

На правах рукописи



Гурская Марина Анатольевна

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ  
АНОМАЛЬНЫХ КЛЕТОЧНЫХ СТРУКТУР ГОДИЧНЫХ КОЛЕЦ  
ХВОЙНЫХ ДЕРЕВЬЕВ (PINACEAE LINDLEY - СОСНОВЫЕ) НА  
СЕВЕРНОМ И ВЕРХНЕМ ПРЕДЕЛАХ РАСПРОСТРАНЕНИЯ В  
ЕВРАЗИИ**

1.5.15. Экология (биологические науки)

1.5.9. Ботаника (биологические науки)

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени

доктора биологических наук

Екатеринбург – 2023

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук.

Научный консультант	<b>Агафонов Леонид Иванович</b> Доктор биологических наук
Официальные оппоненты	<b>Бабушкина Елена Анатольевна</b> Доктор биологических наук, доцент, директор Хакасского технического института – филиала Федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Сибирский федеральный университет» <b>Кучеров Сергей Евгеньевич</b> Доктор биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории геоботаники и растительных ресурсов Уфимского института биологии – обособленного структурного подразделения Федерального государственного бюджетного научного учреждения Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук <b>Николаев Анатолий Николаевич</b> Доктор биологических наук, доцент, ректор Федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Северо-Восточный федеральный университет имени М.К. Аммосова».
Ведущее учреждение	Институт леса им. В.Н.Сукачева СО РАН – обособленное подразделение Федерального исследовательского центра «Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук»

Защита состоится 14 ноября 2023 г. в 10-00 часов на заседании диссертационного совета Д 004.005.01 при Институте экологии растений и животных УрО РАН, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202.

Факс: (343) 260-82-56, e-mail: [dissovet@ipae.uran.ru](mailto:dissovet@ipae.uran.ru)

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Института экологии растений и животных УрО РАН, <http://ipae.uran.ru>.

Автореферат разослан «\_\_\_\_\_» 2023 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук



Золотарева Наталья Валерьевна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность работы.** В последние десятилетия наиболее заметные изменения климата наблюдаются в высоких широтах [Arctic amplification..., 2020], где повышение температуры воздуха составляет более 1,2°C по сравнению с доиндустриальной эпохой [IPCC, 2018, 2021]. Одним из следствий современной динамики климата является изменение частоты, интенсивности, длительности и пространственного распределения неблагоприятных и опасных природных событий [IPCC, 2007; Climate variations..., 2007; IPCC SREX, 2012]. Природные факторы, достигающие своих экстремальных значений, формируют неблагоприятные и опасные природные события [РД 52.04.563-2002]. Несмотря на их редкость, природные события, достигающие своих экстремальных величин, могут иметь непропорциональное экологическое и эволюционное значение для биоты [Augspurger, 2011].

Годичные кольца деревьев, произрастающих в суровых условиях на северном и верхнем пределах распространения, являются источником информации о климате, динамике отдельных климатических факторов и повторяемости неблагоприятных климатических событий в прошлом [Шиятов, 1986; Fritts, 1976; Schweingruber, 1996]. Температурный сигнал в древесно-кольцевых хронологиях по ширине и максимальной плотности древесины хвойных деревьев остается стабильным в разных экологических условиях Евразийской Субарктики, а также Полярного и Южного Урала, несмотря на современные изменения климата [Gurskaya et al., 2012; Типы экологических..., 2018; Гурская и др., 2018; Climate regimes..., 2018; Stationarity of climate-growth response..., 2021]. Тем не менее, ширина и максимальная плотность древесины не дают информации о кратковременных погодно-климатических событиях, наблюдающихся в течение периода вегетации. Современные климатические модели по-прежнему точно не воспроизводят большинство неблагоприятных и опасных природных событий и климатических экстремумов [Climate extremes..., 2013].

Изменения анатомической структуры слоев прироста у древесных растений под воздействием неблагоприятных погодно-климатических событий активно исследуются в последние десятилетия [Хантемиров и др., 2000;

Экстремальные климатические..., 2011, 2019; Баринов и др., 2017; Eiche, 1966; Lenz, 1967; Dietrichson, 1969; LaMarche, Hirschboeck, 1984; Filion et al., 1986; Yamaguchi et al., 1993; Liang et al., 1997; Gindl, 1999; Wang et al., 2002; Nantemirov et al., 2004; Tardif et al., 2011]. Исследования реакции ксилемы хвойных деревьев на неблагоприятные природные события на северном и верхнем пределах распространения в Евразии позволяют выявить биогеографические и экологические закономерности формирования аномальных клеточных структур годичных колец. Систематическое изучение частоты повторяемости, интенсивности, пространственно-временного распространения неблагоприятных природных событий, зарегистрированных в виде изменений клеточной структуры годичных колец, в районе исследования до сих пор не проводилось. Для реконструкций таких событий и понимания их частоты повторяемости и интенсивности необходимо выявить связи между аномальными клеточными структурами и условиями окружающей среды.

**Цели исследования** – на северном и верхнем пределах распространения хвойных деревьев – основных видов-лесообразователей – выявить факторы, влияющие на формирование и пространственно-временное распределение аномальных клеточных структур годичных колец и оценить их потенциал для реконструкции неблагоприятных природных событий.

**Для достижения цели были поставлены следующие задачи:**

1. Выявить разнообразие аномальных клеточных структур годичных колец ксилемы хвойных деревьев, произрастающих на северном пределе распространения в Евразии и на верхнем пределе в Уральских горах, и разработать классификации наиболее распространённых типов структур.
2. Провести пространственно-временной анализ распространения, частоты повторяемости и интенсивности формирования аномальных клеточных структур.
3. Проанализировать факторы, влияющие на формирование аномальных клеточных структур в годичных кольцах деревьев.
4. Выполнить реконструкции таких неблагоприятных природных событий, как заморозки, холодные и/или короткие вегетационные сезоны, крупные извержения вулканов за последние 400 лет в районе исследования.

### **Научная новизна.**

Впервые для северной и верхней границы распространения хвойных деревьев Евразии проанализирован феномен формирования аномалий клеточной структуры годичных колец хвойных деревьев – основных видов-лесообразователей. Оценка частоты встречаемости разных типов аномальных клеточных структур показала зависимость частоты их формирования от условий произрастания. Распределение светлых колец и флуктуаций плотности не зависит от морфометрических и возрастных характеристик дерева – эти структуры выявлены по всей высоте ствола дерева. Морозобойные повреждения формируются преимущественно в нижней части ствола. На основе морфо-анатомического строения аномальных структур предложены структурные типы светлых колец и морозобойных повреждений. Установлены температурные условия, ведущие к формированию светлых и морозобойных колец у разных видов хвойных деревьев. Эколого-географические факторы, такие как широтный и долготный градиент температуры воздуха, высотная поясность, экспозиция склонов, крупные извержения вулканов, крупный водный объект и влажности почвы оказывают существенное влияние на частоту формирования, выраженность и пространственно-временное распределение светлых и морозобойных колец. Атмосферные осцилляции влияют на пространственно-временное распределение светлых колец. Большая мощность снежного покрова способствует уменьшению частоты формирования морозобойных повреждений в начале годичного слоя прироста. Крупные вулканические извержения влияют на формирование светлых и морозобойных годичных колец в контексте пространства и времени. На основе хронологий светлых колец выполнена реконструкция коротких и/или холодных вегетационных сезонов в Субарктике Евразии и Полярного и Южного Урала за последние 400 лет. В теплые климатические периоды увеличивается частота поздних весенних заморозков в высоких широтах.

**Теоретическая и практическая значимость.** Полученные результаты расширяют понимание возможной реакции биоты и, в частности, деревьев сем. Pinaceae на неблагоприятные природные явления, выявляют частоту и интенсивность неблагоприятных природных событий в прошлом, включая

оценку их связей с динамикой климата; повышают точность климатических моделей с разрешением бóльше сезона; позволяют оценивать устойчивость различных компонентов экосистем высоких широт и горных территорий к неблагоприятным природным событиям. Результаты работы могут быть востребованы лесными и гидрометеорологическими службами, историками, а также применены в политической, социальной и экономической сферах, так как они позволяют оценить влияние неблагоприятных природных событий на общество и экономику; способствуют пониманию долгосрочных последствий неблагоприятных природных событий и могут учитываться при формировании долгосрочных климатических доктрин. Полученные фундаментальные результаты использованы в курсах экологии, климатологии, анатомии растений, дендрохронологии, сохранения биологического разнообразия, дендрология, экологическая дендрохронология, экологический мониторинг, лесная фитопатология для студентов ВУЗов.

**Положения, выносимые на защиту:**

1. Наиболее часто встречающимися аномальными клеточными структурами в годовых кольцах хвойных деревьев на северном и верхнем пределах распространения являются светлые кольца, которые формируются на протяжении всей жизни дерева, и морозобойные повреждения годовых колец, которые формируются в первые несколько лет жизни дерева.
2. Формирование светлых годовых колец обусловлено длительным воздействием температур воздуха ниже пороговых величин в течение нескольких недель. Формирование морозобойных колец зависит от морфометрических особенностей деревьев и связано с краткосрочным воздействием температур ниже определенных пороговых значений на протяжении нескольких дней.
3. Такие условия окружающей среды, как широтный и долготный градиент температуры, высота над уровнем моря, экспозиция склона, наличие рядом крупного водного объекта, почвенные условия влияют на частоту, массовость формирования и интенсивность проявления светлых и морозобойных колец.

4. Нерегулярные природные события, например, крупные извержения вулканов, зарегистрированы в хронологиях светлых колец и морозобойных повреждений поздней древесины и могут быть реконструированы с использованием этих хронологий.
5. Аномальные клеточные структуры в годичных кольцах хвойных деревьев позволяют выполнить реконструкцию неблагоприятных и опасных погодноклиматических явлений прошлого с высоким временным разрешением в дополнение к данным, извлекаемым из других параметров годичных колец деревьев.

**Апробация результатов.** Результаты работы были изложены на 17 международных и 3 всероссийских конференциях: РусДендро (Екатеринбург-2011; Чолпон-Ата-2014; Барнаул-2018; Абакан-2021); EuroDendro (Гальштадт, Австрия-2008; Майорка, Испания-2009; Анталия, Турция-2015); PAGES (Пекин, Китай-2005; Корвалис, США-2009; Гоа, Индия-2013); TRACE (Фрайбург, Швейцария-2005; Тервюрен, Бельгия-2006; Потсдам, Германия-2009; Светлогорск, Россия-2017; Грайфсвальд, Германия-2018); WorldDendro-2010 (Рованиemi, Финляндия); International Conference on Volcanoes, Climate, and Society: Bicentenary of the great Tambora eruption (Берн, Швейцария-2015); ADA (Катманду, Непал-2015); Фундаментальные проблемы экологии России, Иркутск-2017; Международный симпозиум «Экология и эволюция: новые горизонты», Екатеринбург-2019; IV Всероссийская конференция «Геодинамические процессы и природные катастрофы», Южно-Сахалинск-2021. Работа поддержана грантами РФФИ №№ 08-04-00964, 10-04-09248, 14-04-91356, 15-04-04933, 20-05-00569.

**Личный вклад автора.** Автором на протяжении 25 лет проводились исследования аномальных клеточных структур хвойных деревьев в высоких широтах Евразии и Уральских гор. Материал, использованный в диссертации, большей частью собран автором, 10% образцов собраны совместно с сотрудниками Института экологии растений и животных УрО РАН д.б.н. Л.И. Агафоновым и д.б.н. П.А. Моисеевым, 40% предоставлены специалистами-дендрохронологами ИЭРиЖ УрО РАН – д.б.н. С.Г. Шиятовым и д.б.н. В.С. Мазепой. Измерение параметров колец, датировка и последующие анализы выполнены автором самостоятельно.

Цели, положения, выносимые на защиту, выводы сформулированы автором, текст диссертации написан автором самостоятельно.

**Структура и объем диссертации.** Рукопись состоит из введения, 8 глав, выводов, списка сокращений, использованной литературы (470 источников, из них 317 на иностранных языках) и 9 приложений. Диссертация изложена на 386 страницах, основной текст включает 112 рисунков, 29 таблиц.

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 72 работы из них 21 – в изданиях, входящих в Перечень ВАК при Министерстве образования и науки РФ, а также индексируемых в базах Web of Science и Scopus.

**Обоснованность и достоверность результатов исследования.** Данная работа выполнена на основе обширного фактического материала: около 3300 деревьев и 398465 шт. измеренных годовичных колец. Для получения результатов использовалось современное научное российское и зарубежное оборудование. Анализ материала выполнялся в ИЭРиЖ УрО РАН (г. Екатеринбург, Россия), Институте леса СО РАН (г. Красноярск) и в Университете г. Грайфсвальда (Германия). Обработка данных проведена как стандартными дендрохронологическими методиками (измерение ширины годовичных колец, перекрестное датирование, стандартизация и индексирование серий), так с помощью подходов, разработанных автором самостоятельно и прошедших многолетнюю апробацию (выявление и классификация аномальных клеточных структур, оценка влияния внешних факторов, реконструкция природных явлений). Воспроизводимость результатов обеспечена наличием коллекции образцов древесины лаборатории дендрохронологии, которая хранится в Музее Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург).

## **ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ**

### **ГЛАВА 1. ФОРМИРОВАНИЕ ГОДИЧНОГО РАДИАЛЬНОГО ПРИРОСТА У ХВОЙНЫХ ДЕРЕВЬЕВ ПОД ВЛИЯНИЕМ УСЛОВИЙ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ**

В первой главе рассмотрены основные фазы ксилогенеза и приводится обзор публикаций, посвященный влиянию различных экологических факторов на формирование годовичного кольца. Когда факторы достигают своих



экстремальных значений, регулярная нормальная структура годичного кольца нарушается, а взамен формируются аномальные клеточные структуры. Приводится обзор литературы, посвященный типам аномальных клеточных структур, формирующихся под влиянием неблагоприятных природных событий, которые могут быть выявлены в древесине хвойных деревьев, произрастающих в бореальных и лесотундровых экосистемах.

