатом на верхней границе леса. На северных участках значения ниже. На **PU** и **NU** значения составили 59,045 ± 30,061 мкм и 32,548 ± 13,883 мкм, соответственно, а на **XAN** зафиксировано наименьшее значение - 25,855 ± 13,556 мкм. Низкие показатели на **XAN** отражают суровые условия лесотундры, включая короткий вегетационный период и низкие температуры. Различия между **PU** и **NU** могут быть обусловлены вариациями в количестве осадков (450 мм на **PU** против 850 мм на **NU**), влияющих на доступность влаги. Так же на **PU** более высокие значения MRW, несмотря на холодный климат (-5,8 °C), могут быть обусловлены увеличением температуры на 0,6 °C за десятилетие (1966–2020 гг.).

Максимальная площадь кольца (MaxLA) существенно выше на участке **ALT**. Она достигла 413,233 ± 158,982 мкм² по сравнению с другими участками: 194,946 ± 51,461 мкм² на **NU**, 200,923 ± 32,313 мкм² на **PU** и 204,186 ± 31,637 мкм² на **XAN**. Высокие значения на **ALT** свидетельствуют о благоприятных условиях роста, вероятно, связанных с оптимальным сочетанием температуры и влажности. Близкие значения на **PU**, **NU** и **XAN** указывают на ограничения продуктивности в более северных условиях с однородными условиями роста.

Средняя толщина клеточной стенки радиального среза (CWTRad) между участками варьирует незначительно. На ALT и PU значения составили 0,419 ± 0,063 мкм и 0,409 ± 0,059 мкм соответственно, а наименьшее значение зафиксировано на NU (0,383 ± 0,040 мкм). Высота влияет на температуру, продолжительность вегетационного периода и интенсивность солнечной радиации. На ALT (2150 м) высокая радиация и более теплый климат на этой высоте способствуют утолщению клеточных стенок. В то же время на NU (750 м) условия более суровые из-за высоты и низких температур, что приводит к снижению CWTRad. Низкая высота на PU (125 м) и XAN (56 м) сопровождается более коротким вегетационным периодом, но стрессовые условия (например, резкие перепады температуры) могут стимулировать утолщение стенок, как видно на XAN (0,429 мкм).

Для оценки вариабельности использованы стандартное отклонение (SD), а также показатели климатической чувствительности - чувствительность (Mean sensitivity), популяционный сигнал (EPS) и средний межсериальный коэффициент корреляции (Rbar) (Табл.2). Статистические характеристики для параметров показывали разные значения по участкам. Средняя чувствительность (Mean sensitivity) была наивысшей на **PU** (0,377), что отражает высокую реакцию деревьев на климатические изменения, особенно на фоне быстрого потепления (0,6 °C за десятилетие). На **NU** чувствительность составила 0,283, а на **ALT** и **XAN** — 0,168 и 0,164, соответственно, что указывает на меньшую зависимость роста от климатических факторов в этих регионах.

Значение EPS оказалась наивысшей на **NU** (0,928), что свидетельствует о высокой согласованности данных и их репрезентативности для популяции. На **ALT** и **PU** значения составили 0,809 и 0,853 соответственно, а на **XAN** зафиксировано наименьшее значение (0,641), что может быть связано с неоднородностью условий роста в лесотундре.

Средняя корреляция между деревьями (Rbar) также была максимальной на **NU** (0,561), что указывает на высокую синхронность роста, обусловленную стабильными климатическими условиями (высокие осадки, 850 мм). На **PU** и **ALT** значения составили 0,367 и 0,298 соответственно, а на **XAN** - всего 0,152, что отражает значительную индивидуальную изменчивость деревьев в условиях лесотундры.

Анализ параметров годичных колец лиственницы сибирской выявил существенные различия между участками, обусловленные климатическими условиями, высотой и географическим положением. Участок ALT характеризуется наибольшими значениями MLA, MRW и MaxLA, что связано с более благоприятными условиями роста на Алтае. NU отличается высокой синхронностью роста (EPS = 0,928, Rbar = 0,561), но меньшими параметрами прироста, что отражает ограничения на высоте 750 м. PU демонстрирует высокую чувствительность к климатическим изменениям (0,377), а XAN выделяется наименьшими значениями MRW и низкой синхронностью роста (Rbar 0,152), что обусловлено суровыми условиями лесотундры.

Еще одна глава - климатический отклик по параметрам средним с графиками и их описаниями. В конце общие тенденции для всех участков и их различия.

Летняя температура положительно влияла на параметры, полученные из RW и BI, в PU и NU (рис. 2).

