

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки

Институт экологии растений и животных

Уральского отделения Российской академии наук

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

Специальность: 1.5.15. Экология (биологические науки)

1.5.9. Ботаника (биологические науки)

Диссертация на соискание ученой степени

доктора биологических наук

Научный консультант:

Доктор биологических наук

Леонид Иванович Агафонов

Екатеринбург – 2023

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	8
Глава 1. Формирование годичного радиального прироста у хвойных деревьев под влиянием условий внешней среды	15
1.1 Основные фазы ксилогенеза	15
1.2 Влияние условий среды на формирование годичного кольца	17
1.2.1 Внутренние факторы	18
1.2.2 Погодно-климатические факторы	18
1.2.3 Физико-географические факторы	23
1.2.4 Почвенные факторы	25
1.2.5 Гидрологические факторы	27
1.2.6 Биотические факторы	28
1.2.7 Антропогенный фактор	28
1.2.8 Прочие факторы	29
1.3 Основные типы аномальных клеточных структур в годичных кольцах хвойных деревьев	31
1.3.1 Светлые годичные кольца	32
1.3.2 Синие годичные кольца (Blue ring)	33
1.3.3 Морозобойные повреждения годичных колец	34
1.3.4 Флуктуации плотности древесины годичных колец	37
1.3.5 Выпадающие, клиновидные годичные кольца	39
1.3.6 Травматические повреждения годичных колец	41
1.3.7 Смоляные ходы и карманы	43
1.3.8 Кренивая (реакционная) древесина	44
1.4 Заключение	46
Глава 2. Природно-климатические условия районов исследования	48
2.1 Северный предел распространения деревьев: Печоро-Сибирская Субарктика	49
2.1.1 Геоморфология, рельеф и гидрография	49
2.1.1.1 Печорская низменность	49
2.1.1.2 Западная Сибирь	50

2.1.1.3 Средняя Сибирь	51
2.1.1.4 Северо-Восточная Сибирь	51
2.1.2 Климатические условия	53
2.1.2.1 Север Печорской низменности	54
2.1.2.2 Север Западной Сибири	55
2.1.2.3 Север Средней Сибири	57
2.1.2.4 Северо-Восточная Сибирь	59
2.1.3 Почвы	60
2.1.3.1 Север Печорской низменности	62
2.1.3.2 Север Западной Сибири	62
2.1.3.3 Север Средней Сибири	64
2.1.3.4 Северо-Восточная Сибирь	65
2.1.4 Растительность	66
2.1.3.1 Печорская низменность	67
2.1.3.2 Западная Сибирь	67
2.1.3.3 Средняя Сибирь	68
2.1.3.4 Северо-Восточная Сибирь	69
2.2 Верхний предел распространения деревьев: Полярный и Южный Урал	72
2.2.1 Геоморфология, рельеф и гидрография	72
2.2.1.1 Полярный Урал	73
2.2.1.2 Южный Урал	74
2.2.3 Климат	75
2.2.3.1 Полярный Урал	76
2.2.3.2 Южный Урал	78
2.2.4 Почвы	80
2.2.4.1 Полярный Урал	80
2.2.4.2 Южный Урал	81
2.2.5. Растительность	81
2.2.5.1 Полярный Урал	82
2.2.5.2 Южный Урал	83

Глава 3. Местообитания, материал и методы исследования	87
3.1 Характеристика местообитаний и объем материала	87
3.1.1 Печорская низменность	87
3.1.2 Западный сектор Западной Сибири	90
3.1.3 Восточный сектор Западной Сибири	91
3.1.4 Сибирская Субарктика	93
3.1.5 Полярный и Южный Урал	94
3.1.6. Общая характеристика использованных в работе хронологий	96
3.2 Методы исследования	100
3.2.1 Измерение ширины годичных колец и построение древесно-кольцевых хронологий	100
3.2.2 Выявление аномальных клеточных структур, построение хронологий на их основе и анали	101
3.2.3 Используемые базы данных и метеорологические данные	106
Глава 4. Частота формирования и распределение аномальных клеточных структур в древесине ствола	108
4.1 Введение	108
4.2 Клеточные структуры в годичных кольцах: частотный анализ использования терминов	108
4.3 Типы аномальных клеточных структур в древесине хвойных деревьев, произрастающих на северном и верхнем пределах распространения	111
4.4 Доля аномальных клеточных структур у деревьев, произрастающих в различных экологических условиях	113
4.5 Распределение аномальных клеточных структур в пределах ствола	123
4.5.1 Распределение по радиусу ствола	123
4.5.2 Распределение по высоте ствола	128
4.7 Заключение и выводы	130
Глава 5. Классификация светлых колец и морозобойных повреждений	132
5.1 Вариативность анатомического строения светлых колец	132
5.2 Трахеидограммы светлых годичных колец	136
5.3 Вариативность анатомического строения морозобойных колец	141
5.4 Заключение и выводы	144



Глава 6. Хронологии светлых и морозобойных колец	147
6.1 Построение и анализ хронологий	147
6.2 Влияние аномальных клеточных структур на ширину кольца	158
6.3 Заключение	161
Глава 7. Анализ внешних факторов, влияющих на формирование аномальных клеточных структур	163
7.1. Введение	163
7.2 Погодно-климатические факторы	163
7.2.1 Светлые кольца	164
7.2.1.1 Температурный сигнал у разных родов хвойных деревьев	164
7.2.1.2 Начало вегетационного периода	166
7.2.1.3 Пороговые значения температуры	168
7.2.1.4 Сезонная динамика температуры лет со светлыми кольцами	170
7.2.1.5 Атмосферные осцилляции	174
7.2.2 Морозобойные кольца	177
7.2.2.1 Сроки наступления заморозков и положение повреждения в годовичном кольце	177
7.2.2.2 Температурный сигнал морозобойных повреждений	181
7.2.2.3 Сезонная динамика основных параметров заморозков, выявленная на основе морозобойных повреждений	179
7.2.2.4 Снежный покров	184
7.3 Физико-географические факторы	186
7.3.1. Широтный и долготный градиент климатических условий	186
7.3.1.1 Светлые кольца	188
7.3.1.2 Морозобойные кольца	193
7.3.2 Высота над уровнем моря	197
7.3.2.1 Светлые кольца	199
7.3.2.2 Морозобойные повреждения	201
7.3.3 Влияние экспозиции склонов на формирование морозобойных повреждений	207
7.3.3.1 Особенности хода температуры на склонах противоположной экспозиции на примере массива Ирмель	207

7.3.3.2	Период чувствительности деревьев	208
7.3.3.3	Положение повреждения в годичном кольце	209
7.3.3.4	Влияние температуры на формирование морозобойных повреждений на склонах противоположной экспозиции	213
7.3.3.5	Снежный покров	214
7.4	Почвенные факторы	215
7.4.1	Светлые кольца	216
7.4.1.1	Температура почвы	216
7.4.1.2	Влажность почвы	218
7.4.2	Морозобойные повреждения	221
7.5	Гидрологические факторы	224
7.5.1	Светлые кольца	224
7.5.2	Морозобойные кольца	226
7.6	Прочие факторы: крупные извержения вулканов	229
7.6.1	Светлые кольца	229
7.6.1.1	Массовое формирование светлых колец	231
7.6.1.2	Пространственное формирование светлых колец	233
7.6.1.3	Длительность периода формирования светлых колец после крупных извержений	234
7.6.2	Морозобойные кольца	236
7.7	Заключение и выводы	240
Глава 8. Пространственно-временное формирование клеточных структур: дендроклиматическое районирование и реконструкции неблагоприятных природных событий		247
8.1	Дендроклиматическое районирование на основе светлых годичных колец лиственницы в северной лесотундре Сибирской Субарктики	247
8.2	Отражение крупных вулканических извержений в пространственном распределении светлых колец в Сибирской Субарктике	251
8.3	Реконструкция коротких вегетационных сезонов Печорской низменности	263
8.4	Реконструкция коротких вегетационных сезонов Нижней Оби	265

8.5 Реконструкция по хронологиям светлых колец лиственницы экстремальных вегетационных сезонов в Сибирской Субарктике	269
8.6 Формирование морозобойных повреждений в разные климатические периоды в Сибирской Субарктике	276
8.7 Реконструкция заморозков на Южном Урале	281
8.8 Заключение и выводы	283
Выводы	284
Список сокращений	286
Список литературы	287
Приложения	323
Приложение А. Справки о внедрении результатов диссертационной работы	324
Приложение Б. Фотоиллюстрации контрастных по режиму увлажнения местообитаний	326
Приложение В. Список использованной литературы для анализа частоты встречаемости терминов	328
Приложение Г. Типы аномальных клеточных структур в годичных кольцах хвойных деревьев	335
Приложение Д. Хронологии светлых колец	338
Приложение Ж. Хронологии морозобойных повреждений	365
Приложение К. Положение морозобойного повреждения в пределах годичного кольца ели на Южном Урале	371
Приложение Л. Список лет со светлыми и морозобойными кольцами сосны на севере Печорской низменности	377
Приложение М. Даты извержения вулканов, их VEI и образование светлых колец за период с 1550 по 1992 гг.	378

**Актуальность темы исследования:**

В последние десятилетия наблюдаются климатические изменения, связанные с ростом температуры воздуха [IPCC, 2014, 2018]. Этот рост обусловлен различными факторами, такими как увеличение концентрации парниковых газов в атмосфере, динамика солнечной активности, природные колебания климата, крупные вулканические извержения, антропогенная активность. Наиболее заметные изменения климата наблюдаются в высоких широтах [IPCC, 2007; Arctic amplification ..., 2020], где повышение температуры воздуха составляет более 1,2°C по сравнению с доиндустриальной эпохой [IPCC, 2018, 2021].

Природные факторы, достигающие своих экстремальных значений, формируют *опасные природные события (явления)*. Опасными природными событиями считают явления, у которых потенциальная сила проявления может нанести существенный ущерб жизни, деятельности и хозяйству человека, окружающей его среде и причинить большой вред природным объектам [Определение по РД 52.04.563-2002]. Более слабое проявление опасных природно-климатических событий, проявляющееся в меньших масштабах экономического ущерба, или просто затрудняющее ведение экономической деятельности человека, считается неблагоприятным событием. Для биоты *неблагоприятными природными событиями* будут события, которые происходят редко, или достигают крайних значений в ряду многолетних наблюдений, или представляют собой редкие и аномальные природные процессы [Определение по РД 52.27.724–2019]. Воздействие неблагоприятных событий варьируется в зависимости от их пространственно-временных характеристик и конкретного типа события и опосредуется уязвимостью биоты или социально-экономической системы человека.

Одним из следствий климатических изменений является изменение частоты, интенсивности, длительности и пространственного распределения неблагоприятных и опасных природных событий [IPCC, 2007; Climate variations and changes..., 2007; IPCC SREX, 2012]. Несмотря на их редкость, неблагоприятные природные события, достигающие своих экстремальных значений, могут иметь непропорциональное экологическое и эволюционное значение для биоты [Augspurger, 2011]. Повышение температуры на 0,5°C ведет к существенному увеличению частоты и силы этих природных событий [IPCC SREX, 2012].

Согласно докладам Всемирной конференции по стихийным бедствиям и природным катастрофам (WCDRR), регулярно проводимой в Японии (Йокогама, 1994, Хёго, 2005 и Сендай, 2015), Всемирной метеорологической организации (ВМО/ВМО), Межправительственной группы экспертов по изменению климата (МГЭИК/ИПСС) и других международных организаций, в последние десятилетия отмечается тенденция увеличения материальных потерь и уязвимости общества из-за усиливающегося воздействия неблагоприятных и опасных природных событий [Оценочный доклад, 2008; ИПСС SREX, 2012; ИПСС, 2022].

Изучение климатических изменений, частоты повторяемости неблагоприятных и опасных природных событий, а также выявление экстремальных значений климатических параметров в прошлом в настоящее время проводятся в рамках большого числа международных и национальных исследовательских программ по всему миру: «Межправительственная группа экспертов по изменению климата, МГЭИК» (Intergovernmental Panel on Climate Change, ИПСС); «Глобальные изменения прошлого» (Past Global Changes, PAGES), «Программа циркумполярного мониторинга деятельного слоя» (Circumpolar Active Layer Monitoring, CALM), которая является составляющей систем GTOS (Global Terrestrial Observing System) и GCOS (Global Climate Observing System); «Программа по оценке климатических воздействий в Арктике» (Arctic Climate Impact Assessment, АСИА); «Программа арктического мониторинга и оценки» (Arctic Monitoring and Assessment Program, АМАР); «Международная геосферно-биосферная программа» (International Geosphere-Biosphere Program, ИГБП); «Международная программа изучения климата» (World Climate Research Programme (WCRP) и т.д.

Развитие систем наблюдения и контроля за неблагоприятными и опасными природными событиями является одной из важнейших современных научных задач. Необходимо провести систематизацию этих событий, определить вероятность и частоту их проявления, оценить время появления и длительность воздействия, очертить площадь распространения, исследовать их генезис. Выявление и реконструкция неблагоприятных событий в прошлом – сложная задача, из-за их кратковременности, редкости, отсутствия цикличности повторяемости и недостатка прямых климатических измерений [Quantifying climate..., 2018; Recent climate..., 2018]. Большинство инструментальных измерений климатических параметров в субарктических районах Евразии систематически ведутся с 1930-х годов XX века. На верхней границе распространения деревьев в Уральских горах инструментальные метеорологические наблюдения, начатые также в 30-е годы XX века, были прекращены в начале XXI века.

Дополнительную информацию о природных событиях дают письменные источники (летописи). Для европейской территории России и южных районов Сибири составлена летопись необычайных событий природы на основе различных письменных данных [Борисенков, Пасецкий, 1988; Мыглан, 2010]. Этот метод дает информацию о различных неблагоприятных и опасных погодных событиях, существенно влияющих на хозяйственную деятельность человека. Однако эта информация доступна для населенных районов с достаточным уровнем развития культуры (наличия письменности) и соответствующей экономической модели. Для районов Крайнего Севера и Уральских гор такие данные отсутствуют [A global database..., 2020].

Кроме летописей, информация, зафиксированная в различных природных слоистых структурах, таких как годовые кольца деревьев [Fritts, 1976], ленточные глины донных отложений [De Geer, 1912; Zolitschka, 2007], ледники [Climate and atmospheric..., 1999], коралловые рифы [Knutson et al., 1972], становится хорошим источником материалов о неблагоприятных природных событиях в прошлом.

Неблагоприятные природные события оказывают значительное влияние на состав, функционирование и динамику растительных сообществ. Древесные растения, и особенно хвойные деревья, являются долгоживущими и не перемещающимися в пространстве организмами, что делает их хорошим объектом для изучения изменений окружающей среды, как в локальном, так и в пространственно-временном масштабе за длительные промежутки времени. Северные и верхние пределы распространения хвойных деревьев являются важнейшими ботанико-географическими и индикаторным рубежами для понимания реакции наземных экосистем на современные климатические изменения [Шиятов, 1986; Ваганов и др., 1996]. Годовые кольца деревьев, произрастающих в суровых условиях на северном и верхнем пределах распространения, являются источником информации об изменении климата, динамики отдельных климатических факторов и повторяемости неблагоприятных климатических событий в прошлом [Fritts, 1976; Schweingruber, 1996, 2012]. Получаемая информация является наиболее надежной и точно привязанной к календарному времени.

Ширина и максимальная плотность годового кольца успешно используется для реконструкции средней температуры вегетационного сезона. Обычно значения параметров годовых колец (ширины, максимальной плотности поздней древесины, изотопного состава и т.д.), математически (линейными регрессионными моделями) переносятся в реконструкции климата, оценку динамики экосистем и ареалов древесных пород [Cook, Pederson, 2011]. В последнее время показано, что в высоких широтах Северного полушария на некоторых местообитаниях на Аляске, Канаде и Финляндии годовые кольца деревьев

не всегда могли уловить тенденцию изменения климата после 1970 года [Barber et al., 2000; Recent climate..., 2004; Climatic control..., 2011; Porter, Pisaric, 2011; Assessing non-linearity..., 2020; Global assessment..., 2020]. В этих исследованиях отмечается потеря чувствительности колец к изменениям температуры воздуха и появление нестабильности в связи между климатом и приростом деревьев [On the 'divergence problem'..., 2008]. Причинами нестабильности климатического сигнала в годовых кольцах называют продолжительное (в течение нескольких лет или десятилетий) изменение условий произрастания (например, увеличение засушливости или изменение температуры вегетационного периода), изменения времени схода снежного покрова, онтогенез деревьев. В Сибирской Субарктике климатический сигнал признан стабильным на большинстве местообитаний [Мазепа, 2000; Trends and uncertainties..., 2010]. Наши исследования показали, что температурный сигнал в древесно-кольцевых хронологиях по ширине и максимальной плотности древесины остается стабильным в разных экологических условиях произрастания у всех изученных видов, несмотря на современные изменения климата [Gurskaya et al., 2012; Типы экологических..., 2018; Гурская и др., 2018; Climate regimes..., 2018; Stationarity..., 2021].

Тем не менее, ширина и максимальная плотность древесины не дают информации о более кратковременных погодно-климатических событиях, наблюдающихся в течение периода вегетации. Более того, современные климатические модели по-прежнему точно не воспроизводят большинство неблагоприятных и опасных природных событий и климатических экстремумов [Climate extremes ..., 2013].

Изучение изменений анатомической структуры слоев прироста у древесных растений под воздействием таких неблагоприятных погодно-климатических событий как заморозки в течение периода вегетации, короткие или холодные вегетационные периоды в последнее десятилетие проводится в северных и высокогорных территориях некоторых стран мира (Канада, Швейцария, Норвегия) [Eiche, 1966; Lenz, 1967; Dietrichson, 1969; Fowler, Heimbürger, 1969; LaMarche, Hirschboeck, 1984; Filion et al., 1986; Yamaguchi et al., 1993; Liang et al., 1997; Gindl, 1999; Wang et al., 2002; Tardif et al., 2011]. В России такие исследования проведены на Ямале и Полярном Урале [Хантемиров и др., 2000; Nantemirov et al., 2004; Экстремальные климатические..., 2011, A 4500-Year..., 2023], а также для горных экосистем Алтая [Экстремальные климатические..., 2015; Баринов и др., 2017]. Однако системных комплексных исследований реакции ксилемы хвойных деревьев на экстремальные изменения климатических параметров и, как следствие, неблагоприятные природные события на северном и верхнем пределах распространения не выполнено. В этих условиях в Печоро-Сибирской Субарктике и Уральских горах необходимость таких

исследований стоит очень остро, так как исследования частоты, интенсивности, пространственной локализации неблагоприятных природных событий на основе изменений клеточной структуры годичного кольца здесь до сих пор не проводились. Для проведения реконструкций событий, повлекших нарушение анатомического строения древесных колец, необходимо выявить связи между аномальными клеточными структурами и условиями окружающей среды.

**Цель 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.

**Задачи исследования:**

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 в годичных кольцах.
3. Проанализировать факторы, влияющие на формирование аномальных клеточных структур в годичных кольцах деревьев.
4. Выполнить реконструкции таких некоторых неблагоприятных природных событий, как заморозки, холодные и/или короткие вегетационные сезоны, крупные извержения вулканов за последние 400 лет в районе исследования.

**Защищаемые положения:**

1. Наиболее часто встречающимися аномальными клеточными структурами в годичных кольцах хвойных деревьев на северном и верхнем пределах распространения являются светлые кольца, которые формируются на протяжении всей жизни дерева, и морозобойные повреждения годичных колец, которые формируются в первые несколько лет жизни дерева.
2. Формирование светлых колец обусловлено длительным воздействием температур ниже пороговых величин в течение нескольких недель. Формирование морозобойных повреждений 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 градиенты температуры, высота над уровнем моря, экспозиция склона, почвенные условия, наличие рядом крупного водного объекта, 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 погодных-климатических явлениях прошлого с высоким временным разрешением в дополнение к данным, извлекаемым из других параметров годичных колец деревьев.

#### **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, высотная поясность, экспозиция склонов, крупные извержения вулканов, почвенные условия, крупный водный объект 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 слоя прироста. В пространственно-временных хронологиях светлых колец и морозобойных повреждений поздней древесины найдены свидетельства крупных вулканических извержений. 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 и их влияние на формирование морозобойных повреждений годичных колец.

### **Теоретическая и практическая значимость:**

Полученные результаты могут быть использованы для решения таких задач экологии и климатологии как:

- расширение понимания реакции биоты и, в частности, деревьев на неблагоприятные природные события;
- оценка частоты и интенсивности неблагоприятных природных событий в прошлом, включая оценку их связей с динамикой климата;
- повышение точности климатических моделей с разрешением более вегетационного сезона;
- оценка устойчивости различных компонентов экосистем высоких широт и высокогорий к неблагоприятным природным событиям.

Результаты работы могут быть востребованы историками, лесными и гидрометеорологическими службами, 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 должны учитываться при принятии долгосрочных климатических доктрин. Полученные фундаментальные результаты используются при изучении дисциплин направления экология и природопользование: «Оценка состояния растительности», «Общая экология», «Экологический мониторинг» для студентов Института естественных наук и математики Уральского федерального университета имени первого Президента России Б.Н. Ельцина; а также в курсах «Дендрология», «Экология», «Экологическая дендрохронология», «Экологический мониторинг», «Лесная фитопатология» для студентов Уральского государственного лесотехнического университета (Приложение А).

### **Обоснованность и достоверность результатов исследования:**

Данная работа выполнена на основе обширного фактического материала: обследовано около 3300 деревьев и около 400000 измеренных годовичных колец. Для получения результатов использовалось современное научное российское и зарубежное оборудование. Анализ материала выполнялся в ИЭРиЖ УрО РАН (г. Екатеринбург), в Институте леса СО РАН (г. Красноярск) и в Университете Грайфсвальда, (г. Грайфсвальд, Германия). При обработке данных были применены как стандартные методики и программное обеспечение, так и подходы, разработанные автором и прошедшие многолетнюю апробацию. Результаты были представлены в 21 статье в ведущих международных и российских журналах, которые проводят рецензирование полученных результатов.

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

На Земле произрастает более трех триллионов деревьев [Crowther et al., 2015], которые постоянно фиксируют информацию об окружающей среде в своей клеточной структуре, ширине годичных колец, плотности и изотопном составе древесины. Хвойные деревья преобладают в Северном полушарии от 72° до 40° с.ш., составляя до 80% лесных массивов, южнее они встречаются только в высокогорных районах. В южном полушарии хвойные массивы составляют около 10% [Лесная энциклопедия, 1986]. Произрастая в высоких и умеренных широтах, хвойные деревья регистрируют изменения внешних условий произрастания в хорошо выраженных годичных кольцах. Годичные кольца представляют собой один из самых мощных архивов экологической информации за последние тысячелетия [Fritts, 1976; Шиятов, 1986; Ваганов и др., 1996; Schweingruber, 1988; Briffa et al., 2002; A 7400-year tree-ring..., 2002; Esper et al., 2002; Vaganov et al., 2006; Siberian tree-ring..., 2019; Global assessment..., 2020].

### 1.1 Основные фазы ксилогенеза

Годичные кольца – это прирост ксилемы за один вегетационный период. Ксилема годичных колец образуется в результате активности вторичной меристемы – камбия. Ксилема хвойных видов имеет относительно простую структуру, и в основном представлена двумя видами клеток – трахеидами, которые составляют примерно 90% общего числа клеток, и паренхимными клетками, организованными в сердцевинные лучи, окаймляющими смоляные ходы и встречающимися отдельно [Чавчавадзе, 1979; Larson, 1994; The hydraulic architecture..., 2015]. Функции этих двух групп различны: трахеиды выполняют в основном механическую и водопроводящую, паренхима – метаболическую и защитную.

Без четкого понимания процессов ксилогенеза невозможно представить, как формируются годичные кольца и аномальные клеточные структуры годичных колец, как происходит регистрация сезонных колебания окружающей среды, а также экстремальных климатических событий.

Концептуальная модель дифференцировки ксилемных клеток (трахеид) была предложена в середине XX века [Wilson et al., 1966]. Весь процесс формирования ксилемы разделен на несколько основных фаз: (1) митотическое деление материнской клетки камбия создает новую дочернюю клетку, называемую материнской клеткой ксилемы; (2)

расширение материнской клетки ксилемы в радиальном направлении; (3) формирование (утолщение) вторичной клеточной стенки; (4) созревание трахеид, при котором происходит лигнификация клеточных стенок; (5) запрограммированная гибель клеток (апоптоз) и появление полностью функциональных трахеид [Wilson, 1970; Rathgeber et al., 2016].

В период покоя размер камбиальной зоны у хвойных достигает минимума и составляет 3-6 слоев клеток [Ваганов и др., 1985]. Начало деления камбиальных клеток в основном контролируется температурой и фотопериодом [Chilling and forcing..., 2019]. В начале сезона роста размер камбиальной зоны увеличивается, и число клеток в ней достигает максимальных значений. В отсутствие экологических ограничений активность камбия и увеличение количества клеток максимальны в период летнего солнцестояния, что соответствует пику продолжительности дня [Conifers in cold environments..., 2006]. После этого периода процесс утолщения клеточной стенки становится приоритетным, поскольку необходимое количество материала клеточной стенки поступает в меньшем объеме из-за меньшего просвета люмена трахеид вследствие уменьшения их расширения [Woody biomass production..., 2015; Cuny, Rathgeber, 2016].

В зависимости от условий произрастания и от видовой принадлежности, достигнутый уровень активности камбия может сохраняться достаточно продолжительное время, в течение которого формируется основное количество трахеид ксилемы, затем размер камбиальной зоны постепенно уменьшается [Wilson et al., 1966].

Растяжение клеток после деления камбия происходит под влиянием тургора, который требует достаточного количества воды, а также свободных сахаров и аминокислот для создания и поддержания давления для увеличения протопласта. Скорость растяжения контролируется температурой воздуха [Антонова, 1999]. Клеточная стенка растет посредством обратимых и необратимых деформаций, но, растягиваясь, обычно не становится тоньше, потому что новый материал стенки синтезируется и осаждается вне протопласта [Ortega, 2017]. Таким образом, наличие углеводов участвующих в поддержании давления тургора и в созревании клеточной стенки, является определяющим фактором размера люмена и толщины клеточной стенки [The physiological mechanisms..., 2018].

Фаза утолщения клеточной стенки зависит от скорости роста (расширения) клетки (67%) и от наличия углеводов (33%), таким образом, от всех факторов, влияющих на фотосинтез, включая свет, питание растений, наличие воды и их сложные взаимодействия [[Антонова, 1999; Kinetics of tracheid..., 2014; Woody biomass..., 2015]. Низкая доступность сахаров в камбии в начале вегетации ведет к медленному отложению клеточной стенки, что способствует увеличению размеров клеток и формированию трахеид ранней древесины

с широким люменом и тонкими стенками. В конце лета и начале осени высокая доступность сахара способствует более быстрому утолщению клеточной стенки, что приводит к более узким трахеидам поздней древесины с толстыми клеточными стенками [The physiological mechanisms..., 2018].

В процессе роста и развития клетки также происходит функциональная трансформация компонентов древесного вещества (клеточной стенки). В составе клеточной стенки помимо целлюлозы входят нецеллюлозные полисахариды – гемицеллюлозы, пектиновые вещества и фенольные соединения (лигнин и оксикоричные кислоты). Считается, что они играют активную физиологическую функцию в растительном организме, участвуя в клеточном обмене веществ, окислительно-восстановительных и биосинтетических процессах. Лигнин в ранней древесине представлен фенольными соединениями небольшой молекулярной массы и их содержание по сравнению с углеводной составляющей невелико. Процессу одревеснения (лигнификации) клеточных стенок сопутствует интенсификация окислительных процессов, которые начинают резко преобладать над восстановительными. На заключительных этапах формирования клеточной стенки трахеид лигнин и гемицеллюлозы формируют жесткую композицию из двух взаимопроникающих сеток - лигноуглеводную матрицу, которую сложно разрушить [Физическая химия лигнина, 2010; Duchesne, Daniel, 1999]. Процессы лигнификации считаются чувствительными к температуре [Donaldson, 2001].

Апоптоз является высококоординированным и быстрым процессом. Разрушается вакуоль и прекращается движение цитоплазмы. Через пару дней клетка окончательно остается пустым пространством (просветом), окруженным толстой стенкой, пронизанной порами. Клетки паренхимы избегают апоптоза и остаются живыми в течение нескольких лет.

Таким образом, изменение динамики процессов роста растяжением трахеид и утолщения их клеточных стенок приводит к изменениям в соотношении между просветом люмена и толщиной стенок, определяя переход к поздней древесине. Прекращение камбиального деления, а затем роста растяжением и дифференцировки клеток, происходит с уменьшением фотопериода и/или наступлением неблагоприятных условий, таких как дефицит воды, температурный стресс, а также под влиянием неблагоприятных или экстремальных природных событий.

## **1.2 Влияние условий среды на формирование годичного кольца**

Учитывая сложность и многоступенчатость процессов формирования годичного кольца, очевидно, что на параметры годичных колец и анатомическую структуру слоя

прироста влияет большое количество внешних и внутренних факторов. Внешние факторы в свою очередь могут иметь как регулярное воздействие на формирование годичных колец, так и эпизодическое, достигая критических значений и становясь неблагоприятными природными событиями.

### 1.2.1 Внутренние факторы

Формирование годичного кольца происходит под влиянием различных физиологических процессов, таких как фотосинтез, дыхание, водный обмен, обмен питательных веществ, гормональная активность. Из внутренних факторов наибольшее влияние на формирование годичного кольца оказывают видовой принадлежность, наследственная индивидуальная изменчивость, возраст, морфометрические параметры, размер, плодоношение и жизненное состояние [Воробьева, Воробьев, 1999; Сайгин, Коричева, 2008; Крамер, Козловский, 2013; Кищенко, 2015; Carrer, Urbinati, 2004; Vaganov et al., 2006; Climate signal age effects ..., 2008; Rozas et al. 2009; Zeng et al., 2018].

### 1.2.2 Погодно-климатические факторы

Температура является одним из основных факторов, влияющих на рост и развитие растений, как пойкилотермных организмов, и, в частности, на формирование годичных колец. В северных экосистемах низкие температуры воздуха и почвы являются основными лимитирующими факторами камбиальной активности [Larson, 1994; Antonova, 1999; Deslauriers et al., 2008; The response of  $\delta^{13}\text{C}$ ..., 2015].

Современные исследования показывают, что температурный контроль активации камбия из состояния покоя у хвойных деревьев, произрастающих на северных и верхних пределах распространения, имеет свои пороговые величины. Активация камбия у хвойных деревьев, произрастающих в бореальных и высокогорных лесах, происходит, если минимальная суточная температура превышает  $4^{\circ}\text{C}$ , средняя суточная  $8^{\circ}\text{C}$ , и максимальная суточная  $12^{\circ}\text{C}$  [Critical temperatures..., 2008]. Длительность вегетационного сезона (периоды камбиальной и созревания клеток ксилемы) во многом регулируется температурой окружающей среды [Ваганов и др., 1999; Larson, 1994; The importance of early summer temperature..., 2003]. В условиях, где температура является лимитирующим фактором, средняя температура воздуха, а также сумма активных температур, определяет ширину годичного кольца. И соответственно, ширина годичного кольца стала удобным инструментом для реконструкции температурных условий [Шиятов, 1986; Ваганов и др., 1996; D'Arrigo et al., 1992; Influence of volcanic eruptions..., 1998; Low-frequency temperature..., 2001; Tree-ring width..., 2002; Reassessing the evidence..., 2013; Vaganov et al.,

2006; Trends and uncertainties..., 2010; Little Ice Age..., 2018; Wang et al., 2020]. Кроме контроля камбиальной активности и, как следствие, ширины годовых колец, температура влияет на плотность, изотопный состав и анатомическую структуру годовых колец [Stable isotopes in tree ring..., 1991; Impact of climate and CO<sub>2</sub>..., 2009; Tree-ring-reconstructed..., 2013; Linking tree growth..., 2021].

В настоящее время большой интерес вызывает реакция годовых колец не столько на оптимальную температуру, но и на экстремальные для функционирования организмов значения температуры. Низкие или высокие температуры воздуха ведут к изменению процессов формирования клеток и, как следствие, всей ксилемной ткани. Температура может опускаться до критических значений на короткое время, или в течение всего вегетационного сезона, что проявляется в формировании аномальных клеточных и тканевых структур, таких как светлые, морозобойные, узкие и выпадающие кольца [Light rings in subarctic..., 1986; Glock, 1951; Glerum, Farrar, 1966; Glerum et al., 1966; Wilmking et al., 2012].

Показателем суровости климата является короткий вегетационный сезон, прерываемый заморозками [Орлова, 1962]. Заморозками называют понижение температуры воздуха до отрицательных значений вечером и ночью при положительной температуре днем. В зависимости от высоты изменения температуры до отрицательных величин над уровнем почвы выделяют *полные заморозки*, когда отрицательная температура воздуха наблюдается на высоте метеорологической будки, т.е. на высоте 2 м, и *заморозки на почве*, если температура на высоте 2 м остается выше 0°C, а на почве и на растениях вследствие эффективного излучения становится отрицательной [Чудновский, 1949; Хромов, 1968].

А .Ф. Чудновский [1949] подразделяет заморозки на адвективные, радиационные и смешанные. *Адвективные заморозки* связаны с вторжением холодных масс воздуха из арктической области и обычно охватывают большие районы. Весенние и летние заморозки чаще всего обязаны своим возникновением этой причине. Резкое похолодание может наступить как при пасмурной, так и при ясной погоде, но при ясной погоде заморозки становятся более интенсивными. *Радиационные заморозки* связаны с ночным охлаждением поверхности почвы или растительного покрова, т.е. деятельной поверхности. Заморозки этого типа с особой силой проявляются при ясном безоблачном небе, безветренной погоде, в местах, расположенных в низинах, а также в укрытых местах, где создаются условия для застоя воздуха. Факторы, приводящие к радиационному выхолаживанию воздуха, действуют постоянно и повсеместно. Радиационные заморозки происходят весной, летом и осенью. Большинству заморозков предшествует адвекция, но окончательным импульсом к возникновению заморозка является ночное излучение с поверхности почвы. Такие

заморозки считаются *смешанными адвективно-радиационными*. Их относят к группе слабых заморозков, имеющих место на поверхности почвы при положительной температуре в метеобудке.

Продолжительность заморозка является одной из его важных характеристик. Длительность заморозка тесно связана с суточной амплитудой температуры воздуха и уменьшается по мере ее увеличения. Таким образом, в начале весны длительность радиационных заморозков больше, а в конце весны – меньше. Другой характеристикой заморозка является его интенсивность – степень охлаждения воздуха, поверхности почвы и растений. На интенсивность заморозка большое влияние оказывает рельеф и сила ветра. Кроме этих факторов на интенсивность заморозка влияет растительный покров почвы, влажность воздуха, облачность [Day, Pease, 1937; Оболенский, 1944; Чудновский, 1949].

Атмосферные осадки являются одной из основных климатических характеристик наряду с температурой. Их влияние на формирование годичного кольца значительно, так как количество доступной влаги влияет на инициализацию камбия и на основные фазы ксилогенеза, в частности, рост растяжением. Например, лиственница Каяндера, произрастая в высоких широтах Восточной Сибири, где наблюдается дефицит осадков в течение вегетационного сезона, изменяет гидравлическую структуру трахеид, повышая эффективность водопроведения за счет изменения размера люмена [Бенькова, Бенькова, 2006]. Недостаток осадков (засуха) может привести к ухудшению годичного прироста и формированию годичных колец с измененной анатомической структурой – внутригодовые флуктуации плотности, ложные кольца и светлые кольца [Ecological interpretation of tree-ring..., 2001; Liang, Ekstein, 2006; Intra-annual density fluctuations..., 2016; Timing of false ring formation..., 2016; Linking tree growth..., 2021].

В результате накопления и перераспределения твердых осадков в течение холодного периода формируется снежный покров. Снежный покров характеризуется плотностью, температурой, влажностью, структурой и текстурой. Толщина покрова в совокупности с его плотностью формирует мощность снежного покрова, которая определяет теплоизолирующие его свойства и существенно влияет на биоту. Оптимальная мощность выполняет защитную функцию (поддержание температуры в холодное время года, защита от ветра) и не отражается негативно на вегетации. Разрушение снежного покрова в высоких широтах представляет собой важный этап сезонного цикла, который изменяет альбедо поверхности и влияет на круговорот воды и энергии в почве и пограничном слое атмосферы [Cohen, 1994] и который сопровождается скачками колебаний температуры, а именно повышением температуры, отличающимися от общего тренда [Китаев, 2006]. Мощность снежного покрова, запаздывание или опережение сроков его разрушения ведет к



формированию аномалий атмосферной циркуляции в течение весны и в начале лета [Шмакин, 2010; Попова, Полякова, 2015]. В горных районах происходит перераспределение снежного покрова, увеличение накопления снега в горных долинах зимой за счет метелевого переноса, медленный сход снега весной и запаздывание начала вегетации. В результате в этот период формируется специфическая циркуляция воздушных масс, наблюдаются температурные инверсии, перераспределяется ветровая нагрузка. А выше по склону, где проходит верхняя граница распространения хвойных деревьев, отмечается раннее разрушение снежного покрова [Хромов, 1968; Барри, 1984; Körner, 1999, 2012].

Сроки установления и разрушения снежного покрова, а также минимальные и максимальные пределы его мощности критичны для древесных растений. Установлены тесные связи между сходом снежного покрова и формированием рядов трахеид ранней древесины хвойных деревьев в северных экосистемах Евразии, с радиальным приростом и высотой у кустарников [Шиятов, 1969; Influence of snowfall..., 1999; The importance of early summer..., 2003]. Снеговая абразия и снежные лавины ведет к повреждениям стволов и ветвей (снеголомам) и формированию раневой древесины [Горчаковский, Шиятов, 1971; Stoffel, Hitz, 2008].

Атмосферные осцилляции, которые представляют собой аномалии атмосферного давления в двух сравниваемых местах, определяют динамику климата в пределах рассматриваемой области. Различия в атмосферном давлении формируются из-за неоднородности в нагревании поверхности Земли и региональных климатических условий. В результате перераспределения крупных воздушных масс происходит изменение давления между точками планеты. Эти процессы протекают квазипериодически и, соответственно, имеют положительную и отрицательную фазы. Атмосферные осцилляции рассчитывают, используя градиент атмосферного давления между точками, а не абсолютные значения станций.

В широтах выше 20° самыми распространенными индексами аномалий атмосферного давления являются Северо-Атлантическое колебание (САК), впервые описанное около ста лет назад Уолкером [Walker, 1923; Barnston, Livezey, 1987], Арктическая осцилляция (АО), выделенная относительно недавно [Thompson, Wallace, 1998], Тихоокеанская декадная осцилляция (ТДО), отмеченная также около ста лет назад [Walker, Bliss, 1932; и др.]. Как и любые осцилляции, названные индексы характеризуются положительной и отрицательной фазами.

Северо-Атлантическое колебание формируется в результате разницы давлений между Азорскими островами и Исландией и проявляется сильной циркуляцией ветров в

море. Влияние САК и его фаз ощущается во всем Атлантическом океане и на окружающих его континентах. В положительной фазе САК в северной Европе (Скандинавии) наблюдается усиление штормов и осадков, а также температуры выше средних, что связано с воздушными массами, прибывающими из более низких широт. В то же время в южной Европе наблюдается уменьшение штормов и осадков ниже среднего. В восточной части Северной Америки положительная фаза САК приводит к меньшему количеству снегопадов в коридоре Вашингтон, округ Колумбия / Нью-Йорк и более низким температурам на восточном побережье Канады и западе Гренландии. В отрицательной фазе САК атлантическое струйное течение имеет более ориентацию с запада на восток, и это приводит к уменьшению штормов, уровню осадков ниже среднего и температурам ниже средних в северной Европе. Напротив, в Южной Европе наблюдается усиление штормов, количество осадков выше среднего и температура выше средней. В восточной части Северной Америки отрицательная фаза САК обычно приводит к более низкому атмосферному давлению, что приводит к зимним штормам и холоду.

Арктическое колебание (АО) характеризуется различным давлением воздуха в высоких широтах Арктики по сравнению с более низкими северными широтами. Ключевой особенностью АО является его зонально-симметричный вид, с основным центром действия над Арктикой и противостоящими аномалиями в средних широтах. В положительной фазе низкое давление над высокой Арктикой притягивает более теплый и влажный воздух на север из более низких широт. В отрицательной фазе давление становится высоким на Крайнем Севере, благодаря чему Арктика остается холодной и сухой, а холодный воздух выталкивается на юг над Северной Америкой и Евразией.

Тихоокеанская декадная осцилляция (ТДО) сосредоточена в средних широтах Тихоокеанского бассейна. Этот климатический режим также влияет на температуру воздуха в прибрежных водах и на поверхности континента от Аляски до Калифорнии. Во время положительной фазы западная часть Тихого океана становится холоднее, а часть восточного океана нагревается; во время отрицательной фазы восточная часть Тихого океана становится холодной, а количество осадков – выше среднего.

В летние периоды влияние осцилляций на изменчивость климатических условий в высоких широтах снижается, так как перепады температуры между полюсами и тропиками несколько выравниваются. Известно, что атмосферные осцилляции в среднем определяют до 30% изменчивости температуры в высоких широтах, при этом минимальный вклад в динамику температуры вносит САК [Попова, 2009].

Выявлены достаточно тесные связи между шириной годичного кольца и климатическими осцилляциями. Например, зимние индексы САК могут быть

реконструированы на основе ширины годичных колец деревьев, произрастающих в Средиземноморском регионе [D'Arrigo et al., 1993; Cook et al., 1998, 2019; Piovesan, Schirone, 2000]. Существуют реконструкции индексов циркуляции весеннего и летнего периодов на основе ширины годичного кольца и изотопного состава колец у деревьев, произрастающих в высоких широтах, что указывает на достаточно тесные связи между САК, АО, ТДО и годичными кольцами [D'Arrigo et al., 2003; Gray et al., 2004; Dinis et al., 2019; Churakova Sidorova et al., 2021].

Горизонтальный поток воздуха, движущийся вдоль земной поверхности, – ветер – влияет на деревья на пределах своего произрастания, таких как горные долины и открытые участки (кромки леса, горные вершины и перевалы, а также прибрежные районы). Сильные воздушные потоки изменяют морфологию деревьев, повреждая стволы и ветви (ветровалы, ветроломы, буреломы), изменяя форму кроны, делая ее флаговой и, отклоняя рост дерева от вертикального, формируют криволесье, эксцентричные стволы или стволы с высокой сбежистостью [Серебряков, 1962; Körner, 1999]. На годичном приросте эти морфологические изменения обычно отражаются в как уменьшении ширины колец со стороны действия фактора, так и в увеличении прироста, на противоположной стороне ствола или из-за уменьшения фитоценотической конкуренции среди выживших особей [Schweingruber, 2012]. На анатомическом уровне изменения под влиянием ветра проявляются в виде увеличения толщины клеточной стенки трахеид [Бенькова, Бенькова, 2006]. Кроме этого, под влиянием упругих деформаций ствола под действием ветра образуются следующие пороки древесины: кренивая или тяговая древесина, свилеватость, косослой, метиковые и отлупные трещины. Эти пороки являются сортобразующими в промышленном использовании древесины [Влияние ветровой нагрузки..., 2021].

### 1.2.3 Физико-географические факторы

Группа физико-географических факторов включает в себя широту, долготу и особенности рельефа местности. Несмотря на то, что широта и долгота представляют собой координатную сетку, их значения характеризуют климатические условия местности за счет изменения угла падения солнечных лучей и, как следствие, изменения интенсивности электромагнитного излучения Солнца, поступающего на Землю, и последующей циркуляции воздушных масс.

В более высоких широтах средняя годовая и летняя температуры воздуха ниже, чем в расположенных южнее. Например, если сравнить две широты, находящейся на одной долготе, например, 67°с.ш. и 66°в.д. – широта выше Полярного круга и 65° с.ш. и 66° в.д. – широта ниже Полярного круга, то севернее средняя годовая температура составляет -6,5°С ,

а температура июня-августа  $11^{\circ}\text{C}$ , тогда как южнее температура повышается до  $-4,5^{\circ}\text{C}$  и  $12,9^{\circ}\text{C}$  соответственно (данные CRUtem 4.04). Кроме этого, с продвижением с севера на юг увеличивается продолжительность вегетационного сезона. В высоких широтах она увеличивается от 30 дней в северной лесотундре до 90 дней в северной тайге [Орлова, 1962; Vaganov et al., 2006].

С широтой местности изменяется и количество приходящей фотосинтетической активной радиации (ФАР), необходимой для роста и развития растений. При чистом небе на  $67^{\circ}$ с.ш. и  $66^{\circ}$ в.д. ФАР составляет  $61,76 \text{ кВт/м}^2$  в год, южнее его количество увеличивается и составляет  $63,2 \text{ кВт/м}^2$ . Однако в мае и июне количество поступающей ФАР больше в широтах, находящихся за Полярным кругом:  $132,75 \text{ кВт/м}^2$  и  $145 \text{ кВт/м}^2$ , а южнее  $129,89 \text{ кВт/м}^2$  и  $143 \text{ кВт/м}^2$  соответственно. За период июнь-август суммарное количество ФАР примерно одинаково на обеих широтах –  $374 \text{ кВт/м}^2$  [данные сайта NASA POWER <https://power.larc.nasa.gov>]. Эти значения могут несколько изменяться в зависимости от долготы местности, рельефа и подстилающей поверхности, что ведет к изменению положения природных зон.

Деревья на северном пределе распространения чувствительны к изменению термического режима, продолжительности вегетационного периода, количеству приходящей ФАР. С продвижением с северной границы леса на юг к зоне средней тайги увеличивается ширина годичных колец, изменяется структура климатического сигнала в параметрах годичных колец и чувствительность деревьев к отдельно взятым климатическим факторам. Для северных экосистем Евразии и Северной Америки показано, что с продвижением вглубь континента с севера на юг уменьшается вклад температуры и увеличивается влияние осадков формирование ширины годичного кольца [Мацковский, Соломина, 2011; Hofgaard et al., 1999; Radial growth variation..., 2002; Multicentennial ring-width..., 2005; Miyamoto et al., 2010; Radial growth response..., 2010].

Годовая амплитуда температуры воздуха является показателем континентальности климата: меньшая амплитуда температуры обычно отмечается на побережье и увеличивается вглубь континента [Driscoll, Fong, 1992]. Вместе с тем, при удалении от Атлантического океана с запада на восток, годовая амплитуда температуры воздуха также увеличивается, представляя собой долготную континентальность климата. Пространственный градиент амплитуды годовой температуры по долготе влияет на годичный прирост и распространение видов деревьев, на ширину и структуру годичного кольца [Агафонов, Гурская, 2012; Linderholm et al., 2003; Diversity of forest vegetation..., 2008; Exploring Holocene continentality..., 2008].