## ГЛАВА 2. ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ РАЙОНОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

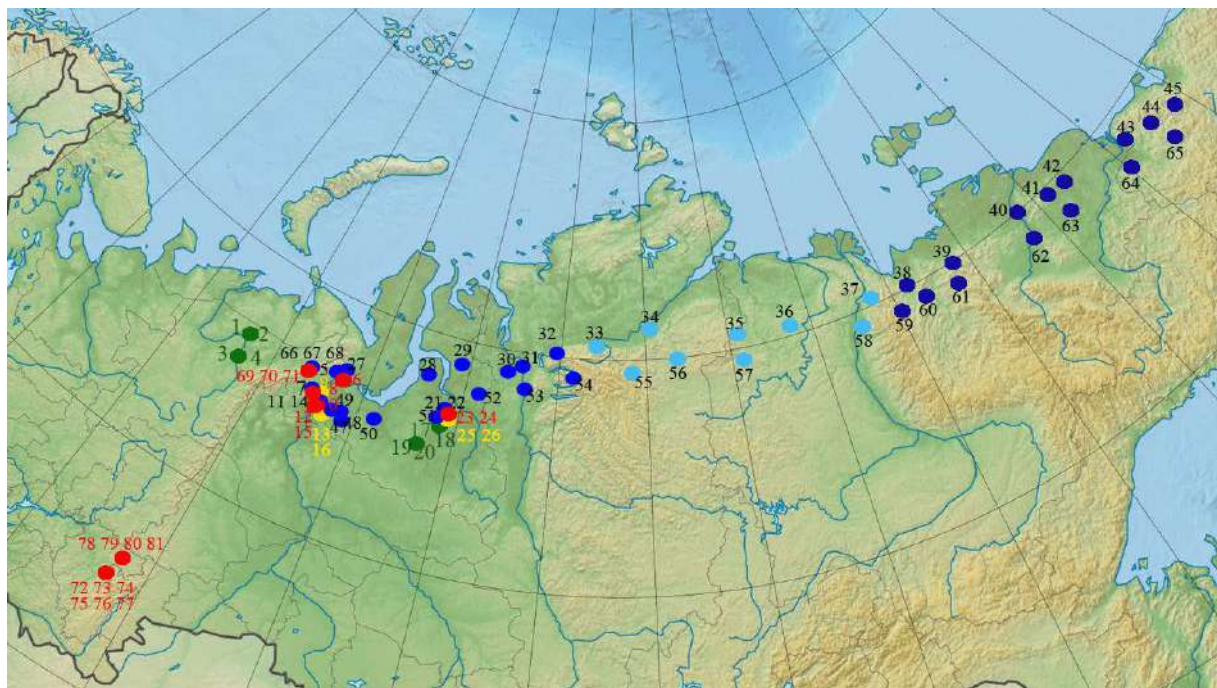
Во второй главе дана краткая природно-климатическая характеристика районов исследования. Выделено 4 района в Субарктике Евразии в границах 65–72° с.ш. и 57–166° в.д., а также на Полярном (66–67 ° с.ш. 65–66° в.д.) и Южном Урале (54–56° с.ш. 58–60° в.д.). Район исследования характеризуется суровым климатом и холодным коротким вегетационным сезоном. Заморозки возможны на протяжении всего периода вегетации.

## ГЛАВА 3. МЕСТООБИТАНИЯ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

На северном пределе распространения хвойных деревьев выбраны местообитания, расположенные на северной границе бореальной зоны: притундровые и северные леса северо-востока Европейской территории России, а также подзоны северной и южной лесотундр Сибири (Рисунок 1). На верхней границе распространения деревьев на Полярном Урале образцы древесины (керны) собраны на уровне отдельно стоящих деревьев (280-300 м над ур.м.) и на дне горной долины (90 м над ур.м.). На Южном Урале керны собраны в экотоне верхней границы леса на трех высотных уровнях: отдельно стоящих деревьев (около 1360 м над ур.м.), редколесий (около 1300 м над ур. м.) и сомкнутого леса (около 1260 м над ур.м.) на склонах противоположных экспозиций.

Объектами исследования являются основные виды хвойных деревьев-лесообразователей: *Pinus sylvestris* L., *P. sibirica* Du Tur., *Picea obovata* Ledeb., *Larix sibirica* Ledeb., *L. gmelinii* (Rupr.) Rupr., *L. cajanderi* Mayr. В итоговый анализ включены 3293 дерева, которые были организованы в 81 хронологию, длительностью от 69 до 691 года, всего просмотрено 398465 годичных колец.

Образцы древесины лиственницы, произрастающей в Сибирской Субарктике, собраны Международной дендрохронологической экспедицией в рамках Сибирского Субарктического проекта, организованной С.Г. Шиятовым, В.С. Мазепой, Е.А. Вагановым и Ф.Г. Швайнгрубером в период 1990–1992 гг. Часть материала любезно предоставлена Л.И. Агафоновым и П.А. Моисеевым. Сбор большинства образцов проводился автором самостоятельно или при его непосредственном участии. Керны древесины брали на высоте 1,3 м от шейки корня; для исследования морозобойных повреждений керны или поперечные спилы собраны на высоте 0,5 м. С 10 модельных деревьев ели сибирской и лиственницы сибирской, произрастающих в Западной Сибири, были собраны поперечные спилы по высоте ствола, начиная с 0,2 м и с шагом в 1 м. Количество выбранных местообитаний и количество отбираемых кернов определялось поставленной задачей.



Зеленый цвет – сосна, оттенки синего – лиственница (синий – *Larix sibirica*, голубой – *L. gmelini*, темно-синий – *L. kajanderi*), красный – ель, желтый – кедр

Рисунок 1 – Места сбора образцов

Ширину годичных колец измеряли на полуавтоматическом комплексе LINTAB 5 (RINNTECH™, производства Германия), с точностью 0,01 мм. Датировка всех полученных индивидуальных серий проведена в программном

пакете TSAP 3.0 [Rinn, 1996], проверка качества перекрестного датирования выполнена в пакете COFESHA [Holmes, 1984].

Аномальные клеточные структуры выявляли визуально в отраженном свете в бинокляре Stemi 2000, Karl Zeiss. У морозобойных повреждений фиксировали положение в пределах годовичного кольца. Зона кольца K1 соответствовала началу слоя прироста и первым 1–2 рядам трахеид, K2 – первой половине зоны ранней древесины, K3 – второй половине зоны ранней древесины, K4 относилась к зоне поздней древесины. Также определяли положение морозобойного кольца относительно сердцевинного кольца и количество чувствительных к заморозку колец. У светлых колец описывали особенности их анатомического строения. Трахеидограммы годовичных колец строили на основе размеров трахеид, измеренных в проходящем свете на тонких срезах, полученных на санном микротоме, на камеру в микроскопе Axio Imager MAT, Karl Zeiss.

Распределение светлых колец и флуктуаций плотности древесины по радиусу ствола дерева исследовано на примере не менее чем 20 деревьев каждого вида возрастом 240–250 лет. Распределение морозобойных повреждений изучено на примере 50 деревьев каждого вида разного возраста.

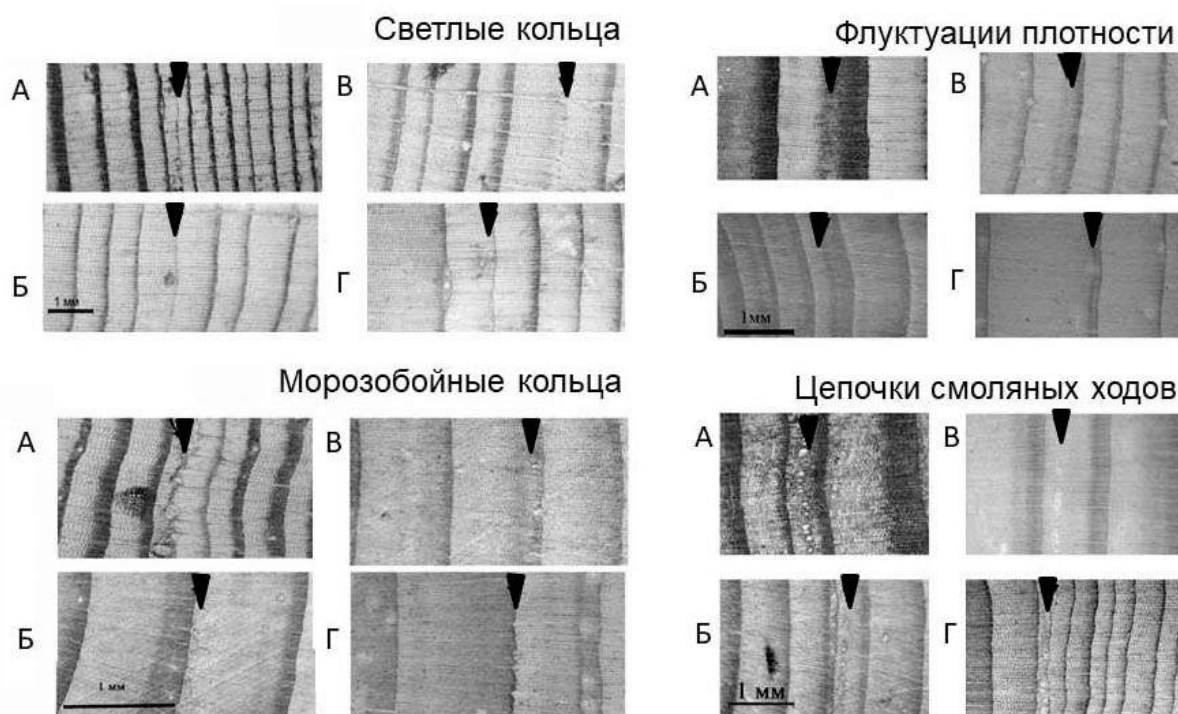
При построении хронологий по клеточным структурам необходима абсолютная датировка каждого годовичного кольца, которые будут включены в хронологию. В отдельный календарный год количество годовичных колец, используемое для построения хронологий по аномальным структурам, зависит от чувствительности дерева к условиям внешней среды. Нормирование количества выявленных структур от общего числа годовичных колец проводилась методом минимакс и последующим десятичным масштабированием. Единичные случаи аномальных структур были исключены из последующего анализа. Обобщенные хронологии получены методом арифметического усреднения отдельных точечных хронологий.

В работе использовались метеоданные с интернет-ресурсов Королевского метеорологического института Нидерландов (CRU 4.04) [URL <http://climexp.knmi.nl>] за период 1901–2013 с пространственным разрешением 0,5x0,5°, Всероссийского научно-исследовательского института

гидрометеорологической информации [URL [www.meteo.ru](http://www.meteo.ru)] и базы данных Глобальной программы исследования вулканов Смитсоновского института [URL <https://volcano.si.edu>].

#### ГЛАВА 4. ЧАСТОТА ФОРМИРОВАНИЯ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ АНОМАЛЬНЫХ КЛЕТЧНЫХ СТРУКТУР ГОДИЧНЫХ КОЛЕЦ В ДРЕВЕСИНЕ СТВОЛА

В древесине хвойных деревьев, произрастающих в Субарктике Евразии и на верхнем пределе распространения в Уральских горах, выявлены следующие типы аномальных клеточных структур: светлые и морозобойные кольца, флуктуации плотности, цепочки патологических смоляных ходов (Рисунок 2).



А – лиственница, Б – ель, В – сосна, Г – кедр

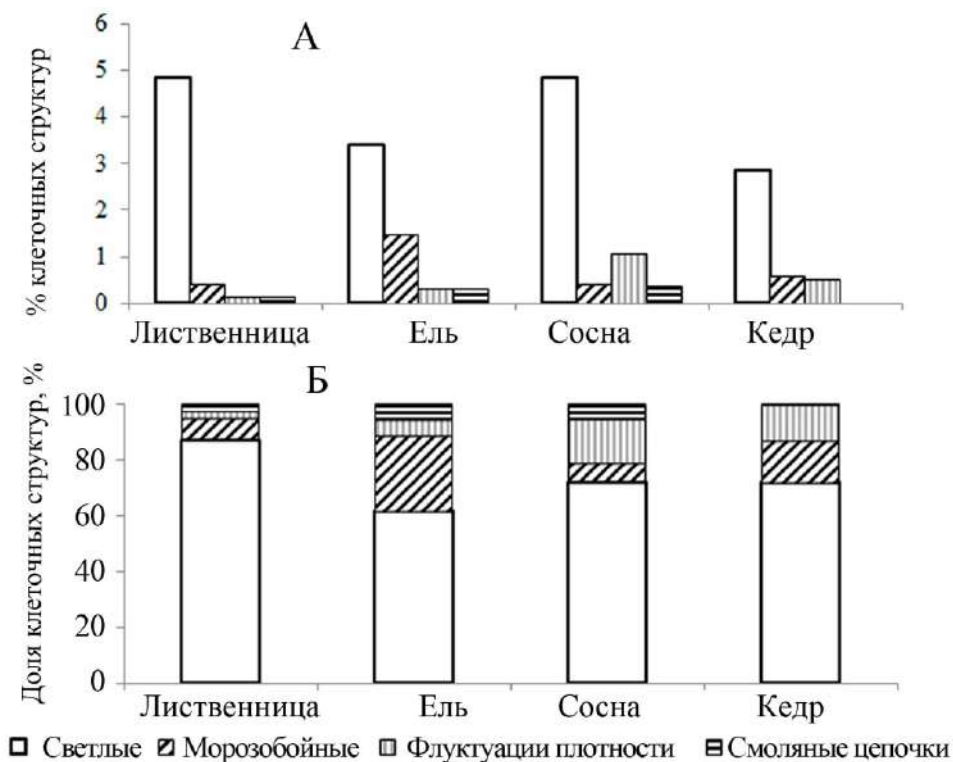
Рисунок 2 – Основные типы аномальных клеточных структур в годичных кольцах хвойных деревьев

Наиболее часто формируются светлые годичные кольца, составляя 4–6% от общего числа колец. У лиственницы и сосны они выявлены чаще по сравнению с кедром и елью. Морозобойные повреждения были отмечены реже, чем светлые кольца: наиболее часто они встречаются у ели (около 1% от общего числа колец), а наиболее редко – у лиственницы. Флуктуации плотности древесины наиболее распространены у сосны (около 1% от общего

числа колец), у ели и лиственницы это были единичные случаи. Цепочки смоляных ходов в годичных кольцах отмечены у всех видов, их количество составляет менее 0,1%, что указывает на слабое воздействие внешних механических нагрузок и повреждений на исследованные деревья.