В PU все измеренные параметры годичных колец в основном находились под влиянием температуры июня и июля и совокупной температуры июня и июля. Для BI и DBI также важна была температура августа, но максимальные сигналы наблюдались в июле (r = 0,56 и 0,61,

соответственно; P < 0,001) с дальнейшим увеличением силы сигнала для совокупной температуры июня-июля (r = 0,58 и 0,68,

соответственно; P < 0,001). В NU влияние температуры

проявлялось в более ранний период: максимальные сигналы были достигнуты в июне для большинства параметров годичных колец (r = 0,63, 0,64, 0,46 и 0,60 для RW, EW, BI и DBI соответственно; P < 0,001), а

BI-параметры и Lwadj показали значимые корреляции (P < 0,05) с температурой мая. Что касается осадков, значимые, но незначительные (P < 0,05), отрицательные эффекты были видны на обоих участках, в основном в конце весны и середине лета (рис. 2).

Список сокращений и условных обозначений

ALT- Алтай

Cno- количество клеток

CWTRad- средняя толщина клеточной стенки радиального среза

MaxLA- максимальный размер люмена

MLA- средний размер люмена

MRW- средняя ширина кольца

NU- Северный Урал

PU- Полярный Урал

XAN- Игарка

# Список литературы

1. Абаимов А. П. Особенности и основные направления динамики лесов и редколесий в мерзлотной зоне Сибири // Сибирский экологический журнал. 2005. Т. 12. № 4. С. 663–675.
2. Брюханова М. В., Кирдянов А. В., Прокушкин А. С., Силкин П. П. Особенности ксилогенеза Larix gmelinii (Rupr.) Rupr. в условиях криолитозоны Средней Сибири // Экология. 2013. № 5. С. 323–329.
3. Ветчинникова Л. В. Береза: вопросы изменчивости (морфофизиологические и биохимические аспекты). М.: Наука, 2004. 183 с.
4. Демаков Ю. П., Пуряев А. С., Черных В. Л., Черных Л. В. Использование аллометрических зависимостей для оценки фитомассы различных фракций деревьев и моделирования их динамики // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Сер.: Лес. Экология. Природопользование. 2015. № 2 (26). С. 19–36.
5. Дэви Н. М. Морфогенез лиственницы сибирской в связи с современным изменением климата в высокогорьях Полярного Урала: дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2008. 152 с.
6. Калинина Е. В., Кнорре А. А., Фонти М. В., Ваганов Е. А. Сезонное формирование годичных колец лиственницы сибирской и сосны обыкновенной в зоне южной тайги Средней Сибири // Экология. 2019. № 3. С. 182–188.
7. Кладько Ю. В., Бенькова А. В., Скрипальщикова Л. Н. Влияние климатических факторов на радиальный рост сосны обыкновенной в условиях техногенного загрязнения г. Красноярска // Сибирский лесной журнал = Siberian Journal of Forest Science. 2023. № 5. С. 91–99.
8. Кнорре А. А., Кирдянов А. В., Прокушкин А. С. Оценка скорости подъёма мерзлоты в лиственничниках Центральной Эвенкии методами дендрохронологии // Лесоведение. 2009. № 2. С. 77–80.
9. Коропачинский И. Ю. Естественная гибридизация и проблемы систематики берез северной Азии // Сибирский экологический журнал. 2013. Т. 20. № 4. С. 459–479.
10. Кулагин Ю. З. Древесные растения и промышленная среда. М.: Наука, 1974. 169 с.
11. Кутафина Н. В., Краснопивцева А. Н. Физиологические основы адаптации растительных организмов в условиях урбанизированной среды // Вестник РУДН. Серия: Экология и безопасность жизнедеятельности. 2017. Т. 25, № 1. С. 21–28.
12. Лоскутов Р. И. Декоративные древесные растения для озеленения городов и поселков. Красноярск: КГУ, 1993. 184 с.
13. Михайлова Т. А., Калугина О. В., Шергина О. В. Мониторинг техногенного загрязнения и состояния сосновых лесов на примере Иркутской области // Лесоведение. 2020. № 3. С. 265–273.
14. Поздняков Л. К. Мерзлотное лесоведение. Новосибирск: Наука, 1986. 192 с.
15. Попкова М. И., Ваганов Е. А., Шишов В. В., Бабушкина Е. А., Росси С., Фонти М. В., Фонти П. Моделирование трахеидограмм раскрывает влияние засухи на структуру годичных колец сосны обыкновенной в лесостепи Сибири // Frontiers in Plant Science. 2018. Т. 9. DOI: 10.3389/fpls.2018.01144.
16. Прокушкин С. Г., Богданов В., Прокушкин А. С., Токарева И. В. Послепожарное восстановление органического вещества в напочвенном покрове лиственничников криолитозоны Центральной Эвенкии // Известия РАН. Серия биологическая. 2011. № 2. С. 227–234.
17. Симанько В. В., Бенькова В. Е., Шашкин А. В. Применение метода «скользящих функций отклика» для выявления влияния климатических факторов на радиальный рост деревьев // Вестник КрасГАУ. 2013. № 7. С. 188–194.