Совокупность неровностей земной поверхности – рельеф местности – оказывает существенное влияние на формирование регионального климата, выступая часто в виде природных барьеров и изменяя циркуляцию атмосферы, вызывая перераспределение тепла, влаги и изменяя количество приходящей солнечной радиации. На некоторых территориях такие изменения ведут к формированию интразональной растительности.

Одна из форм рельефа – горы – формирует высотную поясность и также способствует формированию разнообразных климатических условий на небольшой территории за счет изменения соотношения температуры и осадков при поднятии в горы [Барри, 1984; Голубчиков, 1996]. Склоны гор северной и южной экспозиции получают разное количество солнечной радиации, в зависимости от крутизны склонов различия в течение вегетационного периода могут достигать 20% [Захарова, 1959; Значение экспозиции склонов..., 2015], а между склонами северной и южной экспозиции крутизной 40° дифференциация гелиоресурса за год составляет 53 % [Голубева, 1966; Невидимова, Кузнецов, 2015].

Горы перераспределяют ветровые потоки, резко отделяя одну климатическую зону от другой. Часто в горах формируются местные атмосферные циркуляции. Это происходит за счет неравномерного прогрева поверхности склона и переноса воздушных масс вниз или вверх по склону [Барри, 1984].

Расчлененность рельефа и экспозиция склонов способствуют перераспределению температуры и осадков, формируя микроклиматические различия между склонами. В котловинах, горных долинах и на склонах северной экспозиции дольше лежит снег. В понижениях рельефа часто происходит скопление и застой холодной воздуха, что ведет к увеличению частоты повторяемости заморозков [Барри, 1984; Körner, 1999].

Все эти факторы воздействуют на годичный прирост и морфогенез деревьев [Шиятов, 1986; Fritts, 1976; Vaganov et al., 2006; Holtmeier, 2009]. На разной высоте над уровнем моря процессы активации камбия на одной и той же широте протекают в разное время [Лобжанидзе, 1961; Moser et al, 2010; Peters et al., 2021]. На склонах северной экспозиции показан низкий радиальный прирост и более тесная корреляционная связь с температурой до начала активной вегетации (май–начало июля) по сравнению со склоном южной экспозиции [Значение экспозиции склонов..., 2015].

#### 1.2.4 Почвенные факторы

В высоких широтах важным фактором, влияющим на формирование годичных колец, являются температура и влажность почвы, доступность биогенных элементов и гранулометрический и минералогический состав почвы.

Температурный режим почв непосредственно влияет на древесные растения на физиологическом и морфологическом уровнях. Низкие температуры почвы весной ( $<5^{\circ}\text{C}$ ) приводят к снижению темпов формирования корней за счет снижения проницаемости межклеточных мембран, и уменьшению эффективности поглощения воды и питательных веществ корнями, что может ограничивать фотосинтез и доступность продуктов фотосинтеза для корней. В районах распространения вечной мерзлоты торфяно-моховой слой препятствует теплообмену между атмосферой и почвой, уменьшая толщину сезонно-талого слоя, вследствие чего мерзлота подступает к поверхности почвы и подавляет рост корневой системы деревьев и остальных частей растения. Особенно сильно подавляет рост корневой системы деревьев многолетняя мерзлота [Тыртиков, 1956; Поздняков, 1986; Кнорре и др. 2009]. В условиях вечной мерзлоты существуют отрицательные связи с температурой почвы и шириной годичных колец сосны [Николаев, Федоров, 2004]. Нарушение напочвенного покрова в результате пожаров и прогрева верхних слоев почвы ведет к активизации роста древесных растений и формированию более широких колец [Тыртиков, 1995].

Режим влажности почвы отражает баланс поступления влаги и ее расходов и контролируется сложным набором макро- и микромасштабных факторов, которые включают: региональные климатические особенности, топографию местности и факторы древостоя. Контрастные по режиму увлажнения местообитания часто имеют существенные различия условий роста хвойных деревьев. Эти различия могут быть обусловлены, как доступностью биогенных веществ [Sheppard et al., 2001], так и количеством поступающей воды [Climatic control..., 2011]. Мелиорация территории ведет к увеличению радиального прироста древесных растений [Ефремов, 1987]. Избыточное или недостаточное содержание влаги в почве влияет на величину годичного прироста и формирование структуры годичных колец. Чаще всего это проявляется в снижении прироста или формировании особых структур (флуктуаций плотности или ложных колец) в годичных кольцах. Виды деревьев, чувствительные к недостатку почвенной влаги, снижают прирост в засушливые периоды [Growth sensitivity..., 2021] или изменяют характер климатического сигнала в хронологиях [Linderholm, 2001; Kirilyanov, et al., 2013; Matkovsky, Helama, 2014].

Сезонный прогрев почвы, доступность влаги и биогенных элементов существенно зависит от гранулометрического состава почвы. Легкие песчаные почвы прогреваются легче и быстрее, по сравнению с тяжелыми глинистыми почвами [Рассел, 1955]. Однако легкие песчаные почвы могут быть более сухими, так как у них снижена влагоудерживающая способность, по сравнению с более тяжелыми суглинистыми. В

результате наблюдается снижение прироста, и повышенная смертность деревьев на легких почвах [К вопросу образования..., 2010].

Влияние биогенных элементов почвы на формирование годичного кольца оценить достаточно сложно из-за их высокой лабильности в годичных кольцах. Максимальная концентрация питательных элементов (N, P, K, Ca, Mg и др.) наблюдается в зонах активного роста и чаще всего способствует временному улучшению годичного прироста и увеличению плотности поздней древесины [Победов и др., 1977; Spiecker, 1991; Nohrstedt, 2001; Impact of fertilization..., 2005; Climate change and the permafrost..., 2015; Effect of initial fertilization..., 2016].

### 1.2.5 Гидрологические факторы

Влияние воды можно рассматривать опосредованно через, например, изменения русла рек, которые вызывают эрозию почвы. Во время наводнения или изменения русла рек водные потоки могут погребать наносными материалами стволы деревьев, или, напротив, обнажать корневые системы, перенося грунт. В результате происходят травмы стволов, корней, а деревья, теряя опору, могут восстанавливать свое горизонтальное положение с помощью наращивания креновой или тяговой древесины. [Schweingruber, 1996]. Кроме этого, реки, особенно текущие в меридиональном направлении, трансформируют окружающую среду, создавая собственный микроклимат и способствуя формированию интразональной растительности в районах исследования (например, хорошо выраженное смещение на север зон растительности вдоль русла реки Оби и на полуострове Ямал) [Природа..., 1995].

Большинство видов хвойных деревьев, обычно избегают прямого контакта с водой и не произрастают на заливных пойменных лугах. В то же время некоторые виды древесных растений свободно существуют в непосредственной близости от воды, испытывая время от времени воздействие таких природных экстремальных событий, как наводнения и половодья, которые оказывают существенное влияние на формирование годичных колец хвойных. Чаще всего в годичных кольцах наводнения проявляются в виде существенного изменения динамики годичного прироста, как в сторону увеличения, так и угнетения годичного прироста в случае экстремальных паводков [Impact of high flows..., 2020]. У дубов отмечено увеличение диаметра сосудов [Astrade, Bégin, 1997; Wertz et al., 2013], или их уменьшение и снижение ширины годичного кольца [Therrell, Bialecki, 2015]. Избыток воды действует отрицательно на строение слоев прироста у ивы и тополя (*Salix* sp., *Populus* sp.), в результате чего формируются кольца вымокания [Агафонов, 2011; Impact of high flows..., 2020; Meko et al., 2020].

### 1.2.6 Биотические факторы

Воздействие живых организмов на формирование годичного кольца может проявляться по-разному. Растительное сообщество в пределах одного биотопа влияет рост и развитие всех его компонентов. В любом фитоценозе существуют различные взаимоотношения деревьев. Например, различное положение дерева в древостое ведет к формированию доминантных или, напротив, угнетенных особей, что отражается в ширине годичного кольца [Кищенко, 2014, 2015, 2016]. Молодые деревья испытывают сильное влияние конкуренции и густоты древостоя [Плаксина и др., 2003], а у старых организмов иногда формируются способы поддержки особей за счет так называемого анастомоза (срачивания) корней [Schweingruber, 2007].

Кроме самих деревьев, на формирование годичного кольца оказывают влияние насекомые, птицы и животные через повреждение листьев, ветвей кроны, стволов и корней. Чаще всего это проявляется в изменении физиологической активности и гормональном статусе растений – резком замедлении роста вследствие каких-то механических повреждений и формировании специфической тканевой и клеточной структуры колец. Например, изменение анатомической структуры годичных колец использовалось для реконструкции вспышек насекомых-вредителей [Кучеров, 1990, 2011; Действие дефолиации..., 2015; Pohl et al., 2006; Baltensweiler et al., 2008; Long-term impacts..., 2020].

Влияние грибов на формирование слоя прироста чаще всего опосредованное, и проявляется в разрушении сформированных слоев прироста. У живых организмов поражение фитопатогенами проявляется в снижении годичного прироста, а в формирующихся клетках ксилемы изменяется биохимический состав с преобладанием терпенов [Tree-life history..., 2002; Schweingruber, 2012].

### 1.2.7 Антропогенный фактор

Антропогенный фактор относится к внешним факторам, но его специфика такова, что сложно выделить движущую силу или оболочку планеты, к которой он бы относился. При этом нельзя недооценивать антропогенное влияние на лесные сообщества и на формирование годичного слоя прироста. Трансформация лесов может происходить различными способами: внесение удобрений в почву лесов, мелиорация, обрезка и рубки ухода способствуют скачкообразному увеличению радиального прироста, за счет увеличения диаметра и/или числа ранних трахеид, увеличение толщины клеточной стенки



поздней древесины и т.д. [Кистерная, Аксененкова, 2007; Оценка эффективности рубок..., 2020; Valinger, 1993]. Между тем при неправильной лесозаготовке рубка лесов приводит не только к сокращению конкуренции, но и к повреждению стволов, корней деревьев и уплотнению грунта тяжелой техникой. В результате наступает стресс у деревьев из-за невозможности поглощать воду и минеральные вещества из почвы, что ведет к снижению прироста и изменению анатомической структуры колец – формированию раневой древесины [Schweingruber, 2012]. Загрязнение атмосферы и почвы выбросами предприятий также ведет к изменению ширины и структуры годичного кольца на клеточном и тканевом уровнях [Воздействие природно-антропогенных..., 2012; Белов, 2018; Savva, Berninger, 2010].

### 1.2.8 Прочие факторы

Различные тектонические процессы, являясь кратковременными катастрофическими природными событиями, непосредственно влияют на растительные сообщества и деревья в том числе, в основном, формируя непригодные для существования условия или нанося огромные физические повреждения деревьям.

Вулканические извержения – одно из распространенных катастрофических природных событий. Мощные эксплозивные извержения оказывают негативное влияние на экосистемы, нарушают жизнь общества. В результате извержения в атмосферу выбрасывается огромное количество вулканического обломочного материала, аэрозолей, водяных паров и газов [Вулканы..., 1986].

Для оценки количества выбросов обломочного материала предложен индекс вулканической активности, или индекс эксплозивности вулкана (volcanic explosivity index, VEI). На основе этого индекса выработана шкала извержений, изменяющаяся экспоненциально от 0 до 8 [Newhall, Self, 1982]. Этот индекс объединяет в себе такие показатели, как объем выброшенного материала (газы, аэрозоли, пепел, пыль, крупные куски тефры), высота столба пепла и эксплозивность извержения. Вулканы с VEI = 5 выбрасывают более 1 км<sup>3</sup> породы, а с VEI = 8 – более 1000 км<sup>3</sup> пыли и пепла.

Поток солнечной энергии отражается от выброшенных в воздух мелких частиц (вулканического пепла и пыли) и от аэрозолей. Основной климатический эффект наблюдается при выбросах аэрозолей серной кислоты, формирующих на высоте 18- 20 км стратосферный аэрозольный слой Юнге [Junge et al, 1961]. Изменения в составе атмосферы, связанные с увеличением содержания газов, таких как SO<sub>2</sub> и CO<sub>2</sub>, произошедшие в результате извержения, ведут к краткосрочным климатическим

изменениям в годы, следующие после извержений вулканов, из-за снижения приходящей солнечной радиации [Mass, Portman, 1989; Robock, 2000]. В результате уменьшения поступления солнечного излучения температура воздуха на всей планете существенно понижается 0,7–1,8 °С в последующие год–два [Climate response to large..., 2009; D'Arrigo et al., 2013; Timing and climate forcing..., 2015]. В результате изменения состава атмосферы и радиального баланса последствия извержений вулканов проявляются в виде необычайных погодных событий и климатических экстремумов: летние заморозки, экстремально короткое/холодное лето и сухой туман в течение вегетации [LaMarch, Hirschboeck, 1984; Stothers, 1999; D'Arrigo et al., 2009]. Кроме того, деревья, произрастающие в непосредственной близости от вулкана, могут быть уничтожены, затоплены, подвергнуты отравлению токсичными газами. Реакция деревьев на такие изменения различна, в зависимости от конкретного воздействия [Schweingruber, 1996].

Некоторые крупные исторические эксплозивные извержения с  $VEI \geq 5$  и их воздействие на социально-экономическую активность человека описаны в летописях. Кроме исторических записей вулканических извержений, существуют и другие, природные, свидетельства. В природе следы прошлых крупных извержений фиксируются в ледовых кернах [Dai et al., 1991; A 12,000 year record..., 2006; Gao et al., 2008; A new bipolar ice core..., 2013] и кораллах [Evidence for a volcanic..., 1997].

Древесно-кольцевые хронологии могут помочь в изучении и понимании воздействия крупных извержений вулканов на климат и общество, так как в некоторых параметрах годовых колец долгоживущих деревьев зарегистрированы крупные извержения вулканов. Извержения ведут к уменьшению ширины годичного кольца и максимальной плотности древесины за счет понижения температуры воздуха в течение вегетации [Oswalt, 1957; LaMarche, Hirschboeck, 1984; Kaiser, Kaiser-Bernhard, 1987; Jones et al., 1995; Briffa et al., 1998; Salzer, Hughes, 2007; Miller et al., 2012; Vaganov, Wilson, 2012; Solar and volcanic fingerprints..., 2012; Testing the hypothesis..., 2013].

Дендрохронологические методы датирования успешно применяются для установления календарных дат извержений вулканов в прошлом. Например, извержения вулкана Св. Елены в 1480, 1482, 1800, 1842-1843 гг. датированы Д.К. Ямагучи с коллегами [Yamaguchi, 1983, 1985; Yamaguchi, Lawrence, 1993] на основе использования ширины годовых колец Дугласовой пихты (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franko).

Землетрясения приводят к трансформации земной поверхности и разрушению почвенного покрова. В горах не менее опасными событиями считаются сели и оползни, которые тоже разрушают на своем пути сложившиеся условия обитания и изменяют годичный прирост деревьев. [Лейбман и др., 2000; Jacoby, 1997; Stoffel, Bollschweiler,

2008]. В высоких широтах, например, в Западной Сибири формируются так называемые бугры пучения, а впоследствии – воронки выбросов подземных газов, которые также могут изменять структуру и динамику прироста годичных колец деревьев [Дендрохронологическая реконструкция процесса..., 2017].

Пожары, являясь естественным опасным природным явлением в лесных экосистемах, оказывают влияние, как на линейный, так и на радиальный прирост деревьев. Под воздействием высокой температуры рост дерева мгновенно прекращается. Пожары фиксируются в годичных кольцах деревьев в виде ожогов, раневой древесины (каллуса), патологических смоляных ходов и изменения динамики прироста. Годичные кольца помогают восстанавливать частоты и масштабы пожаров [Niklasson, Drakenberg, 2001; Swetnam, Vaisan, 2003]. В высоких широтах пожары существенно влияют на функционирование и продуктивность лесов на мерзлотных почвах [Tree ring-based reconstruction..., 2019].

Ледники снижают годичный прирост растущих рядом деревьев. Существенное уменьшение прироста происходит только при достижении корнями льда, так как температура почвы становится экстремально низкой. Чаще всего динамика образования и разрушения ледников отрицательно связаны с шириной годичной кольца [Climate, tree-ring..., 1990; A comparison of tree-ring..., 2006].

Снежные лавины изменяют годичный прирост деревьев. Сход лавин веден к процессам обламывания ветвей и выкорчевывания целых деревьев, меняя режимы освещения, влажности и конкуренции для оставшихся особей. В результате формируется реактивная древесина, раневая древесина, изменяется скорость годичного прироста, а также может измениться и возрастная структура древостоя [Carrara, 1979; Spatio-temporal maps..., 2018; Tree-ring reconstruction of snow ..., 2019].

### **1.3 Основные типы аномальных клеточных структур в годичных кольцах хвойных деревьев**

Клеточное строение годичных колец может быть охарактеризовано на тканевом и клеточном уровнях организации живой материи. Тканевый уровень представляет собой качественное описание особенностей строения колец, констатацию факта наличия или отсутствия изменения строения годичных колец, выражающуюся в формировании определенных типов аномалий строения кольца (макрохарактеристики клеточных структур). Клеточный уровень - это количественные промеры размеров клеток

(микрохарактеристики клеток/трахеид). Колебания условий окружающей среды, особенно температуры и доступность воды, влияют на формирование и дифференцировку трахеид, которые в конечном итоге ответственны за анатомический внешний вид годичных колец. Наличие структурных изменений в анатомическом строении годичных колец представляет собой ценный показатель прошлых климатических условий при субсезонной разрешающей способности и может иметь значение для адаптации функционирования живых деревьев к изменяющимся климатическим условиям.

### 1.3.1 Светлые годичные кольца

Светлые кольца в хвойных деревьях - это годичные кольца, характеризующиеся светлой окраской поздней древесины по сравнению с прилегающими кольцами [Kaennel & Schweingruber, 1995] (Рисунок 1.1). Светлая окраска обусловлена различными причинами. На тканевом уровне это проявляется в виде нескольких слоев клеток поздней древесины [Filion et al., 1986; Liang, Eckstein, 2006; Гурская, Бенькова, 2013], на клеточном уровне в виде уменьшенной толщины клеточной стенки поздних трахеид [Liang et al., 1997; Gindl, 1999; Гурская, Бенькова, 2013]. На биохимическом уровне можно отметить либо низкую плотность древесины в целом [Temperature sensitivity..., 2000], либо низкое содержание лигнина [Gindl, Grabner, 2000]. В случае низкого содержания лигнина некоторые авторы предлагают выделять светлые кольца в отдельную группу так называемых “blue ring” [The “blue ring”..., 2015]. Светлые кольца выявлены только в древесине хвойных видов деревьев. Светлые кольца могут быть определены визуально, в отличие от “blue ring”, которые определяются окрашиванием специальными красителями. Появление светлых колец не зависит от возраста дерева [Filion et al., 1986; Gindl, 1999; Wang et al., 2002].

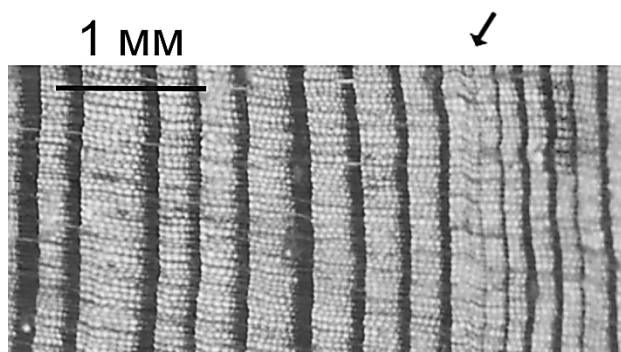


Рисунок 1.1 – Светлое кольцо (указано стрелкой) у лиственницы Каяндера (*Larix cajanderi*, Mayer). Фотография Гурской М.А.

Денситометрически светлые кольца предложено определять как двукратное стандартное отклонение от средних значений поздней древесины [Wang et al., 2000]. Корреляция между морфометрическими и рентгеновскими измерениями плотности, как правило, высока (среднее значение  $r = 0,93$ ), однако по сравнению с анатомической характеристикой (отношение клеточной стенки к люмену), профили плотности более четко указывают на светлые кольца из-за прохождения рентгеновских лучей через клеточную стенку [Ivkovich, Koshy, 1997; Wang et al., 2002]. Вероятно, это связано с тем, что во всех светлых кольцах снижено содержание лигнина по сравнению с вызревшими трахеидами поздней древесины [Liang, Eckstein, 2006].

Факторы, ведущие к формированию светлых колец, могут быть абиотической и биотической природы. Биотические факторы - это обычно дефолиация насекомыми в зонах их массового размножения [Кучеров, 1990; Jardon et al., 1994; Tree-ring proxies..., 2018]. Абиотические факторы, и в первую очередь климатические, влияют формирование древесины, как на биохимическом уровне, так и на клеточном и тканевом. В лесотундровых экосистемах дифференцировка клеточной стенки у деревьев тесно связана с летней температурой в течение короткого вегетационного периода, а значит формирование светлых колец связано с пониженной весенней, летней или осенней температурой [Filion et al., 1986; Delwaide et al., 1991; Gindl et al., 2000; Wang et al., 2000, 2002; Tardif et al., 2011, Extreme cold summers..., 2012]. Осадки не оказывают большого влияния на формирование светлых колец в холодном климате [Szeicz, 1996; Frequency of cool summers..., 2009]. Тем не менее в лесостепных экосистемах формирование светлых колец было вызвано засухой осени предыдущего года и сухим летом [Liang, Eckstein, 2006; Vitas, 2018].

Формирование светлых колец может быть связано с извержениями вулканов [Filion et al., 1986; Yamaguchi et al., 1993; Szeicz, 1996; Briffa et al., 1998].

### 1.3.2 Синие годовичные кольца (Blue ring)

Синие годовичные кольца (blue ring) получили свое название от цвета поздней древесины, в который окрашиваются клеточные стенки при использовании красителя Астра блю. Астра блю окрашивает целлюлозу в синий цвет, тогда как сафранин окрашивает лигнин клеточных стенок в красный. У сосны черной (*Pinus nigra* Arnold), произрастающей в Пиренеях, обнаружены годовичные кольца, которые имеют синий цвет при окрашивании по классической методике [Gärtner, Schweingruber, 2013] смесью сафранин-астра блю (Рисунок 1.2).

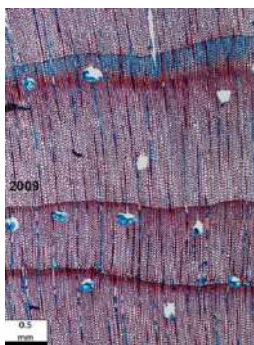


Рисунок 1.2 – Синие годовичные кольца (фотография А. Piermattei [The “blue ring”: anatomy..., 2015])

Выявлено значительное соответствие между синими кольцами и низкими значениями плотности древесины, поскольку утолщение клеточных стенок нарушается в холодные вегетационные периоды. Большинство синих колец отмечается в годы, с холодным летним периодом, часто следующим за извержением вулканов. Однако такие крупные извержения как Тамбора (1815) или Лаки (1783) не оказали существенного влияния на формирование синих колец. Более того иногда синие кольца выявляются в годы, которые реконструированы как теплые [A millennium-long ‘Blue Ring’ ..., 2020].

Наряду с уменьшением содержания лигнина в клеточных стенках исследователями отмечается увеличение концентрации пиносильвина. Как известно, пиносильвин накапливается в клетках в ответ на холодный климат [Erdtman, Rennerfelt, 1944; Chong et al., 2009]. Высокий уровень дополнительных фенольных соединений, выявленный в клеточных стенках синих колец, может быть результатом накопления продуктов метаболизма из-за снижения потребности в питательных веществах во время холодного вегетационного сезона [Metsamuuronen, Sirén, 2019].

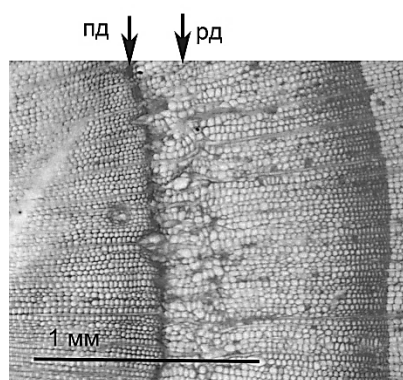
В целом синие кольца во многом схожи со светлыми кольцами, которые имеют достаточно разное проявление. И те и другие формируются чаще под влиянием холодных условий вегетационного периода и имеют сниженный уровень лигнина в клеточных стенках. Синие кольца, скорее всего, являются вариантом строения светлых колец, который выявляется с помощью окрашивания красителем астраблю.

### 1.3.3 Морозобойные повреждения годовичных колец

Морозобойные кольца – это годовичные кольца, содержащие морозобойные повреждения. По направлению от центра к периферии ствола выделяют следующие основные составные части: зона смятых и деформированных трахеид, темная зона погибших трахеид, зона деформированных восстанавливающихся трахеид с нерегулярной

структурой и ориентацией внутри годичного кольца. Кроме этого, морозобойные повреждения содержат искривленные сердцевинные лучи и паренхимные клетки [Glerum, Farrar, 1966; Gurskaya, Shiyatov, 2002; Hantemirov et al., 2004] (Рисунок 1.3). Они являются одними из наиболее перспективных и хорошо изученных анатомических маркеров для получения климатической информации по годичным кольцам деревьев [Wimmer, Grabner, 2000].

Существуют две основные гипотезы формирования морозобойных повреждений. Первая, предложенная Сорауером [1922], предполагает, что флоэма, находящаяся снаружи стебля, сначала замерзает и сжимается, деформируя delicate клетки в камбиальной зоне. Сжатие происходит сильнее по касательной, чем вызывает радиальные трещины. Однако существенных доказательств автор не приводит. Вторая гипотеза, была проверена и подтверждена экспериментально [Day, Pease, 1934; Glerum, Farrar, 1966]. Авторы утверждают, что быстрое замораживание способствует образованию внеклеточного льда, и последующему обезвоживанию и разрушению зоны живых клеток.



пд – повреждение локализовано в поздней древесине, рд – в ранней древесине

Рисунок 1.3 – Морозобойные кольца у ели сибирской (*Picea obovata*, Ledeb.).  
Фотография Гурской М.А.

Повреждения формируются как у голосеменных, так и у покрытосеменных видов под влиянием заморозков в период активного роста годичных колец, когда камбий активен, процессы утолщения вторичной стенки и лигнификация незрелых клеток ксилемы в годичном кольце еще не завершены, а температура окружающей среды быстро опускается до отрицательных значений [Glerum, Farrar, 1966; LaMarche, Hirschboeck, 1984; Gurskaya, 2014]. В природных условиях в стволах молодых деревьев различных видов морозобойные кольца образуются при ночной температуре воздуха от  $-5^{\circ}\text{C}$  до  $+1,5^{\circ}\text{C}$  [Нилов, 1979; Москалева, и др. 1985; Schweingruber, 1988; Stöckli, Schweingruber, 1996; Gurskaya, 2014].

Анатомические особенности строения древесины ели, поврежденной заморозками, на микроструктурном уровне изучены С.А. Москалевой и др. [1985]. Показано, что в кольцах, содержащих морозобойные повреждения, толщина стенок ранних трахеид одинакова по сравнению с годичными кольцами, не содержащими повреждений, а толщина стенки поздних трахеид в неповрежденной древесине больше. Диаметр внутренней полости ранних и поздних трахеид в зоне повреждения возрастает в 1,5 раза. При этом морозобойные кольца у ели не влияют на плотность древесины ели.

В настоящее время морозобойные кольца выявлены у многих видов древесных растений и кустарников как голосеменных, так и покрытосеменных [Нилов, Чертовской, 1975; Доясова, 1979; Нилов, 1979; Москалева, и др., 1985; Day, Pease, 1937; Eiche, 1966; Lenz, 1967]. Распределение морозобойных повреждений внутри ствола показывает, что их формирование приурочено к центральной части ствола, с возрастом дерева более чувствительная зона ствола будет двигаться вверх. Однако максимальная частота формирования морозобойных повреждений локализуется в нижней части ствола до высоты 2-4 м [Гурская, Шиятов, 2006; Waito et al., 2013; Kidd et al., 2014].

Чувствительность живых клеток к заморозку не одинакова во всех частях дерева, на одном и том же дереве побеги чувствительнее ветвей, а ветви чувствительнее ствола [Day, Pease, 1934]. Деревья разных видов имеют разную частоту формирования морозобойных повреждений в идентичных климатических условиях.

Формирование морозобойных повреждений зависит от географической популяции вида. Сравнение ширины годичного кольца у южных и северных популяций хвойных, выращиваемых совместно, показало, что в момент наступления заморозка, южные популяции формируют более широкие годичные кольца, чем северные. Вероятно, северные популяции не начали рост побегов до заморозка и таким образом смогли избежать повреждения камбия и его производных [Dietrichson, 1969; Fowler, Heimburger, 1969; Venn, 1970].

Экологические условия произрастания влияют на частоты формирования морозобойных колец. В Болгарии на верхней границе леса вдоль высотного градиента снизу вверх частота формирования морозобойных повреждений увеличивается от 1% от общего числа древесных колец до 3%, что указывает на усиление влияния температурного режима [Panayotov, 2007; Panayotov, Yurukov, 2007; Panayotov et al., 2013].

Положение морозобойного повреждения в пределах годичного кольца позволяет дифференцировать время наступления заморозков в течение вегетационного сезона. В начале годичного кольца дерева связано с заморозками, возникающими весной после начала камбиальной активности, а морозобойное повреждение вблизи внешней границы



кольца связано с заморозками в конце вегетации, прежде чем камбий становится неактивным [Glock, 1951; LaMarche, Hirschboeck, 1984; Gurskaya, Shiyatov, 2006]. Морозобойные кольца используются для реконструкции поздних весенних и ранних летних заморозков в экосистемах чувствительных к заморозкам [Hantemirov et al., 2004; Du, Payette, 2007; Gurskaya, 2014; Gurskaya et al., 2016].

Морозобойные кольца в древесине *Pinus longaeva* и *P. aristata* в западной части США встречаются с высокой степенью совпадения с крупными вулканическими извержениями за последние несколько тысяч лет, из-за понижения температуры воздуха в среднем до 1,5°C [Robock, 2000; Timing and climate forcing ..., 2015] под воздействием выбросов вулканического пепла и аэрозолей глобальном масштабе [LaMarche, Hirschboeck, 1984; D'Arrigo et al., 2001].

После крупных вулканических извержений часто наступают годы неурожая, сопровождающиеся различными эпидемиями, приводившими к сокращению прироста населения в Европе в Средние века. А так как в эти же годы могут быть выявлены и морозобойные кольца, логично предположить, что морозобойные повреждения могут быть косвенным маркером неурожая, голода и сокращения населения в средних широтах [D'Arrigo et al., 2001].

#### 1.3.4 Флуктуации плотности древесины годовых колец

Флуктуации плотности древесины в годовых кольцах обычно считаются аномалиями строения, вызванными отклонениями от обычного хода ксилогенеза в течение вегетационного периода. При обычном течении вегетационного периода в средних и высоких широтах камбиальная активность инициализируется один раз в год. Таким образом, в течение одного календарного года формируется одно годовое кольцо. Предельным проявлением флуктуаций плотности являются ложные кольца, когда камбиальная активность может быть полностью прекращена и инициализирована несколько раз за вегетационный сезон. Флуктуации плотности выглядят либо как полоса темноокрашенной поздней древесины внутри ранней древесины (из-за образования клеток, по форме похожих на позднюю древесину), либо как светлая полоса ранней древесины в поздней древесине (из-за образования клеток, похожих на раннюю древесину) (Рисунок 1.4).

Различие между флуктуациями плотности и истинными границами колец не всегда легко идентифицируемо. По мнению некоторых авторов, переход между клетками ранней и поздней древесины на уровне флуктуаций плотности не такой резкий, как на границе

между клетками поздней и ранней древесины у настоящих колец деревьев [Schulman 1938, 1939; Villalba, Veblen, 1996].

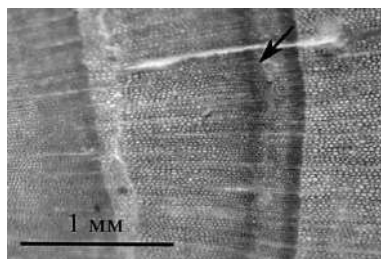


Рисунок 1.4 – Флуктуации плотности у ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.).

Фотография Гурской М.А.

Однако резкость перехода, вероятно, зависит от интенсивности фактора окружающей среды, запускающего формирование флуктуаций плотности [Ecological interpretation ..., 2001]. Идентификация флуктуаций плотности и особенно ложных колец, как самой сильно степени проявления, на основе анатомии древесины сложна и неоднозначна, поэтому для их определения используется перекрестное датирование с устоявшимися эталонными хронологиями.

Флуктуации плотности могут быть классифицированы в соответствии с их положением в слое прироста и морфологическими особенностями клеток ксилемы: 1) ранние, встречающиеся в первой трети годового кольца как клетки, похожие на позднюю древесину в зоне ранней древесины; 2) средние, встречающиеся во второй трети годичного кольца в виде поздне-подобных клеток в ранней древесине; и 3) поздние, встречающиеся в третьей части годичного кольца в виде раннеподобных клеток в поздней древесине [Mon-Lin, McGinness, 1973; Variations of vessel diameter..., 2010; Discrete versus continuous analysis..., 2012; Comparing methods to analyse anatomical..., 2014].

Распределение флуктуаций плотности по высоте ствола обусловлено погодными условиями вегетационного сезона. Длительный сухой период, следующий за длительным влажным периодом, приводит к образованию флуктуаций плотности на протяжении всего ствола. Короткий сухой период, следующий за длительным влажным, приводит к образованию флуктуаций плотности, состоящих из клеток поздней древесины, локализованных в верхних частях ствола и продольных цепочек паренхимных клеток в нижней. В некоторых случаях флуктуации плотности присутствуют только в нижней части ствола и полностью отсутствуют в верхней [Dobbs, 1942; Mon-Lin, McGinness, 1973; Grabner, Wimmer, 2006].

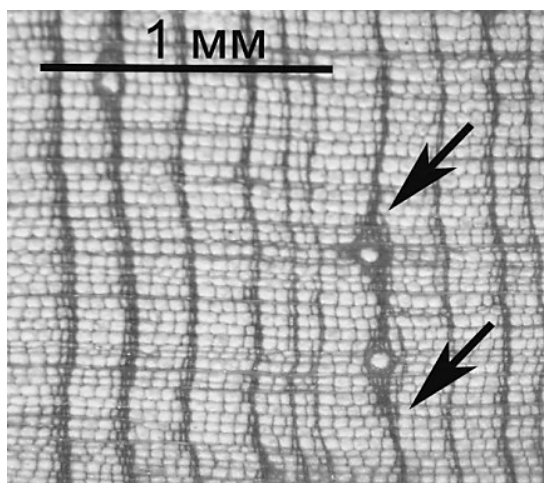
Формирование и структурные свойства флуктуаций плотности зависят от многих факторов, включая генотип дерева, возраст, размер, глубину укоренения, среду обитания, почву, климат, фотосинтетическую активность и т.д. [Intra-annual density fluctuations..., 2016]. Образование флуктуаций плотности может быть вызвано непосредственно изменениями окружающей среды, особенно в осадках и температуре, которые влияют на активность камбия и дифференцировку клеток. Это также может быть результатом ограниченного фотосинтеза из-за дефолиации, вызванной биотическими или абиотическими факторами. Сочетание летней засухи и благоприятных условий в конце лета и начале осени, которые способствуют возобновлению камбиальной активности, является основным механизмом формирования флуктуаций плотности [Plastic response..., 2015]. В высоких широтах таяние вечной мерзлоты способствует водоснабжению деревьев в течение вегетационного периода. Поэтому деревья в субарктической зоне редко формируют флуктуации плотности. Тем не менее, на локально засушливых участках, таких как скалистые или хорошо дренированные песчаные субстраты, или в годы с необычно холодными летними условиями, нехватка воды может возникнуть в течение вегетационного периода и привести к развитию флуктуаций плотности [Ecological interpretation of tree-ring ..., 2001].

Заморозки в течение вегетационного сезона иногда приводят к образованию ложных колец и флуктуаций плотности древесине лиственных и хвойных деревьев и кустарников [Кучеров, 1988; Хантемиров и др. 2000; Glerum, 1975].

В некоторых экосистемах с засушливыми условиями произрастания флуктуации плотности являются «правилем», а не «аномалиями», где они помогают растениям справляться с колебаниями условий окружающей среды.

### 1.3.5 Выпадающие, клиновидные годовичные кольца

Выпадающее кольцо – это годовичное кольцо, которое частично или полностью отсутствует (Рисунок 1.5). Его отсутствие выявляется при перекрестном датировании с рядами абсолютно датированных древесно-кольцевых хронологий [Leuschner, Schweingruber, 1996]. Можно выделить три типа выпадающих колец 1) локально отсутствующие (так называемые клиновидные) кольца; 2) полностью отсутствующие кольца, когда растение не производит древесину нигде вдоль окружности ствола в конкретный год, и 3) непрерывно отсутствующие у основания ствола. Наиболее распространенными являются клиновидные кольца, хотя они часто составляют <1% от общего количества измеренных древесных колец [Continuously missing ..., 2012].



Стрелки указывают на сформированный фрагмент выпадающего годичного кольца

Рисунок 1.5 – Выпадающее кольцо у сосны (*Pinus sylvestris*, L.). Фотография Гурской М.А.

Отсутствие колец вызвано отсутствием камбиальной активности из-за крайне неблагоприятных условий роста. Предложено несколько причин прекращения камбиальной активности, но наиболее часто упоминаются холодный вегетационный сезон, засуха и волны тепла [Europe-wide reduction ..., 2005; Werf et al., 2007; Frequency and variability of missing ..., 2011; Missing and dark rings ..., 2016; St. George et al., 2013; Climate effects on inter-and ..., 2014]. Таким образом, выпадающие кольца могут выступать в качестве индикатора холодного вегетационного сезона [Critical temperatures ..., 2008; Continuously missing ..., 2012] или потепления климата в жарких и засушливых районах [Wils et al., 2011]. У старых деревьев, которые растут в условиях недостаточного освещения и высокой конкуренции, или в результате глубокого охлаждения камбия возле ледников, также выявлены выпадающие кольца [Bräuning, 2006]. Помимо причин окружающей среды, внутренние факторы, такие как возраст дерева, габитус дерева, положение в лесу, а также местные условия и высота взятия образца по стволу влияют на возникновение выпадающих колец [Swetnam, Lynch, 1989; Lorimer et al ..., 1999; Climate effects on inter-and ..., 2014].

Начало производства клеток у старых особей по сравнению с более молодыми было отсрочено, а общая продолжительность камбиальной активности была сокращена на две-три недели [Critical temperatures ..., 2008]. Следовательно, возраст древесных растений, возможно, является фактором, влияющим на время и продолжительность ксилогенеза [Continuously missing ..., 2012]. Однако трудно отличить влияние возраста от влияния размера дерева: в конце зимы более крупные стволы с более толстой корой остаются более холодными в течение более длительных периодов [Maug et al., 2006],

Частота формирования выпадающих колец постепенно снижается снизу вверх у многих видов [Continuously missing ..., 2012]. Вероятно, это обусловлено распределением ауксинов в стволе. В нижней части ствола запас ауксинов, продуцируемых в апикальных меристемах, снижается. Кроме этого, вниз по стволу уменьшается доступность углеводов [Mechanisms of plant survival ..., 2008].

Высота над уровнем моря также влияет на появление феномена отсутствующих колец. Это может быть связано как с уменьшением длительности вегетационного сезона, так и с низкими температурами воздуха и почв в течение всего периода вегетации [Bräuning, 2006; Mayr et al., 2006].

Клиновидные кольца показывают, что камбий может быть частично неактивным по периметру ствола в течение нескольких лет или даже десятилетий, а затем снова стать активным. Все типы выпадающих колец могут встречаться в широком разнообразии видов, форм роста и биомов, что предполагает общую стратегию роста древесных растений [Wilmking et al., 2012].

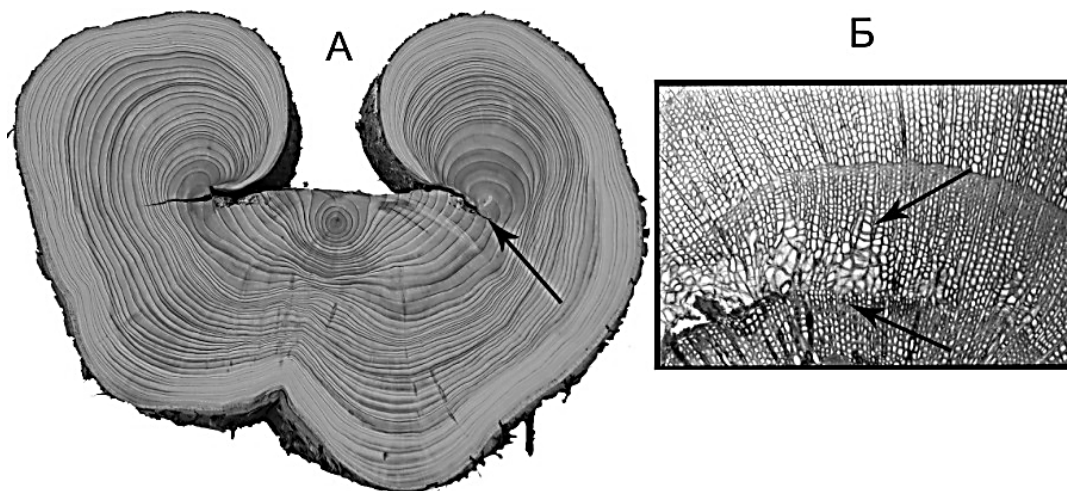
### 1.3.6 Травматические повреждения годичных колец

Древесные растения страдают от травм в течение всей жизни. Повреждения обычно обусловлены травмами, вызванными различными факторами в течение жизни деревьев, например повреждением ветром, льдом, снегом, огнем, объеданием животными коры, ветвей, или неосторожными действиями людей.

Деревья имеют физиологические функции и морфологические структуры для восстановления ран. У хвойных деревьев заживление происходит, главным образом, сохранившимся камбием на краю раны через образование каллусной ткани [Chano et al., 2017]. Апикальные меристемы корней и побегов (включая спящие почки), а также камбий и феллоген производят клетки для новых тканей и органов, кроме этого, живые клетки паренхимы могут развивать новые ткани [Organ regeneration ..., 2009]. Вначале клетки каллуса являются нечеткими паренхимными клетками, но с возрастом они дифференцируются в ксилему, камбий, флоэму и внешнюю кору (Рисунок 1.6). Так формируется травматическая древесина [Neely, 1988].

В травматической древесине обычно присутствуют деформированные трахеальные элементы и волокна с измененным рисунком лигнификации и высокой долей паренхиматозных клеток. Ориентация этих элементов также очень часто, вероятно, из-за измененных механических сигналов и измененного гормонального потока искажается [Chano et al., 2015; Changes in tracheid ..., 2014; Zajaczkowska, 2014]. В ране, образовавшейся у хвойных деревьев во время заживления, обычно присутствуют неправильно

сформированные и неупорядоченные трахеиды, а также обильные травматические протоки смолы [Fahn et al., 1979; Wound-induced traumatic. ..., 2000; Stoffel, 2008; Stoffel, Klinkmüller, 2013]. Эта дезорганизованная ксилема влияет на транспорт воды и питательных веществ, ослабляет деревья и обеспечивают проникновение насекомых, создает места инокуляции для болезнетворных организмов [Neely, 1988; Changes in tracheid ..., 2014].



Стрелки указывают на формирование каллусной ткани

Рисунок 1.6 – Механическое повреждение ствола (*Juniperous communis* L.) (А) и фотография раневой древесины (Б). Фотография Гурской М.А.

Растения не восстанавливают свои ткани непрерывно. Со временем каллусная ткань закрывает раны. Время, необходимое для закрытия мозолистыми тканями, связано с размером раны, видом дерева и энергией дерева. Заживление травм в стволе и ветвях, поражающих камбий и ксилему, может занять несколько лет. Небольшие поранения, полученные деревом весной или летом, могут быть зарастить в течение нескольких недель. Виды деревьев отличаются по скорости закрытия ран, что зависит от их собственной скорости роста [Neely, 1988]. Деление, увеличение и дифференцировка каллусных клеток происходят в одно и то же время года, что и деление, увеличение и дифференцировка камбиальных клеток [Zajęzowska, 2014].

Рост каллуса регулируется базипетальным потоком продуктов в стебле, которые были синтезированы в кроне (листьях) дерева, в основном из углеводов. Химический анализ выявил в травматической древесине присутствие разнообразных полифенольных соединений, включая гидролизуемые танины, проантоцианидины, флаваноновые гликозиды и формилированные соединения хлороглюцинола [Neely, 1988; Zajęzowska, 2014].

Анализ транскрипции генов показал, что повреждение, нарушающее целостность камбия, вызывает полную перестройку транскрипционной программы в камбиальной зоне вблизи травмы. В первые дни радиальный рост прекращается и индуцируется полный набор защитных генов, в основном связанных с биотическим стрессом. Позже камбиальная активность восстанавливается на боковых границах раны, пролиферация клеток идет даже с более высокой скоростью, чем обычное камбиальное деление. Позже некоторые гены, связанные с образованием ранней древесины, включая гены, участвующие в формировании клеточной стенки и факторах транскрипции, значительно экспрессируются, в то время как некоторые гены, связанные с поздней древесиной, репрессируются [Chano et al., 2017; Linking tree growth rate ..., 2019].

После повреждения камбия травматическая древесина формируется в год повреждения ствола и сохраняется до конца жизни дерева. Это свойство используется для реконструкции геоморфологических процессов, таких как сели, лавины и т.д. [Stoffel, 2008; Stoffel, Klinkmüller, 2013].

### 1.3.7 Смоляные ходы и карманы

Смоляные ходы представляют собой канал, по которому переносится смола. Канал – это комплекс секреторных и вспомогательных клеток. Секреторные клетки представляют собой эпителиальные клетки, продуцирующие смолу, сопровождаемые клетками паренхимы. Смоляные ходы чаще всего случайно распределены внутри ксилемы и являются важной частью системы пассивной защиты хвойных деревьев от потенциальных нападений травоядных и патогенных микроорганизмов (Рисунок 1.7) [Wound-induced traumatic ..., 2000].