Количество аномалий клеточных структур от общего числа исследованных годичных колец составляет ~6%, достигая в некоторых случаях 12% (в некоторых северных местообитаниях) и 20% на склонах южной экспозиции на Южном Урале. Основным типом клеточных структур на Южном Урале являются морозобойные кольца (до 10% от общего числа колец).

У каждого вида хвойных деревьев соотношение клеточных структур различно. Светлые годичные кольца встречаются наиболее массово и найдены в образцах древесины со всех местообитаний. У р. *Larix* светлые кольца составляют более 80% от всех выявленных структур, у других родов доля светлых колец составила 60–70%. Количество морозобойных колец или флуктуаций плотности зависит от вида дерева и обусловлено его эколого-биологическими особенностями и условиями произрастания (Рисунок 3).



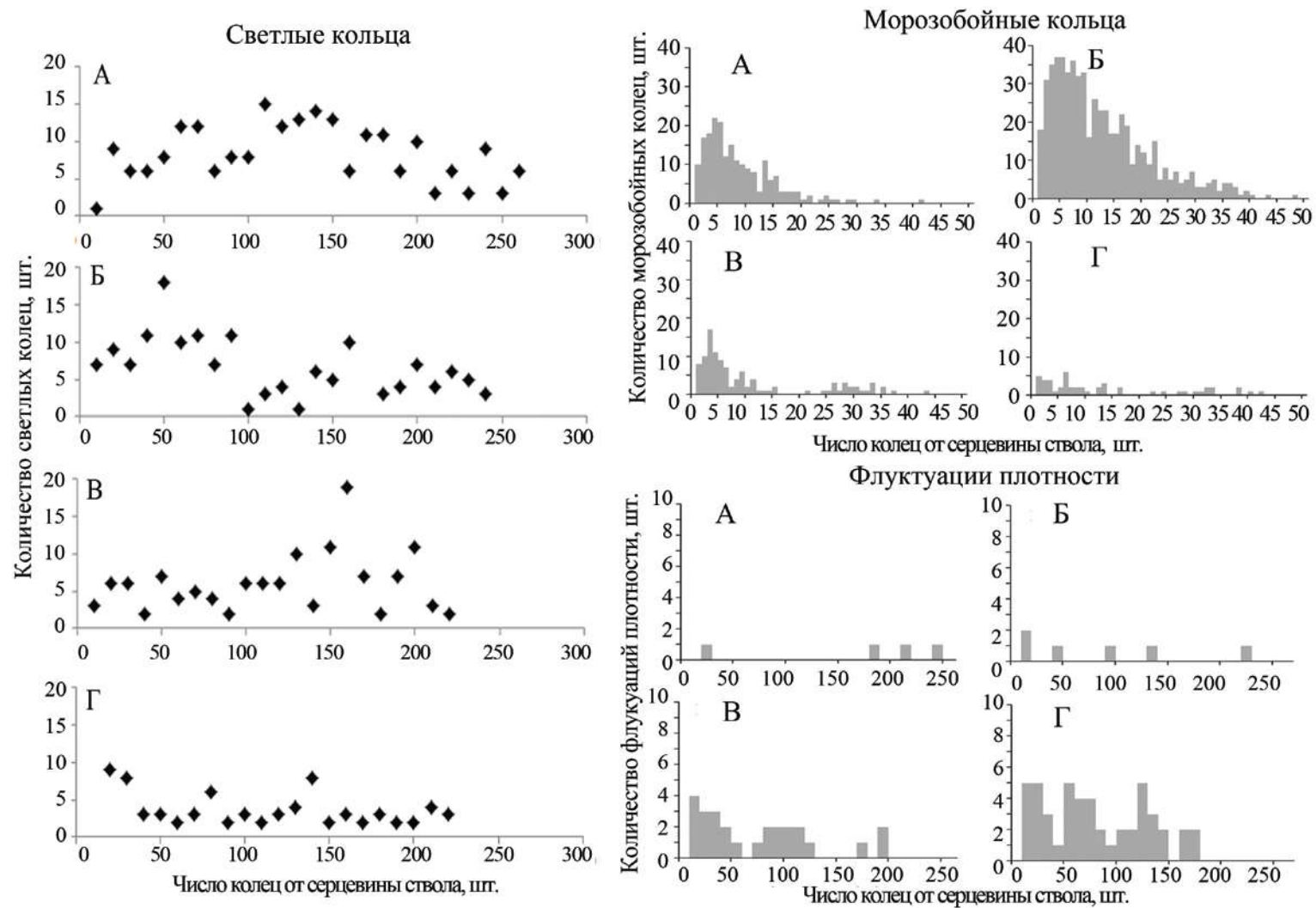
А – процент от общего числа колец, Б – нормированные значения

Рисунок 3 – Количество аномалий клеточных структур в древесине хвойных деревьев, произрастающих в северных лесотундровых экосистемах

На рисунке 4 представлено распределение аномальных клеточных структур в годичных кольцах по радиусу ствола. Светлые кольца и флуктуации плотности формируются на протяжении всей жизни дерева. Морозобойные кольца в 90% случаев сосредоточены в центральной части ствола: у кедра – в первых 15 годичных кольцах от сердцевины дерева, у лиственницы и сосны – в первых 20, у ели – в первых 40 годичных кольцах. Тем не менее, максимально удаленное от центра ствола годичное кольцо с морозобойным повреждением может быть 90-м и более. Различия в периоде чувствительности годичных колец к заморозкам у разных видов хвойных деревьев обусловлены увеличением диаметра ствола и соответственно его теплоемкости, а также толщины коры [Радченко, 1966; Гурская, Шиятов, 2006], а так же разной теплопроводностью коры у разных видов хвойных деревьев [Исследования теплоизолирующей..., 2017].

Наиболее перспективными родами хвойных деревьев для исследования аномальных клеточных структур годичных колец хвойных деревьев, произрастающих на северной и верхней границах распространения, оказались ель сибирская и три вида лиственницы, а среди структур – светлые и морозобойные кольца, которые массово формируются в древесине хвойных деревьев.

Светлые кольца и флуктуации плотности выявлены по всей высоте ствола, морозобойные кольца локализуются в нижней части ствола, массово формируясь на высоте 0,2-0,5 м. Распределение аномальных клеточных структур в стволе дерева связано с реакцией ксилемы на факторы, которые оказывают существенное влияние на формирование трахеид. Светлые кольца формируются в результате общего дефицита метаболитов и углеводов, в частности. Морозобойные повреждения образуются в результате нарушения ксилогенеза и гибели трахеид под влиянием низкой температуры во время заморозков, наблюдающихся чаще всего в приземном слое воздуха. Флуктуации плотности отражают распределение дефицита воды в стволе дерева в период роста растяжением трахеид.



А – лиственница, Б – ель, В – сосна, Г – кедр

Рисунок 4 – Распределение аномальных структур по радиусу ствола

## ГЛАВА 5. КЛАССИФИКАЦИЯ СВЕТЛЫХ КОЛЕЦ И МОРОЗОБОЙНЫХ ПОВРЕЖДЕНИЙ

На основе морфо-анатомических особенностей строения выявленных светлых колец было выделено два наиболее часто встречающихся структурных типа светлых годовичных колец.

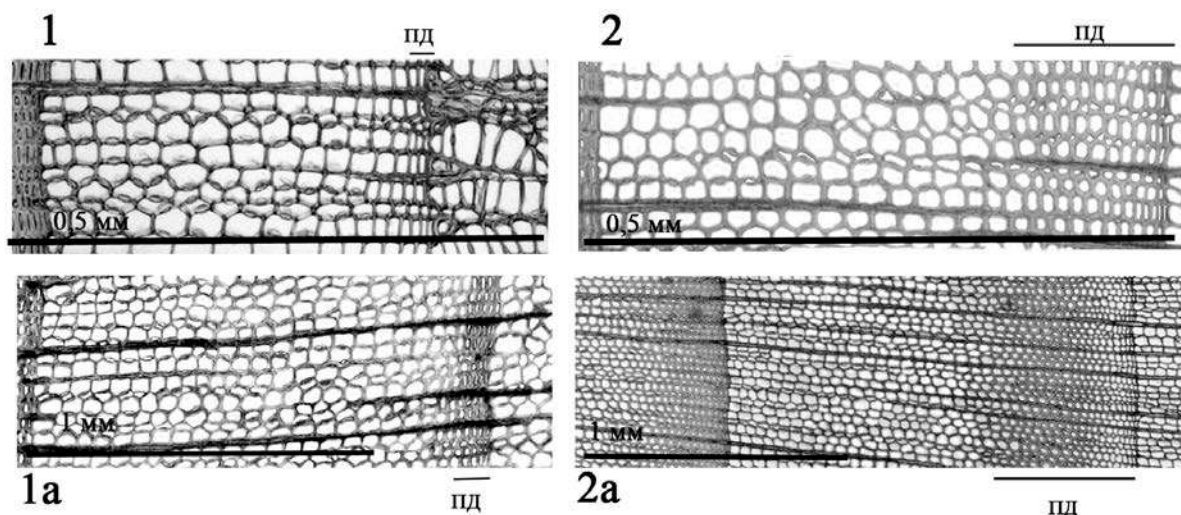
Тип 1 характеризуется очень узкой зоной поздней древесины, состоящей из единичного числа слоев поздних трахеид с тонкими клеточными стенками, в связи с чем граница между годовичными кольцами слабо различима. Удельное количество поздней древесины составляет менее 20%. Нормальные смоляные ходы в поздней древесине не обнаружены. Встречаются морозобойные повреждения в зоне поздней древесины.

У светлых колец типа 2 ширина поздней древесины не изменяется и остается характерной для вида дерева, а поздние трахеиды имеют тонкие стенки и крупные люмены. Смоляные ходы в поздней древесине редки, они чаще всего патологические.

Кроме двух основных типов, были отмечены вариации строения светлых годовичных колец. Подтип 1а имеет годовичное кольцо с очень узкой поздней зоной, состоящей из 1–3 слоев поздних трахеид с полностью сформированными толстыми клеточными стенками. Количество клеток в ней составляет около 20% от общего количества клеток или меньше.

У подтипа 2а так же как и у типа 2 годовичное кольцо относительно широкое, зона поздней древесины имеет ширину, характерную для несветлых колец, но при этом первая половина зоны поздней древесины состоит из полностью сформировавшихся поздних трахеид, а вторая – из трахеид с крупными люменами и не полностью сформировавшимися тонкими стенками. В результате такое светлое кольцо можно классифицировать как флуктуация плотности в поздней древесине. Однако формирование толстостенных трахеид с узким люменом в поздней древесине является нормой, а тонкостенные, напротив, указывают на нарушение процессов формирования клеточных стенок. Поэтому такое строение годовичного кольца будет определено как светлое кольцо, а не флуктуация плотности (Рисунок 5).

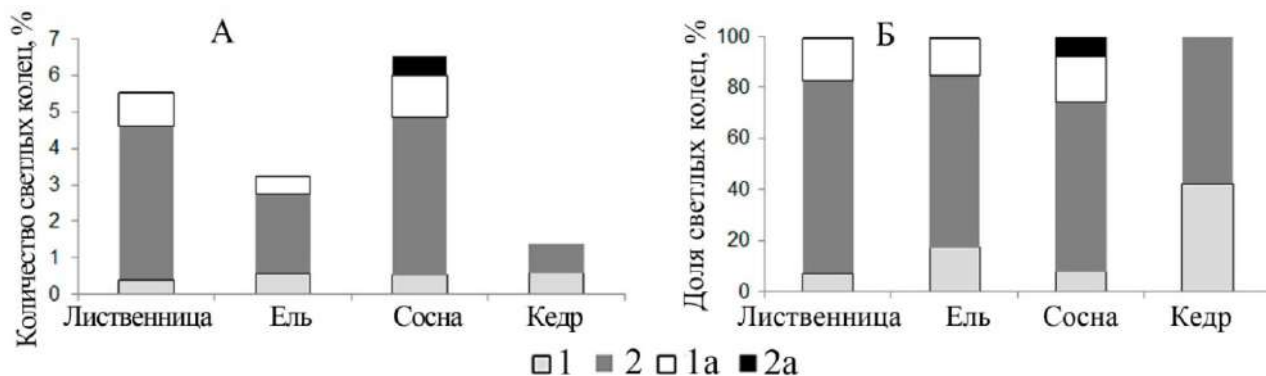




пд – зона поздней древесины; увеличение x 400

Рисунок 5 – Основные типы светлых колец, выявленных в древесине лиственницы

У лиственницы, сосны и ели преимущественно формируются светлые годичные кольца по типу 2. У кедра выявлены светлые кольца с недоразвитой зоной поздней древесины по типу 1 и 2, а другие варианты светлых колец не найдены, возможно, они формируются очень редко (Рисунок 6).