18. Симанько В. В. Особенности радиального роста и структуры годичных колец лиственницы Гмелина на полуострове Таймыр и Котуйской возвышенности: дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2014. 150 с.
19. Соколов С. Я., Связева О. А., Кубли В. А. и др. Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л.: Наука, 1980. Т. 2. 144 с.
20. Сукачев В. Н., Дылис Н. В. Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука, 1964. 482 с.
21. Табакова М. А., Кирдянов А. В., Брюханова М. В., Прокушкин А. С. Зависимость радиального прироста лиственницы Гмелина на севере Средней Сибири от локальных условий произрастания // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. 2011. Т. 4, № 4. С. 314–324.
22. Фахрутдинова В. В., Бенькова В. Е., Шашкин А. В. Изменчивость структуры годичных колец у лиственницы Гмелина на северной границе леса (полуостров Таймыр) // Сибирский лесной журнал. 2017. № 2. С. 62–69.
23. Фонти М. В., Фахрутдинова В. В., Калинина Е. В., Тычков И. И., Попкова М. И., Шишов В. В., Николаев А. Н. Многолетняя изменчивость анатомических параметров годичных колец хвойных пород в криолитозоне средней сибири// Лесоведение. 2018. № 6. С. 403–416.
24. Шиятов С. Г., Ваганов Е. А., Кирдянов А. В., Круглов В. Б., Мазепа В. С., Наурзбаев М. М., Хантемиров Р. М. Методы дендрохронологии. Часть 1. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации: Учебно-методическое пособие. Красноярск: Изд-во Красноярского гос. ун-та, 2000. 80 с.
25. Barbaroux C., Breda N., Dufrene E. Distribution of above-ground and below-ground carbohydrate reserves in adult trees of two contrasting broad-leaved species (Quercus petraea and Fagus sylvatica) // New Phytologist. 2003. V. 157. P. 605–615.
26. Becker P. Competition in the regeneration niche between conifers and angiosperms: Bond's slow seedling hypothesis // Functional Ecology. 2001. V. 14. P. 401–412.
27. Boike J., Kattenstroth B., Abramova K., Bornemann N., Cherverova A., Fedorova I., Fröb K., Grigoriev M., Grüber M., Kutzbach L., Langer M., Minke M., Muster S., Piel K., Pfeiffer E.-M., Stoff G., Westermann S., Wischnewski K., Wille C., Hubberten H.-W. Baseline characteristics of climate, permafrost and land cover from a new permafrost observatory in the Lena River Delta, Siberia (1998–2011) // Biogeosciences. 2013. V. 10. P. 2105–2128.
28. Bryukhanova M. V., Fonti P., Kirdyanov A. V., Siegwolf R. T. W., Saurer M., Pochebyt N. P., Churakova (Sidorova) O. V., Prokushkin A. S. The response of δ13C, δ18O and cell anatomy of Larix gmelinii tree rings to differing soil active layer depths // Dendrochronologia. 2015. V. 34. P. 51–59.
29. Carnicer J., Barbeta A., Sperlich D., Coll M., Peñuelas J. Contrasting trait syndromes in angiosperms and conifers are associated with different responses of tree growth to temperature on a large scale // Frontiers in Plant Science. 2013. V. 4. Article 409. P. 1–19.
30. Choat B., Jansen S., Brodribb T. J., Cochard H., Delzon S., Bhaskar R., et al. Global convergence in the vulnerability of forests to drought // Nature. 2012. V. 491. P. 752–755.
31. Czimczik C. I., Trumbore S. E., Carbone M. S., Winston G. C. Changing sources of soil respiration with time since fire in a boreal forest // Global Change Biology. 2006. V. 12. P. 957–971.
32. Douglass A. E. Climatic cycles and tree-growth. A study of the annual rings of trees in relation to climate and solar activity. Washington: Carnegie Inst., 1919. V. 1. 127 p.
33. Drobyshev I., Guitard M. A., Asselin H., Genries A., Bergeron Y. Environmental controls of the northern distribution limit of yellow birch in eastern Canada // Canadian Journal of Forest Research. 2014. V. 44. P. 720–731.
34. Genet H., McGuire A. D., Barrett K., Breen A., Euskirchen E. S., Johnstone J. F., Kasischke E. S., Melvin A. M., Bennett A., Mack M. C., Rupp T. S., Schuur E. A., Turetsky M. R., Yuan F. Modeling the effects of fire severity and climate warming on active layer thickness and soil carbon storage of black spruce forests across the landscape in interior Alaska // Environmental Research Letters. 2013. V. 8. Article 045016. 13 p.
35. Goldammer J. G., Furyaev V. V. Fire in ecosystems of boreal Eurasia. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1996. 528 p.