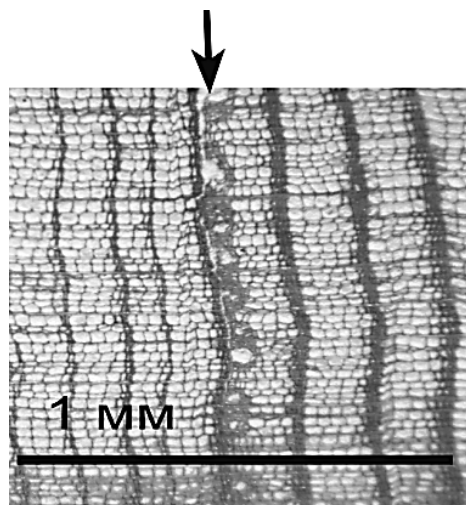


Рисунок 1.7 – Патологические смоляные ходы у лиственницы сибирской (*Larix sibirica*, Ledeb.). Фотография Гурской М.А.

Согласно M.W. Bannan [1936] и E.C. Чавчавадзе [1979] у Pinaceae нормальные осевые и радиальные смоляные ходы могут встречаться у родов *Larix*, *Picea*, *Pinus* и *Pseudotsuga*, формируя сеть каналов. Все не-сосновые хвойные (например, *Taxaceae*, *Cupressaceae*, *Podocarpaceae*, *Araucariaceae*) не имеют эту сеть смоляных ходов в обычной ксилеме и формируют изредка травматические осевые смоляные каналы [Schweingruber, 1996; IAWA list ..., 2004].

При внешнем нарушении образуются травматические осевые и радиальные ходы. Травматические (патологические) смоляные ходы обычно имеют большой диаметр, неправильные очертания. Клетки выстилающего эпителия деформированы, иногда недоразвиты. Выделение смолы ими обычно происходит интенсивно. Появление травматических тангенциальных рядов смоляных каналов всегда является индикатором различных нарушений целостности камбия. После механического нарушения целостности ствола или атаки насекомыми выжившие камбиальные клетки, примыкающие к нарушению, начинают производить плотный, тангенциально ориентированный ряд смоляных ходов, окружающий раненую область [Wound-induced traumatic ..., 2000].

Время реакции на формирование травматических рядов смоляных каналов после механического ранения зависит от вида и также зависит от времени воздействия [Gärtner, Heinrich, 2009]. Фактор, вызвавший нарушение целостности камбия, повлекшее формирование патологических смоляных ходов, не может быть количественно определен с точки зрения физических единиц силы или его природы без дополнительных доказательств (например, скорости ветра после повреждения ветром или размеров лавин или селевых потоков [Wound-induced traumatic ..., 2000]. Поэтому точное датирование механических нарушений с использованием травматических рядов смоляных каналов невозможно без присутствия дополнительных указаний.

### 1.3.8 Креневая (реакционная) древесина

У хвойных деревьев реакционная древесина формируется на нижней стороне наклонной части растения (креневая древесина) или у покрытосеменных деревьев - на верхней стороне (тяговая древесина). Креневая древесина распознается макроскопически по ее темному цвету и характеризуется округлыми трахеидами и толстыми, сильно одревесневшими стенками вторичных клеток с винтовыми полостями и высокими микрофибрилярными углами [Timell, 1986] (Рисунок 1.8).





Рисунок 1.8 – Пример креновой древесины. Фотография Гурской М.А.

Трахеиды креновой древесины характеризуются округлой формой в поперечном сечении, укороченными размерами в длину, повышенным содержанием лигнина в клеточной стенке [Zobel, van Buijtenen, 1989], и в то же время они имеют не лигнифицированный гелеобразный G-слой [Ruelle, 2014], который имеет высококристаллические микрофибриллы, параллельные оси волокна.

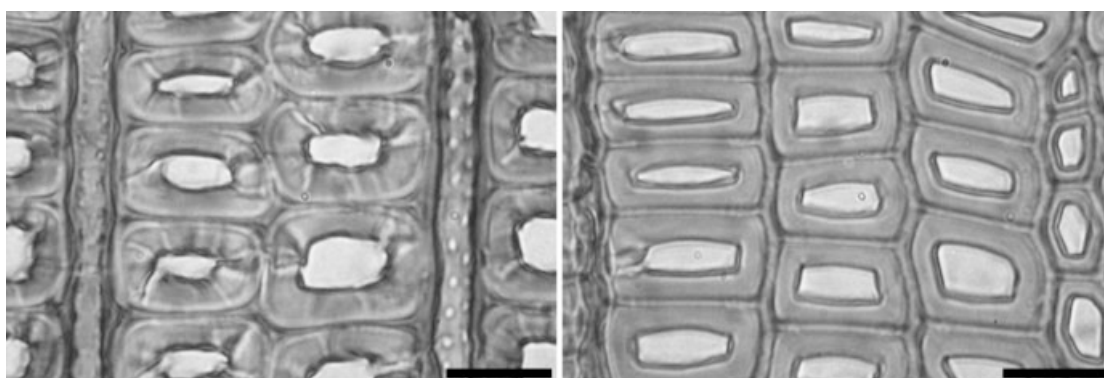


Рисунок 1.9 – Анатомическое строение клеточных стенок креновой древесины *Pinus sylvestris* (слева) и сравнение с противоположной стороной (справа) [Ruelle, 2014]

Формирование креновой или тяговой древесины связано с отрицательным геотропизмом, а не вызвано силами сжатия или растяжения [Чавчавадзе, 1979; Jaccard, 1938; Raven et al., 1999; The biology..., 2014; Ruelle, 2014]. Как только дерево смещается из вертикального положения, на одной стороне ствола образуется креновая или тяговая древесина, что приводит к эксцентричной форме колец [Bamber, 2001; Application of eccentric growth ..., 2013].

Вертикальное положение стволов деревьев обусловлено отрицательным геотропизмом апикальной меристемы, в результате ствол всегда растет против силы тяжести. Центр тяжести по вертикали ствола всегда сбалансирован над корневой шейкой.

Это приводит к формированию вертикального ствола дерева, независимо от того, растет ли дерево на плоской поверхности или на крутом склоне [Tasaka et al., 1999; Morita, Tasaka, 2004]. У наклонного ствола при постоянном росте в высоту центр тяжести смещается вверх, что уменьшает его устойчивость и может привести к вываливанию ствола. Как только дерево длительно наклоняется под действием внешних факторов или механических воздействий (например, из-за геоморфологических процессов, неустойчивого грунта, сильной ветровой или снеговой нагрузки), ствол противодействует этому, создавая креневою или тяговую древесину [Чавчавадзе, 1979; Sinnott, 1952; Wardrop, Dadswell, 1955; Scurfield, 1973; Wilson, Archer, 1977; Donaldson et al., 2004; Gardiner et al., 2014]. Реакционная древесина выполняет функцию поддержания специфичного для вида габитуса дерева, поддерживая базовую ориентацию ветвей после механического напряжения, вызванного внешними (например, снеговая нагрузка) или внутренними (например, размер зависит от веса) силами [Fisher, Stevenson, 1981; Brüchert, Gardiner, 2006].

В экологических и дендрохронологических исследованиях креневая древесина используется для реконструкции геоморфологических процессов, таких как оползни, селевые потоки, уровни воды в озерах, лавины, термокастовые процессы, или даже колебания ледников [например, Этапы развития. ..., 2000; Агафонов и др., 2002; Воронин и др., 2016, Возраст Патомского кратера..., 2020; Арефьев, Зах, 2017; Лехатинов, 2018; Bräuning, 2006; Butler, Sawyer, 2008; Gärtner, Heinrich, 2013].

## 1.4 Заключение

Годичные кольца хвойных деревьев формируются в результате сезонной активности вторичной меристемы – камбия. В каждую фазу ксилогенеза формирующиеся трахеиды чувствительны к факторам окружающей среды, главными из которых являются достаточное количество воды, оптимальная температура, продолжительность фотопериода, доступное количество углерода и других биогенных элементов.

Интегральные параметры годичного кольца, складывающиеся из отдельных трахеид (ширина, максимальная плотность и изотопный состав), зависят как от внутренних, так и от внешних факторов. Для деревьев, произрастающих на северном или верхнем пределах распространения, в настоящее время выполнены достаточно обширные исследования факторов, влияющих на параметры годичных колец. Полученные линейные связи позволили исследователям провести реконструкции климата в прошлом.

Когда же факторы достигают своих экстремально низких или высоких значений, линейные связи, полученные для различных параметров годичных колец, обычно

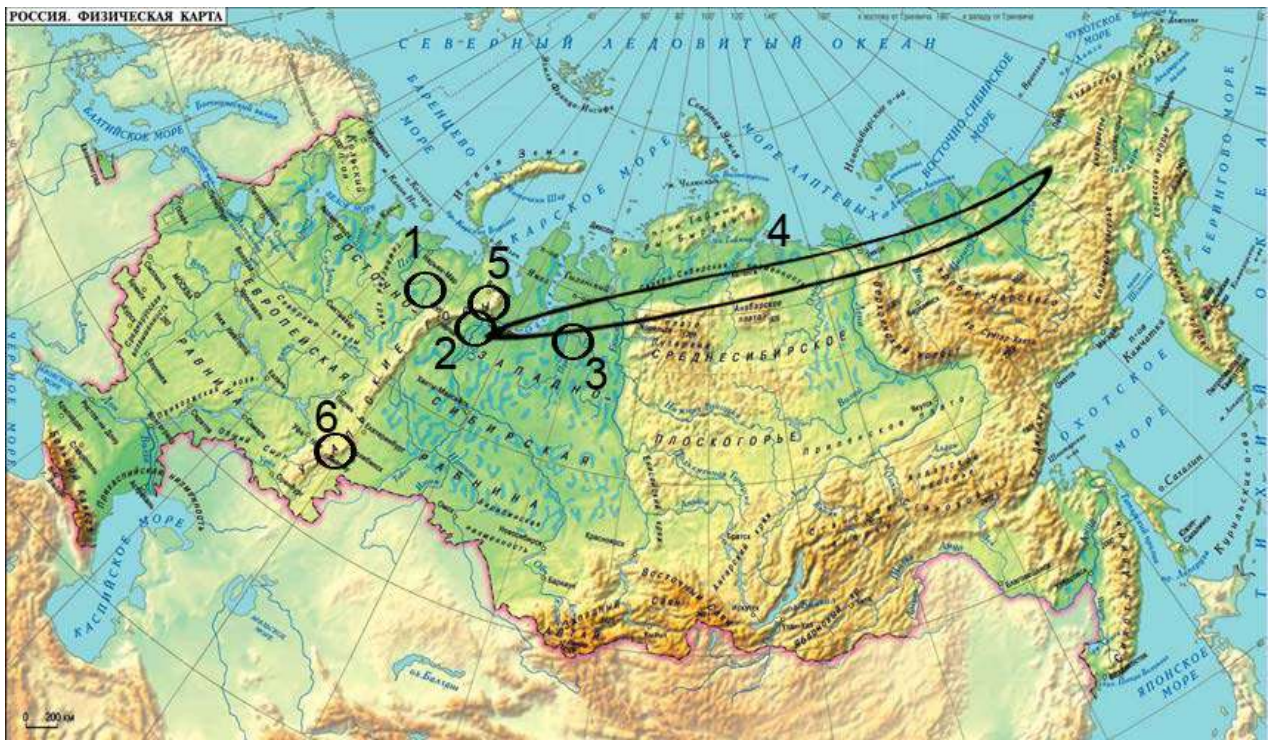
перестают быть линейными, а само строение годичного кольца претерпевает не только количественные, но и качественные изменения в виде аномальных клеточных структур. Аномальные клеточные структуры - это структуры, в которых нарушены правильные регулярные ряды трахеид или созревание трахеид происходит в несвойственную для данного вида трахеид фазу сезонного развития кольца.

Большинство аномальных клеточных структур может быть визуально выявлено в отраженном свете в бинокрулярный микроскоп, за исключением синих колец. Выявление синих колец возможно после двойного окрашивания тонких срезов красителями сафранин и астра блю. Кроме этого, синие кольца являются вариацией строения светлых колец, поэтому в данной работе они не рассматривались как отдельная структура.

Детальные исследования факторов, влияющих на формирование аномальных клеточных структур годичных колец хвойных деревьев, произрастающих в высоких широтах Печорской низменности и Сибирской Субарктики, а также на верхнем пределе в Уральских горах, в настоящее время отсутствуют. Поэтому, основное внимание в этой работе уделено факторам, которые оказывают достаточно сильное влияние на формирование аномальных клеточных структур хвойных деревьев, произрастающих на северном и верхнем пределе распространения. Из внутренних факторов наибольший интерес представляют видовая принадлежность, возраст и морфометрические размеры деревьев. Среди разнообразных внешних факторов можно выделить погодноклиматические факторы, такие как температура воздуха и ее неблагоприятное проявление в период вегетации – заморозки, атмосферные осцилляции и осадки. Для северного и верхнего пределов распространения хвойных деревьев основным лимитирующим фактором является дефицит температуры, поэтому наибольший интерес для исследования представляют аномальные клеточные структуры, которые образуются под влиянием температуры. Физико-географические факторы, гидрологические и почвенные факторы влияют на формирование годичных колец и, соответственно, могут влиять на их анатомическую структуру. Кроме этого, извержения вулканов оказывают прямое и косвенное воздействие на процессы формирования годичных колец.

## ГЛАВА 2. ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ РАЙОНОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

Районы исследования представляют собой северную границу распространения хвойных видов деревьев, произрастающих как на Европейской территории России (Печорская низменность) и в Сибирской Субарктике, а также верхнюю границу распространения хвойных деревьев на Полярном и Южном Урале. В этих районах основные рода хвойных деревьев: сосны, ели, лиственницы и кедра произрастают на пределе распространения (Рисунок 2.1). Чаще всего на северной и верхней границе формируются лесотундровые экосистемы, где деревья формируют притундровые леса, редины, редколесья, встречаются отдельностоящие деревья.



1 – Печорская низменность (сосна обыкновенная); 2 – западный сектор Западной Сибири (Лиственница сибирская, ель сибирская, сосна сибирская (кедр)), 3 – восточный сектор Западной Сибири (Лиственница сибирская, ель сибирская, сосна сибирская (кедр), сосна обыкновенная); 4 – Сибирская субарктика, 5 – Полярный Урал, 6 – Южный Урал

Рисунок 2.1 – Районы сбора образцов, использованные в работе



## 2.1 Северный предел распространения деревьев: Печоро-Сибирская Субарктика

### 2.1.1 Геоморфология, рельеф и гидрография

Печорская низменность (Печорская депрессия) располагается между Тиманским кряжем и Уральскими горами ( $47^{\circ}$ –  $63^{\circ}$  в.д.). В Сибирской Субарктике выделяют три географические зоны. Западная Сибирь находится между Уральским хребтом и рекой Енисей (между  $66^{\circ}$  и  $70^{\circ}$  в.д.), протяженностью в северной части около 800 км. Средняя Сибирь расположена между рекой Енисей и западным макросклоном Верхоянского хребта ( между  $70^{\circ}$ – $125^{\circ}$  в.д.), протяженностью 1600 км. Северо-Восточная Сибирь – территория, расположенная за Верхоянским хребтом до морей Тихого океана, протяженностью 1500 км. В данной работе под Северо-Восточной Сибирью понимается район от Верхоянского хребта до реки Малый Анюй ( $130^{\circ}$ – $163^{\circ}$  в.д.) (Рисунок 2.2).



1 – Печорская низменность, 2 – Западная Сибирь, 3 – Средняя Сибирь, 4 – Северо-Восточная Сибирь

Рисунок 2.2 – Физико-географические зоны Печоро-Сибирской Субарктики

#### 2.1.1.1 Печорская низменность

Печорская низменность – это аккумулятивная равнина, сложенная мезозойскими и кайнозойскими морскими и континентальными осадочными породами, с небольшим

уклоном к северу. Рельеф древних пород, слагающих ее фундамент, очень сложен и состоит из девонских, каменноугольных и пермских пород. Рельеф низменности местами слабохолмистый или полого-увалистый, наиболее расчлененный вблизи рек и в районах конечных морен. Рельеф территории пологохолмистый. Средняя высота ее от 30 до —115 м над ур.м. Равнинность рельефа ведет к слабому стоку поверхностных вод, что ведет к заболачиванию территории, особенно на междуречных пространствах, где формируются низинные заболоченные депрессии. Поверхность низменности дренируется Печорой и ее многочисленными притоками. Реки отличаются спокойным течением и малыми уклонами русла, разделенные на несколько рукавов. Часто речной поток формирует меандры. На склонах хорошо разработанных широких долин развито до шести надпойменных террас. Среди болот находятся озера, большая часть которых не имеет видимого стока. Южная граница распространения многолетней мерзлоты совпадает с северной границей распространения лесных экосистем. На севере средней части Печорской низменности примерно от Полярного круга до 64° с.ш. на юге находится Средне-Печорская северотаежная провинция [Рихтер, 1946; Почвенно-географическое районирование. ...,1962; Леса СССР, 1966].

#### 2.1.1.2 Западная Сибирь

Западно-Сибирская низменность – это верхние аккумулятивные террасы среднеплейстоценовой морской трансгрессии сложенные мезозойскими и кайнозойскими морскими и континентальными осадочными породами. Террасы разработаны водными потоками, зырянским оледенением и характеризуются как сильно заболоченными широкими речными долинами (реки Обь, Полуй, Надым, Таз), так и плоскими сильно заболоченными многоозерными низменностями. Типичный для этих районов грядово-лощинный рельеф в пределах 20-100 м над ур.м. является следствием неравномерной ледниковой аккумуляции и озерно-аллювиальной аккумуляции в понижениях [Почвенно-географическое районирование. ..., 1962; Западная Сибирь ..., 1963]. На северо-западной возвышенной окраине Западно-Сибирской равнины, прилегающей к восточным предгорьям Урала, располагается расчлененная денудационная равнина на горизонтально залегающих кайнозойских породах, перекрытых маломощной толщей кварцевых песков [Урал ..., 1968].

Равнинность рельефа при наличии торфоглинистых грунтов на сплошном слое вечной мерзлоты обуславливает малый сток поверхностных вод, что способствует появлению многочисленных озер и приводит к сильной заболоченности. Многоозерные низменности сложены флювиогляциальными и морскими отложениями. Степень

дренированности территории невелика. Процессы заболачивания в подзоне редколесий идут повсеместно, везде они сопровождаются сильным промерзанием грунтов [Почвенно-географическое районирование. ..., 1962; Западная Сибирь ..., 1963; Физико-географическое..., 1973].

Широко развиты мерзлотные процессы и формы мерзлотного рельефа. Мощность многолетних многолетнемерзлотных пород колеблется от 140 до 340 м. Глубина сезонного оттаивания не превышает 50-100 см [Западная Сибирь..., 1963; Голубчиков, 1996].

### 2.1.1.3 Средняя Сибирь

Северная граница распространения хвойных деревьев в Средней Сибири проходит по плато Путорана на западе, Котуйскому и Анабарскому плато на востоке [Геокриология..., 1989; Средняя Сибирь...,1964]. Плато Путорана — уникальное образование, высотой до 1000-1500 м, сформированное щитовыми вулканическими излияниями мезозойского времени. Формы рельефа – лавовые и пласто-трапповые плато, уплощены, выровнены и перемежаются глубокими ущельями и узкими долинами рек. Западные и северные склоны обрываются крутым уступом, а восточные и южные склоны более плавные [Пармузин, 1964]. Рельеф достаточно однообразный, плоский, несмотря на большую высоту над уровнем моря.

Восточнее плато Путорана находится Анабарское плато высотой до 905 м. Древняя архейская платформа, сложена кристаллическими сланцами и гнейсами, интрузиями гранитов и основных пород. Межгорные котловины заполнены валунными и галечными отложениями, много древних морен [Средняя Сибирь ...1964; Голубчиков, 1996]. Пойма реки Лена – аккумулятивная низменная равнина, принадлежащая древней структуре Сибирской платформы.

На севере Средней Сибири находятся крупные реки, такие как Енисей, Пясины, Хатанга, Лена. Сток большинства рек Средней Сибири направлен на север в Карское море и море Лаптевых. Многие реки зимой промерзают до дна. Крупные равнинные озера преимущественно ледникового происхождения, крупных термокарстовых озер мало. Горные озера находятся в крупных тектонических разломах и отличаются большой глубиной.

### 2.1.1.4 Северо-Восточная Сибирь

Северо-Восточная Сибирь расположена на крайнем северо-востоке Евразии на стыке трёх литосферных плит – Евразийской, Северо-Американской и Тихоокеанской. Современный рельеф Северо-Восточной Сибири является молодым, выраженным горными

системами, кряжами, нагорьями, плоскогорьями, приморскими и межгорными равнинами и характеризуется разнообразным строением, происхождением и возрастом. В рельефе сочетаются древнеледниковые формы и современные горные ледники, глубокие террасированные долины с многочисленными термокарстовыми озерами. Наиболее распространены мезозойские складчатости, палеозойские срединные массивы, кайнозойские коры выветривания, обильны карстовые озера. В конце мезозоя территория испытала пенепленизацию. Широко распространены процессы выветривания.

Крупные элементы орографии – это Верхоянская горная цепь, горная цепь Черского, Яно-Оймяконское нагорье, Алазейское плоскогорье и Яно-Колымская низменная равнина [Голубчиков, 1996].

Северная часть Верхоянского хребта – это складчатые горы антиклинального типа, высотой до 2300 м над ур.м. Западный макросклон Верхоянской горной цепи имеет крутые склоны, обрывающиеся к реке Лена, а восточные макросклон – более пологий. Горная цепь Черского представляет собой сложную орографическую систему цепей складчатоглыбовых гор, высотой до 3000 м над ур.м., сформировавшихся в мезозой.

Яно-Оймяконское нагорье сформировалось в результате поднятия Верхоянского хребта и горных цепей Черского. Рельеф – однообразные гряды, кряжи. На территории нагорья находится Оймяконская впадина – чашеобразное понижение до 550 м над уровнем моря. Впадина имеет заболоченное днище, которое со всех сторон окружено высокими горными хребтами, что ведет к формированию особого климатического режима.

В основании Алазейского плоскогорья лежат протерозойские гнейсы, перекрытые девонскими вулканогенно-осадочными и юрскими туфогенными отложениями. Поверхность сложена осадочными породами с массивами гранитов и сиенитов, что является относительно молодым образованием, с преобладающими высотами 200-400 метров.

Восточно-Сибирская низменность (Яно-Колымская низменная равнина) состоит из Яно-Индигорской низменности и Колымской низменности, разделенных рекой Колыма. Сформировалась в конце плиоцена – начале четвертичного периода. Они сложены различного рода морскими, речными и озёрными отложениями с высоким содержанием ископаемого льда. Средняя высота над уровнем моря 30–100м, местами возвышаются кряжи из коренных горных пород. К особенностям местного рельефа относятся термокарстовые западины (аласы) с озёрами и болотами, бугры пучения.

Развита почти сплошная многолетняя мерзлота, а также ископаемый лед и гигантские наледи – тарыны. Ледники формируются редко, так как при резкоконтинентальном климате снега выпадает мало, а дождей, размывающих снег,

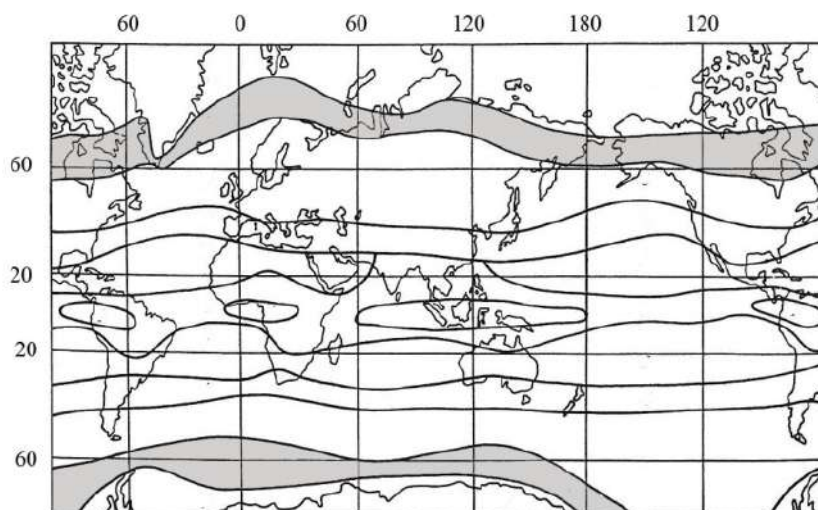


больше. В результате снега накапливается мало. Ледники в горах формируются благодаря ветрам, которые перемещают сухой и подвижный снег с вершин в глубокие затененные долины.

Реки относятся к восточносибирскому типу: питаются за счет таяния снежного покрова и могут промерзнуть до дна в течение зимнего периода [Гвоздецкий, 1968] Самые крупные реки – Колыма, Индигирка, Яна. Горные реки формируют конусы выноса, которые имеют большое значение в рельефообразовании и формировании биоты за счет наличия талых вод и отепления грунтов. В результате верхняя граница многолетнемерзлых грунтов находится глубже, чем где-либо в других местах, создавая благоприятные условия для питания и роста деревьев [Якутия 1965; Пармузин, 1979].

### 2.1.2 Климатические условия

Согласно климатическому районированию Земного шара район исследования относится к континентальной области субарктического пояса (Рисунок 2.3).



Серым цветом выделена зона субарктического климата

Рисунок 2.3 – Схема климатического районирования по Алисову [1968].

Общим глобальным фактором субарктического пояса, определяющим его климатические особенности, является количество поступающей солнечной радиации и ее распределение в течение года. Наибольшая продолжительность солнечного сияния наблюдается в июле (305 часов), а в декабре она минимальна и составляет 0 ч. Продолжительность полярного дня в лесотундровом поясе составляет около 23 суток. Отношение наблюдающегося солнечного сияния к возможному при безоблачном небе

составляет в июле 46%, а в декабре – 1%. В среднем за год облачность снижает число часов солнечного сияния на 70%. Летом в составе суммарной радиации преобладает прямая, в пасмурные дни увеличивается роль рассеянной радиации. В декабре и январе вклад прямой радиации в суммарную отсутствует, основное значение имеет рассеянная радиация. Зимой альbedo поверхности составляет до 80%, а летом и осенью 13-17% [Алисов, Полтараус, 1962].

#### 2.1.2.1 Север Печорской низменности

Климат Печорской низменности континентальный. Территория находится под перемежающимся воздействием масс воздуха, поступающих с запада (с Атлантического океана), с севера (с Арктики, Баренцева моря) и с востока (из Сибири). Наибольшее значение для климата имеет западный перенос влажного воздуха и воздействие Северо-Атлантической осцилляции. С поступлением влажного воздуха связана теплая и влажная погода зимой и тоже влажная, но прохладная летом.

Существенным фактором, определяющим климатические условия региона, являются особенности распределения солнечной радиации. Общий радиационный баланс положительный, он изменяется от 30 ккал/см<sup>2</sup> на юге до 18 ккал/см<sup>2</sup> на севере. Среднегодовая величина суммарной (прямой и рассеянной) радиации уменьшается от 80 ккал/см<sup>2</sup> в северных таежных районах до 60-65 ккал/см<sup>2</sup> на побережье Баренцева моря. Только в мае и июне в разгар полярного дня месячные суммы солнечной радиации несколько увеличиваются к северу. Облачность трансформирует распределение радиационного тепла, рассеивая в северных регионах до 90% поступающей радиации, что значительно сокращает продолжительность солнечного сияния и определяет большую роль рассеянной радиации. Самая малая облачность наблюдается в период наиболее длинного дня. Зимой облачность препятствует уходу тепла, излучаемого Землей, что способствует более мягким зимним условиям по сравнению с Сибирской субарктикой. Альbedo поверхности изменяется в течение года, отражая до 15% подающей радиации в лесах летом и до 90% зимой.

По данным метеостанций Печора и Усть-Уса средняя годовая температура воздуха достигает -2,5°С температура января составляет -18°С, а июля – 15°С. Число дней с температурой выше 0°С достигает 150 дней, тем не менее вегетационный период относительно короткий, длится 80-100 дней, начинаясь в среднем со второй декады июня и заканчиваясь в третьей декаде августа. В течение года выпадает до 500 мм осадков, причем около 300 мм приходится на теплое время года (май-сентябрь). Испаряемость – около 300 мм, относительная влажность высокая (80-85%), но летом относительная влажность

снижается до 65-75%. Число дней с туманами около 40. Первый снежный покров отмечается в сентябре, но устанавливается 20-25 октября, а разрушается 20 мая в южной части района и 1 июня на севере, сохраняясь 210-220 дней и достигая высоты 65-75 см. Снежный покров предохраняет землю от глубокого промерзания, поэтому прерывистая многолетняя мерзлота отмечается только в тундровой зоне. Зимой в лесных районах температура почвы на глубине до 0,5 м не понижается ниже 0°, глубже переходя в положительную, средние годовые температуры почвы выше средних годовых температур воздуха.

Зима продолжительная и многоснежная, ветер имеет обычно юго-западное направление. Морской воздух формирует слабо морозную, пасмурную погоду, иногда с небольшими осадками. С приходом холодного континентального воздуха с востока устанавливается тихая, морозная, малооблачная погода. В конце зимы преобладают арктические вторжения с малооблачной, холодной погодой. Весна короткая, неустойчивая.

Лето короткое, прохладное, с пасмурной, нередко дождливой погодой, на долю которой приходится 20–25% времени. Относительная влажность воздуха даже в середине дня превышает обычно 50%. Прохождение циклонов с запада сопровождается понижением температуры, сильными меняющимися ветрами, значительной облачностью и частыми дождями. Жаркие дни крайне редки. Ветры в летние месяцы чаще всего северных румбов. В конце августа увеличивается влияние арктического воздуха, вторжения которого сопровождаются заморозками, а в конце осени – установлением морозной погоды. Осень непродолжительная [Рихтер, 1946].

#### 2.1.2.2 Север Западной Сибири

На формирование климата севера Западной Сибири оказывают влияние поступление теплых воздушных масс из Атлантики, защищенность территории с запада хребтами Полярного Урала и отсутствие защищенности с севера, востока и юга. Как следствие такой открытости в течение всего года наблюдается глубокое проникновение холодного арктического воздуха на континент, а открытость с юга способствует свободному выносу прогретого умеренного воздуха с юга на север. Отсутствие защищенности способствует свободному воздухообмену и преобладанию меридиональной формы атмосферной циркуляции, что вызывает особо резкие колебания температуры. Континентальность климата возрастает на восток [Западная Сибирь. ..., 1963]. Период с положительным радиационным балансом составляет 5-6 месяцев. Максимальные значения радиационного баланса наблюдаются в июне-июле (74-77 ккал/см<sup>2</sup>), минимальные – в ноябре - декабре (9,5-9,7 ккал/см<sup>2</sup>) [Климат. ...,1991].

Самый теплый месяц года в этом районе – июль (15°C), самый холодный – январь (-25°C). Период со средней суточной температурой выше 0°C составляет 132 дня, выше 4°C – 99 дней. Годовая амплитуда температуры около 60°C (Таблица 2.1). Минимальная продолжительность безморозного периода составляет 30 дней, максимальная – 130 дней. [Климат..., 1991]. При небольшой сумме положительных температур воздуха в течение летнего периода, сумма температур деятельной поверхности оказывается выше на 40% [Природа. ..., 1995].

Вегетационный сезон начинается в середине июня. Средняя многолетняя дата последнего весеннего заморозка наступает 10 июня, самая поздняя дата последнего заморозка была зарегистрирована 28 июля. Ранние осенние заморозки в среднем регистрируются 7 сентября, самая ранняя дата их наступления – 15 августа. Большое количество тепла, затрачиваемое на таяние снега, льда и прогрев почвы, ведет к уменьшению амплитуды суточного хода температуры.

Таблица 2.1 – Некоторые характеристики термического режима Западной Сибири за период с 1900 по 2020 гг.

Параметр	Январь	Июль
Средняя минимальная температура воздуха	-29,3	+10,2
Средний из абсолютных минимумов, °C	-53,8	-0,03
Средняя максимальная температура воздуха, °C	-20,7	+19,7
Средний из абсолютных максимумов, °C	1,3	31,9

Годовое количество осадков составляет около 400 мм в год. Максимум осадков наблюдается в августе и составляет в среднем 60-61 мм. Характерной чертой осадков является их малая интенсивность. Относительная влажность воздуха характеризуется довольно высокими значениями. Максимум относительной влажности наблюдается осенью (83-85%), а минимум приходится на июнь-июль (71–72%). Дней с низкой относительной влажностью наблюдается 1-2 в течение лета. Высокая влажность воздуха способствует частому образованию туманов. Туманы часты и составляют около 60 дней в году. Максимальную повторяемость имеют туманы, сохраняющиеся в течение периода не более 4 ч. Ливневые осадки с грозами наблюдаются лишь 2-5 раз за лето [Климат. ..., 1991].

Устойчивый снеговой покров залегает с первой декады октября и разрушается в последнюю декаду мая. Мощность снежного покрова в поле достигает 30 см. Тем не менее для всей территории характерно неравномерное залегание снежного покрова. В течение

года метели наблюдаются с августа по июнь, число дней с метелью составляет 51. Из всех видов изморозевых отложений наиболее часто наблюдается кристаллическая изморозь, число дней с которой составляет 75. Грозы редки, наиболее часто бывают в июле-августе и имеют исключительно фронтальное происхождение и зависят от вторжения холодных масс воздуха [Орлова, 1962].

В годовом ходе режима ветра отчетливо проявляется муссонообразный характер, с преобладанием зимой южных и юго-западных ветров, летом – северных и северо-восточных. Средние годовые скорости ветра составляют 4,2 м/с. В годовом ходе наибольшие значения скорости ветра отмечены в мае – июне. Максимальная скорость ветра составила около 40 м/с, а в летние месяцы около 30 м/с. Суточный ход скорости ветра выражен хорошо в теплое время года и менее четко в холодное. Летом скорости ветра днем по сравнению с ночью увеличиваются на 1,0-1,8 м/с [Климат. ..., 1991].

### 2.1.2.3 Север Средней Сибири

Для севера Средней Сибири характерен резкоконтинентальный климат. Средняя Сибирь в силу своего географического положения характеризуется разнообразием климата. Западная часть севера Средней Сибири (до р. Котуй) подвергается влиянию атлантического сектора Арктики, восточная часть – более сухая. Условно границу между западным и восточным сектором Средней Сибири можно провести по рекам Котуй и Хатанга. Количество приходящей солнечной радиации в июне и июле сопоставимо с субтропическим поясом (15-16 ккал/см<sup>2</sup>) и ничем не лимитирует развитие растительности [Ары-Мас, 1978]. Основной циркуляционный процесс – это приток Арктического воздуха и трансформация его в континентальный.

На севере Средней Сибири наблюдается повышенная циклоническая активность. В холодное время года наблюдается сильное влияние азиатского антициклона и его отрогов. Горные массивы плато Путорана ведут к отклонению циклонических масс к северу, что обуславливает большое накопление снежных масс в западном секторе.

Июль – самый теплый месяц, на западе средние многолетние значения составляют 14°C, а января -29°C, амплитуда между минимальной и максимальной температурой составляет в среднем 60°C. Период со средней суточной температурой выше 0°C составляет около 100 дней, а выше 4°C – 80 дней. В восточном секторе температура июля 13°C, января -36°C, амплитуда температуры достигает 95°C. Период со средней суточной температурой выше 0°C составляет около 80 дней, а выше 4°C – около 70 дней (Таблица 2.2). Вегетационный сезон начинается в середине июня. Средняя многолетняя дата последнего весеннего заморозка наступает 15 июня. Заморозки возможны в течение всего

лета. Минимальная продолжительность безморозного периода на севере Средней Сибири составляет 15 дней, а в среднем достигает 60 дней. На западе устойчивые морозы начинаются 13 октября, а на востоке 5 октября. Западный сектор характеризуется более влажным климатом (300–400 мм осадков в год). В районе плато Путорана количество осадков возрастает до 600 мм. Наибольшее количество осадков приходится на июль и август. Грозы очень редки. Восточный сектор отличается более высокой континентальностью – меньшим зимним и общегодовым количеством осадков (200–300 мм в год), более холодными зимами и более коротким теплым периодом. Восточнее рек Хатанги и Нижней Таймыры зима более устойчивая и тихая, менее облачная [Пармузин, 1964]. Относительная влажность воздуха составляет 71–77%, туманы часты, и составляют около 60 дней в году. Часто наблюдается кристаллическая изморозь.

Таблица 2.2 – Некоторые характеристики термического режима севера Средней Сибири за период с 1900 по 2020 гг.

Параметр	Западная часть		Восточная часть	
	Январь	Июль	Январь	Июль
Средняя минимальная температура воздуха, °С	-33,1	9,4	-40,4	8,2
Средний из абсолютных минимумов, °С	-56,2	-0,7	-60,0	-1,6
Средняя максимальная температура воздуха, °С	-0,06	18,9	-3,2	18,2
Средний из абсолютных максимумов, °С	-24,2	33,8	-32,0	35,1

Устойчивый снежный покров формируется в начале октября, а сход снега происходит в середине мая. Число дней со снежным покровом достигает 250 дней в году. Задержка схода снега и наступления теплого сезона в верхнем поясе плато может достигать 3-х недель, настолько же раньше он и заканчивается. Наибольшей мощности снежный покров достигает в январе, достигая 30–40 см, что не предохраняет почву от промерзания. В лиственничных редколесьях происходит накопление более мощного снежного покрова. При небольшой мощности снежного покрова в первую половину зимы грунты сильно промерзают, что ведет к формированию слоя вечной мерзлоты мощностью до 500 м. Глубина сезонного протаивания вечной мерзлоты достигает до 2–2,5 м на песчаных террасах рек, но в основном колеблется от 0,4 м до 1 м [Ары-мас, 1978].

Зимой преобладают ветра южных и юго-западных румбов. Летом – северных и северо-восточных. Скорость ветра до 49 м/сек, число дней с сильным ветром 50–144.

Метели наблюдаются в среднем 60-100 дней в году [Пармузин, 1964; Средняя Сибирь, 1965].

#### 2.1.2.4 Северо-Восточная Сибирь

Климат севера Восточной Сибири экстроконтинентальный, его характер определяется больше радиационными факторами, а не циркуляционными. В мае субарктическая зона получает самое большое в году количество солнечной радиации – более 16 ккал/см<sup>2</sup>, но большая часть тепла солнечных лучей отражается от почти еще сплошного снежного покрова. Циклоны редки зимой. Приноса теплого и влажного воздуха извне не происходит почти всю зиму, дующую здесь в среднем 7,5 месяца. Сухой весенний воздух способствует потере тепла излучением.

Зимой средняя температура января составляет около -35 °С. В Верхоянске отмечены одни из самых низких температур на Земле — ниже -67 °С. Лето короткое со средней температурой июля около 11°С, в отдельные дни послеобеденная жара может достигать до 35°С. В июне-июле происходит сильный нагрев поверхности [Пармузин, 1969] Амплитуда годовой температуры достигает 90°С (Таблица 2.3).

Таблица 2.3 – Некоторые характеристики термического режима севера Восточной Сибири за период с 1900 по 2020 гг.

Параметр	Январь	Июль
Средняя минимальная температура воздуха, °С	-39,7	6,8
Средний из абсолютных минимумов, °С	-56,1	-1,1
Средняя максимальная температура воздуха, °С	-32,1	16,6
Средний из абсолютных максимумов, °С	-5,7	33,6

Начало теплого периода сопровождается частыми заморозками, которые прекращаются в среднем к концу первой декады июня, а вновь начинаются с середины августа. Вегетационный сезон начинается в южной лесотундре во второй половине мая (метеостанция Верхоянск), а в северной – в первой половине июня (метеостанция Казачье). Безморозный период длится в среднем 60 дней. Южные склоны хребтов увлажнены больше, чем северные из-за прогревания поверхности почвы и таяния многолетней мерзлоты.

Среднегодовое количество осадков невелико – 150-200 мм. Более  $\frac{2}{3}$  их годовой суммы выпадает за теплый период – с мая по сентябрь (в среднем около 105 мм). В горах количество осадков существенно больше, особенно в октябре и апреле. Например, на

склонах Верхоянского хребта количество осадков достигает до 700 мм в год. Особенностью климата является абляция снежного покрова – высокая испаряемость снега до перехода суточной температуры через 0°C.

Многочисленные источники в бассейнах крупных рек по склонам долин, служат причиной распространения гигантских наледей (тарынов). Объемы льда таких наледей от 10 до 200 млн. м<sup>3</sup>. Они продолжают нарастать, даже если река промерзла до дна. За лето гигантские наледы не успевают растаять. На их поверхности отлагается белый, мучнистый, в основном карбонатный осадок. В равнинной части таких наледей не бывает.

Относительная влажность воздуха летом невелика. В мае – июне в Индигиро-Колымской низменности и в горах она составляет 50–55%, в Верхоянске – 46%, что близко к коэффициентам влажности полупустыни.

На территории летом преобладают ветры северных румбов, а в южной части – восточные, юго-восточные и юго-западные. Зима здесь имеет самое большое число дней с туманами в году. Туманы образуются при затишьях и больших морозах. Сильные грозы часты по сравнению с расположенными западнее районами [Якутия, 1965].

### 2.1.3 Почвы

Вся территория Печоро-Сибирской Субарктики расположена в зоне преобладания осадков над испарением, что ведет к выносу растворимых веществ к уровню грунтовых вод. Интенсивность промывания почв зависит в значительной мере от рельефа и механического состава грунтов. На склонах как поверхностный, так и грунтовой сток более энергичен, поэтому и промывание почв происходит быстрее, чем на плоских водоразделах или понижениях рельефа. В результате, вся территория района исследования располагается в пределах двух почвенных зон: зоны тундровых поверхностно-глеевых почв и зоны лесных подзолистых почв.

Зональные глеевые почвы почти не разделяются на генетические горизонты, кроме светлоокрашенного гумусового слоя, резко отделяющегося от нижележащего однородного по окраске, близкой к материнским породам. Почвенное выветривание идет слабо, на что указывает мизерное присутствие илистой фракции. Почвы бедны гумусовыми и фульвокислотами и микроорганизмами [Пармузин, 1979, Поздняков, 1986 Геокриология СССР, 1989].

В субарктических экосистемах Сибири низкие температуры и малое количество осадков в зимний период, а также короткий теплый период ведут к формированию многолетней мерзлоты [Поздняков, 1986]. На территории Печорской низменности



многолетняя мерзлота чаще отсутствует или формирует отдельные острова мерзлоты (Рисунок 2.4).

Почвы Сибирской Субарктики расположены в зоне длительной сезонной или многолетней мерзлоты, где протекают процессы криотурбации и солифлюкции, ведущие к образованию специфических форм рельефа. Здесь происходит надмерзлотная регенерация гумуса, выражающаяся в накоплении органических веществ на поверхности мерзлоты, так как мерзлота является водоупором. Характерна физиологическая засуха – прекращение подтягивания влаги из надмерзлотных горизонтов к корнеобитаемому слою из-за разрыва капилляров слоями льда [Геокриология СССР, 1989].



А – островное распространение (<50%); Б – прерывистое (50-90%) распределение; В – сплошное распределение (>90%); Г – зона сезонного промерзания [Геокриология СССР, 1989]

Рисунок 2.4 – Зоны с наличием многолетней мерзлоты.

Общими факторами почвообразования в районах многолетней мерзлоты являются малая емкость биохимического круговорота, поверхностное поступление опада, быстрое выщелачивание при медленном разложении, остаточное накопление грубого гумуса на поверхности почв, повышенная кислотность субстрата. Присутствие мерзлоты на небольшой глубине отражается на тепловом и водном режиме всей почвенной толщи. Значительная часть тепла, приходящего весной и летом, уходит на нагревание мерзлого слоя, следовательно, часть радиационного баланса, проникающего в почвогрунт, снижает долю тепла, которая могла бы пойти на дополнительное прогревание деятельного слоя [Геокриология СССР, 1989].

Максимальные мощности мерзлоты находятся на кристаллических щитах, горах, а наименьшие – в районах рыхлых осадочных пород, межгорных котловинах, долинах.

Велико обогревающее действие вод на многолетнемерзлые грунты. Под крупными реками и озерами залегают талые грунты. Мощность таликов зависит от интенсивности циркуляции воды [Пармузин, 1979; Геокриология СССР, 1989].

Основным изолирующим слоем, который регулирует поступление тепла в почву, является видовой состав, структура и сомкнутость напочвенного покрова. Растительный покров, в частности мох и торф, защищает мерзлоту от таяния. Температурный режим верхних горизонтов почв зависит от сомкнутости и ажурности полога древостоя, т.е. от поступления солнечной радиации к деятельной поверхности. Многие редколесья обладают низкой сомкнутостью (0,1–0,3), что не препятствует поступлению тепла к деятельному слою [Леса..., 1997].

#### 2.1.3.1 Север Печорской низменности

Материнские подстилающие породы Печорской низменности скрыты под толщей рыхлого аллювия различного происхождения: ледникового, морского, озерного, речного, которые в результате и служат материнскими породами. Особенно широко распространены так называемые покровные суглинки, а также речные и озерные пески, слагающие террасы и песчано-глинистые отложения пойм рек. Почвы имеют высокую кислотность из-за накопления в почвах остатков органических кислот. Основные типы почв – песчаные и песчано-суглинистые, на моренных равнинах суглинистые валунные [Национальный атлас почв ..., 2011] (Рисунок 2.5). Встречаются подзолы на песках и глеево-подзолистые почвы на суглинках, в низинах глеево-торфянистые и торфяные почвы. Под северными хвойными лесами формируются типичные подзолистые почвы [Рихтер, 1946].

#### 2.1.3.2 Север Западной Сибири

Почвы Западно-Сибирской Субарктики формируются на многократно переотложенных наносах, в результате сочетания процессов оглеения и криогенеза. В морфологии почв повсеместно отмечаются признаки криогенных процессов: смещение, выгибание, погребение горизонтов, трещины в минеральной толще, заполненные торфом и растительными остатками, вымораживание камней и щебенки, отрыв органогенных горизонтов от минеральной толщи почвы. Оттаявшие горизонты находятся в тиксотропном состоянии, продолжительность которого наибольшая в суглинистых почвах.