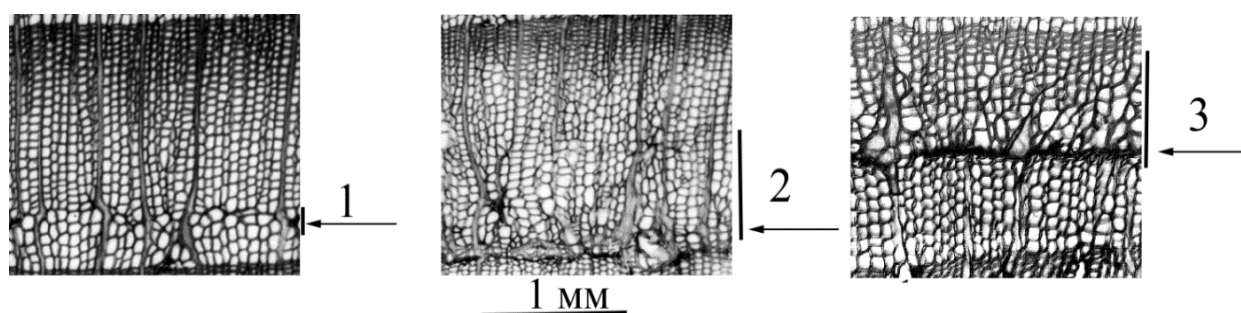
А – количество структур от общего числа колец; Б – нормированные значения

Рисунок 6 – Частота формирования разных типов светлых колец у четырех видов хвойных деревьев, произрастающих совместно в Западной Сибири

Трахеидограммы светлых колец показали, что их анатомические характеристики отличаются от характеристик нормально сформированных колец. Толщина стенок поздних трахеид светлых колец достоверно меньше, чем

у несветлых, размеры люмена существенно больше, а внешние размеры трахеид не изменяются. В светлых кольцах отношение площади клеточной стенки к площади люмена в зоне поздней древесины оказалось меньше 2, что указывает на их незрелость, неэффективное водопроведение, а также ослабленную механическую функцию, тогда как у зрелых трахеид этот индекс больше 2 [Бенькова, Бенькова, 2006].

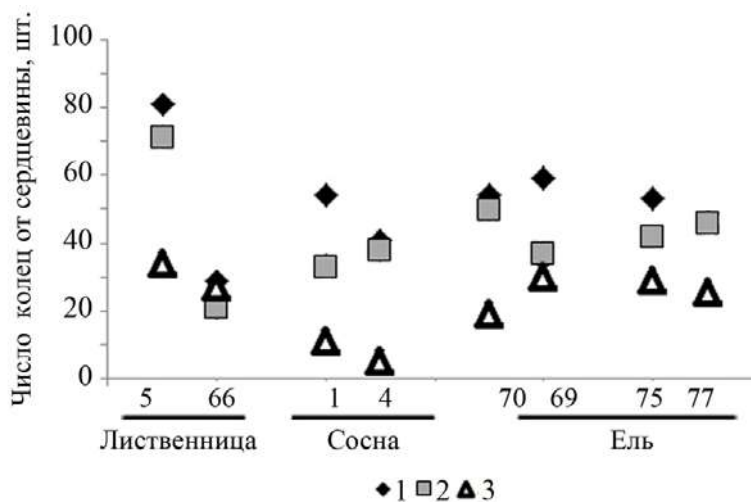
Морозобойные повреждения могут быть разделены на три степени интенсивности в зависимости от наличия основных составных частей (характерных зон), которые могут быть выявлены как в ранней, так и в поздней древесине. Первая (слабая) степень повреждений содержит искривленные сердцевинные лучи и слегка деформированные трахеиды. Морозобойные повреждения средней степени интенсивности характеризуются широкой зоной деформированных трахеид с паренхимными клетками, патологическими смоляными ходами и искривленными сердцевинными лучами. Характерным признаком сильных морозобойных повреждений ксилемы в дополнение к вышеперечисленным является зона погибших клеток (Рисунок 7).



Вертикальная линия – зона морозобойного повреждения в кольце

Рисунок 7 – Формирование морозобойных повреждений разной степени интенсивности (1–3)

Формирование повреждений сильной степени интенсивности прекращается в более раннем возрасте (в первых 20-40 годичных кольцах) по сравнению со слабой и средней степенями у всех видов хвойных деревьев. Формирование повреждений слабой степени интенсивности длится наиболее долго (Рисунок 8).



1, 2, 3 – степени морозобойных повреждений; 1, 4, 5, 66, 69, 70, 75, 77 – номера сравниваемых хронологий

Рисунок 8 – Максимально удаленное от центра годичное кольцо некоторых хронологий, в которых выявлены разные типы морозобойных повреждений

## ГЛАВА 6. ХРОНОЛОГИИ СВЕТЛЫХ И МОРОЗОБОЙНЫХ КОЛЕЦ

Для хронологий аномальных клеточных структур характерна дискретность, связанная с отсутствием в некоторые годы условий окружающей среды, ведущих к их формированию, и редкостью наступления неблагоприятных природных явлений. В районе исследования наиболее часто наблюдаются условия, ведущие к формированию светлых колец. В некоторых местообитаниях частота таких лет составляет менее одного года в десятилетие, в других местообитаниях частота их формирования достаточно высока, составляя в среднем 0,3, а в некоторые десятилетия 0,6. Хронологии светлых колец характеризуются высокой синхронностью формирования (68–75%) в пределах одного крупного географического региона (Печорская низменность, Западная Сибирь и т.д.). Тем не менее, во всей Субарктике Евразии не было выявлено ни одного общего для всех хронологий года.

Выделены годы массового формирования светлых колец на больших территориях. По хронологиям сосны получены следующие годы: 1783, 1809, 1816, 1818, 1857, 1862, 1884, 1891, 1914, 1969, 2002, в которые формирование светлых колец наблюдается более чем у 50% хронологий, а количество

аномальных годовичных колец составляет не менее 50% от общего числа колец этого года. У лиственницы сибирской отмечены такие годы: 1732, 1783, 1797, 1811, 1815, 1817, 1818, 1866, 1867, 1884, 1885, 1891, 1903, 1905, 1912, 1925, 1944, 1958, 1968, 1969; у лиственницы Гмелина – 1692, 1721, 1731, 1742, 1754, 1755, 1773, 1783, 1816, 1837, 1867, 1927, 1989 гг., у лиственницы Каяндера – 1724, 1751, 1783, 1816, 1818, 1822, 1862, 1863, 1875, 1885, 1886, 1896, 1905, 1962, 1984 гг. На всем Сибирском профиле по трем видам лиственниц выявлены годы с массовым формированием светлых колец у более, чем 50% хронологий: 1601, 1666, 1721, 1730, 1751, 1783, 1797, 1811, 1816, 1817, 1818, 1837, 1862, 1884, 1885, 1886, 1891, 1905, 1912. У ели сибирской – 1862, 1872, 1882, 1884, 1912, 1918, 1958, 1969 и 1996 гг. у кедра светлые кольца формируются редко.

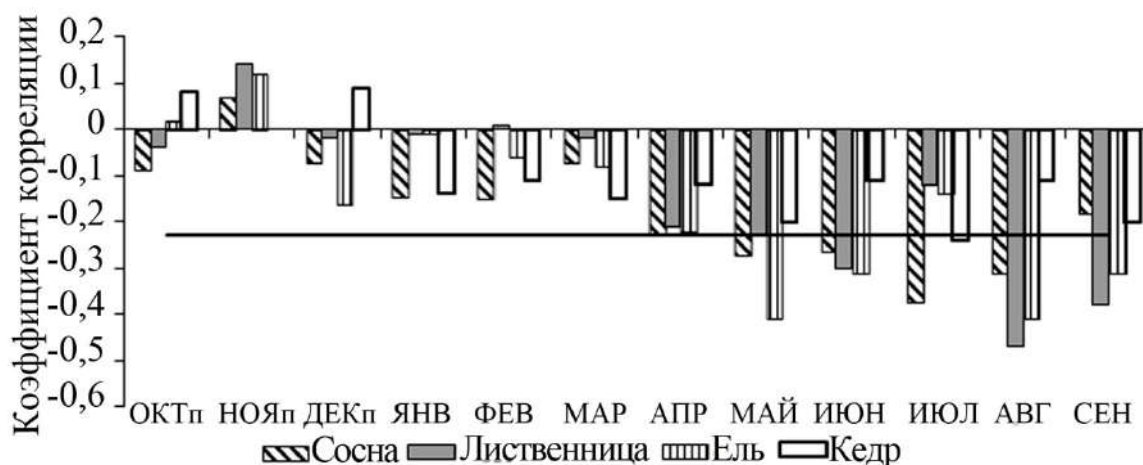
Морозобойные повреждения формируются только в центральной части ствола у колец, чувствительных к повреждающим температурам. Частота лет с морозобойными кольцами различна. Во многих местообитаниях повреждения не выявлены вовсе, в некоторых отмечен один год в 20 лет. В хронологиях, основанных на чувствительных к заморозкам кольцах (первые 20–40 колец от сердцевины ствола дерева), частота лет с повреждениями может составлять до 4 в десятилетие в отдельных местообитаниях, а в среднем – 0,3. В хронологиях морозобойных повреждений, локализованных в самом начале слоя прироста, у ели сибирской синхронность формирования более 50% на разных местообитаниях выявлена на территории в пределах 100–300 км. По морозобойным кольцам лиственницы выделить общие годы на большой территории затруднительно. У ели, произрастающей в Западной Сибири и на Полярном Урале, повреждения в ранней древесине массово формируются в 1913, 1945, 1948, 1949, 1951, 1956, 1968, 1977 гг., а в поздней – в 1908, 1918, 1933, 1941, 1945 гг. На Южном Урале массовое формирование повреждений в ранней древесине отмечено в 1910, 1916, 1920, 1922, 1927, 1933, 1934, 1935, 1943, 1961, 1966, 1982, 1995, 1999 гг., а в поздней – в 1958, 1969, 1993 гг. В еловых хронологиях морозобойных повреждений из одного района произрастания деревьев синхронность между хронологиями отмечена при формировании повреждений в самом начале слоя прироста.

Сравнивая годы с морозобойными повреждениями на Южном и Полярном Урале, а также в Западной Сибири, можно отметить годы с широким распространением повреждений как в ранней, так и в поздней древесине у ели сибирской: 1913, 1918, 1920, 1925, 1926, 1947, 1958, 1969 гг.

Ширина годовичного кольца с аномальными клеточными структурами не отличается от ширины нормальных колец. Тем не менее, следует заметить, что формирование аномальных клеточных структур не приурочено к узким годовичным кольцам, состоящим из 1–4 рядов трахеид.

#### ГЛАВА 7. АНАЛИЗ ФАКТОРОВ, ВЛИЯЮЩИХ НА ФОРМИРОВАНИЕ АНОМАЛЬНЫХ КЛЕТОЧНЫХ СТРУКТУР

**Погодно-климатические факторы.** Светлые кольца образуются в годы, когда средняя месячная температура воздуха вегетационного периода ниже средних многолетних значений, но у каждого вида хвойных деревьев, произрастающих совместно, существует определенный период вегетационного сезона, температура которого вносит наибольший вклад в формирование светлых колец (Рисунок 9).



«п» – месяцы предшествующего года. Горизонтальная линия – уровень значимости ( $p\text{-level} < 0,05$ )

Рисунок 9 – Связи между хронологиями светлых колец четырех видов хвойных, произрастающих совместно, и температурой воздуха в Западной Сибири

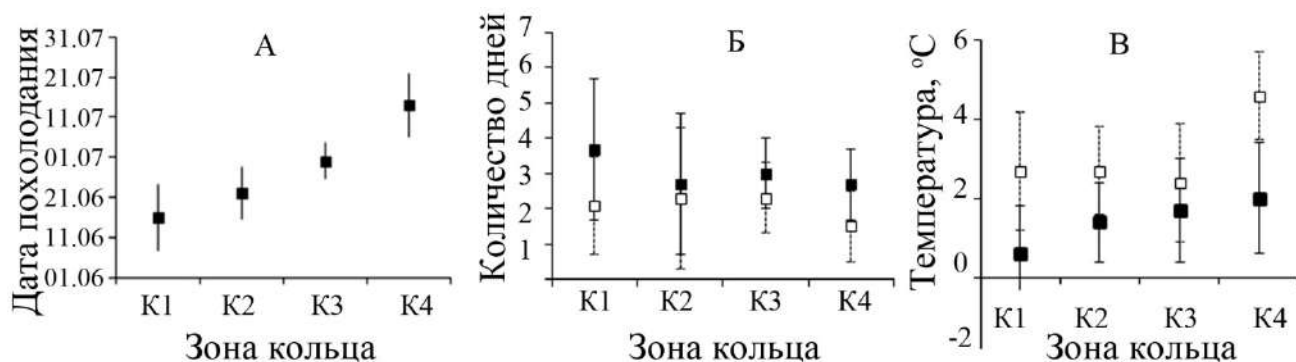
В среднем температура воздуха июня–августа в годы, когда формируются светлые кольца, ниже на 2–2,5°C средних многолетних значений. Установлены

пороговые средние месячные температуры, влияющие на формирование светлых колец: у лиственницы сибирской светлые кольца формируются, если средняя температура июня ниже  $6^{\circ}\text{C}$ , а августа ниже  $9,5^{\circ}\text{C}$ . У ели сибирской – если температура июня ниже  $6,5^{\circ}\text{C}$ , а августа – ниже  $10^{\circ}\text{C}$ , у сосны температура июля должна быть ниже  $12^{\circ}\text{C}$ , а августа – ниже  $10^{\circ}\text{C}$ . У лиственницы Гмелина температура июня ниже  $6^{\circ}\text{C}$ , июля  $11^{\circ}\text{C}$  и августа  $8,5^{\circ}\text{C}$  ведет к формированию светлых колец, а у лиственницы Каяндера, если температура июня ниже  $7,5^{\circ}\text{C}$ , июля  $11^{\circ}\text{C}$ , а температура августа не влияет на формирование светлых колец.