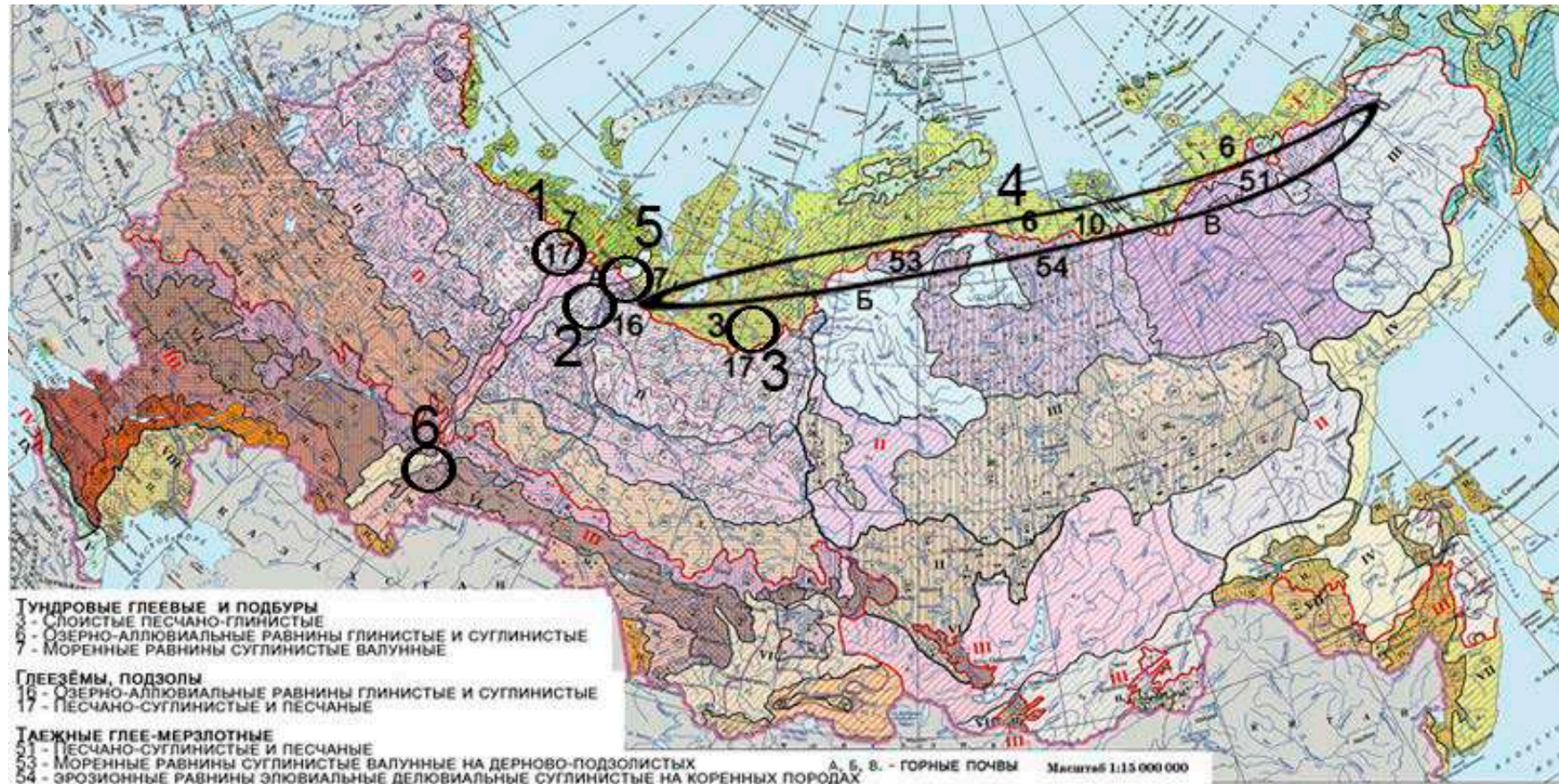


Рисунок 2.5 – Основные типы почв по Национальному атласу почв Российской Федерации, 2011 (сохранена принятая в атласе кодировка).

Тундровые глеевые и подбуры: 3 – Слоистые песчано-глинистые; 6 – Озерно-аллювиальные равнины глинистые и суглинистые; 7 – Моренные равнины суглинистые валунные. Глеезёмы, подзолы: 16 – Озерно-аллювиальные равнины глинистые и суглинистые; 17 – Песчано-суглинистые и песчаные. Тажные глее-мерзлотные: 51 – Песчано-суглинистые и песчаные; 53 – Моренные равнины суглинистые валунные на дерново-подзолистых; 54 – Эрозионные равнины элювиальные делювиальные суглинистые на коренных породах. А, Б, В – горные почвы

В Западно-Сибирской Субарктике мерзлота имеет два слоя. Нижний слой – древние мерзлотные процессы, над которыми находится слой талых грунтов и верхний 10–15 метровый слой современного подземного оледенения. Широко распространена крупносетчатая, крупнослоистая криогенная структура [Западная Сибирь ..., 1963].

Степень дренированности территории невелика. Процессы заболачивания в подзоне редколесий идут повсеместно. Гидротермический режим и состав растительности субарктики обуславливают накопление на поверхности почвы слабо минерализованного органического вещества почвы.

Зональные почвы в Западно-Сибирской Субарктике это тундровые глеевые почвы на моренных равнинах, южнее находятся моренные суглинистые валунные, песчано-суглинистые и песчаные глеезёмы и подзолы (Рисунок 2.5) На песчаных и супесчаных субстратах распространены разновидности подбуров: глеевато-слабоподзолистые, подзолистые, иллювиально-железистые, охристые-элювиально-глеевые, подзолисто-элювиально-глеевые. Почвы кислые, бедны элементами питания и микроорганизмами. Широко распространены болотные почвы. В лесотундре низовьев р. Оби на плакорах, сложенных супесчаными и слоистыми супесчано-суглинистыми отложениями, преобладают глееватые подзолистые иллювиально-гумусовые почвы. В низинах при отсутствии дренажа развиваются болотные почвы. На тяжелых породах формируются тундровые глеевые неоподзоленные и тундровые остаточные-глеевые почвы. На легких отложениях формируются тундровые слабogleевые иллювиально-малогумусовые почвы. К понижениям между увалами приурочены тундрово-болотные почвы [Западная Сибирь ..., 1963]. Глеево-подзолистые иллювиально-железисто-гумусовые почвы формируются в условиях кратковременного избыточного увлажнения и контрастного окислительно-восстановительного режима. После оттаивания сезонной мерзлоты почвы имеют промывной водный режим. В почвенной толще, оглиненной по сравнению с породой, происходит элювиально-иллювиальное перераспределение ила и физической глины. [Западная Сибирь ..., 1963; Пармузин, 1979].

### 2.1.3.3 Север Средней Сибири

Толщина многолетней мерзлоты на севере Средней Сибири в среднем составляет 300–400 м, достигая местами толщины в 1500 м. Почвы пронизаны линзами льда. Малые формы рельефа формируются термокарстовыми процессами. Широко распространены процессы солифлюкции, даже на малых уклонах наблюдается «пьяный лес». Летом мощность оттаявшего деятельного слоя достигает 0,2–1 м. На равнинных пространствах развит полигонально-бургистый западинно-мерзлотный микрорельеф. Широко развиты



морозобойные трещины и полигональные грунты. Наблюдается гумусированность по всей толще почвенного горизонта, низкая степень оглеения. Почвы имеют щелочную и слабощелочную реакцию. В листовенных редколесьях криогенный массообмен снижен, здесь на супесчаные и суглинистые породах формируются таежные глеево-мерзлотные почвы.

Встречаются суглинистые валунные почвы, мерзлотно-таежные почвы и эрозионные равнины, а также элювиально-делювиальные суглинистые на коренных породах [Средняя Сибирь, 1964] (Рисунок 2.5).

#### 2.1.3.4 Северо-Восточная Сибирь

Верхояно-колымская лесотундра не имеет монолитно-мощных мерзлых грунтов, как в Средней Сибири, где мерзлота достигает 1500 м. Наибольшие известные мощности многолетнемерзлых грунтов зафиксированы до 200 м, в исключительных случаях 600. В долинах рек это связано с отоплительным влиянием проточных вод, а в горной части немаловажное значение имеет большое количество тектонических трещин с циркулирующими по ним водами, очевидно выполняющие функцию «водяного отопления» многих горных массивов. Почвы оттаивают до 35 см.

Под действием низких температур происходит криогенное оструктурирование почвы. Отрицательные температуры способствуют переходу продуктов почвообразования в более конденсированные формы, и это резко замедляет их подвижность.

В лесотундре распространены тундровые глеевые почвы, формируясь на озерно-аллювиальных равнинах глинистые и суглинистые почвы, таежные глее-мерзлотные почвы в зависимости от рельефа и субстрата песчано-суглинистые и песчаные (Рисунок 2.5). Встречаются перегнойно-глеевые мелкосуглинистые, дерново-палевые суглинистые и супесчаные торфянисто-глеевые болотные. Все эти почвы характеризуются наличием глеевого горизонта, малой мощностью гумусового горизонта, кислой и слабокислой реакцией среды. Для оподзоленных разновидностей характерно наличие очень маломощного пятнистого подзолистого горизонта. Четко выражена кислая реакция почвы (рН солевой вытяжки 3,4–4,8), ненасыщенность основаниями, бедность гумусом, редко превышающим 1–1,2% в «пахотном» слое.

Мерзлотно-таежные палевые почвы развиваются в районах с преобладанием испарения над осадками, характеризуются нейтральной реакцией, подтягиванием солевых растворов из надмерзлотного слоя к поверхности, иногда наличием в составе поглощающего комплекса небольших количеств обменного натрия, проявлением осолодения. Эти почвы промежуточные между подзолистыми и тундровыми.

На более легких по механическому составу песчаных и щебнистых хорошо аэрируемых грунтах располагаются подбуры оподзоленные (под ерниками) и подзолы иллювиально-алюмо-железо-гумусовые (под редколесьями). Последние характеризуются сильнокислой реакцией, отсутствием оглеения, хорошо выраженными подзолистым и иллювиальным горизонтами [Якутия, 1968; Пармузин, 1979].

#### 2.1.4 Растительность

В субарктическом климатическом поясе формируется зона лесотундровой растительности и притундровых лесов. Вместе с тем вдоль долин, по бровкам речных террас и по хорошо дренированным крутым склонам сомкнутые древостои проникают далеко на север, формируя интразональную растительность. Из-за неблагоприятных условий произрастания видовой состав деревьев субарктических экосистем беден, хотя и меняется в долготном направлении.

В пределах субарктической зоны распространение растительности зависит: от истории развития флоры и растительности, условий заселения территории растительностью, активности того или другого вида; от рельефа - особенно от макроформ рельефа, создающих высотную зональность; минералогического состава подстилающих горных пород; характера многолетнемерзлых грунтов; условий экспозиции склонов относительно инсоляции, преобладающих ветров, от которых зависит механическое воздействие на растения, и распределение снежного покрова. В условиях избыточной влажности и микроклиматической контрастности растительность чутко реагирует даже на небольшие изменения высот и уклонов в рельефе.

В северном направлении постепенно увеличивается редкостойность и сомкнутость крон (0,1–0,4) до редины, разрозненных островков деревьев или отдельных групп многоствольных и многовершинных деревьев. Деревья все больше приобретают тонкие изогнутые стволы, недостаточно развитые, узкие, часто флагообразные вершины, что зависит и от господствующих ветров и от солифлюкционных процессов. Часто встречаются деревья со сбежистыми стволами, сухими вершинами, деревья в «юбках», «ходылеи», полустланики. По сравнению с тайгой существенно увеличиваются площади болот и ерников.

Увеличиваются площади, занимаемые корнями, в радиусе до десятков метров. Корни образуют сомкнутую систему, сохраняющуюся вплоть до отдельно стоящих деревьев у северного предела их распространения. Уменьшение корнеобитаемого сезонно-талого слоя с одновременным уменьшением плодородия почв заставляет корни увеличивать площадь сбора питательных веществ.

### 2.1.3.1 Печорская низменность

Район исследования находится на границе подзоны северной тайги и тундры, где формируются редкостойные леса и редколесья. Для Севера Печорской низменности на границе с тундрой характерным типом растительности являются заболоченные березняки первичного происхождения, по вершинам водоразделов встречаются участки тундровой растительности. Южнее леса менее заболочены, основным видом-лесообразователем является ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.), формируя лишайниковые и лишайниково-зеленомошные леса на сухих местообитаниях и долгомошные ельники на влажных и заболоченных. На более сухих участках растет сосна (*Pinus sylvestris* L.). В сухих местообитаниях формируются сосняки лишайниковые, зеленомошные, на влажных сосняки долгомошные и сфагновые. Встречаются лиственничники и березняки вторичного происхождения.

### 2.1.3.2 Западная Сибирь

Согласно схеме зонально-провинциального деления растительного покрова Западно-Сибирской равнины район исследования находится в подзоне редколесий бореальной (таежной) зоны [Растительность..., 1985]. Благоприятные условия для произрастания древесной растительности создаются на дренированных, хорошо защищенных склонах долин рек и ручьев южной ориентации, сложенных рыхлым материалом, препятствующем возникновению монолитной мерзлоты [Природа..., 1995].

Характерными особенностями этой подзоны являются ослабленная эдификаторная функция деревьев, древостои отличаются малой сомкнутостью (0,1–0,2), небольшой высотой (4–10 м), слабым развитием крон и усыханием вершин. Травяно-кустарничковый ярус и мохово-лишайниковый покров имеют здесь ярко выраженное мозаичное сложение [Растительный..., 1985].

Наибольшее распространение среди древесных пород на севере Западной Сибири имеет лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.). Ель сибирская в редколесьях обычно присутствует в качестве примеси к лиственнице и березе, но иногда она заменяет лиственницу в условиях избыточного увлажнения на почвах тяжелого механического состава. Южнее (около 65° с.ш.) формируется северная граница распространения сосны и кедра (*Pinus sibirica* Du Tour) [Смолоногов, Вегерин, 1987].

Основными типами сообществ в исследуемом районе являются елово-лиственничные и лиственнично-еловые лишайниково-зеленомошные и зеленомошно-кустарничковые редколесья в сочетании с ерниковыми и ивняковыми тундрами. В травяно-кустарничковом ярусе этих редколесий произрастают гипоарктические кустарники и

кустарнички: различные ивы (*Salix* sp.) береза карликовая (*Betula nana* Ledeb.), можжевельник (*Juniperous communis* L.), брусника (*Vaccinium vitis-idea* L.), голубика (*Vaccinium uliginosum* L.), водяника (*Empertum nigrum* L.).

В сухих местообитаниях развиваются лишайниковые лиственничные редколесья с елью сибирской и березой извилистой. Лиственничники-долгомошники встречаются в крупных западинах на песчаных почвах. Травяно-кустарниковые лиственничники распространены только по развитым долинам рек на почвах тяжелого механического состава с избыточным увлажнением. На водоразделах тяжелого механического состава формируются мохово-лиственничные редколесья. Сфагновые лиственничные редины развиваются на плакорах по старицам рек, заросших сфагнами. Лиственница сильно угнетена [Норин, 1956; Растительный...,1985].

Лиственнично-еловые лишайниково-сфагновые редколесья в сочетании с кустарничково-мохово-лишайниковыми плоскобугристыми болотами занимают окраинные части болотных массивов. Приурочены к торфяно-глеевым почвами к поверхностям с ярко выраженным бугристым микрорельефом с торфяно-глеевыми почвами [Растительный...,1985].

Лишайники рода *Cladonia* в редколесьях выполняют функцию эдификатора сообществ. Особенно сильно лишайниковый покров препятствует возобновлению лиственницы. Ель при наличии лишайникового покрова возобновляется хорошо.

### 2.1.3.3 Средняя Сибирь

В западной приенисейской части типичными представителями флоры является лиственница сибирская, в южной лесотундре к лиственнице сибирской добавляется ель до 20%. На большей территории Среднесибирской субарктики произрастает лиственница даурская (*Larix gmelinii* (Rupr.) Kuzen.), в подлеске встречаются следующие кустарнички: ольховник (*Alnaster fruticosus* (Rupr.) Ledeb. синоним *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar.), береза карликовая подвид тощая (*Betula exilis* Sucacz.), несколько видов ивы, реже красная смородина (*Ribes rubrum* L) , шиповник (*Rosa sp* L.), можжевельник. Третий ярус состоит из багульника, голубики; брусники. В сухих местообитаниях произрастают кладониевые лишайники, понижения между буграми заняты зелеными мхами [Рысин, 2018].

Во влажных местообитаниях господствуют болотные, марево-лиственничные лесотундры, перемежающиеся пушицевыми тундрами, а в более сухих – лишайниково-лиственничные лесотундры. На востоке встречается кедровый стланик (*Pinus pumila* (Pall.) Regel.), который распространен среди мохово-осоковых болот и редколесий и является «закрепителем» песчаных дюн реки Лена [Сочава, 1957; Средняя Сибирь, 1964].



## 2.1.3.4 Северо-Восточная Сибирь

На северо-востоке Сибири большие площади занимают равнинные и горные тундры. Лесотундровые экосистемы расположены на склонах долин на некоторой высоте над днищем горных долин. Причина такого положения лесотундровой зоны заключается в температурных инверсиях при жестоких заморозках весной и осенью, поражающих закрытые низины. Большие морозы, сухость воздуха, сильное нагревание склонов южной экспозиции приводят к широкому распространению вкраплений степных участков в лиственничные редколесья [Пармузин, 1979].

Лиственничные редколесья, так же как и горные тундры, распределены очень неравномерно; в зависимости от субстрата, рельефа и микроклимата они имеют массу разновидностей, сменяющих друг друга на коротких расстояниях. На севере они не идут в горы выше 300–400 м над ур.м. [Рысин, 2018]. Широко распространена лиственница Каяндера (*Larix cajanderi* Mayr.). В редколесьях на склонах южной экспозиции распространен можжевельник сибирский, изредка встречается береза плосколистная (*Betula platyphylla* Sukaczew.). По галечниковым участкам речных террас и долин формируются тополево-чозениевые и лиственнично-чозениевые леса пойм.

Кустарничковый ярус образует характерные подушкообразные формы и состоит из приземистых, стелящихся карликовых кустарников: ив красноплодной (*Salix erythrocarpa* Kom.) и ивы сетчатой (*Salix reticulata* L.), рододендрона камчатского (*Rhododendron camtschaticum* Pall.), брусники, голубики, шикши. Реже встречаются березка тощая, ива клинолистная (*Salix cuneata* Turcz. ex Ledeb.), багульник, кассиопея четырехгранная. Встречается лиственничный и кедровый стланик.

Во влажных местообитаниях преобладают мхи, на сухих – лишайники цетрарии и в меньшей степени кладонии. Главными типами лиственничников являются: лишайниковые, зеленомошные, ивняко-лишайниковые, ерниково-кочкарные. В горных районах на конусах выноса формируются интразональные леса с густым и высоким травянистым, реже с мохово-лишайниковым покровом и негустым кустарником. Это обусловлено исключительно благоприятными условиями произрастания и микроклиматом, так как в силу положения на склонах, на конусах выноса в них не застаивается холодный воздух, и они реже поражаются заморозками [Якутия, 1968].

В качестве заключения ниже приводится обобщенная таблица, показывающая основные различия между районами Печоро-Сибирской Субарктики (Таблица 2.4).

Таблица 2.4 – Сравнительная характеристика основных физико-географических параметров различных районов Печоро-Сибирской Субарктики

Характеристики	Печорская низменность	Западная Сибирь	Средняя Сибирь	Северо-Восточная Сибирь
Геоморфология	Палеозойская платформа, девонские, каменноугольные и пермские породы, Кайнозойские осадочные породы	Палеозойская платформа, мезозойские и кайнозойские среднеплейстоценовые осадочные породы	Мезозойская платформа, канозойские четвертичные осадочные породы.	Архейская платформа палеозойские массивы, мезозойские складчатости, кайнозойские коры выветривания
Рельеф	Плоско-увалистая равнина, морены	грядово-лощинная равнина	холмисто-увалистая равнина; пласто-трапповые плато	горные системы и глубокие террасированные долины
Средняя температура января, °С	-18	-25	-33	-37
Средняя температура июля, °С	15	15	14	15
Средняя минимальная температура января, °С	-22,7	-29,3	-36,7	-39,7
Абсолютный минимум температуры воздуха, °С	-56	-57,7	-59,0	-67,7
Средняя максимальная температура июля, °С	20,6	19,7	18,9	17,0
Абсолютный максимум температуры воздуха, °С	43,1	34,7	36,7	35
Среднее годовое количество осадков, мм	450	400	Запад=400/Восток=300	200

Характеристики	Печорская низменность	Западная Сибирь	Средняя Сибирь	Северо-Восточная Сибирь
Мощность снежного покрова, см	70	30	30/40	30
Средняя продолжительность вегетационного периода, дни	80-100	60-90	60-40	40
Мерзлота, толщина, м	Нет	Двухслойная, 100-200	300-1500	200-600
Глубина протаивания мерзлоты, см	нет	100-300	20-100	50-100
Основные типы почв	глеево-подзолистые и подзолистые, иллювиально-гумусовые суглинистые	Глееземы, подзолы иллювиально-железисто-гумусовые подзолистые	Тундровые глеевые; тундровые подбуры Таежные глее-мерзлотные	Тундровые подбуры; Таежные глее-мерзлотные; Иллювиально-алюмо-железо-гумусовые подзолистые
Почвы	Кислые	Кислые	Кислые/щелочные	Кислые/нейтральные
Виды-лесообразователи	<i>Picea abies, Pinus sylvestris, Larix sukaczewii</i>	<i>Larix sibirica, Picea obovata, Pinus sibirica, Pinus sylvestris</i>	<i>Larix sibirica, L. gmelinii, Picea obovata</i>	<i>Larix cajanderi</i>

## 2.2 Верхний предел распространения деревьев: Полярный и Южный Урал

Уральская физико-географическая страна это территория, вытянутая в меридиональном направлении более чем на 2 тыс. км от побережья Северного Ледовитого океана до сухих степей Казахстана. Естественные границы Урала, включающей Предуралье, горный Урал и Зауралье, совпадают с морфоструктурными рубежами, где наблюдаются количественные и качественные изменения в режиме всех (или почти всех) компонентов географической среды. Восточная граница Урала проводится вдоль контакта древних палеозойских метаморфизованных горных пород с молодыми четвертичными отложениями Западной Сибири [Урал, 1968]. В этой работе исследования проведены на осевой зоне Урала со среднегорным рельефом в контрастных областях Уральской горной страны – Полярном и Южном Урале.

### 2.2.1 Геоморфология, рельеф и гидрография

Уральские горы сформировались в эпоху герценской складчатости 250–300 млн лет назад и не испытывали значительных поднятий. Современный горный рельеф Урала представляет собой рельеф структурно-денудационных гор, возникших в результате размыва неравномерно деформированных поверхностей, имевших ранее более выровненный характер. Основные морфоструктуры Урала - это плато, увенчанные остатками древних поверхностей выравнивания, хребты и горные массивы - отпрепарированные выходы устойчивых осадочных и изверженных пород с сохранившимися на вершинах участками древних поверхностей выравнивания и межгорные депрессии – полосы поверхностей выветривания, выдающиеся вдоль древних долин в горную область [Урал. ..., 1968].

Антиклинории сложены сильно метаморфизованными и дислоцированными породами рифейского и нижнепалеозойского возраста, синклинии - палеозойскими осадочными породами морского и континентального происхождения, сочетающимися с вулканическими образованиями. Антиклинорные и синклинорные структуры разделяются глубинными разломами, вдоль которых во многих местах прослеживаются интрузии гипербазитов, имеющие очень широкое распространение [Урал. ..., 1968].

Широко распространены ультраосновные интрузивные породы. Значительную рельефообразующую роль играют тектонические нарушения. Характерны значительные абсолютные высоты (до 1895 м), сравнительно глубокое расчленение поверхности,

распространение плосковершинных гор с террасированными склонами [Урал. ..., 1968]. В рельефе преобладают мягкие сглаженные формы, и лишь на севере Урала распространены остроконечные вершины. Западный макросклон более крутой. Восточная часть занята низкими увалами с высотами до 600 м, грядами, низкими горными массивами с плоскими вершинами и меридионально вытянутыми горными грядами, обработанными процессами морозного выветривания и солифлюкции [Геоморфологическое..., 1980; Шакиров, 2011].

#### 2.2.1.1 Полярный Урал

По схеме геоморфологического районирования [Урал..., 1968] район исследования относится к Центрально-Полярноуральской области провинции Полярного Урала осевой зоны Новоземельско-Уральской горной страны. Занимает территорию 62-68° с.ш. 62-67° в.д.

Полярный Урал имеет простое орографическое строение: неширокий, но достаточно высокий (900-1400 м) морфологически хорошо выраженный единый водораздельный хребет – Большой Урал, соответствующий осевому антиклинорию, окаймляется с запада и востока узкими полосами низкогорных увалистых предгорий, приуроченных к синклинорным прогибам. На востоке провинции в полосе предгорий выделяется невысокий (до 600 м) и неширокий (до 15 км) горный хребет-Малый Урал, протягивающийся параллельно Большому Уралу и отделенный от него межгорным понижением – Малоуральской депрессией.

Для рельефа Полярного Урала характерна четко выраженная ярусность. Выровненные ярусы междуречий приурочены к уровням 220-400, 600-850 и 1000-1300 м. Характерная особенность рельефа – незначительная высота перевалов через главный водораздел (200-250 метров).

Река Сось делит Полярный Урал на северную и южную части, различные по своему геологическому строению. Северная часть горного района достигает ширины 125 км, высота перевалов составляет 200-250 м. Южнее хребет резко сужается (до 25-30 км), высоты перевалов достигают 500 м.

Другой характерной чертой района является ортогональный Рисунок речных долин. Продольные долины имеют значительную ширину и более разработанный облик. Поперечные долины узкие, глубокие, крутосклонные, приурочены к периклинальным понижениям структур. Речные долины восточного склона Полярного Урала находятся на участках, подвергавшимся покровным и горным оледенениям [Урал, 1968].

На вершинах крупных гор и массивов Полярного Урала совместное воздействие солифлюкции, морозного и снежного выветривания приводит к формированию нагорных

террас, ниже которых развиты фестончатые склоны и террасы наплыва. Физическое выветривание приводит к формированию “каменных морей” на вершинах гор, осыпей и курумов на склонах. Здесь широко распространены моренные комплексы, троговые долины, ледниковые кары и цирки. Перигляциальные образования представлены нагорными террасами, курумами и натечно-солифлюкционными формами [Урал. ..., 1968].

### 2.2.1.2 Южный Урал

Территория Южного Урала находится между 48–55° с.ш. 58–61° в.д. В тектоническом отношении район лежит в пределах антиклинория Уралтау Центрально-Уральского поднятия, который является центральной осью горной системы. Геологическое строение этой части Урала очень сложно. В пределах антиклинория выделяют ряд свит геологических отложений верхнего протерозоя, а также рифея и нижнего палеозоя. Филлиты, слюдистые сланцы, аркозовые песчаники, конгломераты, доломиты и известняки образуют пологие складки на западе и крутые складки на востоке. На востоке находятся Восточно-Уральский антиклинорий и синклинорий, сложенные осадочными и вулканогенными образованиями палеозоя. Предгорья Южного Урала представлены узкой полосой останцовых гряд и сопок. Широкое распространение имеют интрузивные породы типа габброидов, гранитов и гранитогнейсов [Урал ..., 1968].

На Южном Урале располагаются несколько относительно параллельно идущих с юго-запада на северо-восток хребтов, верхние части которых плоские и имеют останцевые поверхности – четко обрисованные скальные гребни. Здесь прослеживаются четыре яруса выровненных междуречий. Древняя кора выветривания высотой до 300 м накрыта на востоке верхнемеловыми и палеогеновыми морскими отложениями. Вторая верхнеюрско-нижнемеловая поверхность образует поверхность Южно-Уральского нагорья, плоские вершины хребтов приурочены к высотам 650-700 м и 900-1000 м над ур. Над этим уровнем поднимаются отдельные вершины – гора Ирмель и гора Ямантау [Урал, 1968].

Хребты центральной части Южного Урала представляют собой высокоподнятые комплексы фундамента раннепалеозойские образования, имеют мягкие очертания, юго-западное и меридиональное направление, расчленены глубокими продольными и поперечными широкими долинами. Самые высокие хребты – Ямантау, Ирмель, Зигальга, Машак. Эти хребты сложены глинистыми сланцами и твердыми кварцевыми песчаниками и кварцитами [Урал, 1968].

Рельеф центральной части провинции среднегорный. Хребты и увалы, достигающие высоты 1000-1600 м, разделяются глубокими выровненными межгорными понижениями, абсолютные высоты которых колеблются от 500 до 700 м. Склоны наиболее высоких

массивов террасированы. Западные и восточные предгорья характеризуются грядово-увалистым и увалисто-холмистым рельефом, а на юге преобладает холмисто-грядово-равнинный рельеф. Над выровненными пространствами междуречий поднимаются невысокие хребты со скалистыми вершинами и крутыми склонами. Речные долины преимущественно глубокие, в местах пересечения хребтов и гряд - каньонообразные. На западном склоне и в Зауралье широко распространены карстовые формы рельефа, представленные воронками, понорами, котловинами, колодцами и суходолами [Урал, 1968].

### 2.2.3 Климат

Горы оказывают существенное влияние на климат и на погоду в прилежащих районах. Во-первых, благодаря динамическим и термодинамическим процессам наблюдается существенная модификация синоптических систем погоды или воздушных потоков в значительном слое атмосферы. Во-вторых, наблюдается периодическое возникновение характерных региональных условий погоды, в том числе систем ветров, облачности и режимов осадков, вызываемых динамическими и термодинамическими процессами. Третий тип воздействия гор является результатом различий склонов и их ориентации, что формирует мозаику топоклиматов [Барри, 1984].

Климат Урала характеризуется большим многообразием, из-за протяженности с севера на юг от Карского моря до Казахстанских степей и значительных высот поверхности над уровнем моря и топографической сложностью рельефа.

Уральский хребет является препятствием перемещения Атлантических воздушных масс с запада на восток, что ведет к различию в распределении тепла и влаги на западном и восточном макросклоне. Наиболее заметные различия возникают в облачности и количестве осадков (жидких и твердых), а также в режиме температуры воздуха [Капралов и др., 2006]. По сравнению с соседними равнинами климат Урала в целом более холодный и влажный. Для него характерно пестрое распределение осадков, резкая смена температур, наличие температурной инверсии, значительные ветры, большая облачность и частые туманы, особенно в горных районах. В высоких широтах Урала, где отмечается интенсивная циклоническая деятельность, температура воздуха в январе на 2-6° выше, чем средняя для данной широты. А глубокие плохо проветриваемые котловины характеризуются более высоким увлажнением и меньшим количеством тепла, чем окружающие их участки. Наибольшей повторяемостью характеризуются западные воздушные массы, которые особенно часты в северной половине горной страны, что обуславливает выпадение здесь большего количества

осадков. Ярко выраженная высотная поясность климата, почвенного покрова и растительности обусловлена изменением соотношения тепла и влаги [Шакиров, 2011].

### 2.2.3.1 Полярный Урал

Согласно климатическому районированию Земного шара, Полярный Урал относится к континентальной области субарктической зоны, ландшафтная зона лесотундры [Алисов, Полтараус, 1962].

Характеристика климата района исследования на Полярном Урале составлена на основе данных метеостанции Ра-из. Метеостанция Ра-из, была расположена на Полярном Урале на высоте 800 м над ур. м. Известно, что станции, расположенные на вершинах гор, холмов, верхних частях склонов дают увеличение безморозного периода в среднем на 22 дня [Гольцберг, 1948] за счет стока в долины холодного воздуха. Кроме этого, особенностью распределения температуры воздуха в горах является понижение ее с увеличением высоты на каждые 100 м на  $0.6^{\circ}\text{C}$ . Поэтому, данные этой метеостанции точно характеризуют климат горных вершин, а не долин.

Солнечная радиация имеет исключительное значение для функционирования экосистем на Полярном Урале. Поступление солнечной радиации неравномерно, наибольшая продолжительность солнечного сияния наблюдается в июле (286 ч.), а наименьшая - в декабре (1 ч.). Облачность уменьшает число часов солнечного сияния за весь год примерно на 70%. Летом в составе суммарной радиации преобладает прямая, в пасмурные дни увеличивается роль рассеянной радиации. В декабре и январе основное значение имеет рассеянная радиация. Период с положительным радиационным балансом составляет 5-6 месяцев. Максимальные значения радиационного баланса наблюдаются в июле, минимальные – в декабре [Климат ..., 1991].

Термический режим очень суров. Средняя многолетняя температура на Полярном Урале составляет  $-7,8^{\circ}\text{C}$ . Самым холодным месяцем является январь ( $-19^{\circ}\text{C}$ ), самым теплым – июль ( $8,5^{\circ}\text{C}$ ). К концу июня осуществляется переход средней температуры воздуха через  $4^{\circ}\text{C}$  [Климат ..., 1991].

Зима на Полярном Урале продолжительная и холодная, средние температуры января  $-20^{\circ}\text{C}$ . Средняя высота снежного покрова достигает 0,8 м, продолжительность его залегания в горах – 220-240 дней. Средние температуры июля  $13^{\circ}$ , а число дней со средней суточной температурой воздуха выше  $10^{\circ}$  не превышает 40-50. В горной части провинции за год выпадает 500 мм осадков. Повсеместно развита многолетняя мерзлота.

Показателем суровости климата является короткий вегетационный сезон, прерываемый заморозками. В среднем, поздние весенние заморозки наблюдаются 3 июля,



самая поздняя дата наступления последнего заморозка – 20 июля. Средняя дата начала ранних осенних заморозков приходится на 20 августа, самый ранний срок наступления ранних осенних заморозков – 3 августа. Годы с полным отсутствием безморозного периода составляют почти половину случаев (52%). Безморозный период длится 40-50 дней. Наименьшая его продолжительность составляет 30 дней, наибольшая – 72 дня [Климат..., 1991]. Некоторые характеристики термического режима Полярного Урала по данным метеостанции Ра-Из по наблюдениям за период с 1939 по 1997 гг. представлены в таблице 2.5.

Таблица 2.5 – Характеристики термического режима Полярного Урала по данным метеостанции Ра-Из по наблюдениям за период с 1939 по 1997 гг.

Параметр	Январь	Июль	Год
Средняя минимальная температура воздуха, °С	-19	+9	-8
Средний из абсолютных минимумов, °С	-33	-1	-36
Абсолютный минимум температуры воздуха, °С	-41	-6	-42
Средняя максимальная температура воздуха, °С	-16	+12	-5
Средний из абсолютных максимумов, °С	-6	+20	+21
Абсолютный максимум температуры воздуха, °С	-1	+24	+25

Разреженность воздуха влечет за собой повышенную интенсивность теплоотдачи и резкие суточные колебания температур. Летом при ясной погоде воздух нагревается до 20 и более градусов. Ночью и под утро наступает резкое падение температуры, нередко заморозки. В ненастные пасмурные дни может наступать значительное похолодание. В июле в условиях сплошной облачности температура воздуха на вершине горы Рай-Из не превышает 8-10°С.

Относительная влажность воздуха характеризуется высокими значениями в течение всего года, в среднем она колеблется от 74 до 88%. Максимум относительной влажности отмечается осенью - в начале зимы, а минимум приходится на июнь-июль. В течение года наблюдаются 12-26 дней с относительной влажностью меньше 30%.

Выпадение атмосферных осадков связано преимущественно с прохождением западных циклонов. Годовая сумма осадков составляет 430 мм. Основная их масса выпадает летом. Максимум осадков наблюдается в августе и составляет в среднем 120 мм. Летом выпадает роса, а с середины августа – иней. В летний период влажность ниже, по сравнению с холодным периодом, и составляет 78-80%. Летом пасмурная и дождливая погода наблюдается в 25-30% случаев. Снежный покров оказывает существенное влияние

на климат Полярного Урала. Самая ранняя дата появления снежного покрова составляет 1 августа. Для всей территории характерно неравномерное залегание снежного покрова. Средняя высота его составляет около 1 м, но в понижениях рельефа снег скапливается в больших количествах.

Для Полярного Урала характерны высокие значения облачности. Вероятность пасмурного состояния неба при общей облачности в летнее время составляет 61-72%, при нижней – 37-51% .

Высокая влажность способствует частому образованию туманов (152 дня в течение года). Это самое большое число дней с туманами в этом районе. Больше всего туманов наблюдается в июле.

Метели наблюдаются в течение 136 дней в году. При этом метели возможны даже в июле. Наибольшее число дней с метелью наблюдается в ноябре-январе. Метели сопровождаются сильными ветрами любых направлений. Гололедно-изморозевые события наблюдаются в течение всего года (203 дня), наиболее часты в период с октября по апрель. Часто формируется зернистая изморозь.

В летние месяцы преобладают ветры северного и северо-восточного направления из-за более высокого давления воздуха над Карским морем. Зимой преобладают ветры южного и юго-западного направлений. Средняя годовая скорость ветра составляет около 8 м/с. Зимой скорость ветра выше, чем летом и составляет соответственно 8,0-8,8 и 6,6-7,0 м/с. Максимальные скорости ветра в течение всего года могут достигать 40 м/с, а один раз в 100 лет возможна скорость 72 м/с.

### 2.2.3.2 Южный Урал

Согласно климатическому районированию Земного шара, Южный Урал относится к континентальной области умеренного пояса, ландшафтной зоне южной тайги [Алисов, Полтараус, 1962].

Район исследования приурочен к климатическому рубежу, где наблюдается существенная трансформация влажных атлантических воздушных масс и циклонов, формирующую две климатические области: атлантико-лесную и континентальную Западно-Сибирскую [Климатический атлас СССР, 1962]. Граница раздела между этими областями проходит в верхней части восточных склонов хребтов и выражена отчетливо. Климат влажный.

На западе на климат местности в течение большей части года существенно влияют влажные и прохладные атлантические воздушные массы; на востоке – умеренно-влажные арктические воздушные массы, холодные зимой и значительно прогретые летом.

Западный макросклон увлажняется значительно сильнее восточного. Кроме того, ощутимое влияние оказывают сухие и теплые воздушные массы, приходящие из южно-азиатских регионов.

Годовая суммарная падающая радиация составляет 89 ккал/см<sup>2</sup>, годовая поглощенная радиация 69 ккал/см<sup>2</sup>, эффективное излучение – 37 ккал/см<sup>2</sup>, радиационный баланс – 32 ккал/см<sup>2</sup>, (наибольшая величина радиационного баланса – 7-8 ккал/см<sup>2</sup> наблюдается в июне-июле, наименьшая – около 1 ккал/см – в зимние месяцы). Продолжительность безморозного периода – до 70 дней; максимальная температура достигает 29°С; абсолютный минимум составляет -50 °С. На Южном Урале в связи с преобладанием антициклонального типа циркуляции в зимнее время года температура воздуха в январе на 6° ниже по сравнению со средней для данной широты (Таблица 2.6).

Таблица 2.6 – Характеристики термического режима Южного Урала по данным метеостанции Дальний Таганай по наблюдениям за период с 1940 по 2001 гг.

Параметр	Январь	Июль	Год
Средняя минимальная температура воздуха, °С	-17	+10	-3
Средний из абсолютных минимумов, °С	-41	3	-20
Абсолютный минимум температуры воздуха, °С	-43	-1	-22
Средняя максимальная температура воздуха, °С	-11	+16	2
Средний из абсолютных максимумов, °С	-1	+25	+23
Абсолютный максимум температуры воздуха, °С	2	+29	25

Среднее годовое количество осадков составляет до 500 мм. Продолжительность периода с устойчивым снежным покровом составляет 160–190 дней; средняя дата появления снегового покрова – 9 ноября (наиболее поздняя – 26 ноября). В горах снежный покров появляется несколько раньше; средняя дата схода снежного покрова 8 апреля (наиболее ранняя – 27 марта, самая поздняя – 7 мая). Высота его составляет 0,3-0,5 м.

Влажность воздуха колеблется в пределах от 64 до 84%; средняя глубина промерзания почвы – 66 см, наибольшая – 125 см, наименьшая – 38 см.

В районе преобладают ветры западных румбов; количество дней с осадками в виде града составляет от 1,9 до 3,7 в год. Число дней с туманами на вершине Дальнего Таганая составляет 203 дня, количество дней с метелями – 80.

## 2.2.4 Почвы

Согласно схеме почвенно-географического районирования России [Почвенно-географическое..., 1962; Добровольский, Урусевская, 2004] почвы Полярного Урала находятся в пределах Полярноуральской горной провинции в субарктической зоне тундровых почв Евразийской полярной области полярного пояса. Почвы Южного Урала находятся в пределах Южноуральской горной провинции тундровых глеевых и тундровых слабogleевых иллювиально малогумусовых мерзлотных почв. В процесс почвообразования здесь вовлекаются первичные продукты выветривания горных пород. Почвы характеризуются малой мощностью, укороченным профилем, облегченным механическим составом и значительной щебнистостью. Почвенный покров часто прерывается скалистыми обнажениями, каменистыми россыпями и курумами. Наиболее существенное влияние на образование почв в горах играет степень дренированности местности [Шакиров, 2011].

### 2.2.4.1 Полярный Урал

Полярный Урал находится в зоне распространения многолетней мерзлоты. В связи со значительной высотой поверхности многолетняя мерзлота встречается на Урале на 600 км южнее, чем на прилегающих равнинах. Мощность мерзлых пород закономерно увеличивается к северу от 25 до 3000 м, а температура на глубине 10-15 м колеблется от -1 до -3,5°. Здесь распространены многолетнемерзлотные породы, небольшие леднички и снежники-перелетки. Эта территория подвергалась покровным и долинным оледенениям.

Почвы низкогорий Полярного Урала отличаются небольшой мощностью (35-40 см), довольно сильной хрящеватостью, начиная с верхних горизонтов. На поверхности почв формируются подстилки, мощность которых на склонах составляет 3 см, а в нижних третях склонов 9 см. Формирование почв связано с повышением количества осадков и понижением температуры [Фирсова, Дедков, 1983].

Наиболее распространенными почвами являются неоподзоленные каменистые маломощные – подбуры, в низкогорной части Полярного Урала распространены подзолистые иллювиально-гумусово-железистые почвы, глеевые почвы распространены в условиях среднегорья. К листовничным редколесьям с хорошо развитым травянистым покровом приурочены горно-тундровые торфянисто-перегнойные почвы. Подстилка отличается небольшой кислотностью, высоким содержанием кальция и магния и наибольшей степенью насыщенности основаниями [Урал. ..., 1968].

#### 2.2.4.2 Южный Урал

На верхнем пределе распространения растительности на Южном Урале почвы представлены светло-серыми лесными почвами, которые на высоких вершинах сменяются на горно-луговые почвы, а еще выше в горных тундрах развиваются горно-тундровые кислые почвы. К понижениям рельефа приурочены торфяно-глеевые и торфянистые почвы. В подгольцовом поясе (1150-1300 м над ур. м) под горными лугами, где произрастают злаковые растения, распространены темногумусовые легкосуглинистые литоземы на элювии коренных пород. Высокое количество подвижных форм железа и алюминия придает этим почвам буроватый цвет. Горно-луговые почвы обладают большим запасом органических веществ: гумусовый горизонт мощностью в 20-30 см содержит 10-20% гумуса [Урал ...,1968; Характеристика почвенного. ..., 2013].

#### 2.2.5. Растительность

В горах Урала существует вертикальная дифференциация растительного покрова. Основными факторами, ограничивающими распространение растительности, служат высота над уровнем моря и высота снежного покрова. Границы высотных поясов на Урале поднимаются не только с севера на юг, но и с запада на восток, что связано главным образом с различиями в увлажнении территории, вызывающими в свою очередь изменение в соотношении тепла и влаги. Северная и южная части Уральских гор находится на различных радиационных и циркуляционных климатических условиях, однако в обоих районах формируются верхние пределы распространения деревьев - горные лесотундровые экосистемы [Говорухин, 1960; Горчаковский, 1975; Шакиров, 2011].

Подгольцовый пояс можно рассматривать лишь как очень отдаленный аналог равнинной лесотундры. С лесотундрой его сближает редкостойность лесов, низкорослость деревьев, иногда искривленность их стволов, общность некоторых характерных жизненных форм растений. Типичной формой леса является горное мелколесье [Горчаковский, 1975].

Высота деревьев равна 4-6 м, в отдельных случаях достигает 12 м. Низкорослость вызвана замедленностью прироста деревьев в условиях сурового высокогорного климата. Стволы сильно сбежисты нередко со следами снеговой шлифовки. Часто формируются флагообразные кроны. Встречается много сухостоя и суховершинных деревьев. Сомкнутость крон большей частью невелика, однако сомкнутость корневых систем хорошо выражена. Низкая сомкнутость крон древесного яруса обеспечивает возможность вклинивания тундровых ярусов. В редкостойных мелколесьях взаимное влияние деревьев

проявляется слабо, а средообразующее воздействие древесного яруса крайне незначительно [Урал ..., 1968; Горчаковский, 1975].

#### 2.2.5.1 Полярный Урал

Из-за положения в высоких широтах гор набор высотных поясов растительности здесь ограничен. Верхняя граница леса (ВГЛ) поднимается до высоты 200-400 м над ур. моря. Более континентальный климат восточного макросклона Полярного Урала способствует продвижению лесов к северу. Здесь более благоприятные, чем на равнине, условия для произрастания леса [Шиятов, 1965; Игошина, 1966].

На Полярном Урале наблюдается некоторое сходство подгольцовых лесов с прилегающей лесотундрой по видовому составу лесообразователей: ВГЛ сложена березой извилистой, лиственницей сибирской и елью сибирской.

По составу недревесных элементов растительного покрова подгольцовый пояс Полярного Урала отличен от равнинной лесотундры: здесь нет или почти нет болот, столь характерных для лесотундры равнин, а, следовательно, тундровые виды в нем не представлены. Лишь в самых северных районах в редкостойных подгольцовых лесах еще велика роль мхов и лишайников.

Флора Полярного Урала насчитывает 219 типично высокогорных видов. Многие высокогорные растения распространены на Полярном, Приполярном и Северном Урале и отсутствуют в более южной части горной страны [Горчаковский, 1975].

В подгольцовом поясе распространены лиственничные редколесья. Близ верхней границы подгольцовых криво-, редко- и мелколесий встречаются заросли ольхи кустарниковой. Лиственничные леса представлены главным образом ассоциацией лиственничников с подлеском из карликовой березы и багульника. Они занимают пологие склоны и речные долины с маломощными оторфованными почвами.

Редкостойные ельники чаще тянутся узкими полосками по долинам горных рек. Примесь березы извилистой в таких лесах достигает 30-40%. Древостои находятся в угнетенном состоянии, V-Va класса бонитета, изрежены, с сомкнутостью полога 0,3-0,5. Флора сопутствующих растений очень бедна [Игошина, 1964].

На защищенных склонах южной экспозиции и в долинах встречаются елово-лиственничные редколесья и даже сомкнутые леса. В днищах ложбин, в долинах небольших ручейков, где зимой накапливается мощная толща снега, образуется лиственничное разнотравное редколесье [Урал ..., 1968].

## 2.2.5.2 Южный Урал

На Южном Урале высотная поясность выражена хорошо. В горной части Южного Урала ВГЛ образует ель сибирская. Береза извилистая (*Betula tortuosa* Ledeb.) и Б. низкая (*B. humilis* Schrank.) встречаются небольшими участками, формируя криволесья, и чередуется с горными лугами и моховыми болотами. Лиственница Сукачева *Larix sukaczewii* Ledeb.) в подгольцовом поясе встречается крайне редко, не формирует ВГЛ и не выступает в роли лесообразователя. Выше 1300 м распространены горные тундры и гольцы. Очень часто верхняя граница представлена плавным переходом от уровня сомкнутых лесов до уровня отдельно стоящих деревьев. Такой тип границы называется экотонотом верхней границы леса [Körner, 1999].

В северной части Южного Урала в районе хр. Дальний Таганай ВГЛ находится на высоте 1100 м над ур. м., а южнее на массиве Ирмель – на высоте 1365 м над ур. м. На некоторых менее высоких горах граница леса снижена либо из-за отсутствия почвы на каменистых вершинах, либо вследствие интенсивного снегонакопления в верхней части гор, что приводит к сокращению вегетационного периода [Горчаковский, 1962, 1975; Урал и Приуралье, 1968; Гурская и др., 2018].

Благоприятный термический режим, большое количество осадков и повышенная влажность воздуха на ВГЛ способствуют здесь пышному развитию травянистой растительности, в результате чего участки леса чередуются с более или менее крупными луговыми полянами. На Южном Урале возрастает роль луговолесных и луговых растений, в подгольцовых лесах исчезает выраженный ярус мхов и лишайников и происходит перестройка травяно - кустарничкового яруса.

Флора южного Урала значительно разнообразнее, чем флора Полярного Урала. Например, на хребте Таганай насчитывается 728 видов растений [Зенина, 2013], встречается много эндемиков, например, ветреница пермская, манжетка ирмельская.

В таблице 2.7 приведены сравнительные характеристики условий ВГЛ Полярного и Южного Урала, обобщающие вышеизложенные данные.

Таблица 2.7 – Сравнительная характеристика лесотундровой зоны Полярного и Южного Урала по отличающимся параметрам

Характеристики	Полярный Урал	Южный Урал
Геологическое строение	Средний палеозой перекрытый пермскими отложениями	Ранний палеозой Меловые осадочные породы
Геоморфология и рельеф	Неширокий единый водораздельный хребет 3 яруса междуречий	Несколько параллельных хребтов 4 яруса междуречий
Гидрология	Ледниковые, термокастовые озера	Карстовые озера
Высота н.у.м., м (вершина)	1472 (Пайер)	1640 (Ямантау)
Средняя минимальная температура января, °С	-19,2	-16,9
Абсолютный минимум температуры воздуха, °С	-41	-42
Средняя максимальная температура июля, °С	+22,1	+25,3
Абсолютный максимум температуры воздуха, °С	+24	+29
Годовая сумма осадков, мм	430	530
Средняя глубина снежного покрова, м	90	30
Средняя продолжительность залегания снежного покрова, дней	240	170
Средняя продолжительность вегетационного периода, дни	45	70
Мерзлота, толщина, м	От 25	Нет
Глубина протаивания мерзлоты, м	1	Нет
Основные типы почв	Подбуры, глеевые	горно-луговые
Виды-лесообразователи	<i>Larix sibirica</i> , <i>Picea obovata</i>	<i>Picea obovata</i> , <i>Larix sukachvii</i> , <i>Pinus sylvestris</i>



## 2.3 Заключение

Район исследования находится в пределах Печоро-Сибирской Субарктики и Уральских гор. В Печоро-Сибирской Субарктике отмечены разнообразные формы рельефа от равнин до горных хребтов различного временного происхождения: от архея до кайнозоя. Широко распространены процессы физического и морозного выветривания, денудации. На равнинах дренированность территории слабая в связи с особенностями подстилающей поверхности и вечной мерзлотой, что ведет к заболачиванию территории и формированию озер, в том числе и термокарстовых.

Печоро-Сибирская Субарктика находится в зоне переходного климатического пояса (субарктического климата). Основными климатообразующими факторами являются неравномерность поступления солнечной радиации в течение года, неоднородность подстилающей поверхности в холодное и теплое время года, неоднородность альбедо в холодное и теплое время года и характер атмосферной циркуляции.

Климат Печоро-Сибирской Субарктики характеризуется нарастающей на восток континентальностью за счет понижения зимних температур, отличается суровой зимой с метелями и сильными ветрами южного и юго-западного направлений. Лето короткое, прохладное, средняя температура июля составляет 14-15°C. Влажность высокая, заморозки возможны в течение всего вегетационного периода, преобладают ветры северного и северо-восточного направлений. Осадков выпадает мало от 450 до 200 мм в год, за июль-август выпадает до 50% осадков. Снежный покров сравнительно небольшой, его мощность убывает с запада на восток. Неравномерное поступление количества солнечной радиации в течение вегетационного сезона производит огромный экологический эффект на биоту. Вегетационный сезон короткий, с продвижением на восток продолжительность вегетационного периода уменьшается со 100 до 40 дней.

Основные типы почв – это тундровые глеевые, тундровые подбуры, глееподзолистые, глееземы, подзолы, таежные глее-мерзлотные на моренных, озерно-аллювиальных равнинах, на коренных породах. Многолетняя мерзлота влияет на процессы почвообразования в Сибирской Субарктике.

В Печоро-Сибирской Субарктике деревья формируют редкостойные леса, редколесья, редины, встречаются одиночно стоящие, многоствольные и многовершинные формы. Типичные хвойные виды-лесообразователи сообществ на северном пределе распространения это *Pinus sylvestris*, *P. sibirica*, *Picea obovata*, *Larix sibirica*, *L. gmelinii*, *L. cajanderi*.

Уральская горная страна сформировалась в палеозое. Полярный Урал представляет собой единый водораздельный хребет, сужающийся в районе р. Сось, а Южный Урал это несколько параллельных хребтов. Повсеместно распространены карстовые озера. Велика дренированность территории.

Основные различия между двумя районами связаны с климатическими особенностями, обусловленными приходящей солнечной радиацией, альбедо поверхности и циркуляцией воздушных масс. На Полярном Урале зима и лето в подгольцовом поясе существенно холоднее, а вегетационный период менее продолжителен, чем на верхней границе распространения деревьев на Южном Урале.

Осадки выпадают неравномерно в течение года, годовое количество осадков в среднем больше на Южном Урале, а климат считается более влажным по сравнению с Полярным Уралом. В результате различий в температурном режиме и количестве и годовом распределении осадков отмечены различия в почвенном составе: на ВГЛ на Полярном Урале преобладают подбуры и глеевые почвы на многолетней мерзлоте, тогда как на Южном Урале формируются горно-луговые почвы.

ВГЛ находится на разной высоте над уровнем моря: на Полярном Урале на высоте до 300 м над уровнем моря, а на Южном до 1365 м, где она часто представлена экотонном (плавным переходом) верхней границы леса. Высотная поясность на Южном Урале выражена лучше (имеет больше поясов), а зона тундр существенно меньше по сравнению с Полярным Уралом. Виды-лесообразователи верхней границы леса различны. На Полярном Урале это лиственница сибирская с елью сибирской, а на Южном Урале, напротив, ель сибирская является основным видом, а лиственница Сукачева не формирует верхней границы распространения хвойных деревьев.

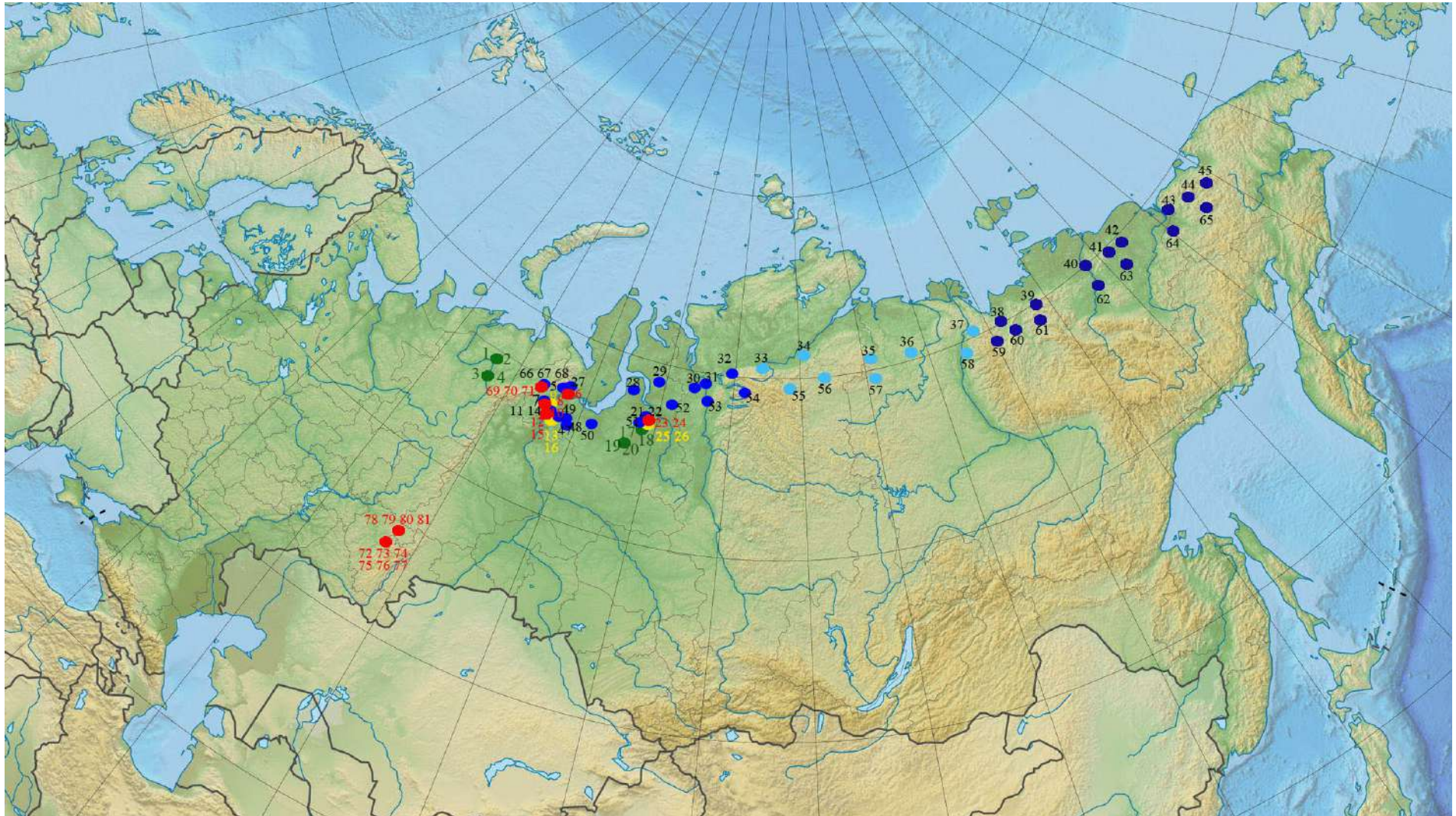
### 3.1 Характеристика местообитаний и объем материала

В районе исследования на северном и верхнем пределах распространения хвойных деревьев Печоро-Сибирской Субарктики и Уральских гор были выбраны местообитания, представляющие собой северные (или верхние) границы распространения основных родов хвойных деревьев: подзоны северной и южной лесотундры, притундровые леса, северные леса северной тайги. Здесь произрастают следующие виды хвойных деревьев, которые были использованы в работе: сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), кедр (*Pinus sibirica* Du Tour), ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.) и три вида лиственницы: лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.), лиственница Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) и лиственница Каяндера (*Larix cajanderi* Mayr.) (Рисунок 3.1).

#### 3.1.1 Печорская низменность

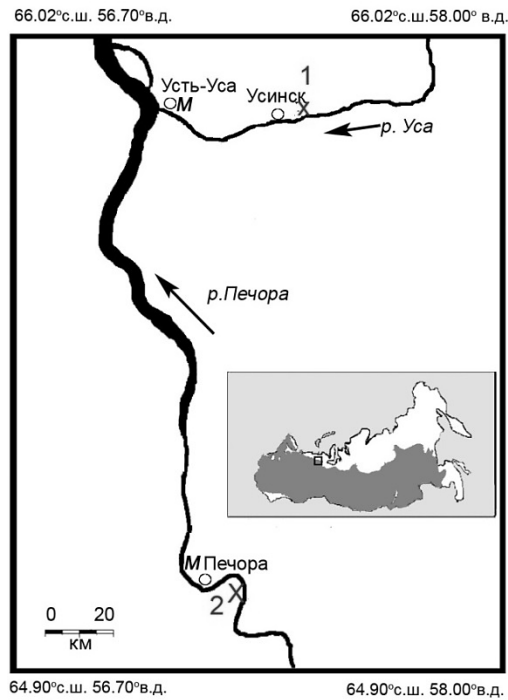
Сборы образцов проведены на северном пределе распространения сосны обыкновенной, где формируются островные притундровые массивы сосны и южнее, в районе сплошных северных сосновых лесов (район исследования 1). Сосняки лишайниковые – один из наиболее типичных для высоких широт северо-востока Европы типов леса. Влажные сосняки чернично-зеленомошные широко распространены на территории Печорской низменности [Леса СССР, 1966]. Сосняки формируются на участках без мерзлоты (Рисунок 3.2). Здесь была заложена широтная трансекта от притундровых лесов до северных лесов.

В окрестностях г. Усинск был выбран сухой притундровый бруснично-лишайниковый сосняк, расположенный на аллювиальной террасе в 1,2 км от р. Уса. Средний диаметр деревьев составил 35 см, а высота – 16 м, сомкнутость крон 0,3. Возобновление сосны очень хорошее, другие виды в подлеске представлены слабо. Живой напочвенный покров мозаичен, лишайники составляют до 50% проективного покрытия, брусники несколько меньше, изредка встречаются плауны. Почвы представлены моренными суглинками, перекрытыми тонким слоем супесей, толщина лесной подстилки около 3 см. Возможно, в прошлом были неоднократные пожары, способствующие хорошему возобновлению сосны (Рисунок Б.1 Приложения).



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

Рисунок 3.1 – Точки сбора образцов.



1 – островные притундровые леса (хронологии 1, 2). 2 – северная тайга (хронологии 3, 4). Круг – населенный пункт. X – точка сбора образцов. М – метеостанция. На врезке: серым цветом выделен ареал сосны [Лесная энциклопедия, 1986], черный квадрат – район исследования

Рисунок 3.2 – Карта-схема сбора образцов на широтной трансекте на территории Печорской низменности

Рядом с сухими сосняками на расстоянии не более 10 км были выбраны местообитания с влажными сосняками-черничниками. В окрестностях г. Усинск такой сосняк располагается на пониженном участке флювиогляционной равнины в 2 км от р. Уса. Средний диаметр деревьев составил 26 см, а высота – 11,6 м, сомкнутость крон 0,3. Возобновление сосны слабое, ель формирует второй ярус, встречается единично береза. В подлеске редко отмечена рябина и шиповник. Живой напочвенный покров мозаичен, в травяно-кустарничковом ярусе преобладает черника (до 40%), встречаются багульник (20%), хвощ (5%), перемежаясь пятнами зеленых мхов (в основном *Pleurozium schreberi* Willd. ex Brid. Mitt, до 35%). По направлению к естественному понижению рельефа появляются сфагновые мхи, лишайников нет. Почвы подзолистые песчаные периодически избыточно влажные, с признаками оглеения, толщина лесной подстилки около 5 см.

Вторая точка сбора образцов находилась на 100 км южнее первого местообитания в зоне северной тайги на пределе распространения сплошных сосняков, в окрестностях г.



Печора, на аллювиальной террасе в 1,4 км от основного русла р. Печора и представляет собой климаксовый сосняк-беломошник, произрастающий на моренных песках (Рисунок 3.2). Грунтовые воды залегают глубоко, местообитание сухое. Средний диаметр деревьев составил 40 см, а высота – 16 м, сомкнутость крон – 0,5. Подлесок редок, напочвенный покров беден, представлен лишайниками рода *Cladonia* Hill Ex P. Bowne. Пожары были достаточно давно, судя по хорошо сформированному лишайниковому покрову.

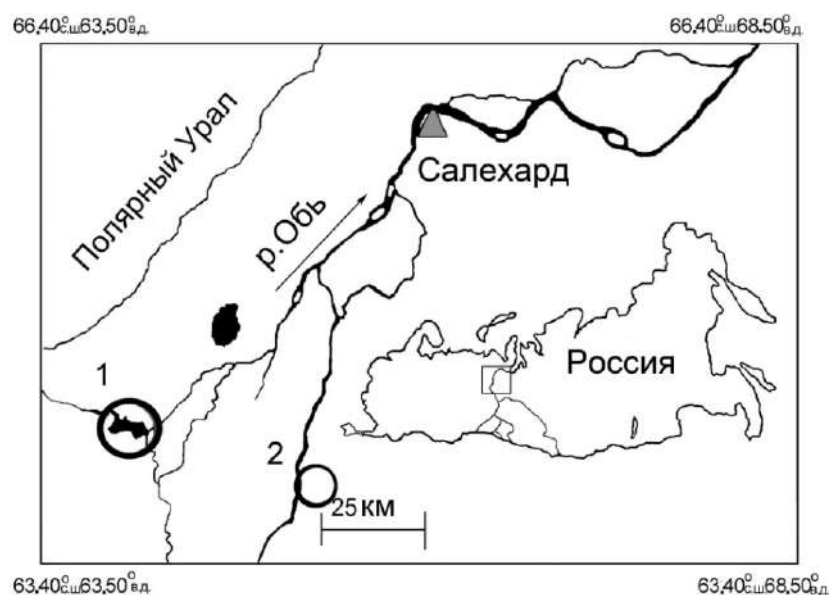
Влажное местообитание располагается на пониженном участке рельефа в 1,5 км от р. Печора. Средний диаметр деревьев составил 26,5 см, а высота – 13,7 м, сомкнутость крон 0,2. Встречается ель. Сосна произрастает совместно с елью, встречается единично береза. Живой напочвенный покров мозаичен, в травяно-кустарничковом ярусе преобладает черника (до 30%) и брусника (15%), встречаются багульник (10%), зеленые мхи (*Pleurozium schreberi*) перемежаются пятнами лишайников (*Cladonia* sp.), в понижениях рельефа встречается сфагнум. Почвы подзолистые песчаные периодически избыточно влажные, толщина лесной подстилки около 5 см. (Рисунок Б.2Б Приложения).

### 3.1.2 Западный сектор Западной Сибири

Район исследования расположен в западном секторе Западной Сибири на границе южная лесотундра – северная тайга (район 2, Рисунок 3.3). Здесь хорошо представлена многолетняя мерзлота, а сезонное протаивание не превышает 50–150 см. На климатические условия, с одной стороны, влияют арктические воздушные массы, которые приходят с Северного Ледовитого океана и перемещаются без каких-либо топографических барьеров далеко в Западную Сибирь, с другой стороны, река Обь переносит теплые водные массы с юга на север и играет значительную роль в обеспечении сравнительно мягкого климата региональной поймы. В пределах исследуемой территории наиболее распространенными хвойными породами являются ель сибирская (около 50%), лиственница сибирская (30%) и сосна сибирская (10%).

Отбор проб проводился в 1996, 2000 и 2006 гг. на юго-западном берегу оз. Войкарский Сор в еловых, лиственнично-кедровых, елово-лиственничных лесах и ельниках на влажных и свежих местообитаниях с суглинистой и песчаной почвой. В подлеске здесь встречается береза (*Betula tortuosa* Ledeb.). Травяно-кустарничковый ярус представлен багульником (*Ledum palustre* L.), а травяно-моховой – долгомошником и сфагнумами. Единично встречается *Cladonia* sp. Все выбранные модельные деревья были живыми деревьями и находились в хорошем физическом состоянии. В среднем они были около 15–17 м в высоту и 40–45 см в диаметре на высоте груди. В начале 1980-х годов в

сосновом лесу произошел пожар, в результате которого сгорела большая часть молодых кедров, но старые деревья уцелели. Большинство лиственниц растет обособленно от кедра, ближе к воде.



1 – Войкарский сор (хронологии 7, 8, 9, 10). 2 – правобережье р. Обь, урочище Береговой (хронологии 11, 12, 13, 14, 15, 16). Круг – точка сбора образцов, треугольник – метеостанция Салехард

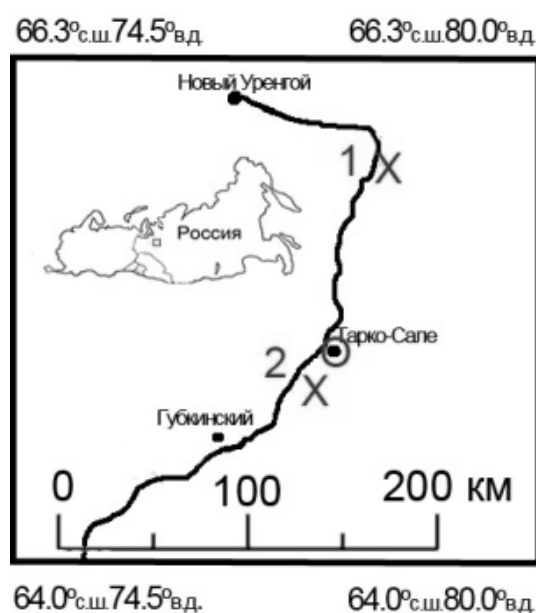
Рисунок 3.3 – Карта-схема сбора образцов в западном секторе Западной Сибири

На правом берегу р.Обь в урочище Береговой (Рисунок 3.3, местообитание 2) был заложен профиль, состоящий из двух точек. Одна точка находилась в непосредственной близости от берега р. Обь, представляя собой свежее местообитание, где произрастают совместно лиственница и ель, а чуть поодаль находился смешанный кедрово-лиственничный лес. Образцы были собраны в пределах 100-метровой полосы вдоль русла реки. Вторая точка урочища находилась в 3-5 км от русла реки и характеризовалась сходным древостоем. Высота деревьев составляет в среднем 15 м, диаметр на высоте груди 40 см, а сомкнутость крон – 0,5-0,6. В кустарниково-травяном ярусе встречается ольха, берёза, рябина, багульник, а также злаки, осоки и зелёные мхи.

### 3.1.3 Восточный сектор Западной Сибири

На востоке Западной Сибири был проведен сбор образцов хвойных деревьев для оценки стабильности климатического сигнала в контрастных по режиму влажности почвы местообитаниях.

На точке 1 (Рисунок 3.4) собраны три вида хвойных деревьев, произрастающих совместно в сухих и расположенных рядом влажных условиях произрастания. Сухие условия представляют собой смешанный притундровый лес, с травяно-лишайниковым напочвенным покровом. Высота деревьев около 10 м, диаметр 10-16 см, сомкнутость крон 0,5. Лиственница выглядит угнетенной, по сравнению с двумя другими видами хвойных деревьев, возобновление слабое. Хорошее возобновление отмечено у ели и кедра. Почвы песчаные, хороший дренаж обеспечивается близостью меандра р. Пур. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают разные виды *Cladonia* (до 70% общего покрова), *Vaccinium vitis idea* L., разные виды злаков и *Pleurozium schreberi* (Рисунок Б.3А, Б.4 Приложения).



1 – северная граница совместного распространения лиственницы сибирской, ели сибирской и кедра. 2 – северная граница распространения сосняков. X – точка сбора образцов. O – метеостанция Тарко-Сале

Рисунок 3.4 – Карта-схема сбора образцов в восточном секторе Западной Сибири

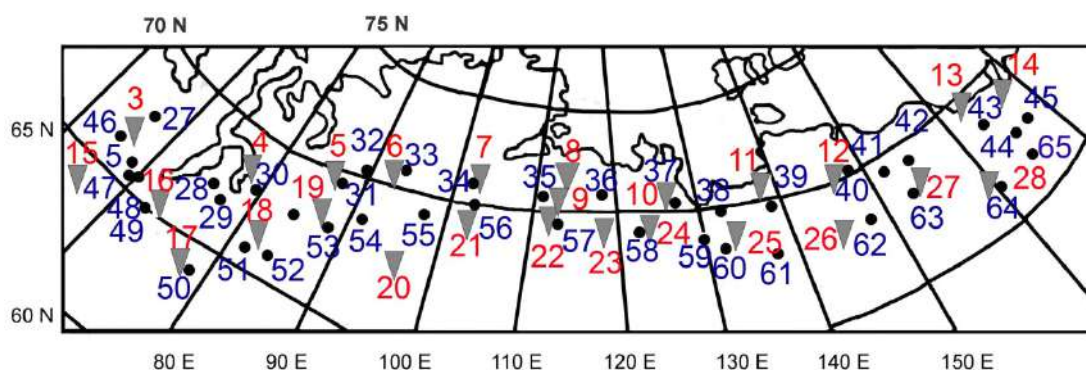
На расстоянии 300 м от сухого местообитания собраны образцы древесины деревьев, произрастающих во влажных условиях вблизи небольшого заболоченного озера в 30-50 м от открытой воды. В травяно-кустарничковом ярусе произрастают голубика (*Vaccinium uliginosum* L.), различные виды осок (*Carex* L.) и сфагновые мхи (*Sphagnum* L.) Здесь преобладают ель и кедр с очень хорошим возобновлением. Угнетенная лиственница растет поблизости на более сухих участках, где в кустарничковом ярусе преобладает черника (*V. myrtillus* L.) и иногда встречается голубика (*V. uliginosum*). Во втором ярусе встречается береза (Рисунок Б.3 Приложения).



На точке 2 были собраны образцы сосны обыкновенной на сухих и влажных местообитаниях. Сухие сосняки представлены сосняками лишайниковыми, и сосняками брусничными; высота деревьев около 13 м, диаметр ствола в среднем 35 см, сомкнутость крон около 0,5. Возобновление хорошее. Во влажных сосняках средняя высота сосен около 10 м, диаметр ствола около 26 см, сомкнутость крон 0,6. Травяно-кустарничковый ярус состоит из багульника, черники, осоки, хвощей, различных злаков.

### 3.1.4 Сибирская Субарктика

В районе исследования 4 образцы древесины в виде кернов были собраны Международной дендрохронологической экспедицией в рамках Сибирского Субарктического проекта в период 1990-1992 гг., организованной С.Г. Шиятовым, В.С. Мазепой, Е.А. Вагановым и Ф.Г. Швайнгрубером. В рамках этого проекта была заложена сеть точек для дендрохронологического мониторинга. Сборы в точках 1, 6, 20, 25, 29, 35 были дополнены автором работы в период 2008-2020 гг. На полученной трансекте длиной 4000 км были построены два меридиональных профиля, представляющие северную и южную зоны лесотундры. Северный профиль проходит по северной границе лесотундры, по островным лесам и редколесьям. Южный профиль проходит по зоне южной лесотундры и притундровых лесов, расположенных на границе с северной тайгой (Рисунок 3.5). Природные условия Сибирской Субарктики детально описаны в предыдущей главе. Местообитания были в основном свежие (Таблица 3.1), с типичной для каждой части Сибирской Субарктики растительностью.

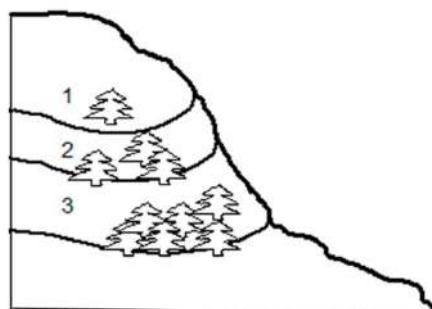


Номера синего цвета и точки – хронологии, номера красного цвета и треугольники – метеорологические станции

Рисунок 3.5 – Карта-схема расположения использованных хронологий лиственницы в Сибирской Субарктике

### 3.1.5 Полярный и Южный Урал

Высотная поясность в горах формируется на основе из нескольких факторов один из которых – температура воздуха, которая понижается с продвижением вверх на  $0,6^{\circ}\text{C}$  на каждые 100 м высоты. В районе исследования на верхнем пределе распространения хвойных деревьев постепенный переход от от уровня отдельно стоящих деревьев, расположенных наиболее высоко, до уровня сомкнутых лесов формирует экотон верхней границы леса (экотон ВГЛ) (Рисунок 3.6).



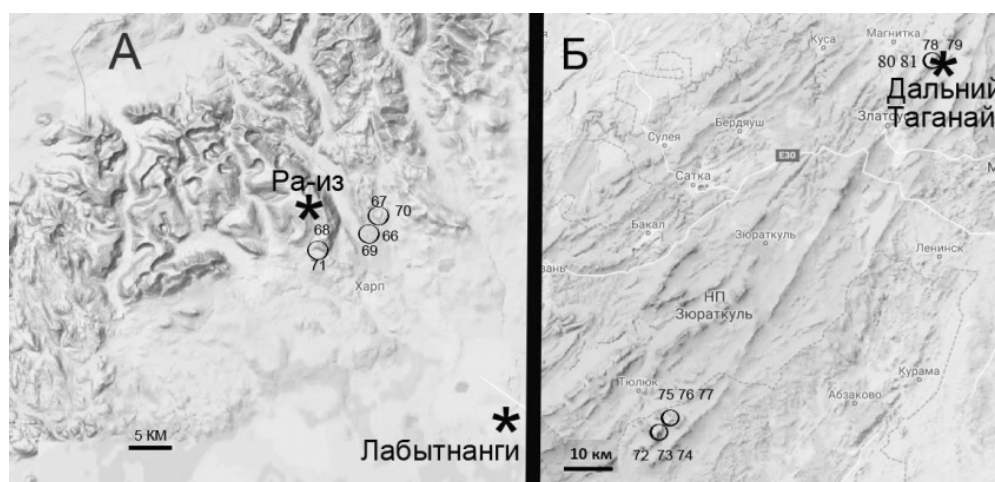
1 – уровень отдельно стоящих деревьев, 2 – уровень редин и редколесий, 3 – уровень сомкнутого леса [Körner, 1999]

Рисунок 3.6 – Схема экотона верхней границы леса

На Полярном и Южном Урале образцы древесины собраны на верхней границе распространения хвойных деревьев в пределах экотона верхней границы леса. На Полярном Урале дополнительно были проведены сборы материала на дне горной долины. Условия на дне горной долины приближены к условиям южной лесотундры на прилегающей территории Западной Сибири.

На Рисунке 3.7 показаны карты-схемы местообитаний на Полярном и Южном Урале, на которых собраны образцы ели и лиственницы. На Полярном Урале проведены сборы на ВГЛ (точки 67, 68, 70, 71) и на дне горной долины (точки 66, 69). На Южном Урале верхняя граница распространения деревьев располагается на высоте более 1000 м над ур. м. В настоящее время склоны интенсивно зарастают елью сибирской, формирующей плавный переход от сомкнутого древостоя к одиночно стоящим деревьям. И использованные в работе образцы были собраны частично П.А. Моисеевым в период 2003-2004 гг. и дополнены автором в период 2014-2016 гг. На юго-западном (ЮЗ) склоне г. Малый Ирмель и северо-восточном (СВ) склоне г. Большой Ирмель были заложены три высотных уровня, согласно сомкнутости крон ели сибирской: нижний уровень имеет

сомкнутость крон 0,4-0,6, средний уровень с сомкнутостью крон 0,2-0,4 и верхней уровень с сомкнутостью крон 0,05–0,2 (хронологии 72-77). Положение над уровнем моря для каждого высотного уровня приведено в таблице 3.1. В подлеске встречается береза, рябина. Травяно-кустарничковый ярус представлен *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idea*, *Empetrum nigrum*, различными видами *Salix* L., *Poa* L., *Carex*, *Geranium*, а также *Veratrum lobelianum* Bernh., *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop, *Bistorta vivipara* (L.) Delarbre, *Aconogonon alpinum* (All.) Schur и другими травами. Местами произрастает виды *Cladonia*, *Cetraria* Ach., а также *Peltigera canina* (L.) Willd. и *Pleurozium schreberi*. Много выходов камней на поверхность почвы.



А – Полярный Урал, Б – Южный Урал. Метеостанции отмечены \*

Рисунок 3.7 – Карта-схема расположения использованных хронологий

На г. Дальний Таганай на склонах северо-западной экспозиции (СЗ) и южной экспозиции (Ю) было заложено по две точки: на уровне сомкнутых лесов (сомкнутость крон елей достигает 0,3-0,5; хронологии 78,80) и на уровне отдельно стоящих деревьев на границе с тундрой (хронологии 79, 81). Здесь ель формирует ВГЛ совместно с березой извилистой. В подлеске встречаются рябина, шиповник. В травяно-кустарничковом ярусе преобладает брусника, голубика, шикша, ива сетчатая, на почве произрастают зеленые мхи, кладонии. По составу растительности две вершины – Дальний Таганай и Ирмель сходны между собой. Основные различия между ними только в положении верхней границы леса по высоте над уровнем моря. На горе Дальний Таганай граница леса расположена ниже, так как эта вершина находится севернее массива Ирмель на 100 км. В настоящее время на обеих вершинах идет интенсивное продвижение верхней границы леса.

### 3.1.6. Общая характеристика использованных в работе хронологий

Во всех районах исследования отбирались отдельно- и прямостоящие доминантные деревья без внешних повреждений и сломанных веток, без двойных вершин, с хорошо сформированной кроной и произрастающие вдали от дорог на ровных или с небольшим уклоном (до 5°) участках (за исключением горных лесотундр). Все местообитания не имели выраженных следов прошлых пожаров и антропогенной нагрузки.

Керны были собраны с деревьев на высоте ствола 1,3 м и 0,5 м, а с молодых тонких деревьев, которые затруднительно пробурить, были собраны спилы на высоте 0,5 м. С 10 модельных деревьев ели и лиственницы, произрастающих в Западной Сибири, были дополнительно собраны поперечные спилы по высоте ствола, начиная с 0,2 м и с шагом в 1 м, для подробного изучения распределения аномальных структур в древесине ствола. В итоговый анализ включены данные с 3293 деревьев, представляющих собой 4 рода сем. Pinaceae, которые были организованы в 81 хронологию, длительностью от 69 до 691 года, всего просмотрено 398465 шт. колец (Таблица 3.1).

Из 81 хронологии 8 построены на основе 225 сосен, собранных с контрастных по режиму увлажнения местообитаний. Средняя протяженность хронологий составила  $271 \pm 41$  год, всего проанализировано 36742 кольца.

Три вида рода лиственница, произрастающих в Сибирской Субарктике, представлены 48 хронологиями. Из них лиственницу сибирскую представляют 21 хронология, построенная на 524 деревьях содержащих 118799 шт. колец. Самая длинная хронология для территории Западной Сибири насчитывает 503 года, а в среднем продолжительность хронологий составляет  $298 \pm 144$  года, так как некоторые хронологии были очень короткими. Лиственница Гмелина представлена 272 деревьями в 9 хронологиях. Всего просмотрено 38165 колец. Самая длинная хронология составляет 591 год, а средняя продолжительность  $456 \pm 107$  лет. На востоке Сибирской лесотундры 15 хронологий представляют лиственницу Каяндера. Всего было использовано 352 дерева, и 87455 колец включено в анализ. Здесь получены самые длинные хронологии продолжительностью 691 год, а в среднем длина хронологий составила  $495 \pm 125$  лет. На Полярном Урале заложен высотный профиль из 3 хронологий по лиственнице сибирской, включающей 262 дерева, просмотрено 12345 колец. На ВГЛ длина самой продолжительной хронологии достигает 214 лет.

Таблица 3.1 – Характеристики точек сбора материала

№ точки	Код хронологии	широта	долгота	Высота н.ур.м	вид	Начальный год	Длина хронологии, лет	Число кернов, шт.	Число колец, шт.	Влажность почвы
<b>Печорская низменность</b>										
1	USD	66.00	57.51	56	P.s.	1741	272	27	3968	С
2	USW	66.00	57.40	67	P.s.	1730	283	23	3190	Вл
3	PED	65.10	57.30	100	P.s.	1763	250	25	2703	С
4	PEW	65.30	56.60	67	P.s.	1745	268	30	2534	Вл
<b>Запад Западной Сибири</b>										
5	LBT	66.40	66.19	60	L.s.	1832	169	50	10658	Св
6	SLH	66.38	66.20	30	P.o.	1862	148	100	10910	Св
7	LMY	65.73	64.55	15	L.s.	1540	460	32	2110	Св
8	ELM	65.73	64.55	15	P.o.	1717	282	18	2399	Св
9	KVR	65.69	64.33	10	P.si	1558	442	30	6024	Вл
10	VSS	65.68	64.57	6	P.o.	1870	127	30	3309	Св
11	LBD	65.25	65.50	25	L.s.	1695	305	12	3142	Св
12	EBD	65.25	65.50	25	P.o.	1814	184	22	3114	Св
13	KBD	65.25	65.50	25	P.si	1706	292	22	2736	Св
14	LBR	65.25	65.41	24	L.s.	1861	137	19	1266	Св
15	EBE	65.25	65.41	24	P.o.	1879	119	20	1038	Св
16	KBE	65.25	65.41	24	P.si	1866	132	17	1666	Св
<b>Восток Западной Сибири</b>										
17	HDP	64.67	77.74	48	P.s.	1765	258	30	3852	С
18	HWP	64.67	77.74	38	P.s.	1691	326	30	5484	Вл
19	CDP	65.80	78.18	66	P.s.	1679	338	30	6014	С
20	TDP	65.00	78.18	65	P.s.	1803	214	30	4216	С
21	CDL	65.80	78.18	17	L.s.	1758	259	20	4291	С
22	CWL	65.80	78.18	16	L.s.	1771	246	20	4181	Вл
23	CDP	65.80	78.18	17	P.o.	1814	203	20	2915	С
24	CWP	65.80	78.18	15	P.o.	1814	203	20	2625	Вл
25	CDK	65.80	78.18	17	P.si	1835	182	20	2399	С
26	CWK	65.80	78.18	15	P.si	1810	207	20	2175	Вл
<b>СЕВЕРНЫЙ ПРОФИЛЬ</b>										
<b>Западная Сибирь</b>										
27	LBO	67.33	67.32	35	L.s.	1940	69	45	2060	Св
28	CHA	67.28	76.46	20	L.s.	1561	430	23	6563	Вл
29	IND	68.08	79.46	30	L.s.	1562	429	18	5008	Вл
30	SOL	68.07	85 03	50	L.s.	1553	438	23	6672	Св
<b>Средняя Сибирь</b>										
31	DUD	69.23	86.13	20	L.s	1925	85	21	2067	Св
32	IKO	70.31	89.30	70	L.s.	1615	376	17	3104	Св
33	KAM	71.20	93.50	70	L.g.	1540	451	24	5094	Св
34	NOV	72.27	101.45	20	L.g.	1644	347	15	2563	Св
35	POP	71.54	111.02	25	L.g.	1570	421	22	3647	Св
36	ARY	71.42	118.35	80	L.g.	1600	391	25	2861	Св
37	TIK	71.06	127 17	70	L.g.	1425	567	10	4080	Св

Продолжение Таблицы 3.1

№ то чки	Код хронологи	широта	Долгота	Высота н.ур.м	вид	Начальный год	Длина хронологии, лет	Число кернов, шт.	Число колец, шт.	Влажность почвы
<b>Северо-Восточная Сибирь</b>										
38	OMO	70.57	132.59	20	L.c.	1518	474	21	4571	Св
39	CHN	70.15	138.10	80	L.c.	1301	691	22	4070	Св
40	INP	70.30	148.08	20	L.c.	1425	670	39	8179	Св
41	NAN	69.28	152.06	30	L.c.	1414	581	29	8112	Св
42	AND	69.17	154.46	50	L.c.	1412	580	22	6839	Св
43	CER	68.48	163.03	300	L.c.	1468	524	29	10207	Св
44	VOL	67.12	165.06	470	L.c.	1568	424	14	4101	Сх
45	BIL	67.28	167.40	450	L.c.	1420	572	23	5789	Сх
<b>ЮЖНЫЙ ПРОФИЛЬ</b>										
<b>Западная Сибирь</b>										
46	HAR	66.57	66.40	100	L.s.	1838	163	50	14198	Св
5	LBT	66.40	66.19	60	L.s.	1832	169	50	10658	Св
47	PLL	65.27	68.56	20	L.s.	1557	436	26	8673	Сх
48	PDP	65.30	69.28	25	L.s.	1505	488	11	4703	Св
49	PLR	65.21	69.31	25	L.s.	1609	384	38	10905	Вл
50	NAD	65.38	72.44	50	L.s.	1800	202	26	2741	Св
51	TAR	64.54	77.56	70	L.s.	1489	503	24	8923	Св
52	SID	66.40	82.20	50	L.s.	1624	367	16	3425	Св
<b>Средняя Сибирь</b>										
53	IGR	67.28	86.33	40	L.s.	1930	80	21	1347	Св
54	KHN	68.35	92.08	100	L.s.	1624	367	12	2104	Св
55	AYA	69.32	97.32	400	L.g.	1517	474	18	2950	Св
56	KOR	70.36	104.15	100	L.g.	1412	579	22	3998	Св
57	KUO	69.46	112.49	60	L.g.	1400	591	38	6826	Св
58	SEL	69.17	125.20	130	L.g.	1705	287	25	3042	Св
<b>Северо-Восточная Сибирь</b>										
59	BAT	67.70	130.50	700	L.c.	1473	519	19	3583	Св
60	VYP	67.55	134.75	253	L.c.	1799	211	30	793	Св
61	TIR	67.37	137.28	350	L.c.	1559	433	21	4306	Св
62	ALA	68.27	147.36	140	L.c.	1605	387	28	8192	Св
63	KOL	67.15	153.42	50	L.c.	1560	432	30	7341	Св
64	NAS	66.30	160.46	220	L.c.	1793	199	20	3117	Св
65	BOL	66.13	165.25	500	L.c.	1407	585	28	8255	Св
<b>Полярный Урал</b>										
66	ASL	66.9	65.76	80	L.s.	1805	211	130	4784	Св
67	RSL	66.9	65.76	280	L.s.	1798	218	120	6139	Св
68	RL	66.8	65.7	300	L.s.	1785	214	12	1310	Св
69	BSP	66.9	65.76	80	P.o.	1858	158	130	4475	Св
70	PSP	66.9	65.76	250	P.o.	1806	210	120	2887	Св
71	RP	66.8	65.7	300	P.o.	1799	270	12	1614	Св

Продолжение Таблицы 3.1

№ то чки	Код хронологии	широта	долгота	Высота н.ур. м	вид	Начальный год	Длина хронологии, лет	Число кернов, шт.	Число колец, шт.	Влажность почвы
<b>Южный Урал</b>										
72	BIR1	54.52	58.8	1360	P.o.	1888	116	18	1440	Св
73	BIR3	54.52	58.8	1310	P.o.	1714	290	260	16281	Св
74	BIR5	54.52	58.8	1260	P.o.	1710	291	261	16589	Св
75	MIR1	54.55	58.8	1365	P.o.	1932	86	21	607	Св
76	MIR3	54.55	58.8	1335	P.o.	1899	120	94	4989	Св
77	MIR5	54.55	58.8	1290	P.o.	1830	186	179	7583	Св
78	TTS	55.73	59.9	1045	P.o.	1976	40	25	1297	Св
79	TGS	55.73	59.9	1096	P.o.	1810	207	25	2637	Св
80	TTN	55.36	59.9	1060	P.o.	1895	121	25	1234	Св
81	TGN	55.36	59.9	1080	P.o.	1840	162	149	2128	Св

Примечание – L.s. – *Larix sibirica* Ledeb., L.g. – *L. gmelinii (dahurica)* Rupr. Kuzen., L.c. – *L.cajanderi* Mayr., P.o. – *Picea obovata* Ledeb., P.s. – *Pinus sylvestis* L., P.si. – *Pinus sibirica* Du Tour. Влажность почвы: св – свежие, вл - влажные, сх – сухие, пр – проточные

Наиболее разнообразные районы представлены елью сибирской – образцы ели собраны как в Западной Сибири, так и на Полярном и Южном Урале. В Западной Сибири отобрано 230 моделей, организованных в 7 хронологий, продолжительностью  $181 \pm 56$  лет. Самая длинная хронология получена для запада Западной Сибири продолжительностью 283 года, всего просмотрено 26310 колец. На Полярном Урале построено всего 3 хронологии, но количество использованных деревьев составляет 262 шт., а количество просмотренных колец – 8976. Самая длинная хронология (270 лет) получена для условий ВГЛ. На Южном Урале ель представлена 1057 деревьями, которые представляют высотные профили на склонах разной экспозиции на двух горных вершинах. Всего построено 10 хронологий. Самые старые деревья произрастают на нижних высотных уровнях, самая длинная хронология составляет 291 год (на массиве Ирмель, склон северной экспозиции), а средняя протяженность хронологий составила  $182 \pm 87$  лет. Количество проанализированных колец составляет 54785 шт.

Кедр представлен наименьшим числом моделей – 109 деревьев, которые произрастают как в свежих, так и в сухих и влажных местообитаниях, всего построено 5 хронологий, длительностью от 119 до 442 лет, а в среднем около 251 года. Самая длинная хронология получена для запада Западной Сибири. Проанализировано 15000 колец.

В работе использованы образцы древесины, собранные в разные годы различными исследователями при проведении многих экспедиций, поддержанных

различными грантами и фондами. В таблице 3.2 приведены фамилии основных коллекторов образцов, включая автора диссертации.

Таблица. 3.2 – Список основных коллекторов образцов, использованных в работе

№ точки	Коллекторы
1-6, 17-27, 46, 50, 60, 66, 67, 69,70, 78-81	М.А. Гурская
7-9,11-16, 31, 53	Л.И. Агафонов, М.А. Гурская
47-49	Л.И. Агафонов
28-30, 32-45, 54-59, 61-65	С.Г. Шиятов, В.С. Мазепа
72-77	П.А. Моисеев, М.А. Гурская
68,71	Р.М. Хантемиров

## 3.2 Методы исследования

### 3.2.1 Измерение ширины годовых колец и построение древесно-кольцевых хронологий

Для оценки влияния внешних факторов, ведущих к формированию аномальных клеточных структур, необходима абсолютная датировка каждого годового кольца. Для этого используются абсолютно датированные индивидуальные серии по ширине годовых колец. Ширина годового кольца представляет собой интегральную характеристику внутренних (биологических) и внешних (абиотических и биотических) факторов, измеряемую в миллиметрах. У образцов проводилась зачистка поверхности лезвием, после чего повышалась контрастность с помощью мела или зубного порошка [Фильрозе, Гладушко, 1986]. После этого проводилось измерение ширины годового кольца в отраженном свете под микроскопом с помощью полуавтоматической установки для измерения ширины колец LINTAB 5 (RINNTEX<sup>TM</sup>), производства Германия, с точностью 0,01 мм.