В годы со светлыми кольцами отмечена задержка начала вегетации до двух недель. В течение вегетационного сезона лет со светлыми кольцами в древесине лиственницы обычно наблюдаются два периода (в начале и конце вегетации) каждый продолжительностью не менее 10 дней, когда температура воздуха ниже средних многолетних значений. В эти периоды в районе исследования температура воздуха понижается в среднем не менее чем на  $2^{\circ}\text{C}$  (различия статистически достоверны на уровне  $p < 0,05$ ), что позволяет хорошо идентифицировать такие периоды. Длительное понижение температуры воздуха более чем на десять дней до пороговых значений не ведёт к гибели клеток ксилемы, но существенно замедляет и перестраивает все метаболические процессы в них, что регистрируется в виде светлых колец.

Атмосферные осцилляции, формируя аномалии атмосферного давления на больших площадях, влияют на длительные изменения климатических условий [Walker, 1923; Walker, Bliss, 1932; Thompson, Wallace, 1998]. Кроме связей с температурой воздуха, были отмечены отрицательные корреляционные связи хронологий светлых колец с типами арктической (АО) и тихоокеанской декадной (ТДО) атмосферными осцилляциями. Под влиянием отрицательных фаз АО и ТДО наблюдается увеличение количества светлых колец в Сибирской Субарктике из-за поступления холодного сухого воздуха на континент.

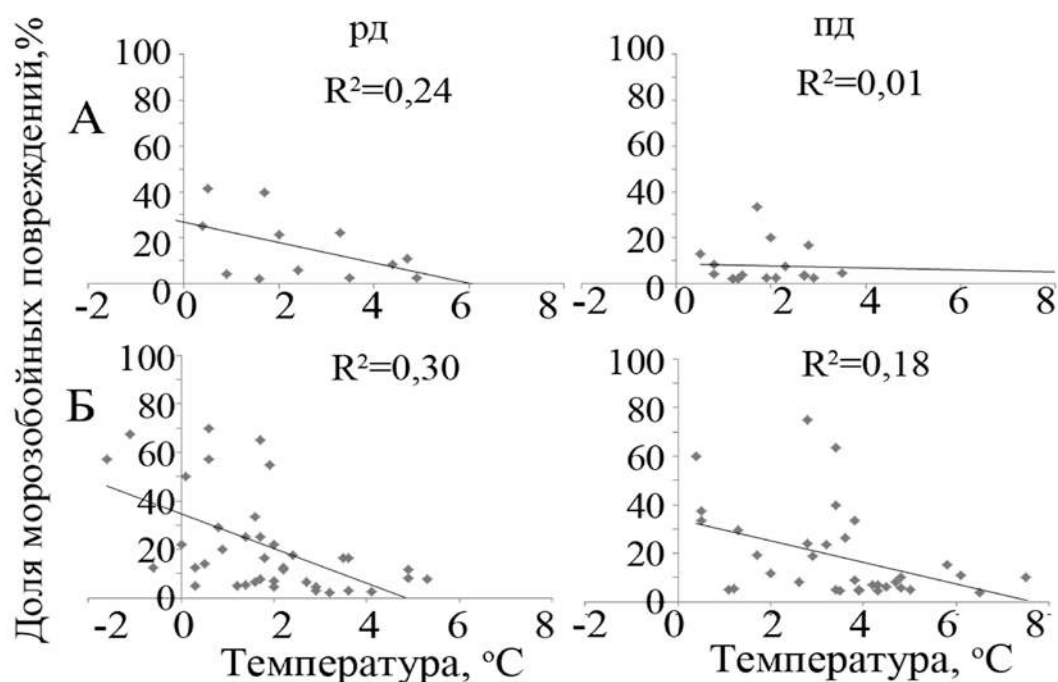
Положение морозобойного повреждения в кольце зависит от фазы развития кольца и сроков наступления заморозков. Формирование повреждений происходит в такие дни, когда минимальная температура ниже, а продолжительность ее понижения больше по сравнению с днями, когда повреждения не формируются (Рисунок 10).



А – Дата начала заморозков, Б – длительность заморозков, В – минимальная температура в дни с заморозками; черные квадраты – годы с морозобойными повреждениями ели; белые квадраты – годы без повреждений

Рисунок 10 – Условия, ведущие к формированию морозобойного повреждения, в зависимости от фазы развития кольца в течение вегетационного сезона

Морозобойные повреждения в ранней древесине имеют значимые отрицательные корреляционные связи с минимальной суточной температурой воздуха, а у повреждений, локализованных в поздней древесине, таких связей не выявлено (Рисунок 11).



рд – период второй декады июня–первой декады июля; пд – период второй декады июля–первой декады августа. А – лиственница, Б – ель

Рисунок 11 – Связи между минимальной температурой воздуха и количеством морозобойных повреждений у лиственницы и ели на высоте ствола 0,5 м

Различия в тесноте статистической связи связаны со временем наступления и типом заморозков. В первой половине вегетации в период длинных дней заморозки чаще всего адвективные [Чудновский 1949], когда на большой территории наблюдается краткосрочное понижение температуры до 0°C и ниже из-за вторжения холодных воздушных масс. Понижение температуры в период наступления адвективного заморозка линейно отражается в частоте формирования морозобойных повреждений у молодых деревьев.

На широте Полярного круга радиационные заморозки возможны лишь во второй половине вегетации, когда ночи становятся темными и длинными, следовательно, морозобойное повреждение локализовано в зоне поздней древесины. В поздней древесине формирование повреждений не зависит от температуры радиационных заморозков, зафиксированной на метеостанции. Радиационные заморозки не фиксируются на высоте метеобудки на высоте 2 м, а наблюдаются локально в микропонижениях рельефа.

В условиях Западно-Сибирской Субарктики и Полярного Урала в климатические периоды с большой мощностью снежного покрова в мае и в годы с его медленным разрушением частота формирования повреждений в самом начале слоя прироста существенно уменьшается. Медленное разрушение снежного покрова или его большая мощность способствуют задержке начала активного деления камбиальных клеток и уменьшению частоты морозобойных повреждений.

**Физико-географические факторы.** *Широтный и долготный градиент температуры.* На примере рода *Larix*, который формирует северную границу распространения хвойных деревьев в Сибирской Субарктике (хронологии с 27 по 65 на рисунке 1), рассмотрены закономерности формирования светлых и морозобойных колец. На северном профиле Сибирской трансекты количество светлых годовичных колец больше, чем на южном, а корреляции с температурой воздуха июня, июля и августа теснее. В широтном градиенте температуры количество достоверных корреляций с температурой июня выявлено у 76%, с температурой июля – у 29%, и с температурой августа – у 47% хронологий на северном профиле, а на южном – у 50/30/45% хронологий соответственно. На южном профиле корреляции с температурой мая отмечены у 24% хронологий,



сентября – у 28% хронологий. В долготном градиенте условий количество статистически значимых корреляций с июнем, июлем и августом у *L. sibirica* выявлено у 81/25/87% хронологий соответственно, у *L. gmelinii* – 50/25/37%, а у *L. cajanderii* – 46/38/0%. Изменение климатического сигнала в хронологиях светлых колец связано с увеличением континентальности климата с запада на восток, в частности, с увеличением температуры июня.

Распределение морозобойных повреждений в широтном и долготном градиентах климатических условий рассмотрено на 10 парах точек, охватывающих всю Сибирскую Субарктику и представляющих три вида лиственницы с наиболее продолжительными хронологиями по морозобойным повреждениям. Были использованы следующие хронологии северной и южной лесотундр: для пары точек 1 выбраны хронологии 27 и 46; для пары 2 – хронологии 28 и 51; для пары 3 – хронологии 31 и 53; для пары 4 – хронологии 33 и 54; для пары 5 – хронологии 34 и 56; для пары 6 – хронологии 37 и 58; для пары 7 – хронологии 38 и 60; для пары 8 – хронологии 40 и 62; для пары 9 – хронологии 42 и 63; для пары 10 – хронологии 45 и 65. Морозобойные повреждения в ранней древесине у лиственницы, произрастающей в северной лесотундре, формируются редко, что обусловлено более поздним началом вегетационного сезона по сравнению с южными местообитаниями. Повреждения, локализованные в поздней древесине, не зависят от сроков начала вегетации и формируются с одинаковой частотой в северной и южной лесотундрах. Частота формирования повреждений увеличивается с продвижением на юг и на восток.

Погодичный анализ сроков начала заморозков и вегетации показал, что в северной лесотундре возврат холодов и формирование адвективных заморозков происходят до начала вегетационного периода по сравнению с южной лесотундрой, что позволяет деревьям избегать повреждающего действия заморозков. Рост количества повреждений в восточной части профилей связано как с особенностями рельефа местности, блокирующего поступления теплого воздуха с юга, так и с континентальностью климата (Рисунок 12).

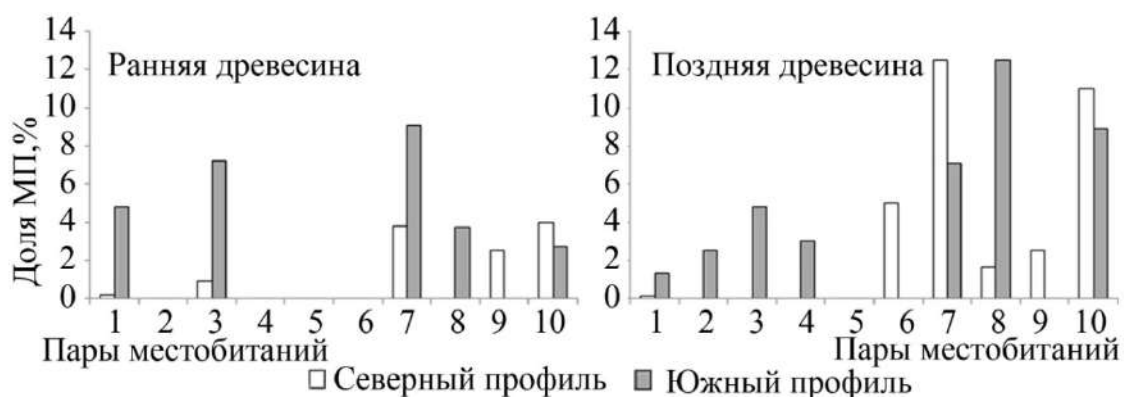
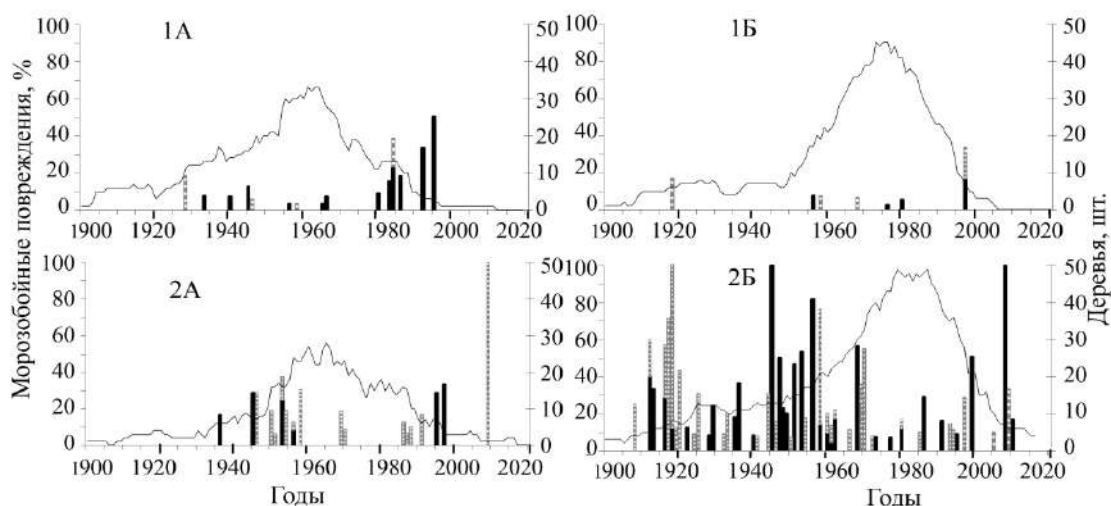


Рисунок 12 – Формирование морозобойных повреждений (МП) лиственницы в северной и южной лесотундрах

*Высота над уровнем моря.* Светлые кольца формируются в большем количестве на верхней границе леса, а связи с температурой воздуха у таких хронологий теснее по сравнению с нижними частями склонов. Это обусловлено менее продолжительным вегетационным сезоном на верхней границе леса за счет понижения температуры с увеличением высоты над уровнем моря.

Деревья, произрастающие на верхней границе леса в высоких широтах, имеют достоверно меньше морозобойных повреждений по сравнению с деревьями, произрастающими в горной долине (Рисунок 13).