Полученные индивидуальные серии были абсолютно датированы методом перекрестной датировки. Этот метод основан на использовании неповторимого во времени чередования узких и широких колец у дерева с одной стороны и на синхронном изменении ширины годового прироста у деревьев, произрастающих в сходных местообитаниях с другой стороны [Stokes, Smiley, 1996]. Перекрестное датирование



позволяет установить точную календарную дату формирования каждого годичного кольца. Использование этого метода позволяет выявлять выпавшие и ложные кольца и определять календарный период жизни деревьев [Fritts, 1976].

Для определения календарной даты образования годичных колец использовались общепринятые в дендрохронологии подходы перекрестной датировки образцов с использованием графических данных, полученных в программе TSAP [Rinn, 1996], и последующей статистической оценки качества датирования и статистических характеристик изменчивости ширины годичного кольца с помощью программы COFESHA [Holmes, 1983].

### 3.2.2 Выявление аномальных клеточных структур, построение хронологий на их основе и анализ

Клеточные структуры хорошо видны в бинокулярный микроскоп с используемым методом контрастирования поверхности [Фильрозе, Гладушко, 1986]. Фотографии годичных слоев древесины выполнены с использованием фотокамеры RisingCam.

Распределение светлых колец по радиусу ствола дерева рассмотрено на примере 20 деревьев каждого вида, имеющих сходный возраст 240-250 лет. Распределение морозобойных повреждений изучено на примере 50 деревьев каждого вида разного возраста. По высоте ствола распределение светлых и морозобойных колец рассмотрено на примере 10 деревьев двух видов – лиственницы сибирской и ели сибирской.

Для построения хронологий по аномальным структурам необходимо оценивать количество годичных колец, в каждый год, которые будут включены в хронологию. В каждый год количество годичных колец может быть разным, так как оно зависит от ряда факторов: времени появления древостоя, возраст дерева и условия его произрастания. Выпадающие кольца могут изменять в отдельно взятый год количество колец, включенных в хронологию. При построении хронологий проводилась нормализация количества выявленных структур методом минимакс и последующего десятичного масштабирования. Для этого определяли долю колец, содержащих аномальные клеточные структуры, от общего числа годичных колец в каждый год (изменчивость от 0 до 1) и выражали в процентах (масштабировали). Аномальные клеточные структуры характеризуются различным распределением внутри ствола, следовательно, разные методические подходы были использованы при построении хронологий по разным типам аномальных структур годичных колец. На основе доли клеточных структур были

построены точечные хронологии для каждого местообитания и вида по каждому типу структур.

В каждой точечной хронологии по светлым кольцам исключили случаи, где количество светлых колец было менее 10% (один случай на десять и более колец), так как такие кольца могли быть неклиматической природы [Gurskaya, 2019]. Точечные хронологии были объединены в пространственно-временные обобщенные хронологии простым арифметическим осреднением по светлым кольцам для каждого вида хвойных деревьев.

Синхронность между хронологиями аномальных структур оценивалась как доля совпадений лет, когда в кольцах формируются аномальные структуры.

Для анализа крупномасштабных природных событий, таких как извержения вулканов или атмосферные осцилляции, было выполнено обобщение хронологий светлых колец более высокого уровня [Гурская, 2017, 2022]. Для этого хронологии светлых колец лиственницы были объединены простым арифметическим осреднением по каждому виду лиственницы или по всей территории Сибирской Субарктики. В последующий анализ были взяты те годы, когда количество светлых колец превышало среднее арифметическое значение на одно среднее квадратичное отклонение. Это позволило построить так называемую хронологию массового формирования светлых колец и выбрать годы с действительно экстремально высоким количеством светлых колец в лиственнице.

Другой подход в построении хронологий светлых колец предполагает получение пространственной хронологии по светлым кольцам для территории Сибирской Субарктики. Для каждого года была рассчитана доля точечных хронологий от общего числа хронологий в Сибирской Субарктике, на которых проявился сигнал в виде светлых колец. В результате получается хронология, показывающая количество местообитаний со светлыми кольцами в отдельно взятый год.

Реконструкция температурных условий отдельных лет со светлыми кольцами в древесине лиственницы, была проведена с использованием линейной регрессии. Оценка достоверности результатов регрессии проводилась на основе объяснённой дисперсии и F-критерия. Исходя из того, что формирование светлых колец происходит редко, то классические статистические методы верификации результатов не применимы. Верификация результатов выполнена графически: визуальным сравнением графиков инструментальных наблюдений и реконструированных значений отдельных лет.

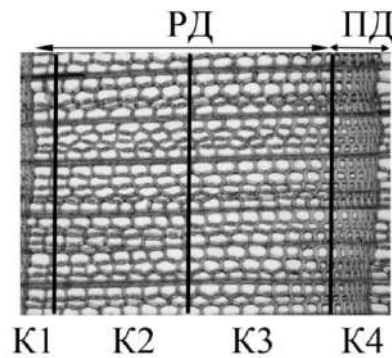
Построение карт распределения светлых колец и реконструированной температуры было проведено в программном обеспечении ArcGIS 9.0 с использованием метода площадной интерполяции. Данные по светлым кольцам наносились на карту с шагом в

10%. Аномалии температуры картировались при помощи метода минимальной кривизны поверхности с шагом в 1°C от 0°C до -4°C. Выбор размера шага был обусловлен диапазоном изменчивости данных.

Построение хронологий по морозобойным кольцам требует обязательной оценки распределения повреждений в древесине ствола деревьев, произрастающих в том или ином местообитании в отличие от остальных структур, которые формируются на протяжении всей жизни дерева. Формирование морозобойных повреждений прекращается при достижении деревом определенного возраста и соответствующих морфометрических характеристик. Более того, морозобойные кольца чаще формируются в нижней части ствола хвойных деревьев [Гурская, Шиятов, 2006]. Кроме этого для построения хронологий морозобойных повреждений, наиболее достоверно показывающих долю поврежденных годичных колец в каждый год, необходимо использовать деревья разного возраста, но разница между ними желательна не более 10-15 лет. Последующая погодичная нормализация данных по морозобойным повреждениям возможна только после оценки количества чувствительных к заморозкам колец в выборке. Поэтому построение хронологий по морозобойным повреждениям – достаточно трудоемкая задача. Для большинства местообитаний расчет частоты лет с необходимыми для формирования повреждений условиями, был выполнен на очень коротких периодах хронологий (30-150 лет).

Кроме этого, при построении хронологий по морозобойным повреждениям важным является оценка положения повреждений в годичном кольце, так как формирование повреждений зависит от фазы сезонного развития годичного кольца и времени наступления заморозка. Поэтому годичное кольцо было разделено на части (Рисунок 3.8). Выбор деления кольца зависел от поставленных задач: иногда детально охарактеризована зона ранней древесины (использовался код «К») или был более общим (использовался код рд-пд).

Обычно количественная анатомия древесины и метод трахеидограмм в частности используется для оценки влияния климатических факторов на клеточную структуру годичных колец, и понимания как анатомические параметры трахеид могут быть использованы при моделировании динамики климата [Panyushkina et al., 2003; Castagneri et al., 2017]. Однако описание основных морфо-анатомических диагностических признаков аномальных клеточных структур там, где это возможно, или сравнение этих признаков между собой, также является перспективным подходом для понимания особенностей формирования и выделения различий между вариациями строения клеточных структур.



К1 – начало роста, включая первые 1-2 ряда трахеид, К2 – первая половина ранней древесины, К3 – вторая половина ранней древесины, К4 – зона поздней древесины. РД – ранняя древесина, ПД – поздняя древесина

Рисунок 3.8 – Разделение годичного кольца на зоны для анализа морозобойных повреждений

В этой работе анализ выполнен для светлых годичных колец, образовавшихся у лиственницы сибирской, произрастающей на ВГЛ на Полярном Урале, и у лиственницы Гмелина, произрастающей на ВГЛ на Анабарском плато. Эти кольца сформировались в период инструментальных наблюдений и имели четко выраженные морфо-анатомические типовые признаки. Сравнение проводилось с соседними несветлыми (нормальными) кольцами, образованными в предшествующие годы и со средними значениями годичных колец, характерных для данного вида и полученных на основе усреднения данных (не менее 5 лет).

Для проведения сравнительного количественного анализа разных зон светлого годичного кольца необходимо нормировать исходные трахеидограммы к единому числу клеток. Нормировка позволяет «сжать» или «растянуть» исходную трахеидограмму к единому числу условных трахеид, сохраняя радиальные размеры клеток. Анатомическая структура кольца не изменяется при нормировке. [Гистометрический анализ ..., 1985; Zobel, van Vuijtenen, 1989; Ваганов, Шашкин, 2000; Cook, Kairiukstis, 2013]. В этой работе построены трахеидограммы, нормированные к 30 условным трахеидам. В последующем по 5 модельным деревьям были построены усредненные трахеидограммы.

Микросрезы древесины толщиной 15-35 мкм, которые включали светлые годичные кольца и соседние несветлые кольца, были изготовлены на санном микротоме и окрашены сафранином для повышения контрастности. Измерения тангентального размера (Т), толщины стенок (CWT) и радиального размера люменов трахеид (L)

проводились в проходящем свете на установке компьютерного анализа изображений Axio Imager MAT, Version 04/14/2005 (Karl Zeis Light AG Microscopy) (Рисунок 3.9).

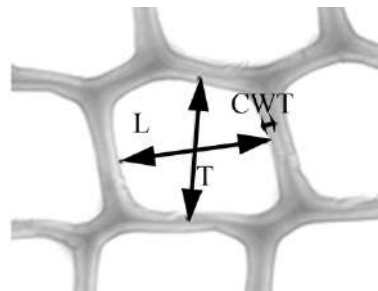
По результатам измерений были рассчитаны следующие параметры колец: радиальный размер трахеид, площадь поперечного сечения клеточной стенки, площадь люмена, площадь поперечного сечения трахеиды по следующим формулам (1-4).

$$D = L + 2 \cdot CWT \quad (1)$$

$$CWA = 2 \cdot CWT \cdot (D + T - 2 \cdot CWT) \quad (2)$$

$$LUM = D \cdot T - CWA \quad (3)$$

$$CS = D \cdot T \quad (4)$$



T – тангентальный размер, CWT – толщина клеточных стенок, L – радиальный размер люменов трахеид

Рисунок 3.9 – Измеряемые параметры трахеид

Для оценки зрелости трахеид нормальных колец, а также степени сформированности стенок поздних трахеид в светлых годичных кольцах, рассчитывали долю, приходящуюся на клеточную стенку в общей площади поперечного сечения клетки  $CWA_i = CWA / CS$  [Гурская, Бенькова, 2013], и индекс клеточной стенки – отношение площади клеточной стенки к размеру люмена ( $CWA / LUM$ ) [Бенькова, Бенькова, 2006].

Статистический анализ результатов выполнялся в пакете программ Statistica 8.0. Для оценки нормальности распределения аномальных клеточных структур использовался тест Шапиро-Уилка. По его результатам применялись подходы непараметрической (U-тест медианы Манна-Уитни, H-тест Крускала Уоллиса) или параметрической (t-тест Стьюдента, ANOVA) статистики.

### 3.2.3 Использованные базы данных и метеорологические данные

В работе использовались два типа метеорологических данных. Анализы, основанные на данных по средним месячным климатическим переменным (корреляции с шириной и плотностью годичного кольца, хронологиями светлых колец), выполнялись с использованием данных сети интерполированных значений температуры (гридам), атмосферных осцилляций. Данные были загружены с интернет-ресурса Королевского метеорологического института Нидерландов (CRU 4.04) [URL <http://climexp.knmi.nl>] за период 1901-2013 [Harris et al., 2014] с разрешением  $0.5^\circ \times 0.5^\circ$ . Эти данные имеют высокие коэффициенты корреляции ( $r=0,96-0,98$ ,  $p\text{-level} = 0,0001$ ) со средними месячными значениями климатических параметров, полученными на расположенных рядом метеостанциях.

Для анализа, основанного на данных суточного разрешения, использовались данные прямых наблюдений на метеостанциях (Таблица 3.3). Метеорологические данные близлежащих к точкам сбора образцов метеостанций были загружены с интернет-ресурса Всероссийского научно-исследовательского института гидрометеорологической информации <http://meteo.ru> [Булыгина и др., 2014].

Расположение станций по Субарктическому профилю представлено на Рисунке 3.5. На Полярном и Южном Урале метеорологические станции находились на близлежащих горных вершинах. В настоящее время они закрыты. Поэтому анализ данных по горным метеостанциям ограничен периодами, пока станции работали. Данные суточного разрешения за отдельные годы (2003 и 2008 г.) по температуре воздуха на массиве Ирмель предоставлены П.А. Моисеевым.

Для определения начала вегетационного периода в этой работе использовались сроки устойчивого перехода средней суточной температуры выше  $4^\circ\text{C}$  [Возможности оценки ..., 2008; Critical temperatures ..., 2008], а минимальной температуры - выше  $0^\circ\text{C}$ . В некоторых случаях для оценки начала вегетационного сезона использовались сроки перехода средней суточной температуры выше  $5^\circ\text{C}$ .

Анализ вулканической активности проведен с использованием базы данных Глобальной программы исследования вулканов Смитсоновского института [URL <https://volcano.si.edu>]. В работе использована шкала вулканической активности (VEI), предложенная К. Ньюхоллом и С. Селфом [Newhall, Self, 1982], которая оценивает объем выбросов газов, аэрозолей, тefры и крупного обломочного материала и высоту столба пепла. Извержение с  $VEI=1$  выбрасывает до  $0,00001 \text{ км}^3$  далее, объем выбросов увеличивается экспоненциально. Сильными извержениями считаются извержения с

VEI=4, что соответствует выбросу не менее 1 км<sup>3</sup>, а с VEI=6 выбросы составляют до 100км<sup>3</sup>. В этой работе под сильными и катастрофическими извержениями понимаются извержения с VEI $\geq$ 4.

Таблица 3.3 – Характеристики метеорологических станций, использованных в работе

№ станции	Код станции	Название станции	Широта	Долгота	Высота над ур. м	Период наблюдений
Печорская низменность						
1	23412	Усть-Уса	65.58	56.55	77	1903-2018
2	23418	Печора	65.07	57.06	53	1951-2018
Сибирская Субарктика, северный профиль						
3	23330	Салехард	66.53	66.53	15	1882-2018
4	23256	Тазовский	67.5	78.7	8	1937-2018
5	23074	Дудинка	69.4	86.17	16	1906-2018
6	20982	Волочанка	70.95	94.50	37	1936-2018
7	20891	Хатанга	71.98	102.47	30	1929-2018
8	21908	Жилинда	70.1	113.9	62	1936-2018
9	21802	Саскылах	72.0	114.1	18	1936-2018
10	21921	Кюзюр	70.68	127.4	36	1949-2018
11	21931	Юбилейная	70.75	136.22	25	1948-2018
12	21946	Чокурдах	70.6	147.9	61	1945-2018
13	25138	Островное	68.12	164.17	98	1940-2010
14	25248	Илирней	67.15	167.58	352	1944-2018
Сибирская Субарктика, южный профиль						
15	23426	Мужи	65.4	64.7	19	1932-2018
16	23445	Надым	65.28	72.40	14	1959-2018
17	23552	Тарко-сале	64.92	77.82	27	1937-2018
18	32365	Сидоровск	66.36	82.18	34	1959-1997
19	23274	Игарка	67.47	86.57	20	1950-2018
20	23383	Агата	66.53	93.28	277	1938-2018
21	24105	Ессей	68.47	102.37	272	1937-1998
22	24125	Оленек	68.5	112.43	217	1936-2018
23	24136	Сухана	68.37	118.20	78	1938-2018
24	24143	Джарджан	68.73	124.0	38	1938-2018
25	24266	Верхоянск	67.55	133.38	135	1890-2018
26	24197	Дружина	68.2	145.35	31	1962-1991
27	25206	Среднеколым	67.45	153.72	20	1936-2018
28	25325	Усть Олой	66.55	159.42	125	1943-2018
Полярный и Южный Урал						
29	23331	Ра-Из	66.54	65.40	895	1940-1998
30	5545990	Таганай-Гора	55.36	59.9	1108	1932-2001

## ГЛАВА 4. ЧАСТОТА ФОРМИРОВАНИЯ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ АНОМАЛЬНЫХ КЛЕТОЧНЫХ СТРУКТУР В ДРЕВЕСИНЕ СТВОЛА

### 4.1 Введение

Формирование годичных колец на клеточном и тканевом уровнях зависит от условий окружающей среды. Температура вегетационного периода является основным лимитирующим фактором, действующим на формирование годичных колец хвойных деревьев, произрастающих на северном и верхнем пределах распространения. В экстремальных условиях произрастания деревьев на пределе их ареалов незначительные изменения фактора, лимитирующего прирост деревьев, вызывают сильную ответную реакцию, которая легко может быть выявлена в виде различных изменений в приросте: изменение ширины годичного кольца, плотности древесины, изотопного состава, анатомического строения кольца [Fritts, 1976; Vaganov et al., 2006; Schweingruber, 2007]. Изменения условий окружающей среды, особенно температуры и доступность воды, влияют на формирование и дифференцировку трахеид, которые в конечном итоге ответственны за анатомический внешний вид годичных колец [Schweingruber, 2007].

В этой главе проведено обоснование использованной терминологии на основе анализа публикаций, систематизация основных типов клеточных структур, встречающихся в древесине хвойных деревьев, на основе факторов, влияющих на их формирование. Проведен анализ частоты формирования различных клеточных структур в зависимости от общего числа годичных колец у разных видов хвойных, произрастающих в контрастных экологических условиях в лесотундровых экосистемах.

### 4.2 Клеточные структуры в годичных кольцах: частотный анализ использования терминов

В современной литературе изменения клеточной и тканевой структуры годичных колец имеют разные названия. В фитопатологии существует классификация неинфекционных болезней растений, которая предполагает воздействие внешнего абиотического фактора на формирование ксилемы и последующее ослабление организма [Ванин, 1955]. Неинфекционные заболевания, которые рассматривает фитопатология, основаны на макроскопических признаках: – это ложное ядро, нарост, прорость, метиковые трещины, солнечные ожоги, обморожения, громобои, ослабление организма в результате дефицита минеральных веществ,



отравление ядовитыми веществами. Кроме этого, существуют работы, посвящённые аномальному росту стволов деревьев в виде капов, наплывов, наростов, сувелей, сферобластов, галлов, «ведьминых метл» и т.д. [Коровин и др., 2001].

Тем не менее, изменения клеточной структуры, которые выявляются у деревьев, произрастающих на пределах своего распространения, детально не рассматриваются современными фитопатологами, несмотря на то, что эти клеточные структуры формируются в годичных кольцах как в результате нарушения обмена веществ, так и под влиянием внешних абиотических факторов и могут называться болезнью деревьев. Но чаще всего они не ведут к существенному снижению прироста или ослаблению всего организма.

В настоящее время «аномалия» и «патология» определяются следующим образом:

*Аномалия* происходит от греческого *ανωμαλία* – отклонение от нормы, от общей закономерности, неправильность. Термин популярен в физике, геофизике (магнитные аномалии) и климатологии (климатические, погодные аномалии) и в биологии (аномалии развития).

*Патология* происходит от греческого *πάθος* – страдание, боль, болезнь + *λογία* – изучение – болезненное отклонение от нормального состояния или процесса развития. К патологиям относят процессы отклонения от нормы, процессы, нарушающие гомеостаз, болезни и дисфункции. Термин часто используется в медицине и психиатрии. При воздействии патогенного фактора в организме закономерно наступает *патологический процесс* — это последовательность реакций, вызывающая нарушения нормального течения жизненных процессов.

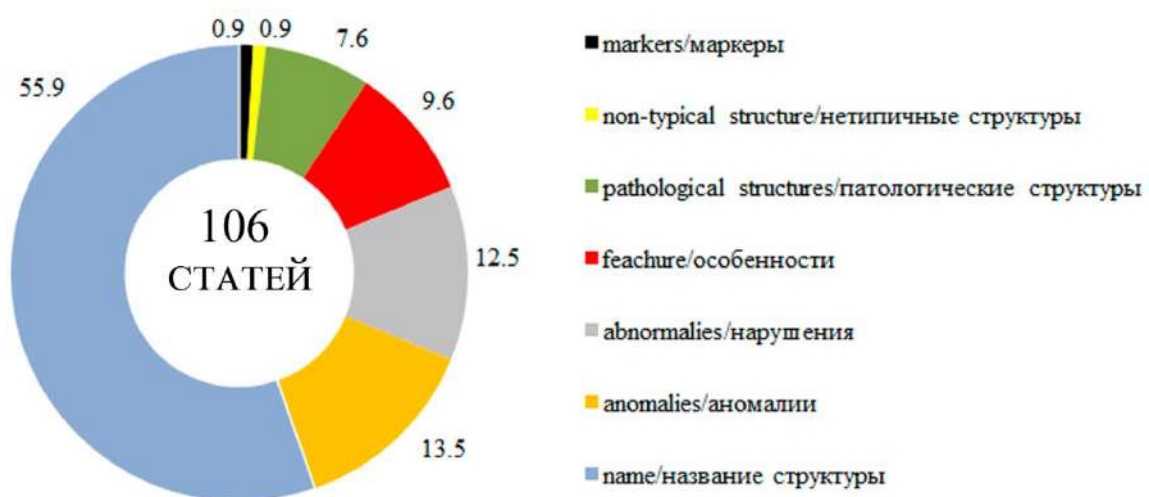
*Травма* по гречески *τραύμα* — рана. Это нарушения целостности, а также и функциональности органов и тканей, которые происходят в результате внезапного воздействия факторов внешней среды.

Таким образом, термины патология и аномалия достаточно близки по своей сути и часто являются синонимами. Но наибольшее диалектическое единство может быть отмечено между нормой и аномалией, как наиболее общим проявлением отклонений от нормы. Аномалии часто проявляются как результат нарушений клеток и тканей, не мешающих дальнейшему функционированию организма в целом. Для патологий свойственен длительный патологический процесс, который часто происходит под влиянием биологических систем (живых организмов), который часто ведет к болезням и гибели организма. В тоже время существуют краткосрочные внезапные повреждения годичных колец внешними факторами, которые могут быть интерпретированы как травма.

Авторы научных публикаций (Приложение В), посвященных клеточным структурам годичных колец, употребляют различные термины для описания одних и тех же структур.

Анализ публикаций, содержащих описание каких-либо клеточных структур за период 1922 по 2023 гг., показал, что авторы используют следующие термины: прямое название структуры во всей работе (например, светлые кольца, цепочки смоляных ходов) или использование обобщающих терминов: аномалия, патология, особенность, нетипичная структура и т.д. Учитывались все термины, использованные в текстах.

Наиболее часто используется прямое название структуры, без обобщающей классификации на патологическую/аномальную структуру или особенность. Большинство современных публикаций придерживается термина «аномальные структуры/аномалии», а термин «патология/патологические структуры» используется небольшим количеством исследователей (Рисунок 4.1). Отчасти это обусловлено активностью различных исследовательских групп. Но чаще всего исследователи различных научных групп выбирают термин «аномалия». Наиболее редко используется термин «маркер» или «нетипичная структура».



Числа указывают % использования термина от общего числа статей

Рисунок 4.1 – Частота использования различных терминов в научных источниках, описывающих клеточные структуры

В этой работе используется термин «аномалии» в качестве обозначения всех вариантов изменения регулярной нормальной клеточной структуры годичных колец, так как он является более подходящим к описанию клеточных структур годичных колец.

### **4.3 Типы аномальных клеточных структур в древесине хвойных деревьев, произрастающих на северном и верхнем пределах распространения**

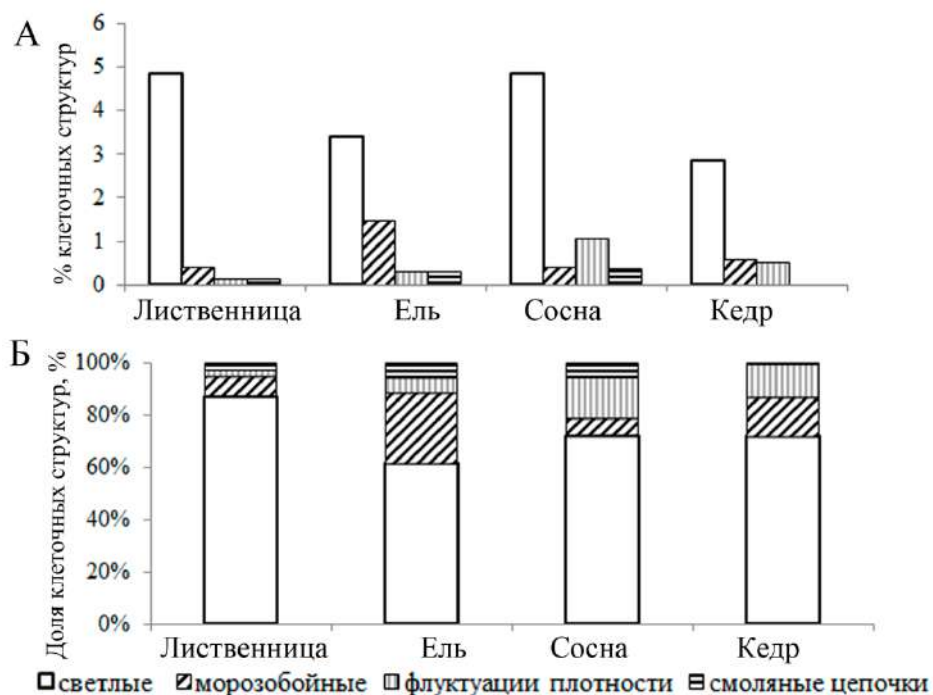
Морфология и анатомическая структура колец деревьев зависят от температуры и наличия воды в период роста [Schweingruber, 2007], а неблагоприятные погодные условия в периоды роста могут изменить на анатомическое строение годичных колец хвойных деревьев. Изменения в соотношении ранней и поздней древесины, а также клеточной стенки и люмена, ведут к изменению структуры и функции всего годичного кольца [Модельная оценка ..., 2011].

В древесине хвойных деревьев, произрастающих на северном пределе распространения в Субарктике Евразии и в горах Полярного и Южного Урала, выявлены следующие типы аномальных клеточных структур: светлые кольца, морозобойные кольца, ложные кольца, флуктуации плотности древесины, цепочки смоляных ходов (Рисунки Г.1-5 Приложения). Кроме этого, отмечены раневая древесина, кренивая древесина и выпадающие кольца. Раневая древесина формируется крайне редко, кренивая распространена в основном в горных районах. Выпадающие кольца представляют собой экстремальный вариант ширины годичного кольца и не относятся к категории аномальных анатомических структур годичных колец.

У хвойных деревьев, произрастающих на северном пределе распространения, доля клеточных структур в зависимости от общего числа колец имеет общие закономерности. На рисунке 4.2 приведены обобщенные данные по всем использованным в этой работе годичным кольцам. Наиболее часто в древесине хвойных деревьев формируются светлые кольца, составляя 4-6% от общего числа колец. У лиственницы и сосны светлые кольца были выявлены чаще, а в древесине ели и кедра – реже. Морозобойные повреждения формируются реже, чем светлые, наиболее часто они встречаются у ели (около 1% от общего числа колец), а наиболее редко – у лиственницы. Флуктуации плотности наиболее часто были выявлены у сосны (около 1% от общего числа колец), у ели и лиственницы они составили единичные случаи. Цепочки смоляных ходов выявлены у всех видов, но у кедра их количество составило менее 0,01%, что указывает на слабое воздействие внешних повреждений, нарушающих целостность ствола и камбия в частности (Рисунок 4.2А).

Эколого-биологические особенности видов и микроусловия их произрастания могут влиять на количество и соотношение аномальных клеточных структур. У каждого вида соотношение некоторых клеточных структур оказалось видоспецифичным. У всех деревьев в районе исследования преобладают светлые кольца. Преобладание морозобойных колец или флуктуаций плотности зависит от условий произрастания и вида деревьев (Рисунок 4.2Б). Например, у лиственницы, которая произрастает в наиболее северных местообитаниях в Сибирской Субарктике [Деревья и кустарники, 1949; Рысин, 2018], преобладают светлые

кольца, а остальные типы аномальных клеточных структур встречаются относительно редко. Ель, являясь мезофитом, приурочена к свежим или влажным местообитаниям, находящимся в микропонижениях рельефа [Рысин, Савельева, 2002]. Такие местообитания аккумулируют влагу в почве, сюда обычно стекает и застаивается холодный воздух. В результате формируются условия, способствующие повреждению годичных колец заморозками, и, как следствие, количество морозобойных колец увеличивается. У сосны северная граница распространения в районе исследования находится южнее, по сравнению с елью и лиственницей. Кроме того, сосна в сухих местообитаниях может испытывать недостаток влаги в течение вегетационного периода, поэтому у образцов из таких местообитаний отмечается увеличение доли флуктуаций плотности. Морозобойных повреждений в древесине сосны формируется немного. Это связано как с быстрым радиальным приростом годичных колец сосны, так и образованием толстой коры, а, следовательно, коротким периодом чувствительности колец к заморозкам. У кедра количество морозобойных колец и флуктуаций плотности сопоставимо между собой, что также обусловлено эколого-биологическими особенностями сосны сибирской: приуроченности к влажным местообитаниям и быстрым формированием толстой коры.



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

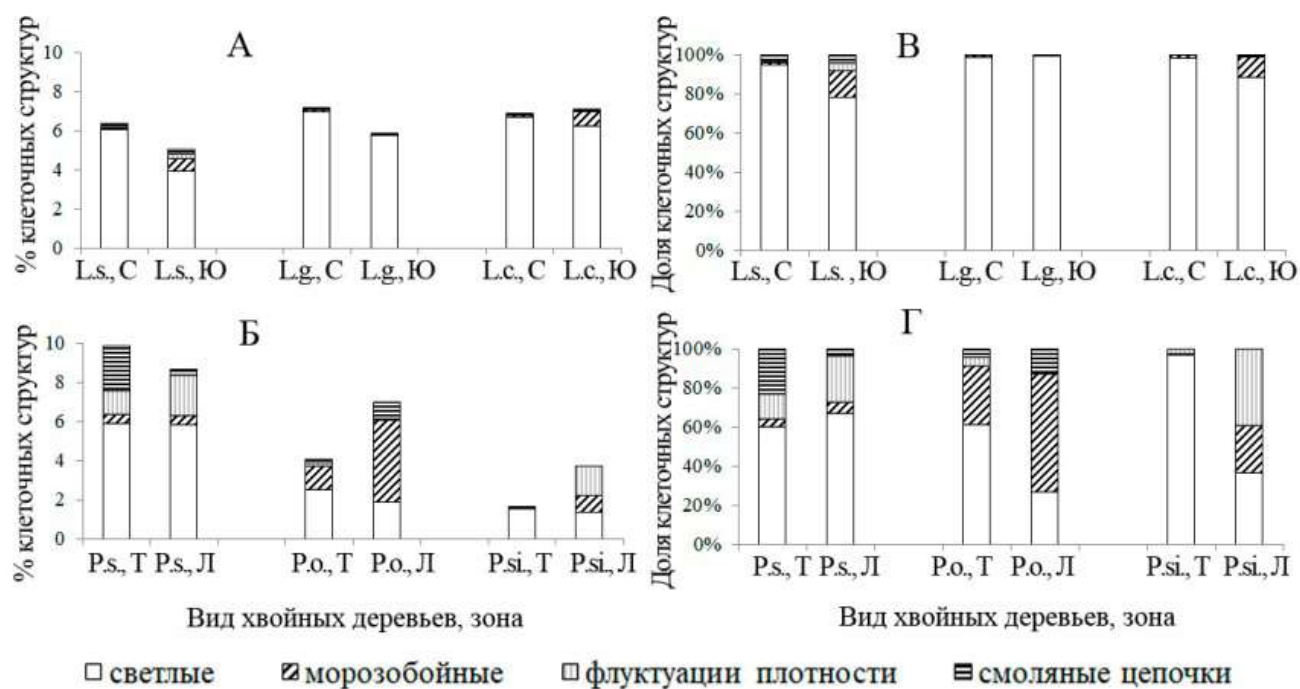
Рисунок 4.2 – Количество и соотношение типов аномальных клеточных структур в древесине разных видов хвойных деревьев, произрастающий в северных лесотундровых экосистемах

#### 4.4 Доля аномальных клеточных структур у деревьев, произрастающих в различных экологических условиях

Доля аномальных клеточных структур зависит от географического расположения точки сбора образцов. Широта местности оказывает существенное влияние на количество структур относительно общего числа просмотренных колец. Для сравнительного анализа были использованы деревья с местообитаний, расположенных примерно на одной долготе ( $\lambda = \pm 1^\circ$ ). У сосны, произрастающей на территории Печорской низменности, проанализированы образцы, составляющие хронологии 1-4. На территории Западной Сибири были использованы хронологии ели (хронологии 6, 8 из южной лесотундры и 10, 15 из зоны северной тайги), и кедра (хронологии 9 и 13) соответственно. По лиственнице были использованы все хронологии, входящие в северный и южный профили субарктической трансекты. Расстояние между северными и южными точками составило 100-200 км. На северных точках (притундровые леса или северная лесотундра) светлых колец формируется больше, чем на более южных. В более южных районах количество светлых колец уменьшается у всех видов хвойных, а количество морозобойных колец и флуктуаций плотности увеличивается (Рисунок 4.3 А, Б). Наименьшие различия по абсолютному количеству и соотношению аномальных клеточных структур отмечены у кедра, но это связано, скорее всего, с наименьшим расстоянием между точками (60 км).

Нормированные значения количества аномальных структур у лиственницы показывают, что у разных видов лиственницы светлые кольца составляют от 80 до 95% всех клеточных структур. Доля морозобойных повреждений у лиственницы возрастает в зоне южной лесотундры. У остальных видов хвойных деревьев количество светлых колец составляет около половины всех типов клеточных структур и убывает в более южных местообитаниях. С продвижением на юг у ели увеличивается доля морозобойных колец относительно других клеточных структур, а у сосны и кедра – флуктуаций плотности (Рисунок 4.3 В, Г).

Выявленные особенности распределения аномальных клеточных структур связаны с условиями окружающей среды. Суровые северные условия произрастания оказывают существенное влияние на формирование годичного кольца и запасания фитомассы, вследствие выраженного дефицита необходимой для протекания нормальных физиологических процессов температуры. Аномальные клеточные структуры чаще формируются у деревьев в более северных местообитаниях. Увеличение количества морозобойных колец в районах, расположенных южнее, связано с более ранним наступлением весны и возвратом поздних весенних заморозков. У видов, чувствительных к влажности (кедр), чаще могут развиваться признаки дефицита воды в виде флуктуаций плотности.



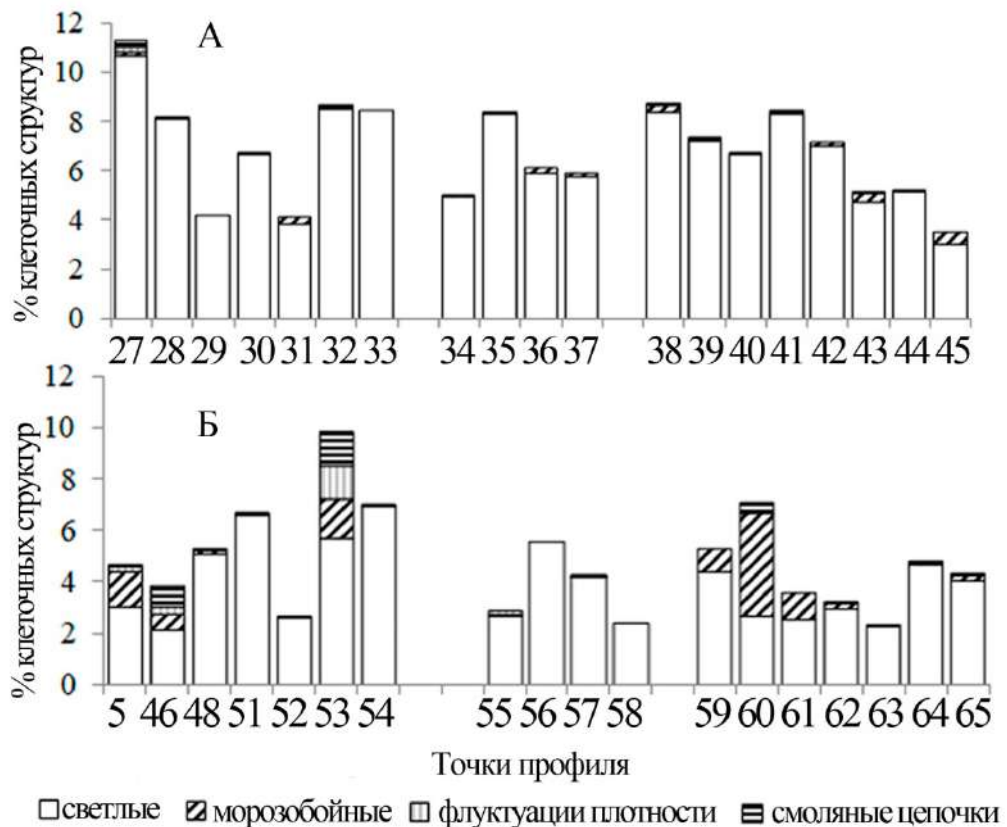
А, Б – количество структур от общего числа колец; В, Г – нормированные значения. С – северная лесотундра, Ю – южная лесотундра, Т – притундровые леса, Л – северные леса. L.s., L.g., L.c. – виды лиственницы, P.s. – сосна, P.o. – ель, P.si. – кедр

Рисунок 4.3 – Формирование аномальных клеточных структур годовичных колец в различных северных природных подзонах

Доля клеточных структур в зависимости от общего числа проанализированных колец в древесине хвойных в долготном градиенте условий была оценена на примере видов р. *Larix*, которые формируют самую протяженную северную границу распространения хвойных деревьев в Сибирской Субарктике (Рисунок 4.4). Общее количество и соотношение аномальных клеточных структур колеблется от 4 до 12% на северном профиле и от 2 до 10% на южном и слабо зависит от долготы местности. Гораздо большее влияние на общее количество аномальных клеточных структур оказывают локальные условия, или широта местности, а не продвижение с запада на восток.

Изменение количества аномальных структур годовичных колец с изменением широты местности заметнее по сравнению с изменением долготы. Широта – главный фактор формирования климата и включает в себя множество факторов – количество приходящей солнечной радиации, температуру воздуха, ФАР, продолжительность светового дня. На трансекте Сибирской Субарктики на северном профиле, сформированном разными видами лиственницы, преобладают светлые кольца, а на южном выявлено наибольшее разнообразие клеточных структур, включая морозобойные кольца и флуктуации плотности. Небольшое

количество цепочек патологических смоляных ходов указывает на редкие повреждения ствола, приводящие к формированию патологической смолоносной системы (Рисунок 4.4).



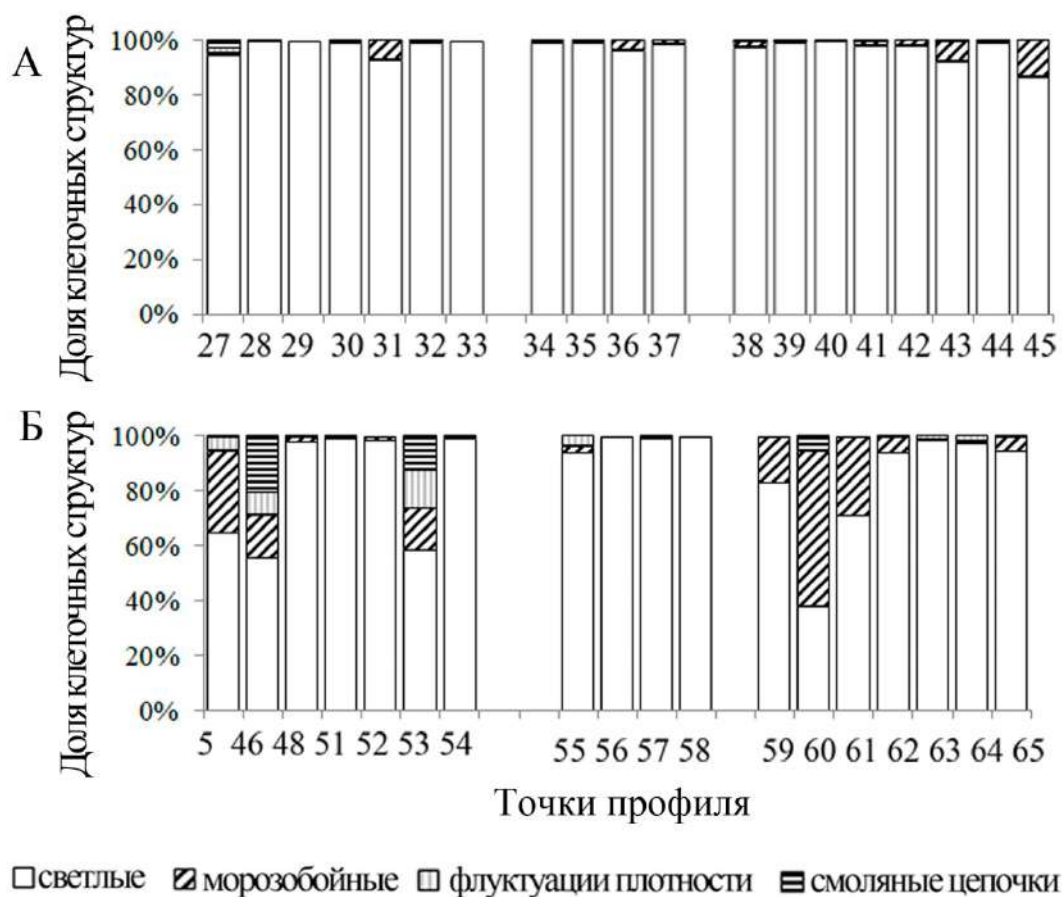
А – северный профиль, Б – южный профиль Сибирской Субарктики. Столбики сгруппированы по видам лиственницы: *L. sibirica* (левая группа), *gmelinii* (центральная группа), *cajanderi* (правая группа)

Рисунок 4.4 – Количество клеточных структур от общего числа колец у разных видов лиственницы

Сравнение количества различных типов аномальных структур показало, что на северном профиле доля светлых колец составляет не менее 70% от всех выявленных клеточных структур, при этом максимальное количество их отмечено в Западной Сибири. В Средней Сибири массово выявлены светлые кольца, а остальные типы аномальных структур встречаются единично. В условиях Северо-Восточной Сибири появляются морозобойные кольца на многих местообитаниях, составляя около 5% от общего числа выявленных структур.

На южном профиле количество светлых колец у лиственниц варьирует от 40% до 90% на разных точках. Морозобойные кольца встречаются значительно чаще, их количество может достигать до 40% от общего числа клеточных структур. Флуктуации плотности формируются

здесь чаще, по сравнению с северным профилем, их количество составляет около 1-2% от общего числа колец. (Рисунок 4.5).



А – северный профиль, Б – южный профиль. Столбики сгруппированы по видам лиственницы: *L. sibirica* (левая группа), *gmelinii* (центральная группа), *cajanderi* (правая группа)

Рисунок 4.5 – Соотношение количества клеточных структур у р. *Larix* в Сибирской Субарктике

Влияние высоты над уровнем моря на формирование аномальных клеточных структур было проанализировано на примере лиственницы и ели, произрастающих на Полярном и Южном Урале. Деревья на ВГЛ в выбранных местообитаниях произрастают более разреженно и характеризуются меньшими морфометрическими характеристиками (высотой и диаметром ствола, средней шириной годичного кольца), по сравнению с деревьями, расположенными ниже. Выпадающие кольца на верхнем пределе распространения встречаются чаще (Таблица 4.1).

У образцов лиственницы и ели, собранных на ВГЛ на Полярном Урале, количество светлых колец составляет около 4%, что соответствует их минимальному количеству у лиственницы, произрастающей в северной лесотундре Западной Сибири. Тем не менее, это количество светлых колец больше по сравнению с прилегающими районами южной лесотундры



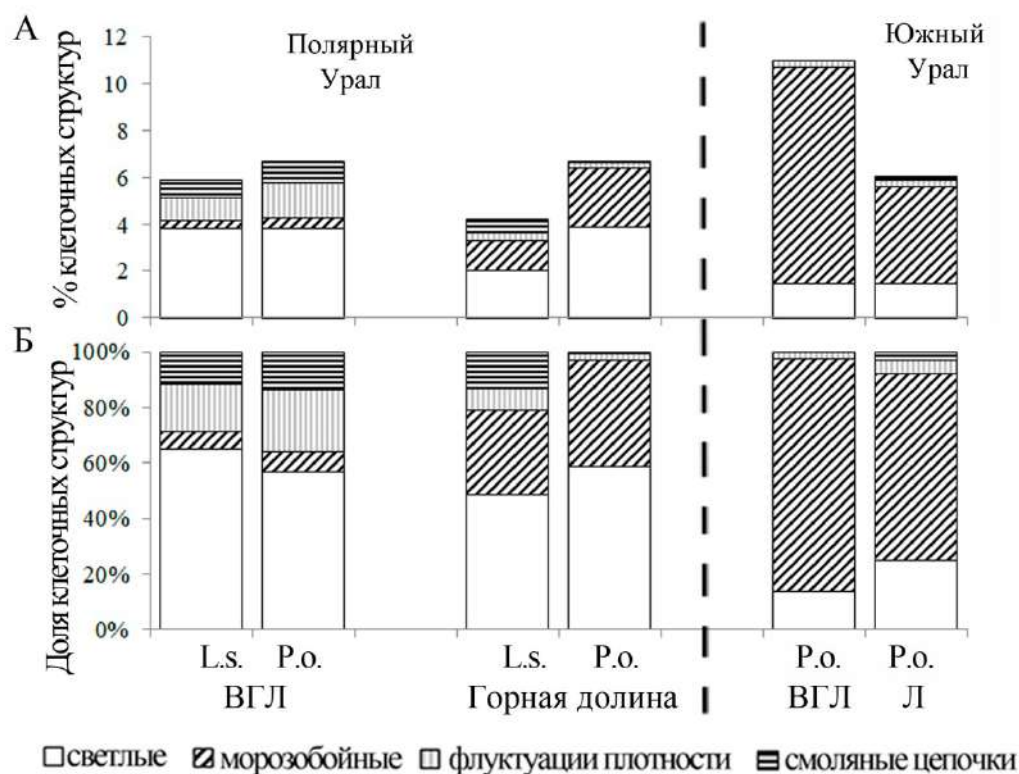
Западной Сибири. Кроме этого, увеличивается количество флуктуаций плотности у обоих видов. Отмечено небольшое количество цепочек патологических смоляных ходов. Морозобойные кольца выявлены единично. На дне горной долины количество светлых колец уменьшается еще больше до 2-3% от общего числа просмотренных колец, что сопоставимо с количеством, определенным для ближайших точек в Западной Сибири (хронологии 5, 6, 46). Количество морозобойных колец увеличивается, а флуктуаций плотности – уменьшается (Рисунок 4.6 А).