1 – верхняя граница леса, 2 – дно горной долины. А – лиственница, Б – ель.  
Черные столбцы – ранняя древесина, пунктирные столбцы – поздняя древесина,  
линия – количество деревьев

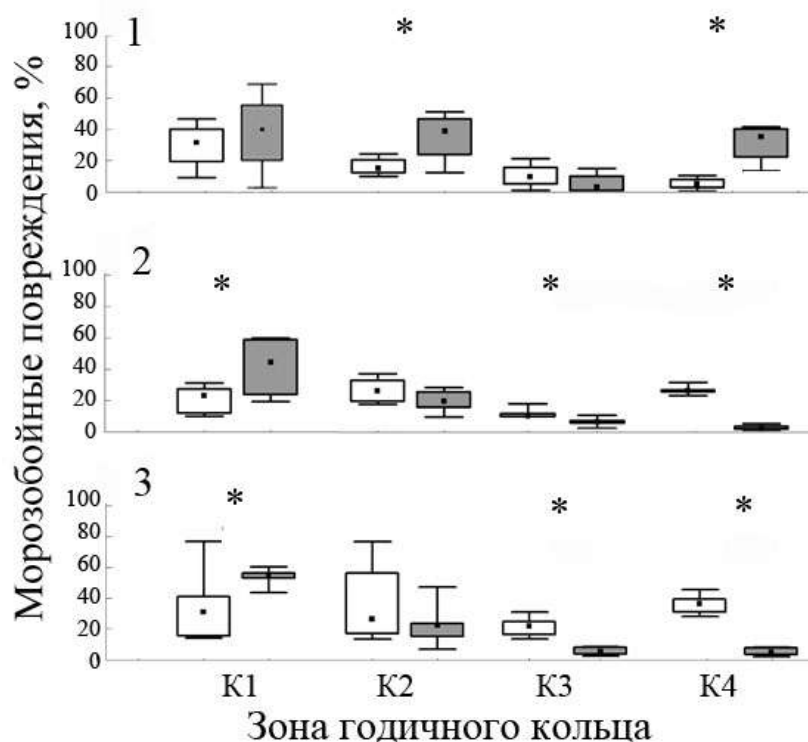
Рисунок 13 – Формирование морозобойных повреждений на разной высоте над уровнем моря на Полярном Урале

На Южном Урале массовое формирование морозобойных повреждений наблюдается на уровне отдельно стоящих деревьев на верхней границе леса, увеличение их количества отмечено вниз по склону на уровне сомкнутого леса, однако статистически достоверных различий между высотными уровнями не обнаружено. Относительно позднее начало вегетации и сток холодного воздуха вниз по склону способствуют уменьшению частоты формирования и количества поврежденных колец на верхнем пределе произрастания деревьев по сравнению с нижерасположенными местообитаниями.

*Экспозиция склонов.* Количество повреждений, локализованных в первой половине годичного кольца в ранней древесине (зоны кольца К1 и К2), больше у деревьев на склонах южной и юго-западной экспозиции, так как здесь вегетационный период начинается раньше. Повреждения во второй половине кольца (зоны К3 и К4) преобладают в деревьях на склоне северо-восточной экспозиции в нижней части склона, из-за стока и застоя холодного воздуха во второй половине вегетации, а также из-за уменьшения приходящей солнечной радиации по сравнению со склонами южной и юго-западной экспозиции (Рисунок 14). Выявленное синхронное формирование повреждений на разных высотных уровнях на склонах разной экспозиции является, вероятно, результатом крупных заморозков, наступивших в результате адвекции холодных воздушных масс.

**Почвенные факторы.** Анализ влияния почвенных факторов проведен на примере сосны, произрастающей в контрастных по режиму увлажнения местообитаниях Печорской низменности. Здесь имеются достаточно длительные ряды наблюдения за температурой почвы [www.meteo.ru]. В хронологиях светлых колец выявлены отрицательные связи с температурой почвы июня и августа, а на сухих местообитаниях – и сентября. На сухих почвах отмечено больше светлых колец, чем во влажных местообитаниях, что связано с большим количеством выпадающих колец на влажных местообитаниях по сравнению с сухими. Выпадающие кольца указывают на более суровые условия произрастания, выражающиеся в экстремальном уменьшении такой интегральной характеристики годичного кольца, как ширина. Теснота связей с

температурой почвы в июне и августе в хронологиях светлых колец в сухих и влажных местообитаниях не имеет различий.



K1-K4 – зоны годичного кольца. 1 – уровень отдельно стоящих деревьев, 2 – уровень редколесий, 3 – уровень сомкнутого леса. Белый прямоугольник – северо-восточный склон, серый прямоугольник – юго-западный склон. Черная точка – медиана, прямоугольник – отклонение 25-75%, отрезки – экстремальные значения. Статистически значимые различия между склонами отмечены звездочкой

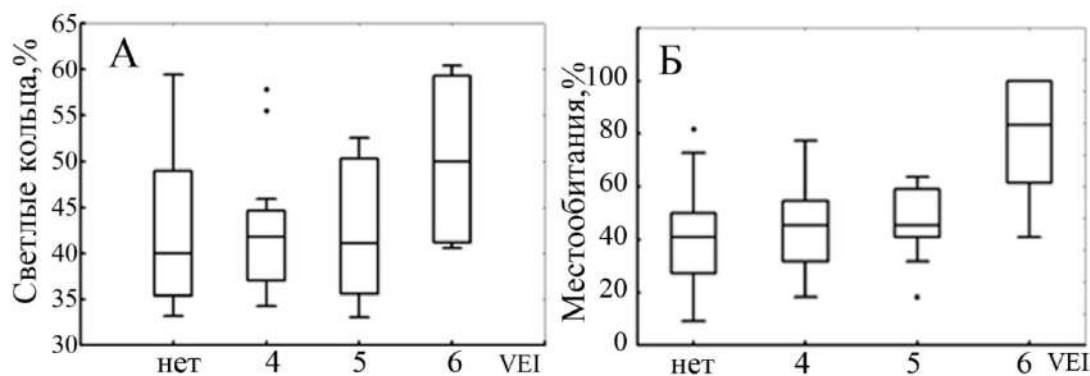
Рисунок 14 – Морозобойные повреждения на склонах противоположной экспозиции на Южном Урале

В притундровых лесах в сухих местообитаниях по сравнению с влажными количество чувствительных к заморозку колец больше, а морозобойные повреждения сильной степени выраженности формируются чаще. Южнее закономерности становятся противоположными: во влажном местообитании морозобойных повреждений формируется больше по сравнению с сухим. Различия связаны с микроклиматическими условиями местообитаний – снегонакоплением, скоростью разрушения снежного покрова, прогревом почвы, стоком и застоём холодного воздуха в микропонижениях рельефа и как следствие временем наступления инициации и последующей высокой скоростью камбиальной активности.

**Гидрологические факторы.** В анализ включены образцы, лиственницы, ели и кедра, произрастающие в пределах 100 м и 5 км от русла р. Оби. У деревьев, произрастающих возле русла, светлые кольца выявляются чаще, их связи с температурой июня и августа статистически значимы. Это связано с высокой скоростью камбиальной активности в благоприятных условиях, которые создаются у реки (отепляющий эффект речного стока, хороший дренаж почвы), и соответственно с более высокой чувствительностью к изменению условий среды. На удалении от русла реки годовые кольца уже по сравнению с припойменными деревьями, а светлые кольца формируются редко. Это связано с существенным уменьшением скорости камбиальной активности и использованием ассимилятов для формирования зрелых клеточных стенок у небольшого числа клеток годового кольца.

Вблизи реки морозобойные повреждения формируются у более молодых деревьев, степени повреждения колец менее интенсивные, а количество повреждённых деревьев в выборке оказалось в два раза меньше. Следовательно, вблизи реки заморозки менее часты и не так интенсивны по сравнению с удаленными от берега местообитаниями из-за влияния речного стока, который уменьшает суточную амплитуду температуры воздуха.

**Крупные извержения вулканов.** Извержения вулканов оценивали по шкале VEI (шкале вулканической активности) от 0 до 8 [Newhall, Self, 1982]. Крупные извержения  $VEI \geq 6$  глобально понижают температуру воздуха вегетационного сезона, следующего после извержения, на  $1,5^{\circ}\text{C}$  [Timing and climate..., 2015], что ведет к существенному увеличению количества светлых колец, как на отдельных точках, так и синхронному их формированию на территории крупных географических регионов. Чаще всего светлые кольца формируются в год извержения, если оно произошло до начала вегетации или на следующий год. Более слабые извержения (диапазон VEI больше 4, но меньше 6) так же сопровождаются массовым формированием светлых колец (Рисунок 15). Различия в отклике обусловлены объемом выбросов продуктов извержения, их составом, высотой столба пепла, достигающего нижних слоев стратосферы [Siberian tree-ring..., 2019].



А – массовое формирование светлых колец; Б – их пространственное распределение. «нет» – отсутствие данных о крупных извержениях в предшествующие пять лет. Линия – медиана, прямоугольник – отклонение 25-75%, отрезки – минимум-максимум без учета выбросов, точки – выбросы более одного стандартного отклонения

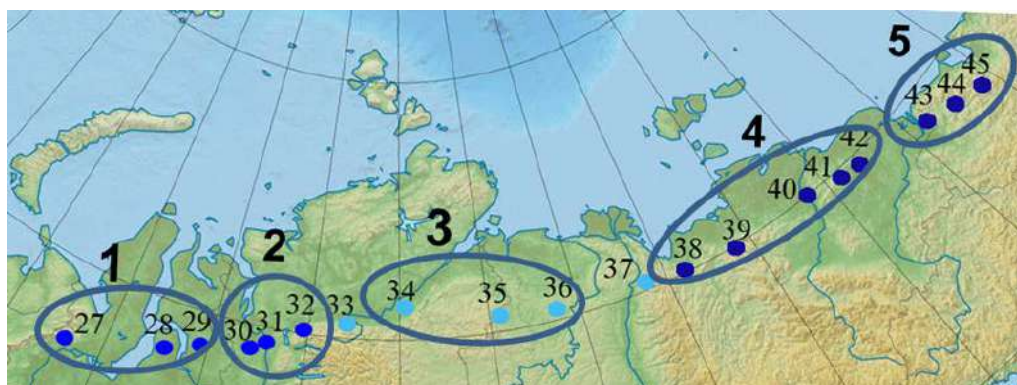
Рисунок 15 – Формирование светлых колец в Сибирской Субарктике после крупных вулканических извержений

Морозобойные повреждения у хвойных деревьев, произрастающих на северном пределе распространения в Субарктике Евразии, часто формируются после крупных извержений вулканов (более 70% всех случаев морозобойных повреждений, локализованных в поздней древесине). На Южном Урале таких закономерностей не выявлено.

## ГЛАВА 8. ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЕ ФОРМИРОВАНИЕ КЛЕТОЧНЫХ СТРУКТУР: ДЕНДРОКЛИМАТИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ И РЕКОНСТРУКЦИИ НЕБЛАГОПРИЯТНЫХ ПРИРОДНЫХ СОБЫТИЙ

**Дендроклиматическое районирование Сибирской Субарктики на основе светлых годовичных колец лиственницы северной лесотундры.** Кластерный анализ климатического отклика хронологий светлых колец позволил объединить хронологии в 5 дендроклиматических кластеров. В Западно-Сибирский кластер 1 (67,32°–79,46° в.д.) входят хронологии в районе Обской губы и характеризуются статистически значимыми корреляционными связями с температурой июня и августа. Хронологии, входящие в Таймырский дендроклиматический кластер 2 (85,03°–89,30° в.д.), приурочены к устью р. Енисей, а по структуре коэффициента корреляции сходны с группой хронологий Западно-Сибирского кластера. Группа хронологий на восточном макросклоне

плато Путорана и Анабарском плато объединяются в Анабарский дендроклиматический кластер 3 ( $101,45^{\circ}$ – $118,35^{\circ}$  в.д.) на основе корреляционных связей с июнем и июлем. В состав Яно-Колымского дендроклиматического кластера 4 ( $132,59^{\circ}$ – $154,46^{\circ}$  в.д.) вошли хронологии, имеющие достоверные коэффициенты корреляции с температурой июня. На севере Восточной Сибири выделяется Анюйский кластер хронологий 5 ( $163,03^{\circ}$ – $167,40^{\circ}$  в.д.). Две хронологии не вошли в выделенные кластеры из-за слабого температурного отклика в них (рисунок 16).



1 – Западно-Сибирский, 2 – Таймырский, 3 – Анабарский, 4 – Яно-Колымский 5 – Анюйский кластеры. 27-45 – хронологии светлых колец

Рисунок 16 – Дендроклиматическое районирование Сибирской Субарктики на основе светлых годовичных колец лиственницы

Ранее в районе исследования на основе реакции ширины годовичных колец на температуру летних месяцев были выделены те же пять районов [Ваганов и др., 1996]. Выделение этих районов соответствует физико-географическим и климатическим областям, предложенным Б.П. Алисовым [1968].

**Крупные извержения вулканов и пространственное распределение светлых годовичных колец в Сибирской Субарктике.** Катастрофические извержения с индексом  $VEI \geq 6$  прослеживаются в хронологиях массового формирования светлых колец по всей Сибирской Субарктике. В эти годы наблюдалось понижение температуры воздуха вегетационного сезона не менее чем на  $2^{\circ}\text{C}$  от средних многолетних значений как в начале, так и в конце вегетации. Похолодание длилось не менее 10 дней. Такие погодные условия наблюдались сразу после извержения в течение одного вегетационного сезона

после извержений вулканов Лаки (Гримсвётн) в 1783 г. и Новарупта (Катмай) в 1912 г., которые находятся в высоких широтах, выше 55°с.ш. После извержения вулкана Санта Мария в 1902 г. расположенного на 14°с.ш. массовое формирование светлых колец, вызванное сходными погодными условиями, наступило в 1905 г. Более длительное похолодание, отмеченное последовательным формированием светлых колец в течение 2–4 лет после извержения, наблюдалось после извержения вулканов Уайнапутина в 1600 г., Тамбора в 1815 г., Кракатау в 1883 г., которые расположены в низких широтах между 25°с.ш. и 25°ю.ш. (Рисунок 17).