Таблица 4.1 – Морфометрические характеристики деревьев, произрастающих на верхней границе распространения и в сомкнутом лесу

Код хронологии	Вид	Средняя высота древостоя, м	Средний диаметр древостоя, см	Полнота	Средняя ширина годичных колец, мм	Стандартное отклонение	Выпадающие кольца, %
66	L.s.	10	40	0,2	0,72	0,53	0,54
67	L.s.	6	15	0,3	0,40	0,27	0,65
69	P.o.	6	50	0,2	0,73	0,29	0
70	P.o.	6	40	0,2	0,89	0,34	0,06
75	P.o.	4	20	0,1	0,35	0,21	1,7
77	P.o.	8	40	0,4	1,62	0,73	0

В экотоне ВГЛ на Южном Урале среди всех аномальных клеточных структур преобладают флуктуации плотности, а на дне горной долины – морозобойные кольца, а доля светлых колец составляет 40-60% в обоих типах местообитаний (Рисунок 4.6 Б). Полученные различия связаны, скорее всего, с экологическими условиями произрастания деревьев. На ВГЛ увеличивается дренаж почвы, за счет быстрого испарения снега весной и стока поверхностных воды летом, все это ведет к дефициту влаги в отдельно взятые годы и формированию флуктуаций плотности.

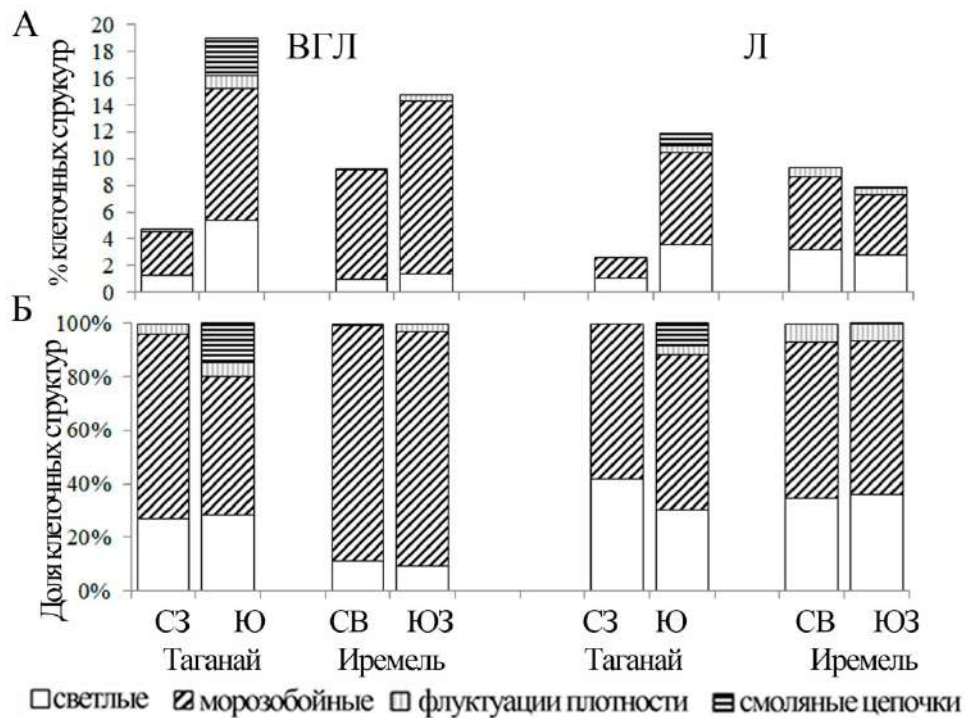
Существенные изменения в соотношении разных типов клеточных структур наблюдается на ВГЛ на Южном Урале по сравнению с Полярным Уралом. Увеличивается доля морозобойных повреждений, достигая 10% от общего числа колец и 95% от общего числа всех клеточных структур, выявленных в экотоне ВГЛ на Южном Урале (Рисунок 4.6). Массовое формирование морозобойных колец на ВГЛ в более низких широтах по сравнению с субарктическими, отмечено и в других работах, посвященных исследованию морозобойных повреждений хвойных, произрастающих в Альпах, Алтае, Монголии, Саянах, [Stoeckli, Schweingruber, 1996; Knufinke, 1998; Block, Treter, 2001; Gurskaya, 2007; Экстремальные климатические события ..., 2015; Баринов, Мыглан, Тайник, 2017].



А – количество аномальных клеточных структур от общего числа колец; Б – нормированные значения. L.s., P.o. – виды хвойных деревьев. ВГЛ – верхняя граница леса, Л – сомкнутый лес

Рисунок 4.6 — Количество аномальных структур у хвойных деревьев на ВГЛ на Полярном и Южном Урале на разной высоте над уровнем моря

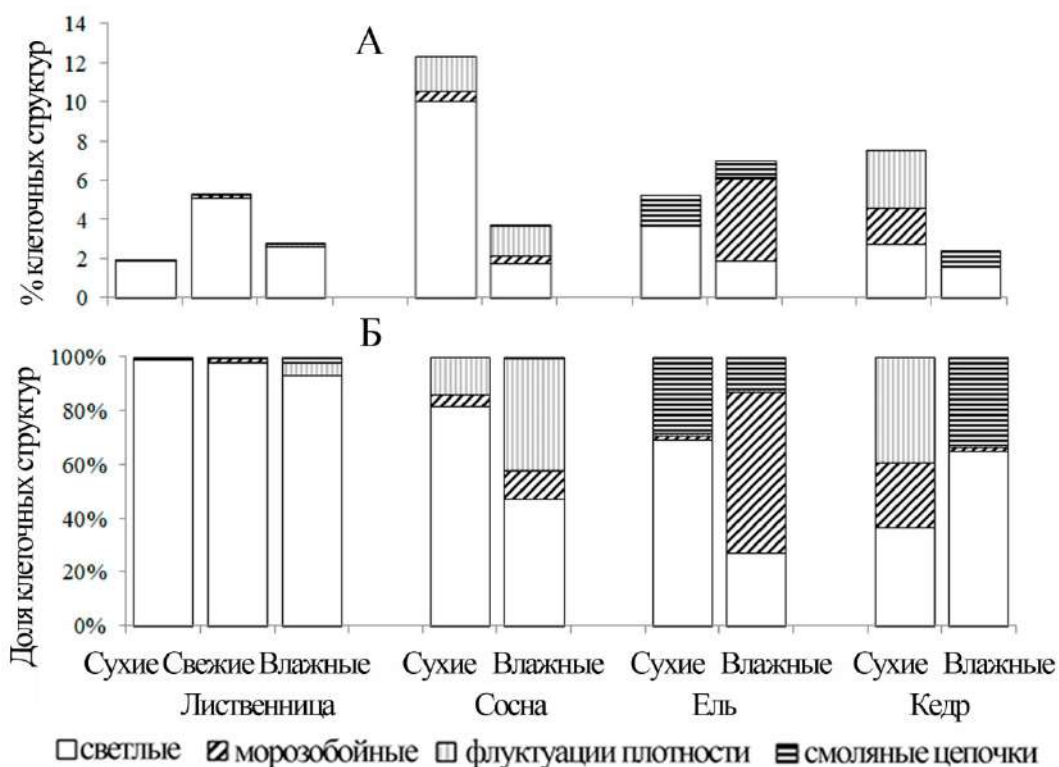
На склонах разной экспозиции отмечена разница в количестве и соотношении клеточных структур. Образцы ели, произрастающей на двух горных массивах (Дальний Таганай и Ирмель) были использованы для сравнения. На г. Дальний Таганай два высотных профиля, заложены на противоположных склонах одной вершины, а на массиве Ирмель два склона с противоположной экспозицией формируют одну общую горную долину. Анализ показал, что на склонах южной и ЮЗ экспозиций формируется больше аномальных клеточных структур, чем на склонах северо-западной и северо-восточной экспозиции. На г. Дальний Таганай различия в частоте формирования видны очень хорошо на обоих высотных уровнях. На массиве Ирмель на уровне сомкнутого леса различия становятся меньше, что связано с более общими климатическими условиями, формирующимися в горной долине, образованной сравниваемыми склонами. Основные различия между склонами обусловлены количеством светлых и морозобойных колец, которые массово формируются на склонах южной и ЮЗ экспозиции. Флуктуации плотности встречаются относительно редко, но и они чаще выявляются на тех же склонах (Рисунок 4.7 А, Б).



А – количество клеточных структур от общего числа колец; Б – нормированные значения. Экспозиция склонов: СЗ – северо-западная, Ю – южная, СВ – северо-восточная, ЮЗ – юго-западная. ВГЛ – уровень отдельно стоящих деревьев; Л – уровень сомкнутого леса

Рисунок 4.7 – Формирование аномальных клеточных структур на склонах разной экспозиции в пределах экотона ВГЛ на Южном Урале на примере хр. Дальний Таганай и массива Иремель

Контрастные по режиму увлажнения местообитания влияют не только на абсолютные размеры деревьев [Climate regimes ..., 2018, Stationarity of climate-growth response ..., 2021], но и на частоту формирования аномальных клеточных структур. Сравнение количества аномальных структур у хвойных деревьев, произрастающих в контрастных по режиму увлажнения местообитаниях на территории Печорской низменности и Западной Сибири показало, что формирование светлых колец у хвойных деревьев чаще наблюдается в условиях сухих или свежих местообитаний, а во влажных местообитаниях относительное количество светлых колец убывает, взамен увеличивается количество морозобойных колец, флуктуаций плотности (Рисунок 4.8 А, Б). Увеличение количества морозобойных колец во влажных местообитаниях связано с тем, что влажные местообитания чаще всего находятся в понижениях рельефа, где происходит аккумуляция холодного воздуха, его застой и в результате формируются радиационные заморозки. Кроме того, во влажных местообитаниях, скорее всего, разрушение снежного покрова происходит медленнее, а сами местообитания прогреваются слабее, что ведет к укорочению длительности вегетационного периода и замедлению физиологических процессов роста и созревания трахеид и годичного кольца соответственно.



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

Рисунок 4.8 – Формирование аномальных клеточных структур у разных видов хвойных, произрастающих в контрастных по режиму увлажнения местообитаниях

Сравнение количества аномальных структур у лиственницы, произрастающей в сухих, свежих и влажных местообитаниях (хронологии 47, 48, 49), показало различие в количестве и соотношении светлых колец. Формирование светлых колец в большом количестве отмечено в более сухих местообитаниях (сухих и свежих). Вероятно, это связано с более высокой скоростью роста и большей чувствительностью деревьев к неблагоприятным условиям окружающей среды [Gurskaya, Wilking, 2015]. В более влажных условиях формируются наиболее разнообразные типы аномальных клеточных структур.

Однако далеко не всегда в контрастных по режиму увлажнения местообитаниях можно выявить все типы клеточных структур в древесине хвойных деревьев. У лиственницы на некоторых местообитаниях можно отметить только светлые кольца и цепочки смоляных ходов, а морозобойные кольца выявляются достаточно редко и не на всех местообитаниях.

В Западной Сибири сток реки Оби оказывает заметное влияние на формирование климата [Агафонов, Мазепа, 2001]. Сток Нижней Оби формирует специфический температурный режим воздуха в период с мая по октябрь, что влияет на радиальный прирост

хвойных деревьев, произрастающих в непосредственной близости от берега. Температура воды в мае и октябре выше на 1,3 - 2,9°C по сравнению с температурой воздуха, а в июне, июле и августе – ниже на 1,3°C [Агафонов, Гурская, 2010; Agafonov, Gurskaya, 2013]. В результате в хронологиях по ширине годичного кольца у деревьев, произрастающих в непосредственной близости от русла реки, формируется специфический отклик на локальные климатические условия.

Для сравнения частоты формирования аномальных клеточных структур были выбраны виды хвойных деревьев, произрастающие в свежих местообитаниях на берегу р. Обь и в 5 км от берега в сомкнутом лесу: лиственница сибирская, ель сибирская и кедр. Древоστοи, где были собраны образцы, имеют сходные морфометрические характеристики (средняя высота и диаметр деревьев, сомкнутость крон), как вблизи, так и на удалении от русла реки Оби. Несмотря на внешнее сходство древоств, ширина годичных колец и их изменчивость существенно больше у деревьев, произрастающих на берегу, по сравнению с деревьями, произрастающими удаленно. Количество выпадающих колец преобладает у деревьев, произрастающих на удалении от реки (Таблица 4.2).

Таблица 4.2 – Морфометрические характеристики деревьев, произрастающих на удалении от водного объекта (точки 11-13) и возле русла реки (точки 14-16)

Код хронологии	Средняя высота, м	Средний диаметр, см	Сомкнутость	Средняя ширина кольца, мм	Стандартное отклонение	Выпадающие кольца, %
11	15	40	0,5	0,36	0,33	2,44
12	15	40	0,5	0,57	0,43	0,92
13	15	40	0,5	0,46	0,37	0
14	15	40	0,6	0,99	0,47	0,08
15	15	40	0,6	0,94	0,44	0
16	15	40	0,6	1,32	0,46	0

Различия между деревьями выявлены не только в морфометрических характеристиках деревьев, но и в хронологиях по ширине годичного кольца. Корреляция между сериями, синхронность и чувствительность у деревьев, произрастающих в 5 км от берега выше, по сравнению с деревьями, произрастающими в непосредственной близости от реки (Таблица 4.3). Кроме этого, одним существенных проявлений различий климатического сигнала в хронологиях по ширине годичного кольца хвойных деревьев, произрастающих в непосредственной близости от реки Оби, является значимая корреляционная связь с температурой воздуха октября предшествующего года у видов с многолетней хвоей (ели и кедра) [Агафонов, Гурская, 2010; Temperature reconstruction ..., 2012; Agafonov, Gurskaya, 2013].

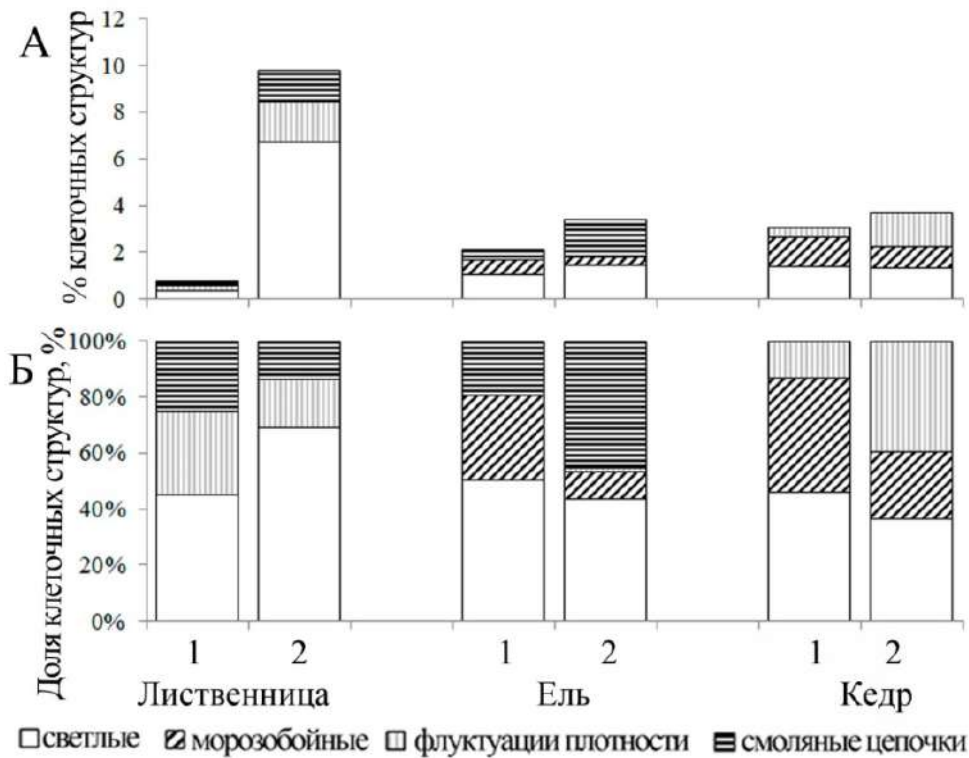
Таблица 4.3 – Статистические характеристики древесно-кольцевых хронологий по ширине годичного кольца

Хронология	Межсерийная корреляция	Коэффициент синхронности	Коэффициент чувствительности	Отношение сигнал/шум	АС	АС 1 порядка	Rbar
11	0,73	0,90	0,41	9	0,71	0,02	0,44
12	0,64	0,92	0,25	12	0,78	-0,14	0,40
13	0,63	0,92	0,27	11	0,85	-0,6	0,34
14	0,70	0,89	0,36	0,29	0,68	-0,04	0,69
15	0,65	0,82	0,35	0,22	0,71	-0,10	0,61
16	0,60	0,83	0,23	0,21	0,74	-0,06	0,71

Примечание – АС – автокорреляция, Rbar – корреляция индексированных серий

Изменение локальных климатических условий окружающей среды под влиянием стока реки Оби фиксируется не только в абсолютных значениях ширины годичного кольца, в динамике годичного прироста, но и в частоте формирования аномальных клеточных структур годичных колец. Для сравнительного анализа количества аномальных структур использованы хронологии 11-16. У ели и кедра, произрастающих на удалении от русла реки, формируется много морозобойных колец (0,6 и 1,2% от общего числа колец), а на берегу реки – 0,3 и 0,8% соответственно. У лиственницы на удалении от крупного водного объекта выявлено наименьшее количество любых аномальных клеточных структур, а в хронологиях отмечен высокий процент выпадающих колец. На берегу реки Оби у лиственницы массово формируются светлые кольца, составляя 6,8% от общего числа колец; у кедра выявлено большое количество флуктуаций плотности (1,5%). У ели отмечено массовое формирование цепочек патологических смоляных ходов (1,6%), тогда как в среднем количество цепочек патологических смоляных ходов у всех образцов ели составляет около 0,5% от общего числа колец (Рисунок 4.9).

Таким образом, у разных видов хвойных произрастающих в сходных микроклиматических условиях на берегу реки, соотношение аномальных клеточных структур различно. Эти различия обусловлены как особенностями биологии вида дерева (например, температурными порогами деления, роста и созревания трахеид, скоростью метаболизма углерода), так и спецификой микроусловий произрастания (продолжительностью вегетационного периода, влажностью почвы, мощностью снежного покрова и т.д.).



1 – деревья, произрастающие на расстоянии 5 км от реки, 2 – деревья, произрастающие в непосредственной близости от русла р. Оби. А – количество структур от общего числа колец; Б – нормированные значения

Рисунок 4.9 – Частота формирования аномальных клеточных структур у деревьев под влиянием крупного водного объекта

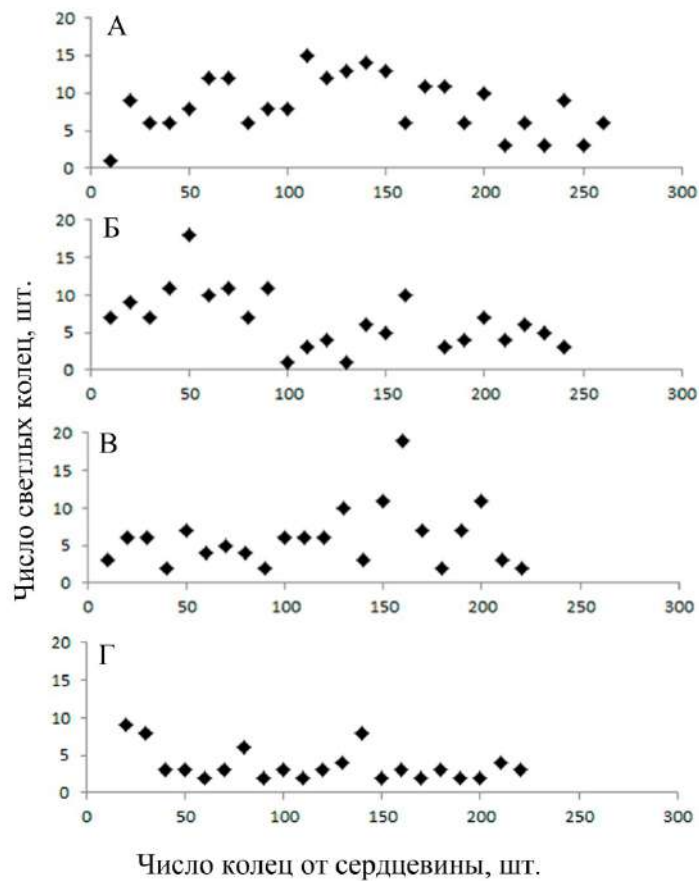
## 4.5 Распределение аномальных клеточных структур в пределах ствола

В этом разделе рассмотрено распределением по радиусу и высоте ствола дерева. Знание закономерностей распределения клеточных структур в пределах ствола необходимо для понимания, на какой высоте ствола собирать материал для выявления аномальных клеточных структур, какой возраст деревьев будет оптимален, как строить хронологии по аномальным структурам, как выделять на их основе наиболее экстремальные природные события и правильно интерпретировать результаты.

### 4.5.1 Распределение по радиусу ствола

Распределение светлых колец по радиусу ствола не зависит от положения годичного кольца от сердцевины ствола. Светлые кольца формируются на протяжении всей жизни дерева у всех видов хвойных деревьев (Рисунок 4.10).



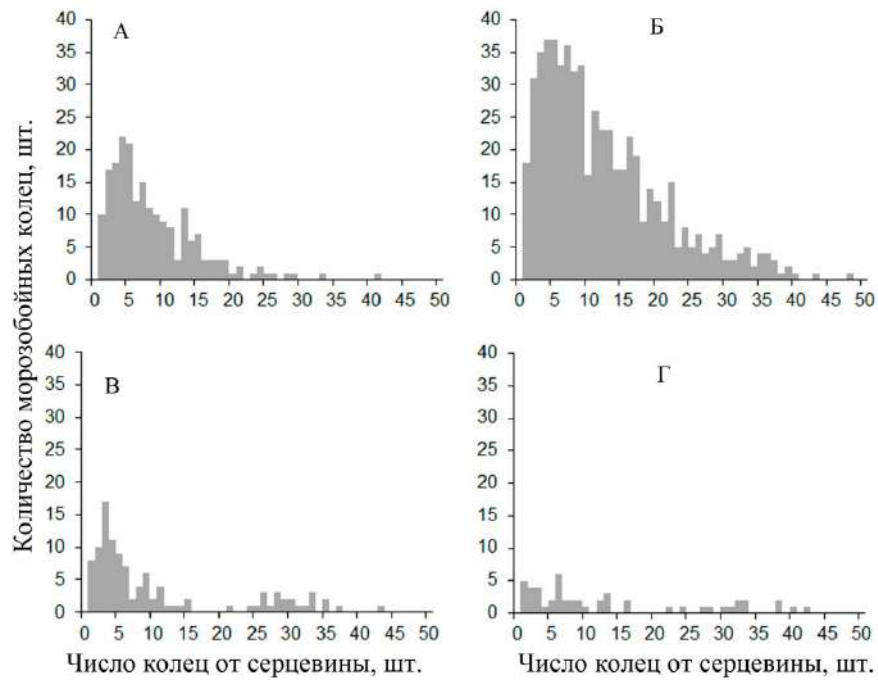


А – лиственница, Б – ель, В – сосна, Г – кедр

Рисунок 4.10 – Распределение светлых колец по радиусу ствола

Распределение морозобойных повреждений по радиусу ствола у разных видов хвойных деревьев сходно. Количество морозобойных повреждений снижается с увеличением числа годовичных колец независимо от вида дерева. С увеличением возраста количество морозобойных повреждений убывает не линейно. Отмечено, что наибольшее количество повреждений формируется у ели сибирской, а наименьшее – у кедра. В большинстве случаев их массовое формирование наблюдается в первых 10-20 кольцах от сердцевинного (Рисунок 4.11). Затем количество повреждений существенно снижается. Полученные результаты по распределению повреждений в зависимости от числа годовичных колец от центра ствола согласуются с данными других исследователей, которые неоднократно отмечали, что морозобойные повреждения хвойных прекращают формироваться в возрасте 30-40 лет [Нилов, Чертовской, 1975; Нилов, 1979; Гурская, Шиятов, 2006; Glock, 1951; Eiche, 1966; Lenz, 1967; Stöckli, Schweingruber, 1996; Knufinke, 1998; Panayotov, 2007; Gurskaya 2007, 2014, Waito et al.2013; Kidd et al., 2014; Gurskaya et al., 2016].





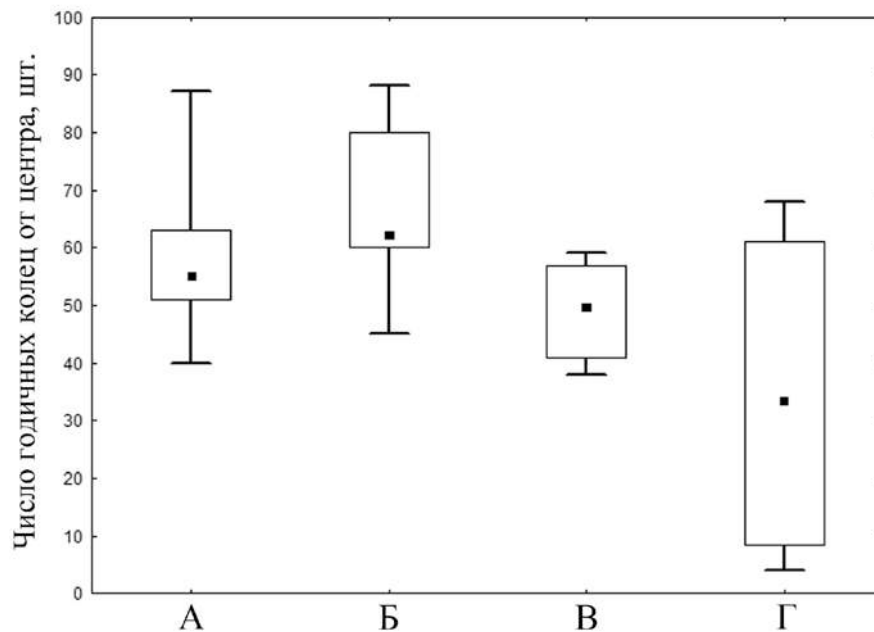
А – лиственница, Б – ель, В – сосна, Г – кедр

Рисунок 4.11 – Распределение морозобойных повреждений по радиусу ствола

Увеличение числа колец ствола закономерно ведет к увеличению его диаметра. Толстый ствол предохраняет активно делящиеся клетки камбия и ксилемы от повреждений заморозком за счет аккумуляции тепла в древесине ствола. Когда ствол дерева достигает некоторой толщины, он может выступать в качестве термостата, смягчающего колебания внешней температуры [Радченко, 1966] и таким образом защищать живые клетки от повреждения заморозками. По данным С.И. Радченко [1966], резкие колебания температуры воздуха слабо отражаются в центре ствола дерева. Разность между температурой центра дерева и воздуха за отдельные часы может достигать  $15^{\circ}\text{C}$ . Диаметр ствола больше 5 см достаточен для выполнения защитной функции от заморозка у хвойных деревьев, произрастающих на севере своего распространения [Гурская, Шиятов, 2006].

В некоторых образцах формирование морозобойных повреждений происходит на достаточно большом удалении от сердцевинного кольца. На рисунке 4.12 показано значение максимально удаленного от сердцевины годичного кольца, в котором еще возможно найти морозобойные повреждения. В среднем максимально удаленное кольцо на точке сбора образцов – это 50-70 кольцо от центра. Наиболее удаленное кольцо с повреждениями было отмечено в девяностом кольце у ели и лиственницы. Не исключено, что при определенных климатических условиях морозобойные повреждения могут быть выявлены в еще более

удаленных кольцах. У некоторых долгоживущих видов растений морозобойные повреждения формируются на протяжении всей жизни организма, иногда свыше 800 лет [Хантемиров и др., 2000]. У таких видов ствол не выполняет свою защитную функцию. Скорее всего, высокая чувствительность к заморозкам у таких видов, связана со свойствами коры, в частности с ее толщиной в первые годы жизни деревьев, которая не превышает 2-3 мм [Деревья и кустарники, 1949], а также с горизонтальным положением ствола, который у северных морф можжевельника обычно располагается вдоль поверхности почвы.

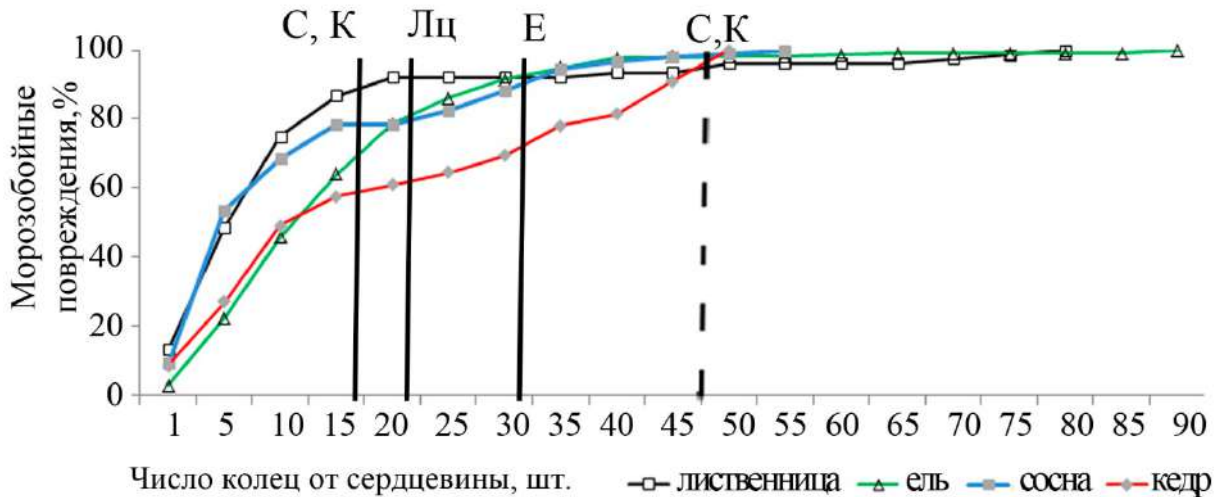


А – лиственница, Б – ель, В – сосна, Г – кедр. Точка – значение медианы, прямоугольник – дисперсия 25-75%, отрезки – минимум-максимум

Рисунок 4.12 – Формирование морозобойных повреждений в наиболее удаленном от центра годичном кольце

Для построения хронологий более информативным будет использование периода, когда формирование морозобойных колец происходит в прямой зависимости от числа колец. График накопленных частот позволяет выявить этот возраст. У лиственницы сибирской такой период наблюдается в первых 20 кольцах. За этот период формируется до 90% всех морозобойных повреждений. У ели сибирской такой период охватывает первые 30 колец от сердцевинного, в этот период также формируется 90% морозобойных колец. У сосны и кедра кривая накопленных частот имеет более сложную форму. Выделяется период, когда формирование морозобойных колец происходит с такой же частотой, как у лиственницы и ели. Этот период охватывает первые 15 лет. Затем выделяется вторая часть кривой, когда формирование

повреждений происходит достаточно редко, но все еще имеет линейную зависимость от количества колец. Этот период длится достаточно долго, до 45 кольца от центра. После 45 кольца формируется 90% всех повреждений у сосны и кедра. Однако для построения хронологий по морозобойным кольцам важно использовать первый период, когда толщина ствола и коры не оказывают существенного влияния на частоту формирования морозобойных колец (Рисунок 4.13).



Вертикальные линии показывают изменение скорости накопления частот на участках кривых. Пунктирная линия накопление более 90% частот у сосны и кедра. Лц – лиственница, Е – ель, С – сосна, К – кедр

Рисунок 4.13 – Накопленные частоты формирования морозобойных колец

Кора защищает ствол от перегрева и переохлаждения. Толщина коры в первые 20-30 лет жизни дерева линейно увеличивается в зависимости от числа слоев прироста. У разных видов нарастание коры происходит с разной интенсивностью. Кора толщиной 1 мм слабо защищает делящиеся клетки камбия и ксилемы, поэтому число повреждений в первых 5 кольцах достигает 30-50% от общего числа колец у исследованных деревьев обоих видов. Толщина коры 3 мм защищает растущие трахеиды от повреждения заморозками. Следует отметить, что у ели сибирской толщина коры нарастает медленнее и она тоньше, чем у лиственницы [Гурская, Шиятов, 2006].

Для понимания защитной функции коры важно знание об ее теплоизолирующих свойствах. У разных видов хвойных деревьев теплопроводность коры отличается. В ряду лиственница-сосна-ель у ели отмечена самая высокая теплопроводность, а, следовательно, самые низкие теплоизолирующие свойства. У лиственницы и сосны теплопроводность коры

меньше по сравнению с елью [Исследования теплоизолирующей..., 2017]. Количество морозобойных повреждений колец также увеличивается в ряду лиственница-сосна-ель.

Флуктуации плотности формируются, как и светлые кольца, на протяжении всей жизни дерева. Так как их выявлено мало, то очень сложно выделить особенности их распределения по радиусу ствола (Рисунок 4.14).

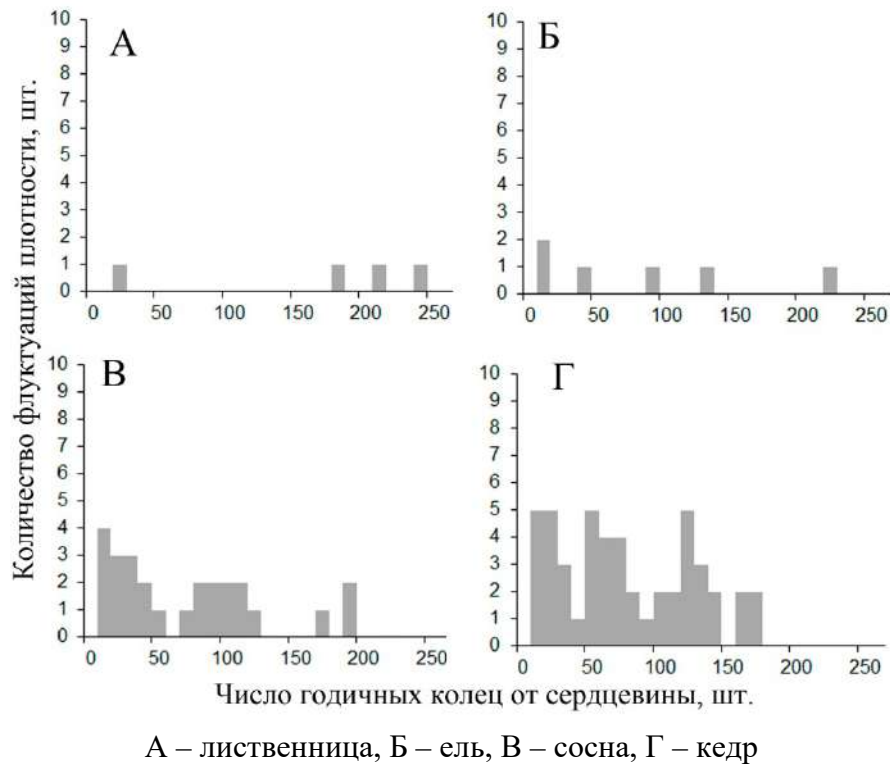
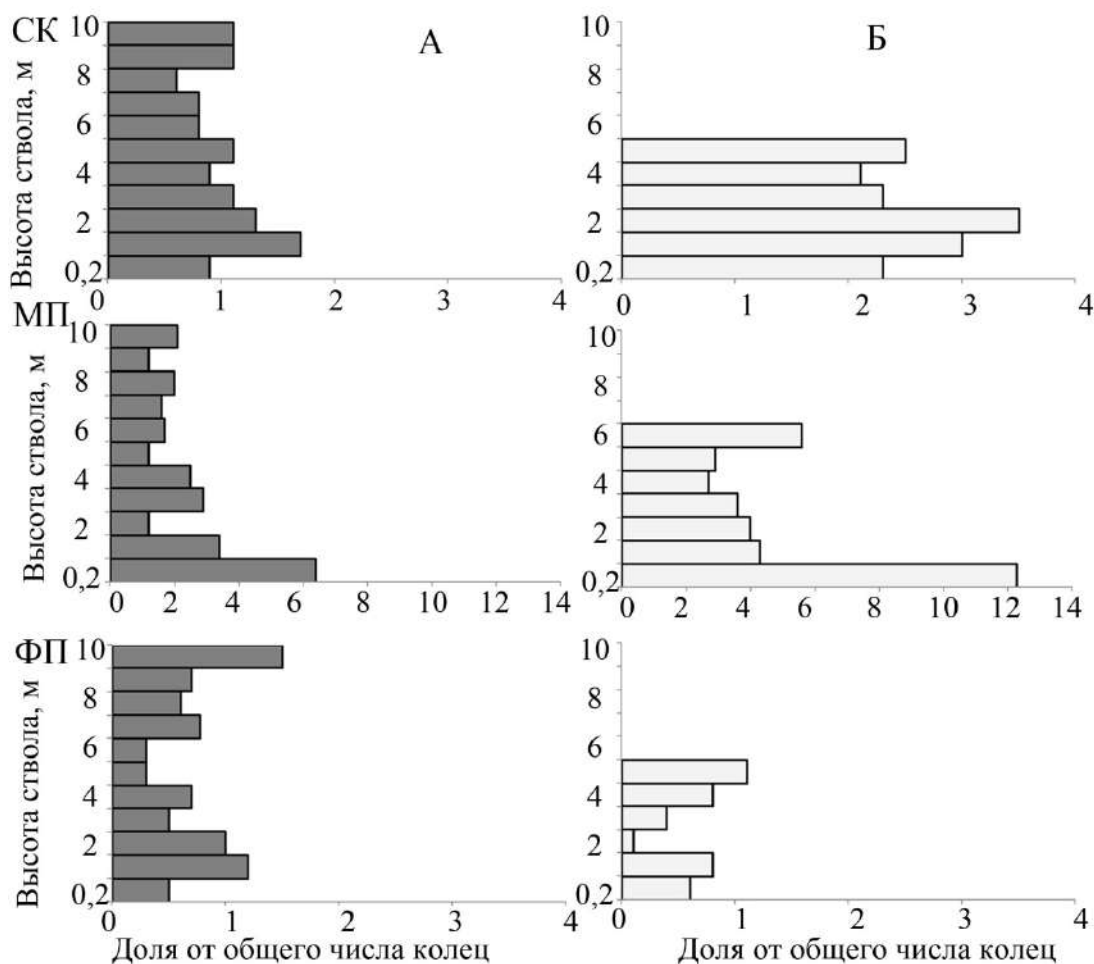


Рисунок 4.14 – Распределение флуктуаций плотности в зависимости от числа годовых колец

Патологические смоляные ходы формируются в любом возрасте дерева (Рисунок не приведен из-за малого количества данных).

#### 4.5.2 Распределение по высоте ствола

Распределение аномальных клеточных структур по высоте ствола лиственницы и ели показало, что светлые кольца формируются равномерно по всей высоте ствола. Незначительное уменьшение числа светлых колец в основании ствола связано с усилением механической, несущей функции нижних частей ствола [Гурская, 2000]. В результате в созревающих трахеидах происходит усиленное отложение продуктов клеточной стенки [Cuny et al., 2016]. Светлое кольцо отдельно взятого года прослеживается по всей высоте ствола от нижней части до верхней (Рисунок 4.15).



А – лиственница высотой до 10 м, Б – ель высотой до 6 м

Рисунок 4.15 – Распределение аномальных клеточных структур по высоте ствола

Высота ствола влияет на распределение морозобойных повреждений. Из литературных источников известно, что у многих видов хвойных деревьев повреждения образуются на высоте 0,3-0,5 м от уровня почвы [Нилов, Чертовской, 1975; Нилов, 1979; Glerum, 1975]. У исследованных образцов основное количество повреждений формируется на высоте ствола до 0,5 м. Протяженность одного повреждения в стволе составляет около 2 м [Гурская, Шиятов, 2006]. Период чувствительности деревьев изменяется по высоте ствола. У ели повреждения, выявленные на высоте 0,2 м, формируются в первых 40 кольцах от сердцевинного, а на высоте >2 м – 13 и 7 лет соответственно. Максимальный камбиальный возраст лиственницы на высоте ствола >2 м составил 25 лет для ранней древесины и 30 лет для поздней древесины [Гурская, Шиятов, 2006; Гурская, 2014]. Следовательно, на высоте ствола >2 м хвойные деревья повреждаются в очень молодом возрасте, а в нижней части ствола деревья остаются чувствительными к повреждающему воздействию температуры более продолжительное время. Чувствительность разных частей ствола связана не с высотой растения [Sakai, Larcher, 1987], а с

силой и продолжительностью воздействия повреждающих температур. Очень часто заморозки бывают ограничены высотой до 2 м от поверхности земли [Чудновский, 1949; Гольцберг, 1961], а наиболее низкая температура часто отмечается в приземном слое воздуха 0–50 см [Новожилов, 1966]. Встречаемость морозобойных повреждений по высоте ствола хорошо согласуется с этими данными по распределению температуры воздуха в приземном слое [Гурская, Шиятов, 2006].

Флуктуации плотности, так же как и светлые кольца, формируются по всей высоте ствола. Наиболее часто они выявляются в верхней части ствола (Рисунок 4.15). Это обусловлено дефицитом воды в верхних частях ствола в некоторые периоды вегетационного сезона [Ecological interpretation of tree-ring..., 2001; Intra-annual density fluctuations..., 2016].

#### **4.7 Заключение и выводы**

Аномальные структуры в годичных кольцах хвойных деревьев, произрастающих на северном и верхнем пределах распространения в различных экологических условиях, формируются у всех видов хвойных деревьев. Погодно-климатические условия различной продолжительности являются основным фактором формирования светлых и морозобойных колец, а также флуктуаций плотности. Формирование цепочек патологических смоляных ходов происходит в результате действия механического или биотического факторов.

У деревьев, произрастающих на севере своего распространения и в горных экосистемах Полярного и Южного Урала, формируются светлые кольца, морозобойные кольца, ложные кольца, флуктуации плотности древесины, цепочки смоляных ходов, раневая древесина, кренивая древесина. Раневая древесина встречается единично. Кренивая древесина формируется на склонах гор. Эти два последних типа клеточных структур были исключены из последующего анализа.

Количество проанализированных клеточных структур от общего числа исследованных колец составляет около 6%, достигая в некоторых случаях 12% (в некоторых северных местообитаниях) и 20% на склонах южной экспозиции на Южном Урале. Из них в северных лесотундровых экосистемах и на Полярном Урале 4% приходится на светлые кольца, 1% – на морозобойные. На Южном Урале основным типом клеточных структур являются морозобойные кольца (до 10% от общего числа колец). Флуктуации плотности и их наиболее сильное проявление – ложные кольца, а также смоляные ходы встречаются единично.

Возраст деревьев не влияет на формирование светлых колец и флуктуаций плотности. Формирование морозобойных повреждений сосредоточено в центральных 15-40 кольцах, хотя максимально удаленное от центра годичное кольцо с повреждением может быть 90 и более.

Светлые кольца распределяются по всей по высоте ствола, морозобойные локализируются в нижней части ствола, а флуктуации плотности – в верхней. Распределение аномальных клеточных структур по высоте ствола отражает специфику воздействия факторов на их формирование. Светлые кольца формируются в результате общего дефицита метаболитов. Морозобойные повреждения образуются под влиянием заморозков, наблюдающихся чаще всего в приземном слое воздуха. Флуктуации плотности отражают распределение дефицита воды в стволе дерева в период роста растяжением трахеид

Наиболее перспективными видами хвойных деревьев, произрастающих на северной и верхней границах распространения, с целью исследования аномальных клеточных структур годичных колец оказались ель и лиственница, а среди клеточных структур – светлые и морозобойные кольца, которые массово формируются в древесине хвойных деревьев. Флуктуации плотности формируются иногда у деревьев, произрастающих на небольшом количестве местообитаний. Цепочки смоляных ходов отмечены редко, так как сбор образцов предусматривал отбор деревьев, не имеющих внешних повреждений. Поэтому эти структуры в дальнейшем не были проанализированы.

## Выводы

1. Аномальные клеточные структуры в среднем составляют до 10% от общего числа годичных колец. Количество и соотношение аномальных клеточных структур в стволах деревьев связано с различными условиями окружающей среды и видовыми особенностями деревьев.
2. Светлые и морозобойные кольца – это наиболее распространенные типы аномальных клеточных структур в древесине ствола деревьев, произрастающих на северном и верхнем пределах распространения деревьев в Печоро-Сибирской Субарктике и Уральских горах.
3. Наиболее перспективными родами хвойных деревьев для исследования светлых и морозобойных колец в высоких широтах оказались лиственница и ель. В годичных кольцах этих деревьев, произрастающих в различных экологических условиях, формируется наибольшее количество аномальных структур.
4. Распределение в древесине ствола светлых колец и флуктуаций плотности не зависит от морфометрических характеристик дерева. Распределение морозобойных колец связано возрастом деревьев и высотой заморозков от поверхности почвы.

## ГЛАВА 5. КЛАССИФИКАЦИЯ СВЕТЛЫХ КОЛЕЦ И МОРОЗОБОЙНЫХ ПОВРЕЖДЕНИЙ

В предыдущем разделе было показано, что аномальные клеточные структуры формируются в очень небольшом количестве от общего числа годичных колец. Самыми массовыми структурами в годичных кольцах деревьев на северном пределе распространения являются светлые и морозобойные кольца. Учитывая высокую частоту встречаемости светлых и морозобойных колец у всех рассмотренных видов, можно проанализировать и классифицировать разнообразие их анатомического строения. В этой главе описываются основные типы светлых колец и морозобойных повреждений. Дополнительно приведено детальное гистометрическое описание выделенных типов светлых колец на основе трахеидограмм. Проанализирована встречаемость выделенных типов светлых колец у разных видов хвойных деревьев. Классификация морозобойных повреждений по степени интенсивности приведена для всех видов хвойных деревьев.

### 5.1 Вариативность анатомического строения светлых колец

Светлые кольца определяют через сравнение с прилегающими годичными кольцами, которые характеризуются нормальным анатомическим строением. Согласно определению, у светлых колец зона поздней древесины светлее прилегающих колец [Kaennel, Schweingruber, 1988]. Здесь приводится краткая характеристика только тех элементов годичного кольца, которые хорошо видны на поперечном срезе при увеличении до  $\times 400$  (трахеиды, тяжевая паренхима, клетки эпителия смоляных ходов).