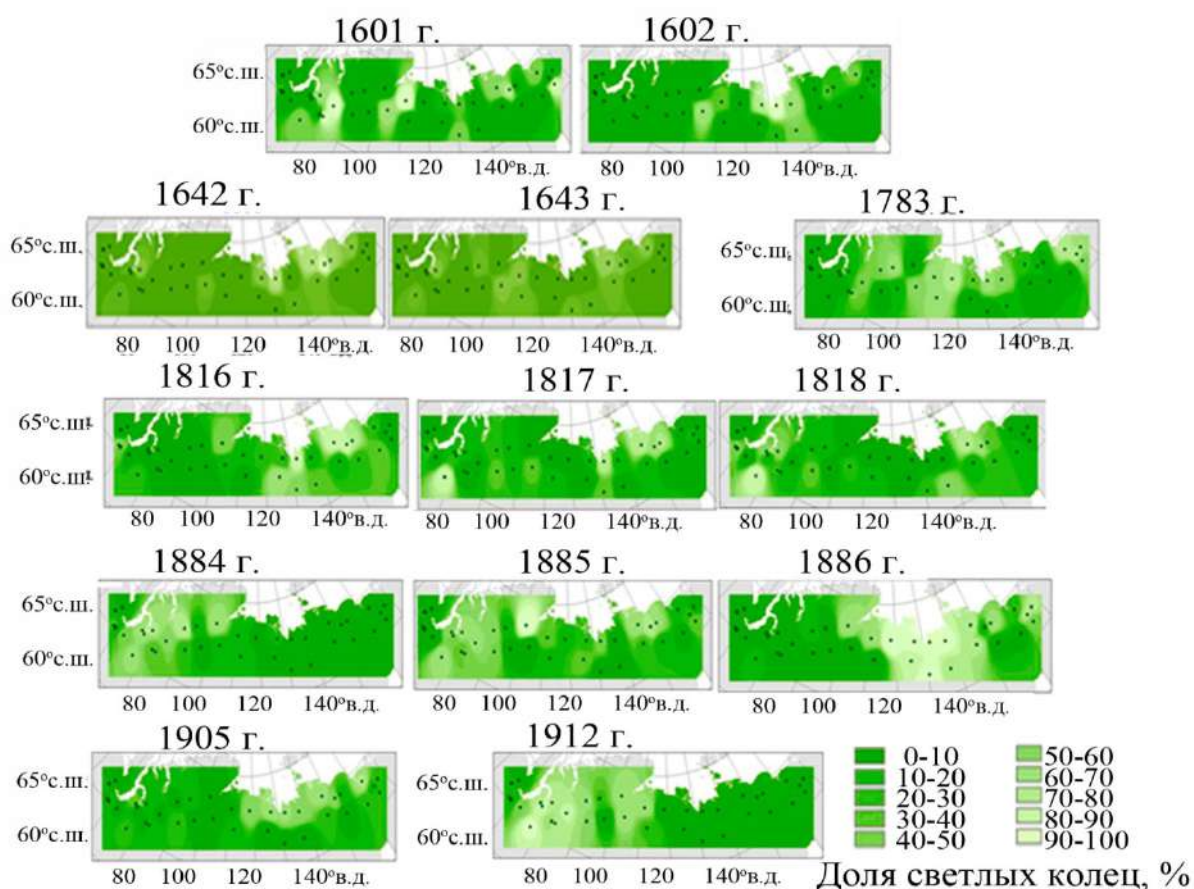


Рисунок 17 – Распределение светлых колец лиственницы в Сибирской Субарктике после крупных извержений вулканов с индексом  $VEI \geq 6$

Выявленная закономерность распределения светлых колец позволяет предполагать более точную дату извержения вулкана Лонг Айленд, чем предполагаемая 1646 г.±12 лет. В этот год не выявлены светлые кольца. За предполагаемый период 1632–1658 гг. массовое формирование светлых колец наблюдалось в 1642, 1643, 1650, 1657 гг., но только в период 1642–1643 гг.



отмечены подобные, как после извержений Тамбора и Кракатау, расположенных в тех же широтах, что и Лонг Айленд, частоты формирования и площадь распространения светлых годовых колец у р. *Larix* в Сибирской Субарктике. Данные по ледовым колонкам Гренландии указывают на выбросы большого количества пепла в атмосферу в 1641-1642 гг. [Zielinski, 1995]. Исследования О.В. Чураковой (Сидоровой) с соавторами [Экофизиологический отклик..., 2020] показали, что у деревьев из северного полушария в 1640 г. наблюдается значительное уменьшение ширины, максимальной плотности и изменение изотопного состава колец, что также могло быть связано с извержением вулкана Лонг Айленд в 1640 г.

**Реконструкция коротких вегетационных сезонов Печорской низменности за период 1745–2013 гг.** Обобщенная хронология по сосне и данные метеостанции Усть-Уса для использованы для калибровки, верификации и реконструкции температурных условий в годы со светлыми годовыми кольцами. Тесные корреляционные связи отмечены здесь с суммой температур июня и августа. Наиболее короткие вегетационные сезоны, обусловленные поздним началом вегетации и ранним ее окончанием, наступали после лет с крупными извержениями вулканов: 1783, 1809, 1816, 1818, 1857, 1862, 1884, 1891, 1914, 1969 гг.

**Реконструкция коротких вегетационных сезонов Нижней Оби.** Генерализованная по лиственнице и ели хронология светлых колец в этом районе имеет протяженность 283 года. Регрессионный анализ связи хронологий с температурой воздуха по данным базы CRU 4.04 для региона 65.40–65.25° с.ш. 64.55–65.41° в.д. выявил значимые связи в мае, июне и августе. Наиболее точные совпадения реконструированной температуры получены в годы массового формирования светлых колец по всему широтному профилю Западной Сибири. В 1862, 1872, 1878, 1879, 1882, 1884 и 1891 гг. вегетационный сезон начинался на одну-две недели позже, средняя температура воздуха в мае была ниже средних многолетних значений на 2–5°C, а в июне – ниже на 0,5–2°C. Июль оставался достаточно теплым. Возможно, что в конце июля наблюдалось понижение минимальной температуры воздуха ниже 4°C в течение 1–4 дней, и

наступали ранние осенние заморозки в 1862, 1872, 1882, 1884, 1891 гг.. Температуры августа были ниже средних многолетних значений на 2–2,5°C.

**Реконструкция по хронологиям светлых колец лиственницы экстремальных вегетационных сезонов в Сибирской Субарктике.** У 8 хронологий на северном и 6 хронологий на южном профилях вклад температуры июня и августа в изменчивость формирования светлых колец составляет до 40% от общей изменчивости в хронологиях светлых годичных колец лиственницы. По результатам графической верификации наиболее точно реконструированы температурные условия в годы с массовым формированием светлых колец в 1601, 1642, 1643, 1711, 1731, 1732, 1751, 1783, 1797, 1809, 1816, 1817, 1818, 1837, 1863, 1866, 1884, 1885, 1886, 1905, 1912 гг. Эти годы следуют после крупных извержений вулканов, когда отрицательные аномалии температуры июня и августа температуры могли достигать 3°C. Для этих лет характерен короткий вегетационный сезон, с небольшим теплым периодом в середине вегетации (конец июня–начало июля). В конце вегетационного периода (конец июля–август) наблюдались заморозки. Кроме этих лет, были реконструированы температуры воздуха на основе массового формирования светлых колец в пределах одного географического региона: в Западной Сибири это 1679, 1852, 1862, 1872, 1891 гг.; в Средней Сибири – 1698, 1772, 1773, 1825, 1847 гг.; на Северо-востоке Сибири – 1602, 1657, 1675, 1680, 1735, 1848, 1875 гг.

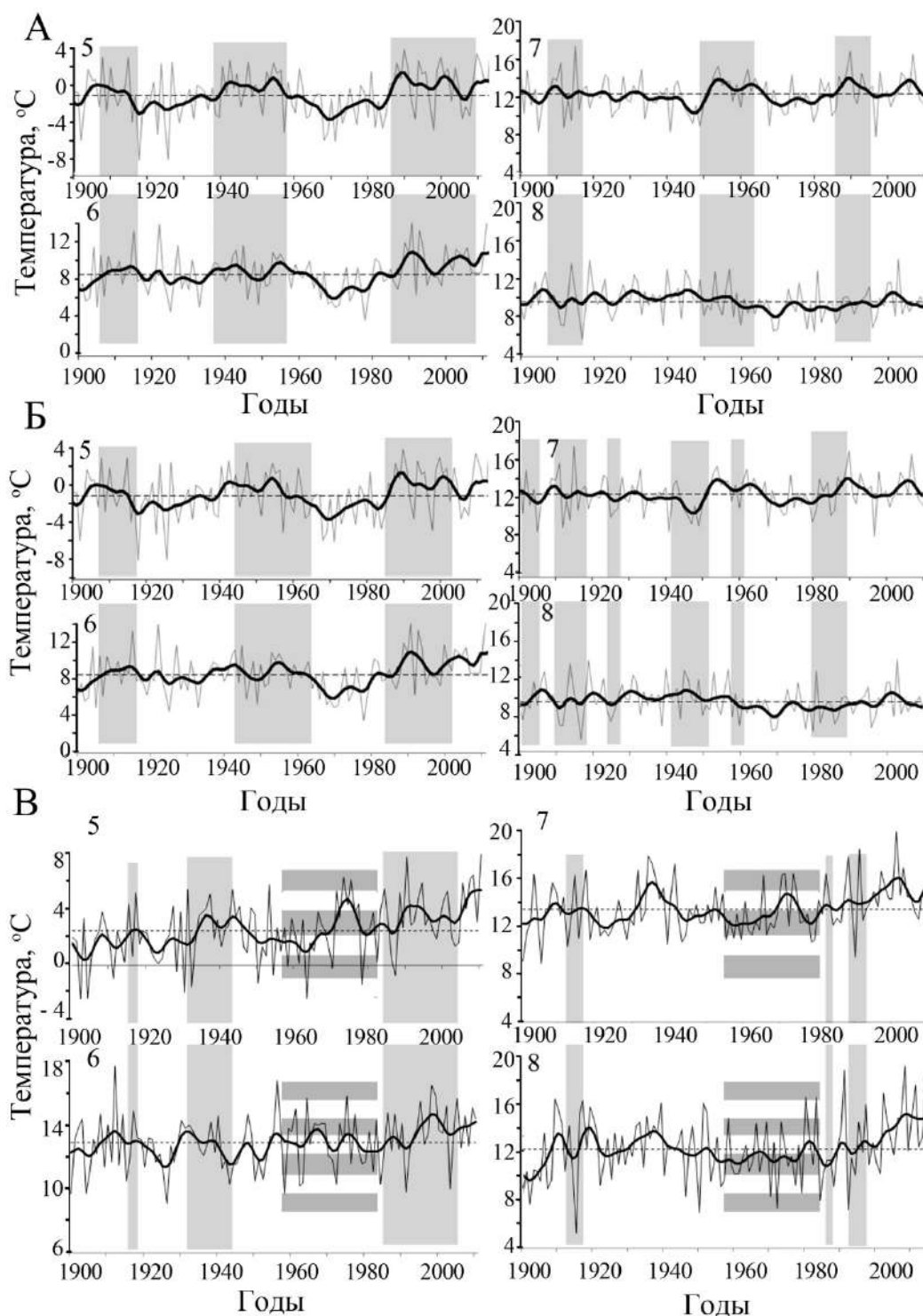
Аномалии температуры, выявленные на основе хронологий светлых колец, имеют неравномерное пространственно-временное распределение в Сибирской Субарктике. В XVII столетии аномалии температуры воздуха по светлым кольцам были чаще выявлены в Северо-восточной Сибири, в XVIII в. чаще в Средней Сибири, а в XIX в. – в Западной Сибири. В XX веке количество лет с массовым формированием светлых колец уменьшилось, выделено 8 лет с массовым формированием светлых колец: из них в Западной Сибири – в 1905, 1912, 1925, 1944, 1968, 1970 гг. в Северо-восточной Сибири – 1984, в Средней Сибири – 1989 г.

**Формирование морозобойных повреждений колец в разные климатические периоды в Сибирской Субарктике.** Влияние теплых условий до начала периода вегетации на повреждаемость поздними весенними

заморозками листьев, бутонов и формирование морозобойных повреждений, в зависимости от фенологической фазы, было отмечено ранее [Cannell, 1985; Augspruger, 2011, 2013]. Анализ хронологий морозобойных повреждений у деревьев из Западной Сибири и Яно-Оймяконского нагорья показал, что частое формирование морозобойных повреждений в ранней древесине (более трех случаев в десятилетие), приурочено к теплым климатическим периодам первой половины вегетации. В такие периоды температура мая и июня выше средних многолетних значений, а поздние весенние заморозки чаще массово повреждали годовичные кольца. Теплый май способствовал раннему снеготаянию, быстрому и раннему прогреву почвы, раннему началу активации камбия. Возврат заморозков в начале июня понижал температуру воздуха до повреждающих ксилему значений, что обуславливало образование морозобойных повреждений в первой половине ранней древесины. Вследствие этого, в теплые климатические периоды частота морозобойных повреждений увеличивается с 0,03 до 0,2–0,25. Следовательно, первая половина вегетации в теплые климатические периоды характеризуется высокой частотой заморозков. Увеличение частоты заморозков в начале вегетации в последнее время наблюдается повсеместно в Сибирской Субарктике. В более холодные климатические периоды (холодный май–июнь) вероятность повреждений низкими температурами, обусловленными возвратом холодов, у годовичных колец снижается из-за задержки начала вегетации.

Морозобойные повреждения, выявленные в поздней древесине, чаще формируются в холодные климатические периоды, когда во второй половине вегетационного сезона наблюдается длительное понижение температуры и формируются радиационные заморозки. Тем не менее, изменение частоты заморозков во второй половине вегетации в большей степени зависит от суточной амплитуды температуры, чем от средней месячной температуры (Рисунок 18).

Изменения климата последних десятилетий ведут, с одной стороны, к увеличению прироста и улучшению возобновления деревьев в высоких широтах, а с другой стороны увеличивают частоту и повреждаемость деревьев такими неблагоприятными природными событиями, как поздние весенние заморозки.



А – Полярный Урал, Б – Западная Сибирь, В – Яно-Оймяконское нагорье; 5, 6, 7, 8 – средняя температура мая-августа; пунктирная линия – средние многолетние значения; жирная линия – сглаженные 11-летним кубическим сплайном значения; заливка серым – периоды с высокой частотой формирования морозобойных повреждений; горизонтальные серые прямоугольники – нет данных по морозобойным повреждениям

Рисунок 18 – Периоды с высокой частотой морозобойных повреждений и средняя месячная температура мая–августа

Несмотря на то, что средние месячные температуры являются наиболее часто используемым в дендрохронологии климатическим параметром, формирование морозобойных повреждений как в ранней, так и в поздней древесине зависит в первую очередь от минимальной суточной температуры. Как правило, морозобойные повреждения приурочены климатическим периодам, когда минимальные суточные температуры ниже средних многолетних значений. Минимальная суточная температура воздуха в годы с морозобойными повреждениями, локализованными как в ранней, так и в поздней древесине, достоверно ниже, чем в годы без морозобойных повреждений.

**Реконструкция заморозков в горах Южного Урала.** Метеонаблюдения на Южном Урале высоко в горах регулярно велись на метеорологической станции Таганай-гора, расположенной на вершине горы Дальний Таганай (период наблюдений 1932–2001 гг., 1108 м над ур.м.). До начала периода метеонаблюдений на массиве Ирмель и горе Дальний Таганай морозобойные повреждения колец всех степеней выраженности были зафиксированы в 1910, 1916, 1920, 1927, 1931 гг., а после окончания наблюдений – в 2007, 2008, 2010, 2012 и 2014 гг. В эти годы были зафиксированы широкомасштабные региональные заморозки в начале вегетационного сезона. Из них наиболее экстремальными были заморозки 1927 и 2007 гг., для которых выявлено наибольшее количество морозобойных повреждений в годичных кольцах деревьев на разных высотных уровнях и экспозициях склонов. Повреждения в большинстве случаев характеризовались сильной степенью. В эти годы снежный покров разрушился быстро, вегетационный период начался рано, и в начале июня произошло вторжение холодного воздуха, температура воздуха опускалась до 0°C и ниже.

Заморозки 2008 и 2010 гг. выделяются тем, что зафиксированы в годичных кольцах в самом начале слоя прироста только на самом верхнем высотном уровне на склонах юго-западной экспозиции. Сами повреждения имели слабую и среднюю степень интенсивности. Исходя из полученных ранее закономерностей, в эти два года мощность снежного покрова была большой, но покров разрушился достаточно быстро. Склоны южных и юго-западных экспозиций достаточно прогрелись, и деревья на самом высоком уровне уже начали рост, а ниже по

склону разрушение мощного снежного покрова происходило медленнее, и камбий у деревьев в момент наступления заморозка еще не был активен, то есть заморозок был достаточно ранним (конец мая–начало июня).

В XIX в. на г. Дальний Таганай заморозки в начале вегетации были зафиксированы в виде массового формирования морозобойных повреждений в ранней древесине в 1842, 1848, 1871, 1897, 1881, 1897 гг. Из этих лет самым экстремальным оказался 1879 г. Повреждения локализованы в зоне К1 и К2. В этот год вегетационный период начался достаточно рано, а затем в середине июня был возврат холодов на несколько дней.

На массиве Ирмель морозобойные повреждения ранней древесины годовичных колец отмечены в 1901, 1905, 1913, 1914, 1918, 1919, 1922, 1925, 1930 и 1931 гг. Здесь в эти годы условия, приведшие к формированию повреждений, были более локальными, не зафиксированными ни деревьями, ни инструментальными наблюдениями на метеостанции Таганай-гора. Повреждения колец выявлены у деревьев, произрастающих на нижних частях верхней границы леса, в сомкнутом древостое. Вероятно, заморозки были слабыми, локальными и усилены стоком и застоем холодного воздуха. Ни один год из отмеченных выше с морозобойными повреждениями колец в ранней древесине не был приурочен к срокам крупных вулканических извержений.

Кроме часто фиксируемых заморозков в начале вегетации, повреждения отмечены и в зоне второй половины ранней древесины и в поздней древесине: 1916, 1918, 1926, 1935, 1947, 1951, 1952, 1969, 1975, 1978, 1984, 1993 гг. Вероятно, неблагоприятные погодные явления в виде заморозков в эти годы наблюдались во второй половине июля–августе. Все повреждения отмечаются в течение 1-3 лет после крупных вулканических извержений.

Сравнивая годы с морозобойными повреждениями на Южном и Полярном Урале, а также в Западной Сибири, отметим общие годы с широким распространением морозобойных повреждений в годовичных кольцах деревьев во всем регионе: 1913, 1918, 1920, 1925, 1926, 1947, 1958, 1969 гг. В эти годы неблагоприятные погодно-климатические события в течение вегетационного периода достигали экстремальных проявлений в широком географическом масштабе.

## ВЫВОДЫ

1. Аномальные клеточные структуры формируются в годичных кольцах у всех видов семейства Pinaceae, произрастающих на северном и верхнем пределах распространения в Евразии. В стволовой древесине хвойных деревьев распределение морозобойных годичных колец связано с морфометрическими характеристиками деревьев и высотой заморозка. Формирование остальных аномалий клеточной структуры годичных колец может происходить по всей высоте ствола. Соотношение разных типов аномальных клеточных структур (частота и массовость формирования) определяется эколого-географическими условиями местности и эколого-биологическими особенностями вида. В районе исследования наиболее распространены в древесине светлые и морозобойные кольца.

2. На северном и верхнем пределах распространения видов семейства Pinaceae выделены два структурных типа и два подтипа светлых годичных колец на основе особенностей аномалий клеточной структуры в подзоне поздней древесины. Светлые кольца формируются в результате продолжительного воздействия температуры воздуха ниже определенных пороговых значений в начале и конце вегетационного сезона. В хронологиях светлых колец выявлена видоспецифичная чувствительность к температуре периода формирования слоя прироста. Температурный сигнал в хронологиях светлых колец изменяется в градиенте климатических условий (с запада на восток). Светлые кольца формируются чаще на северной и верхней границах произрастания деревьев. Крупный водный объект, низкая температура почвы и её высокая влажность способствуют формированию светлых колец.

3. В годичных кольцах деревьев семейства Pinaceae на северном и верхнем пределах распространения в Евразии выделены три степени интенсивности формирования морозобойных колец. Чаще морозобойные кольца формируются в южной лесотундре и нижней части склонов в горных условиях по сравнению с северной лесотундрой и верхней границей распространения деревьев. Крупный водный объект уменьшает частоту и массовость формирования морозобойных годичных колец по причине сглаживающего его влияния на суточную амплитуду температуры воздуха. Формирование морозобойных колец в ранней древесине

деревьев на северной границе распространения приурочено к теплым климатическим периодам. На фоне потепления климата высоких широт можно ожидать увеличения частоты поздних весенних заморозков и частоты формирования морозобойных годичных колец в ранней древесине.

4. Крупные извержения вулканов могут быть причиной массового формирования светлых годичных колец деревьев в глобальном масштабе. В этом случае частота формирования светлых колец и их широкое географическое проявление в прошлом могут указывать на календарные годы подобных извержений. Высокая частота формирования морозобойных повреждений в поздней древесине годичных колец свидетельствует о географически масштабных летних и ранних осенних заморозках, связанных с понижением температуры воздуха в результате вулканических извержений.

5. Аномальные клеточные структуры годичных колец хвойных деревьев, произрастающих на северном и верхнем пределах распространения в Евразии, являются индикаторами суровости климатических условий, а также уникальными и надежными маркерами неблагоприятных природных явлений и климатических экстремумов и позволяют реконструировать их с большим, чем сезон разрешением.

#### СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

##### **Статьи в журналах из Перечня рецензируемых научных изданий, рекомендованных ВАК при Минобрнауки РФ:**

1. **Gurskaya M.A.** Distribution of frost injuries in the wood of conifers / M.A. Gurskaya, S.G. Shiyatov // Russian Journal of Ecology. – 2006. – Vol. 37. – P. 7-12.
2. **Gurskaya, M.A.** A 900-years larch chronology for north-western Siberia on the bases of archaeological wood of the Ust-Voykar settlement / M.A. Gurskaya // Geochronometria. – 2007. – No. 8. – P. 67-72.
3. Агафонов, Л.И. Влияние стока нижней Оби на радиальный прирост деревьев / Л.И. Агафонов, **М.А. Гурская** // Лесоведение. – 2010 – №4. – С. 9-18.



4. **Гурская, М.А.** Распределение морозобойных повреждений в древесине ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) на склонах разной экспозиции в горах Южного Урала / М.А. Гурская, П.А. Моисеев // Журнал Сибирского Федерального университета. Биология. – 2011. – № 4. – С. 338-354.
5. Temperature reconstruction in the Ob River valley based on ring widths of three coniferous tree species / **M. Gurskaya**, M. Hallinger, J. Singh, L. Agafonov, M. Wilmking. // *Dendrochronologia*. –2012. –V.30 (4). – P. 302-309.
6. Extreme cold summers in Western Siberia derived from light rings of conifers / **M.A. Gurskaya**, M. Hallinger, D. Eckstein, M. Wilmking // *Phyton*. – 2012. –Т. 52 (1). – P. 101-119.
7. Агафонов, Л.И. Влияние долготного градиента температур на радиальный прирост основных лесных пород северо-западной Сибири / Л.И. Агафонов, **М.А. Гурская** // Изв. РАН. Серия географическая. – 2012. – № 5. – С. 48-60.
8. **Гурская, М.А.** Типы светлых колец у *Larix sibirica* Ledeb. и *L. gmelinii* (Rupr.) Rupr. на верхней границе леса в Урало-сибирской Субарктике / М.А. Гурская, В.Е. Бенькова // Ботанический журнал. – 2013. – Т. 98. – №. 8. – С. 103-120.
9. **Gurskaya, M.A.** Temperature conditions of the formation of frost damages in conifer trees in the high latitudes of Western Siberia / М.А. Gurskaya // *Biology Bulletin*. – 2014. – V.41 (2). – P. 187-196.
10. **Gurskaya, M.** Does slope exposure affect frost ring formation in *Picea obovata* growing at treeline in the Southern Urals? / M. Gurskaya, P. Moiseev, M. Wilmking // *Silva Fennica*. – 2016. – No.3. – id 1560.
11. **Гурская, М.А.** Использование светлых колец лиственницы для оценки индекса вулканической активности / М.А. Гурская // Геофизические процессы и биосфера. – 2017. – Т. 16 (1). – С. 23-41.
12. **Гурская, М.А.** Реконструкция температуры летних месяцев на основе годовичных колец сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L., произрастающей в бассейне р. Печора / М.А. Гурская, В.В. Кукарских, Е. Ланге // Известия РАН. Серия географическая. – 2018. – № 2. – С. 59–73.

13. Типы экологических границ леса на г. Дальний Таганай на Южном Урале / **М.А. Гурская**, В.В. Кукарских, А.А. Григорьев, М.О.Бубнов // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. –2018. – №3. – С. 237-247.
14. Climate regimes override micro-site effects on the summer temperature signal of Scots pine at its northern distribution limits / J. Lange, A. Buras, R. Cruz-García, **M. Gurskaya**, R. Jalkanen, V. Kukarskih, J-W. Seo, M. Wilmking // *Frontiers in Plant Science*. – 2018. – Art. 1597.
15. **Гурская, М.А.** Формирование морозобойных повреждений у хвойных деревьев в различные климатические периоды на Полярном Урале / М.А. Гурская // Известия РАН. Серия географическая. – 2018. – №6. – С.70-80.
16. **Гурская, М.А.** Влияние температуры летних месяцев на формирование светлых колец у лиственницы рода *Larix* в северной лесотундре Сибири / М.А. Гурская // Экология. – 2019. – № 4. – с. 276–285
17. Global assessment of relationships between climate and tree growth / M. Wilmking, M. van der Maaten-Theunissen, E. van der Maaten, T. Scharnweber, A. Buras, C. Biermann, **M.А. Gurskaya**, M. Hallinger, J. Lange, R. Shetti, M. Smiljanic, M. Trouillier // *Global Change Biology*. – 2020. –V.26 (6). – P. 3212-3220.
18. **Гурская, М.А.** Хронологии светлых колец лиственницы на севере сибирской лесотундры: отражение степени континентальности климата / М.А. Гурская // Известия РАН. Серия Географическая. – 2021. – №. 1. – С. 84-96.
19. Stationarity of climate-growth response is only marginally influenced by the soil moisture regime in Western Siberia / **M.А. Gurskaya**, J. Lange, V.V. Kukarskih, A. Buras, M. Wilmking // *Dendrochronologia*. – 2021. – V. 69. – P. 125873.
20. **Gurskaya M.А.** Formation of Frost Damage in Larch Growing in the Northern and Southern Forest–Tundra Subzones of Siberia: A Comparative Analysis / М.А. Gurskaya // *Russian Journal of Ecology* – 2021. – Vol. 52. – No. 6, P. 556–566.
21. **Гурская, М.А.** Влияние атмосферной циркуляции на формирование светлых колец в древесине лиственницы в Сибирской Субарктике / М.А. Гурская // Журнал СФУ. Биология. – 2022. – № 2. – С.167–182.