Описание нормального строения годичного кольца лиственницы составлено на основе как собственных измерений автора (прямые промеры параметров клеток) и описаний, имеющих в литературе.

У лиственницы сибирской нормальные годичные кольца хорошо выражены, граница между ранней и поздней древесиной отчетливая, ширина ранней древесины в три раза больше, чем поздней (около 70% от общей ширины годичного кольца). Радиальный размер клеток ранних трахеид составляет около  $33 \pm 1,5$  мкм, толщина клеточных стенок –  $3 \pm 0,09$  мкм. Трахеиды поздней древесины округло-прямоугольные, люмен щелевидный, радиальный размер  $13 \pm 3$  мкм, толщина стенок  $5 \pm 0,3$  мкм. Клетки тяжелой паренхимы и вертикальные смоляные ходы по 1-2 находятся в поздней древесине. [Будкевич, 1961; Чавчавадзе, 1979].

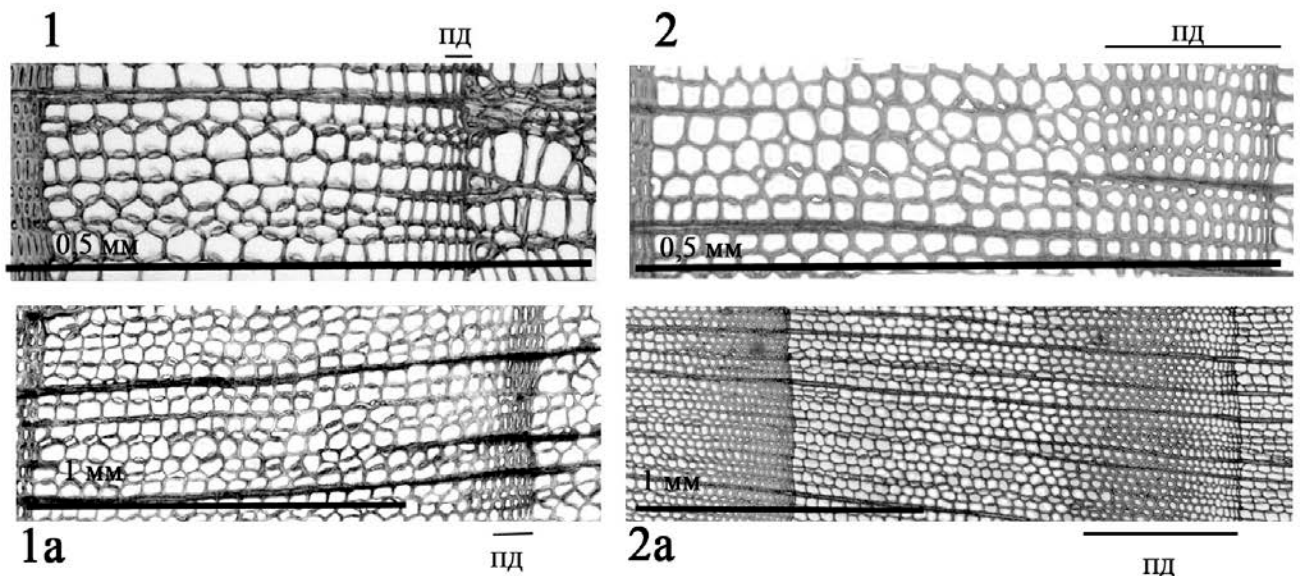
У лиственницы Гмелина годичные кольца хорошо разграничены, часто очень узкие, граница между ранней и поздней древесиной резко выражена. Удельное количество ранней древесины составляет около 67% от общей ширины годичного кольца. Диаметр трахеид ранней



древесины – около  $35 \pm 1,9$  мкм, толщина стенок трахеид –  $3 \pm 0,08$  мкм. Диаметр поздних трахеид –  $14 \pm 1,1$  мкм, при этом толщина стенок составляет  $5 \pm 0,5$  мкм. Эти характеристики трахеид близки к значениям, полученным В.Е. Беньковой и А.В. Беньковой [2006].

Для выявления разнообразия строения светлых колец проанализировали более 200 000 колец видов лиственниц, произрастающих на северной границе распространения в Сибирской Субарктике. Для оценки степени развития поздней древесины использовали широкие кольца, имеющие не менее 6 рядов трахеид. На основе морфо-анатомических особенностей строения выявленных светлых колец было выделено два наиболее часто встречающихся структурных типа светлых годичных колец:

Тип 1. У этого типа светлых колец зона поздней древесины очень узкая, состоит из единичного числа слоев поздних трахеид (1-5) с тонкими клеточными стенками, в связи с чем граница между годичными кольцами слабо различима. Удельное количество поздней древесины менее 20%. Нормальные смоляные ходы в поздней древесине не обнаружены. Встречаются морозобойные повреждения в зоне поздней древесины (Рисунок 5.1).



пд – зона поздней древесины. Увеличение  $\times 400$

Рисунок 5.1 – Основные типы светлых колец, выявленных в древесине лиственницы

Характерным признаком типа 2 светлых колец является толщина клеточных стенок поздних трахеид. Несмотря на то, что поздняя зона в годичном кольце имеет примерно такую же ширину, что и у несветлых колец, поздние трахеиды имеют тонкие стенки и довольно крупные люмены (просветы). По внешним размерам поздние трахеиды светлых колец выглядят

так же, как и у несветлых колец: их радиальный размер заметно меньше тангентального, люмен щелевидный. Смоляные ходы в поздней древесине редки или вовсе отсутствуют (Рисунок 5.1).

Подобные типы светлых колец были упомянуты в различных научных источниках. По сведениям авторов, они часто встречаются у представителей хвойных разной видовой принадлежности в высоких широтах. Например, тип 1 был выявлен у представителей *Picea abies* L., произрастающих на ВГЛ в Альпах [Gindle, 1999; Gindl, Grabner, 2000], *Pinus banksiana* Lamb. в суровых северных районах Канады и Северной Америки [Volney, Mallett, 1992; Girardin et al., 2009], *Pinus tabulaeformis* Carr. в засушливых районах Китая [Liang, Eckstein, 2006], *Juniperus sibirica* Burgsd. ssp. *J. nana* Willd. на полярной границе распространения растительности на полуострове Ямал [Hantemirov et al., 2004].

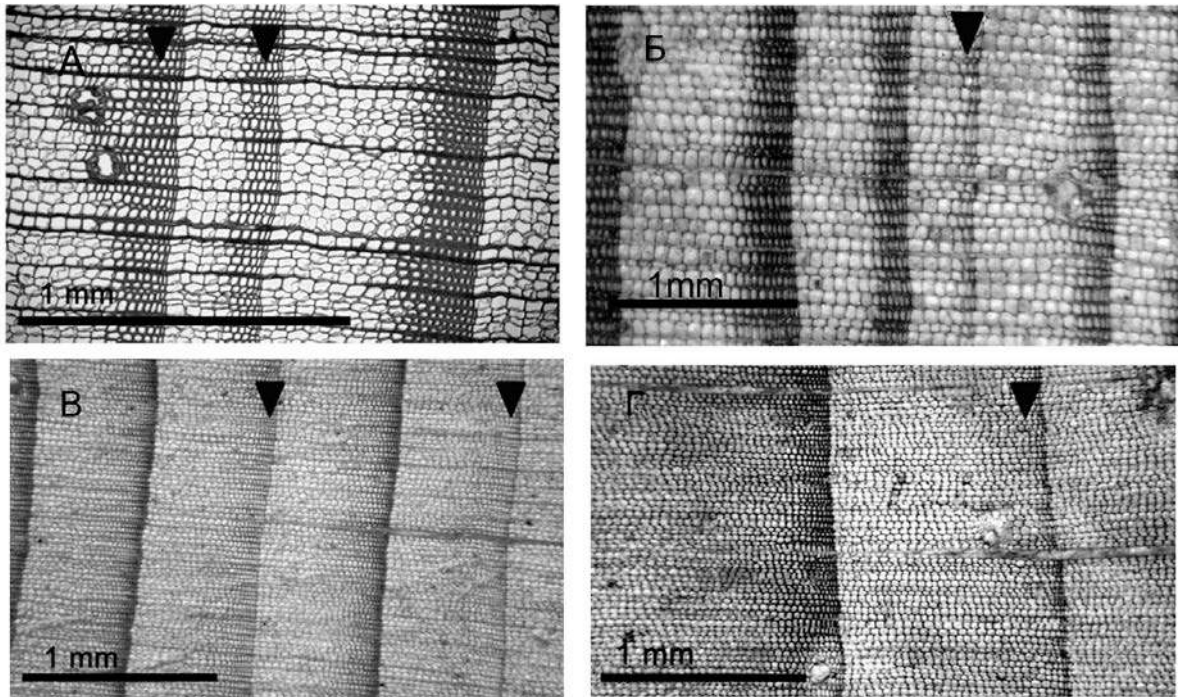
Тип 2 был выявлен у деревьев *Pseudotsuga menziensis* (Mirb.) Franko [Yamaguchi, 1983], *Larix laricina* (Du Roi) K. Koch [Filion, Cournoyer, 1995; Liang, Filion, Cournoyer, 1997], *Larix sibirica* [Hantemirov et al., 2011], произрастающих на полярной границе леса (районы Северной Америки, полуостров Ямал). Анатомические особенности светлых колец этого типа были подробно описаны на примере древесины *Picea glauca* Mill., произрастающей в субарктическом климате на северо-западе Канады [Szeisz, 1996].

Кроме этих 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 в этом типе светлых колец составляет около 20% от общего количества клеток или меньше (Рисунок 5.1). В какой-то мере такое годовичное кольцо можно рассматривать как модификацию типа 1. Светлые кольца подтипа 1а выявляются довольно редко в северных экосистемах. Вероятно, они представляют собой образец короткого теплого периода и отсутствия осадков, как это было описано у китайской сосны (*Pinus tabulaeformis* Carr.) в лесостепных районах [Liang, Eckstein, 2006]. Также в древесине лиственницы (*Larix decidua* Mill), произрастающей в Литве, светлые кольца образуются как реакция на весеннюю засуху и влажный август [Vitas, 2018].

У подтипа 2а, так же как и у типа 2, годовичное кольцо относительно широкое, зона поздней древесины имеет ширину, характерную и для несветлых колец (около 30% от общей ширины), но при этом первая половина зоны поздней древесины состоит из полностью сформированных поздних трахеид, а вторая – из трахеид с крупными люменами и не полностью сформированными 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 годичного кольца будет определено как светлое кольцо, а не флуктуация плотности (Рисунок 5.1).

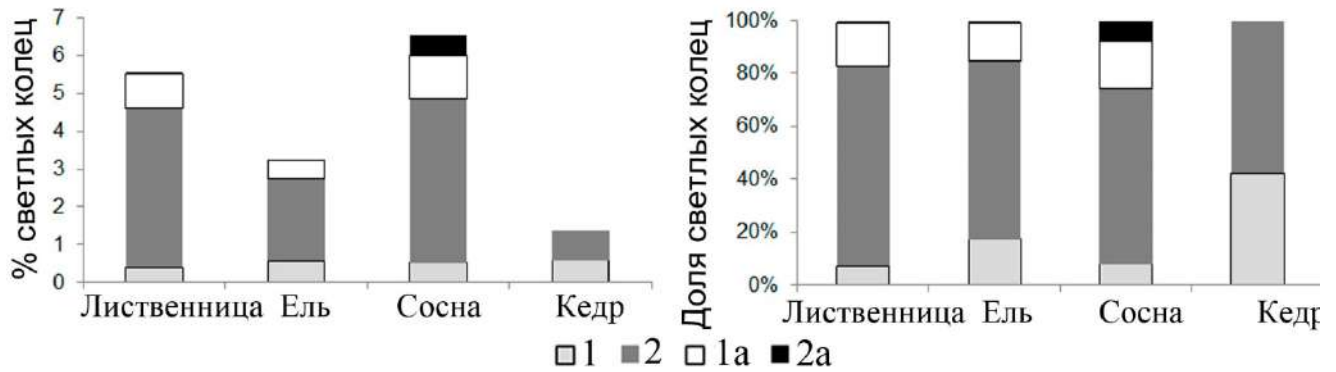
Исследования, проведенные на четырех видах хвойных деревьев, показали, что светлые кольца у *Larix sibirica*, *Pinus sylvestris*, *Picea obovata* и *Pinus sibirica* могут формироваться как с очень узкой зоной поздней древесины, состоящей из нескольких слоев клеток, так и с широкой зоной, состоящей из тонкостенных клеток [Gurskaya et al., 2012] (Рисунок 5.2).



А – лиственница, Б – сосна, В – ель, Г – кедр. Треугольники указывают на зону поздней древесины светлого кольца

Рисунок 5.2 – Светлые кольца хвойных деревьев, произрастающих в Западной Сибири

У лиственницы, сосны и ели, произрастающих на севере своего распространения в восточном секторе Западной Сибири, чаще формируются светлые годичные кольца по типу 2. У кедря наблюдается более частое формирование светлых колец с недоразвитой зоной поздней древесины по типу 1 и 2, а другие варианты светлых колец формируются редко. Таким образом, формирование разных типов выраженности светлых годичных колец возможно у всех видов хвойных деревьев. Самым распространённым остается тип 2 – с широкой зоной тонкостенных поздних трахеид (Рисунок 5.3).



А – количество у разных видов, Б – нормированные значения

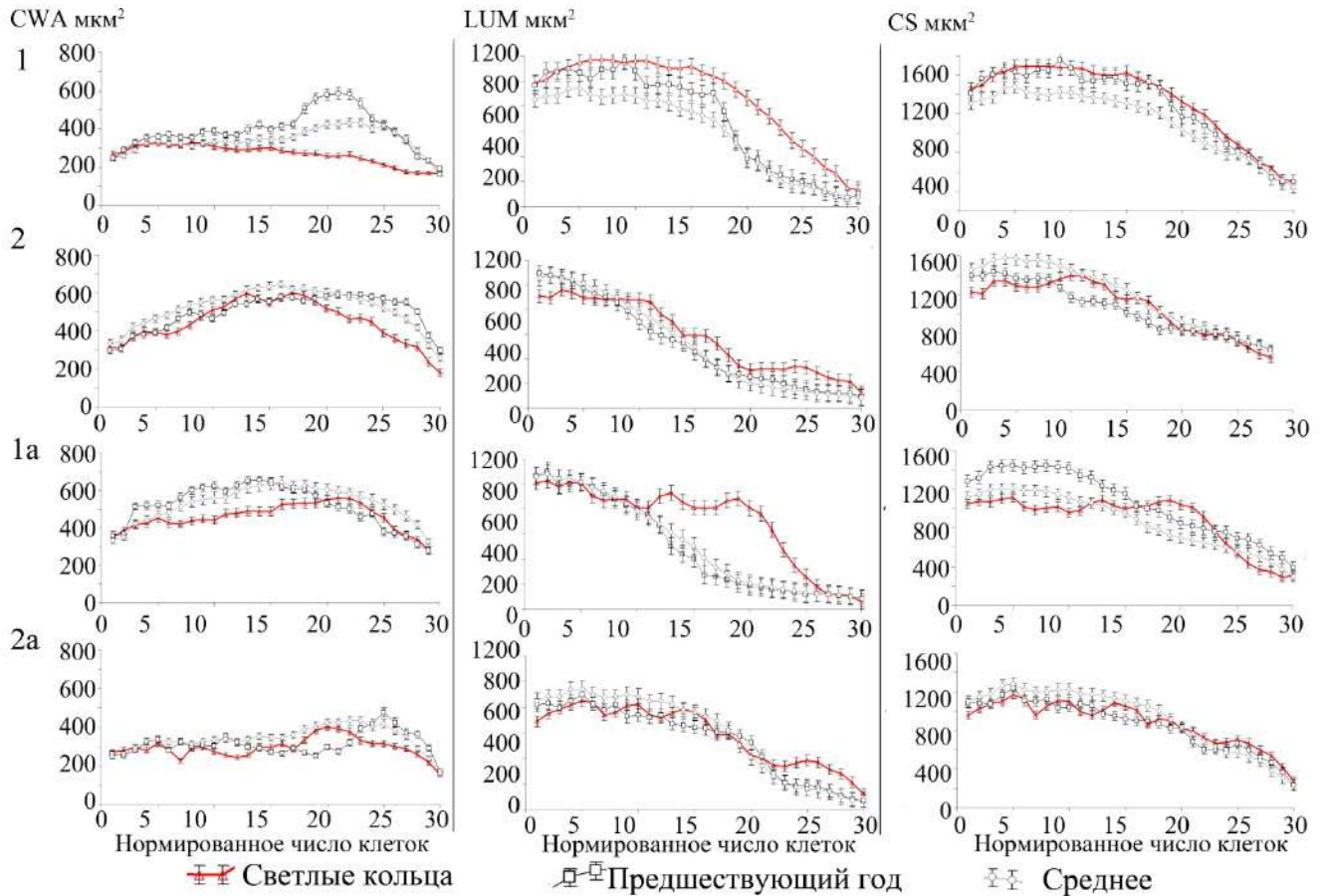
Рисунок 5.3 – Частота формирования разных типов светлых колец у четырех видов хвойных деревьев, произрастающих в Западной Сибири

## 5.2 Трахеидограммы светлых годичных колец

Трахеидограммы по площади поперечного сечения клеток и клеточных стенок использовались нами как инструмент для сравнения морфо-анатомических особенностей светлых и несветлых колец. Метод трахеидограмм дает детальную анатомическую характеристику трахеид годичных колец и помогает выявить количественные анатомические различия между кольцами. Кроме этого трахеидограммы позволяют сравнить динамику формирования колец в течение вегетационного сезона и выявить основные сходства и различия между различными кольцами. Площадь поперечного сечения является одним из основных критериев, указывающих на зрелость/незрелость трахеид и сформированность механической системы, а размер люмена указывает на развитие и эффективность водопроводящей системы ствола [Гистометрический анализ..., 1985; Бенькова, Бенькова, 2006; Camarero et al., 2010; Kinetics of tracheid..., 2014; Rossi et al., 2014]. На рисунке 5.4 представлены трахеидограммы основных параметров клеток ранней и поздней древесины, усредненных по пяти модельным деревьям, а именно площадь поперечного сечения клеточных стенок трахеид (CWA), диаметр люмена (LUM) и размеры клеток. (CS) Диагностические анатомические черты типов и подтипов световых колец - это CWA и LUM, тогда как размер трахеид не сильно изменяется между светлыми и нормальными кольцами деревьев.

Тип 1. Основным анатомическим признаком является площадь клеточной стенки (CWA), которая слабо изменяется от внутренней к наружной границе кольца. Различия в CWA наиболее заметны в последней трети годового кольца (в поздней древесине): CWA поздней древесины нормальных колец в 2-3 раза больше CWA светлых колец типа 1 (Рисунок 5.4). Второй диагностический признак – площадь люмена (LUM), значения которого уменьшаются в

поздней древесине по сравнению с предыдущими нормальными кольцами и средними значениями ( $p\text{-level} < 0,001$ ). Между тем, различия в размерах клеток (CS) между светлыми и нормальными кольцами не были статистически достоверными.



1, 2, 1a, 2a – типы и подтипы светлых колец, CWA – площадь клеточной стенки, LUM – диаметр люмена, CS – размер клетки

Рисунок 5.4 – Сравнение трахеидограмм светлых годовичных колец и нормальных колец

Тип 2. Основным анатомическим признаком этого типа также является CWA поздней древесины. Максимальные значения CWA располагаются в средней части светлого кольца (переходные зоны), а затем CWA снижается, начиная с 20-й нормированной клетки. Таким образом, различия между светлыми и нормальными кольцами в CWA отчетливо проявлялись только в поздней древесине. LUM и CS, а также светлых и нормальных колец статистически не отличались. LUM светлого кольца в поздней древесине больше, чем в среднем, и CS не отличается от нормального кольца. (Рисунок 5.4).

Здесь нужно отметить, что выделенные ранее другими исследователями биотически индуцированные светлые кольца, сформировавшиеся при повреждении пилильщиком

лиственничным *Pristiphora erichsonii* Hartig лиственницы американской (*L. laricina*) [Liang, Fillion, Cournoyer, 1997] сходны по анатомическому строению с климатически индуцированными светлыми кольцами типа 2, образовавшимися у лиственниц Сибирской Субарктике. Однако у биотических светлых колец количество поздних трахеид и процент поздней зоны был выше, чем у климатически индуцированных светлых колец.

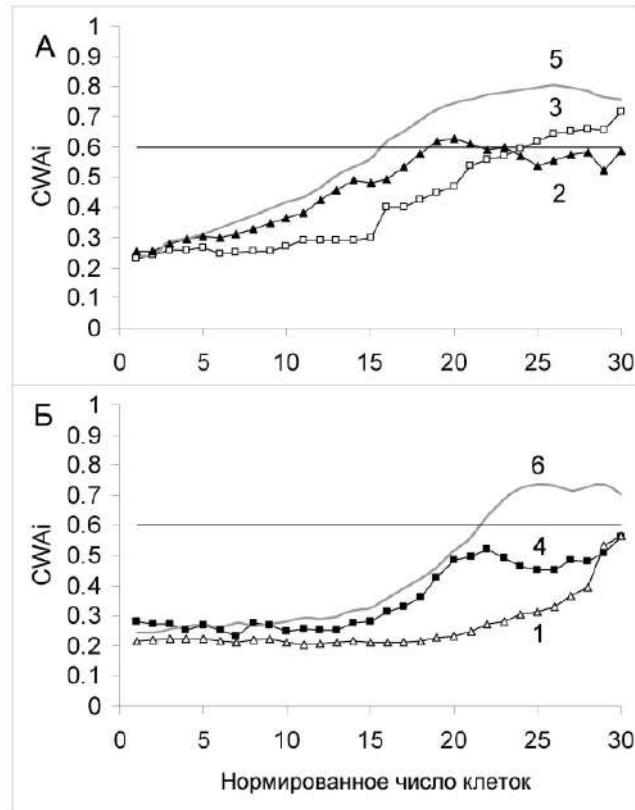
Подтип 1а. Светлое кольцо этого подтипа характеризуется увеличенной шириной ранней древесины и несколько уменьшенной шириной поздней. Основным анатомическим признаком являются достоверные различия между светлым и нормальным кольцом как в CWA, так и в LUM в переходной зоне (10-20-е нормированные клетки). Трахеиды светлого кольца в переходной зоне имеют относительно большие значения LUM, тогда как CWA меньше, чем CWA нормального кольца. Таким образом, отличие светлого кольца от несветлого проявляется в переходной зоне и выражается в сравнительно крупных клетках, составляющих эту часть светлого кольца (Рисунок 5.4).

Подтип 2а. Основным диагностическим анатомическим признаком является максимальное значение CWA, которое статистически снижается во второй части поздней древесины (25-30-е нормализованные клетки), а LUM также больше среднего значения, при этом CWA и LUM не отличаются от среднего значения трахеид нормального кольца в первой части поздней древесины (между 19-23-ми нормализованными клетками). Этот подтип светлых колец можно описать как вариацию «флуктуаций плотности», тип L+ [Kaennel, Schweingruber, 1995; De Micco et al., 2016]. Размеры клеток CS у светлого и несветлого колец неразличимы и изменяются одинаково от внутренней границы кольца к внешней (Рисунок 5.4). Светлые кольца, морфологические и анатомические структурные особенности которых представляют собой модификацию типа 2, формируются достаточно редко на участках исследования.

Площадь люмена и площадь стенки можно считать независимыми, исходя из функционального значения этих структурных элементов: если люмены определяют эффективность водного транспорта от корней к кроне, то клеточные стенки обеспечивают сохранность трахеид и водопроводящей системы в целом [Carlquist, 2017]. Отношение люмена к клеточной стенке ( $CWA_i$ ) позволяет определять позднюю древесину по критерию Морка [Mork, 1928; Denne 1989]. В этом случае площадь клеточной стенки становится в 2 раза больше площади люмена ( $CWA_i \leq 0,5$ ). У *L. sibirica* и *L. Gmelini*  $CWA_i \geq 0,5$  также является критерием для выделения клеток поздней древесины у несветлых колец. Однако у светлых колец этот критерий, превышая значение индекса 0,5, в дальнейшем не увеличивается, что четко проявляется в трахеидограммах последней трети кольца. У светлых колец  $CWA_i \leq 0,6$ , тогда как у несветлых  $CWA_i$  заметно больше 0,6. Светлые кольца подтипа 1а не следуют этому

критерию, поскольку последние клетуки поздней древесины (начиная с 25-й нормированной клетки)  $CWA_i > 0,6$  (Рисунок 5.5).

Различие по индексу CWA/LUM между светлыми кольцами, принадлежащими типам 1 и 2 и подтипам 1а и 2а (Рисунок 6.6, кривые 1, 2, 3, 4), и несветлыми (кривые 5 и 6) проявляется с 17-й нормированной клетки у лиственницы сибирской и с 22-й — лиственницы Гмелина и, к тому же, выражено гораздо сильнее, чем по параметру  $CWA_i$ .

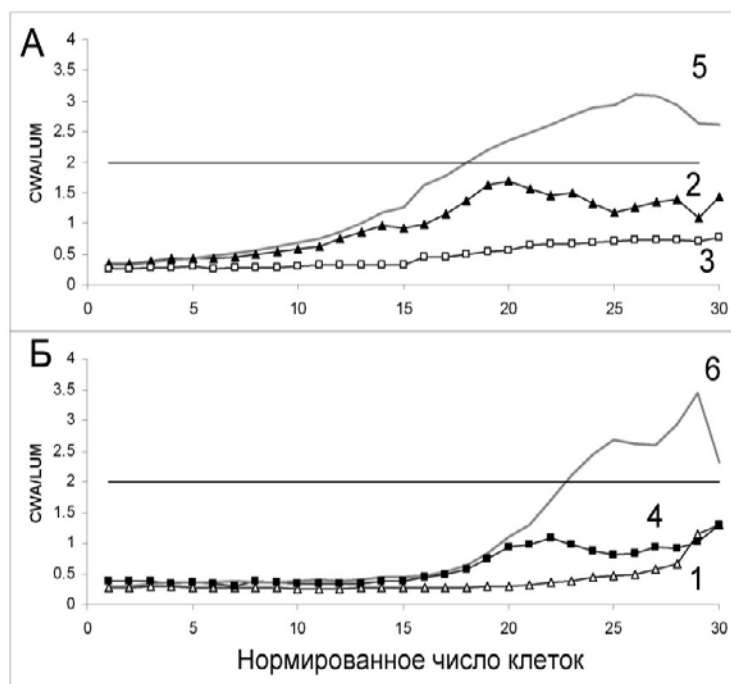


А – *Larix sibirica*, Б – *Larix gmelinii* (Б). 1 – тип 1, 2 – тип 2, 3 – подтип 1а, 4 – подтип 2а, 5, 6 – значения для несветлых колец соответствующего вида

Рисунок 5.5 – Доля, приходящаяся на клеточную стенку, в общей площади поперечного сечения

Для эффективного водопроведения и выполнения стволом механической функции существуют формальные показатели соотношения площади клеточной стенки и люмена. У светлых годовичных колец соотношение может характеризоваться такими количественными критериями: индекс CWA/LUM для всех типов и подтипов светлых колец ниже двух. Этот количественный критерий одинаков для всех светлых колец хвойных деревьев. Небольшой процент клеточной стенки от общей площади поперечного сечения клетки и низкий индекс CWA/LUM указывают на незрелые трахеиды в светлых кольцах по сравнению с нормальными кольцами.

Количественный критерий  $CWA/LUM < 2$  оценивает анатомические особенности светлых колец у *L. sibirica* и *L. gmelinii* в Урало-Сибирском Субарктическом регионе и является общей характеристикой для всех типов светлых колец. Различие по индексу  $CWA/LUM$  между светлыми кольцами, принадлежащими типам 1 и 2 и подтипам 1а и 2а (Рисунок 6.6, кривые 1, 2, 3, 4), и несветлыми (кривые 5 и 6) проявляется с 17-й нормированной клетки у лиственницы сибирской и с 22-й — лиственницы Гмелина и, к тому же, выражено гораздо сильнее, чем по параметру  $CWA_i$ .



А – *Larix sibirica*, Б – *Larix gmelinii* (Б). 1 – тип 1, 2 – тип 2, 3 – подтип 1а, 4 – подтип 2а, 5, 6 – значения для несветлых колец соответствующего вида

Рисунок 5.6 – Зависимость площади клеточной стенки от площади люмена у светлых колец

Более низкое значение  $CWA/LUM$  в светлых кольцах, чем в несветлых нормальных кольцах, может показать подробную информацию о внутрисезонных изменениях развития ксилемы в радиальном росте годовичных колец [Wang et al., 2002; Бенькова, Бенькова, 2006]. У светлых колец  $CWA/LUM < 2$ , тогда как у несветлых значения  $CWA/LUM$  существенно больше двух.

На этом основании были сформулированы численные критерии выделения светлых годовичных колец: (1). В светлых годовичных кольцах (структурных типов 1, 2 и подтипа 1а) доля, приходящаяся на клеточную стенку в общей площади поперечного сечения клетки, не



превышает 0,6. (2). В светлых годичных кольцах (структурных типов 1 и 2 и подтипов 1a и 2a) отношение площади клеточной стенки к площади люмена (CWA/LUM) меньше 2.

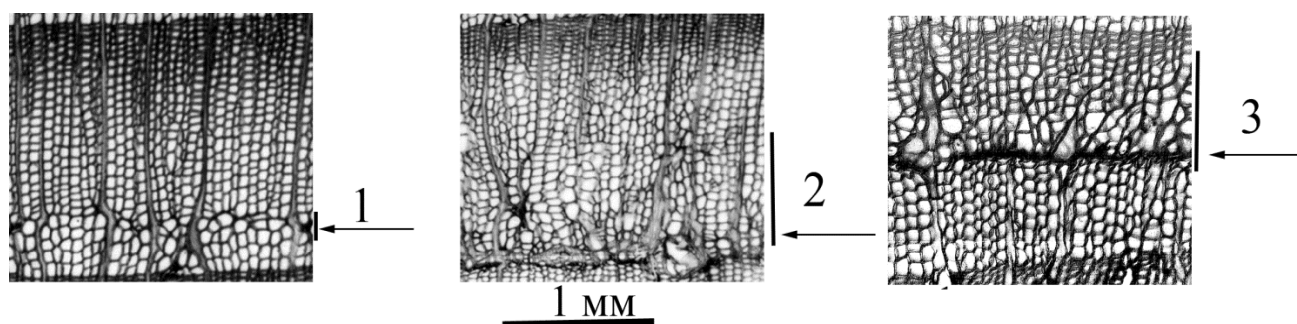
Ясно, что показатели CWAi и CWA/LUM взаимосвязаны и из одного, путем несложных арифметических преобразований, можно легко вычислить другое. Однако критерий 2, в основе которого лежит соотношение  $CWA/LUM < 2$ , оказался более универсальным, а поэтому — предпочтительным для исследуемых объектов.

### 5.3 Вариативность анатомического строения морозобойных колец

Морозобойные кольца являются второй по распространённости клеточной структурой, формирующейся в годичных кольцах хвойных деревьев, произрастающих в лесотундровых экосистемах. Они встречаются у всех видов хвойных деревьев. Каждое морозобойное годичное кольцо имеет как минимум одно морозобойное повреждение, которое может находиться в разных частях годичного кольца.

Морозобойные повреждения характеризуются измененной структурой ксилемы, проявляющейся нарушением регулярности расположения трахеид, их деформацией и формированием других элементов ксилемы – паренхимы и смоляных ходов (иногда). В зависимости от наличия основных составных частей (характерных зон) морозобойные повреждения могут быть разделены на три степени интенсивности. Все степени морозобойных повреждений могут быть выявлены как в ранней, так и в поздней древесине (Рисунок 5.7).

Первая (слабая) степень повреждений содержит наименьшее количество зон. Эти морозобойные повреждения визуально могут быть выявлены только по наличию искривленных сердцевинных лучей, иногда формируются слегка деформированные трахеиды. Также в таких повреждениях могут быть найдены единичные паренхимные клетки (Рисунок 5.7; 5.8.1).



1, 2, 3 – степени интенсивности морозобойных повреждений. Вертикальной линией выделена зона морозобойного повреждения в кольце

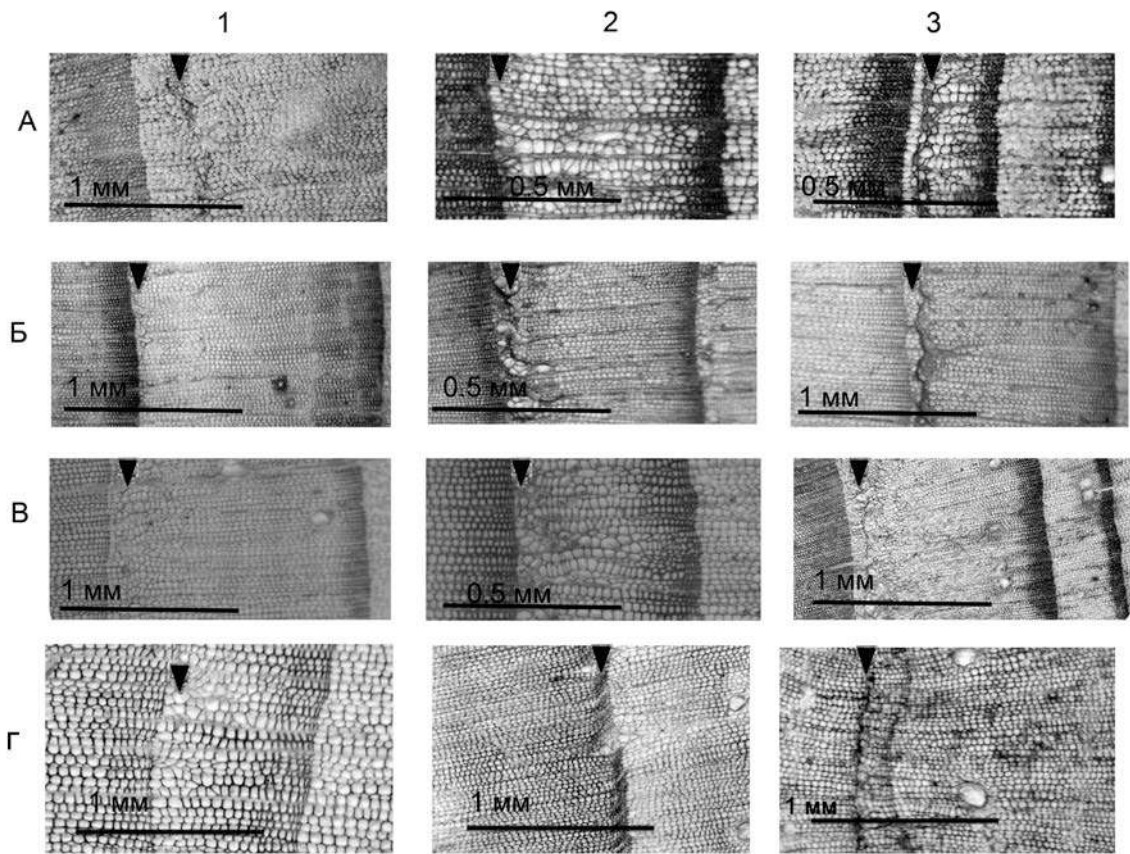
Рисунок 5.7 – Морозобойные повреждения разной степени интенсивности

Морозобойные повреждения второй (средней) степени имеют уже две составных части: широкую зону деформированных восстанавливающихся трахеид с паренхимными клетками и искривленные сердцевинные лучи. Такие морозобойные повреждения часто могут содержать патологические смоляные ходы в зоне восстанавливающихся трахеид. Форма патологических смоляных ходов неправильная, многоугольная, очень часто наблюдается гиперплазия выстилающего эпителия этих патологических смоляных ходов. Эпителий патологических смоляных ходов может полностью закрывать просвет хода (Рисунок 5.8.2Б).

Характерными признаками сильных морозобойных повреждений ксилемы (степень 3) является наличие всех зон в пределах годичного кольца: зона смятых трахеид, зона погибших клеток, зона искривленных лучей, зона паренхимных клеток и разросшихся трахеид. Зона смятых трахеид обычно слабо выражена. Погибшие клетки имеют часто черную окраску, эта зона непрерывна на всем протяжении морозобойного повреждения. В зоне восстанавливающихся трахеид иногда имеются как одиночные патологические смоляные ходы, так и цепочки патологических смоляных ходов. Патологические смоляные ходы имеют чаще всего неправильную форму, большую полость хода, которая выстлана значительно большим количеством эпителиальных клеток по сравнению с нормальными смоляными ходами (Рисунок 5.8.В3). Таким образом, морозобойные повреждения различной степени интенсивности могут быть выявлены у всех видов хвойных деревьев.

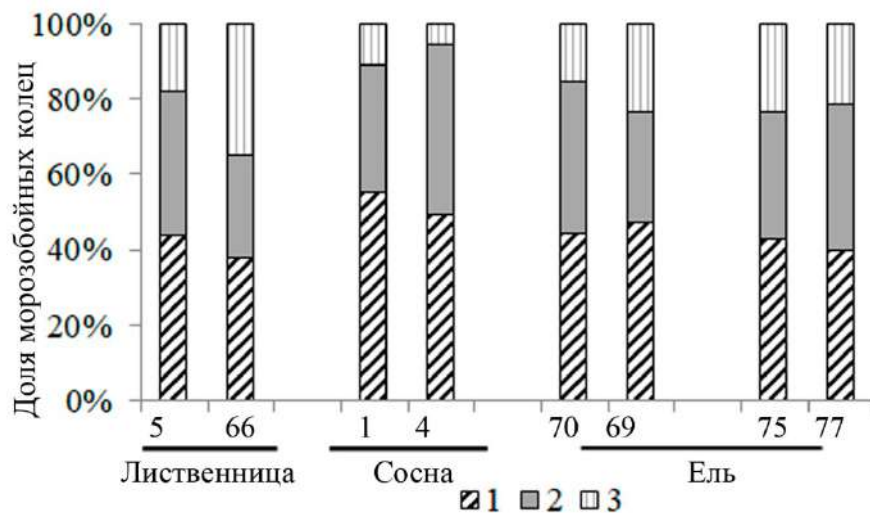
На Рисунке 5.9 показана доля морозобойных повреждений у разных видов хвойных деревьев, произрастающих в различных условиях, за исключением кедра, так как у кедра их количество очень невелико. Для сравнения использовали хронологии разновозрастных деревьев лиственницы и ели, представленные не менее 50 образцами, по сосне в анализ было включено по 25 образцов с каждой точки.

Формирование повреждений всех степеней происходит с сопоставимой частотой относительно числа просмотренных колец. Доля сильных повреждений не превышает 20% от общего числа морозобойных колец у всех видов, а формирование слабых повреждений составляет около 40%. Таким образом, частота формирования морозобойных повреждений разной интенсивности слабо зависит от вида деревьев. Экологические и микроклиматические условиями произрастания оказывают существенное влияние на формирование морозобойных повреждений. Например, у лиственницы и ели, произрастающих на ВГЛ на Полярном Урале, чаще формируются повреждения слабой и средней степени интенсивности (хронологии 5,70), а на дне горной долины - повреждения сильной степени интенсивности (хронологии 66, 69). У ели на Южном Урале разные степени повреждений годичных колец выявляются примерно с одинаковой частотой.



А – лиственница, Б – ель, В – сосна, Г – кедр. Степени интенсивности: 1 – слабая, 2 – средняя, 3 – сильная

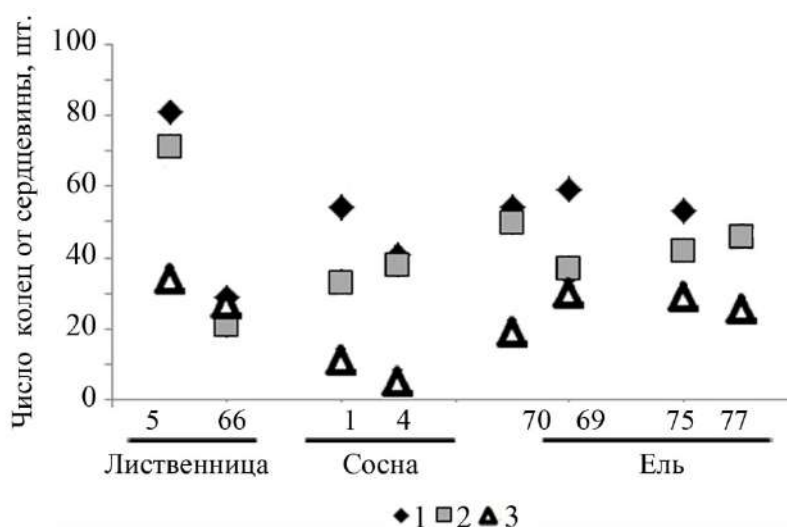
Рисунок 5.8 – Степени интенсивности морозобойных повреждений



1, 2, 3 – степени интенсивности морозобойных повреждений. 5, 66 – хронологии по лиственнице, 1,4 – хронологии по сосне, 69, 70 и 75, 77 – хронологии по ели

Рисунок 5.9 – Соотношение морозобойных повреждений различной степени интенсивности

На Рисунке 5.10 приведены значения положения максимально удаленного от центра морозобойного кольца у разных видов хвойных деревьев, произрастающих на северном и верхнем пределах распространения. Формирование повреждений сильной степени интенсивности прекращается в более раннем возрасте на большинстве местообитаний у разных видов. Максимально удаленное от сердцевины морозобойное кольцо с сильным повреждением находилось в пределах 40 первых колец. Формирование повреждений слабой степени чаще происходит значительно дальше, по сравнению со средней и сильной степенью. В древесине лиственницы отмечена наибольшая гетерогенность по положению повреждения на удалении от центра: от 40 до 90 колец на одном местообитании и в пределах только 40 первых колец на другом.



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

Рисунок 5.10 – Положение максимально удаленного от центра годичного кольца, в котором выявлены разные типы морозобойных повреждений

## 5.4 Заключение и выводы

Вариативность анатомического строения светлых колец и морозобойных повреждений позволила классифицировать их по типам и степеням интенсивности. Светлые кольца в древесине хвойных деревьев, произрастающих на северном и верхнем пределах распространения, имеют два основных варианта строения. Первый тип характеризуется тонкостенными поздними трахеидами и узкой зоной поздней древесины, состоящей из

единичного числа слоев поздних трахеид с тонкими клеточными стенками, в связи с чем граница между годичными кольцами слабо различима. Удельное количество поздней древесины составляет менее 20%. Характерным признаком типа 2 светлых колец является недоразвитые клеточные стенки поздних трахеид, а ширина зоны поздней древесины остается такой же как у несветлых колец. Кроме основных типов можно выделить две вариации строения светлых колец, имеющие частично зрелую позднюю древесину или ее небольшое удельное количество. Наиболее распространенным типом светлых колец у всех видов хвойных деревьев, произрастающих совместно в Западной Сибири, является тип 2. Трахеидограммы светлых колец показали, что анатомические характеристики светлых колец отличаются от нормально сформированных несветлых колец. Основные различия заключаются в толщине стенок поздних трахеид и размеров люмена, находящихся во второй половине или в последней трети годичного кольца, соответствующей зоне поздней древесины, а внешние размеры трахеид не изменяются. Кроме этого, уменьшенное удельное количество поздней древесины является маркером светлых колец.

Морозобойные повреждения хвойных деревьев имеют три степени интенсивности. Различия между ними основаны на увеличении количества зон поврежденной ксилемы. Минимальное количество структурных элементов, позволяющих выявить морозобойное повреждение, – это смятые трахеиды и искривленные лучи. Такое повреждение относится к слабой степени. Средняя степень интенсивности имеет дополнительно широкую зону восстанавливающихся трахеид, паренхиматических клеток и патологических смоляных ходов. Сильная степень характеризуется наличием всех составных частей морозобойного повреждения: зоны смятых и деформированных трахеид, темной зоны погибших трахеид, зоны деформированных восстанавливающихся трахеид с нерегулярной структурой, искривленных сердцевинных лучей и паренхимных клеток. Эти степени интенсивности прослеживаются у всех видов хвойных деревьев. Соотношение типов морозобойных повреждений зависит от условий произрастания деревьев, и не зависит от видовой принадлежности. Формирование повреждений сильной степени прекращается раньше, у молодых деревьев в первых 40 годичных кольцах, чем формирование слабой степени повреждений, которое может быть выявлено в 90 кольце и более.

## Выводы

1. На основе толщины клеточной стенки и удельного количества трахеид поздней древесины выявлены структурные типы светлых годичных колец. Наиболее распространенным типом светлых колец является тип с широкой зоной поздней древесины с тонкими клеточными стенками.

2. Сравнение трахеидограммы светлых и несветлых колец показывает различия между ними по толщине клеточной стенки и диаметру люмена.
3. У морозобойных повреждений выделено три степени интенсивности на основе наличия характерных структурных зон. Все степени интенсивности морозобойных повреждений могут быть сформированы в любой зоне годичного кольца.
4. Формирование выделенных типов светлых колец и морозобойных повреждений разной степени интенсивности не зависит от вида деревьев, а больше определяется внешними условиями.

### 6.1 Построение и анализ хронологий

Построение и анализ точечных хронологий аномальных клеточных структур, полученных для отдельного местообитания, позволяет выделить годы, когда эти структуры сформировались у большого количества деревьев; проанализировать погодные условия, ведущие к их формированию и выявить основные факторы, влияющие на их формирование с большим, чем сезон разрешением. Формирование аномальных структур в один год у большинства деревьев указывает на сильное воздействие повреждающего фактора.

Исследования сходства хронологий, синхронности формирования структур и тесноты связи между хронологиями, полученными как у разных видов, так и в различных условиях произрастания, важны для выявления синхронности и масштабности изменений неблагоприятных погодных-климатических условий, влияющих на их формирование. Анализ пространственно-временных особенностей распределения аномальных клеточных структур на изучаемой территории позволит реконструировать неблагоприятные природные и погодно-климатические события.

Для хронологий аномальных клеточных структур характерна дискретность значений, изменяющихся от 0 в годы, когда не было выявлено ни одного дерева с измененной структурой годичного кольца, до 100% числа годичных колец с рассматриваемым признаком. Существующая дискретность существенно затрудняет использование стандартных дендрохронологических подходов и анализов, так как хронологии аномальных клеточных структур не формируют непрерывные стационарные ряды. Поэтому для анализа хронологий аномальных структур были разработаны новые и модифицированы имеющиеся подходы.

Данные таблицы 6.1 показывают, что частота лет с условиями, ведущими к формированию светлых колец, очень низка. В некоторых местообитаниях частота таких лет составляет менее одного года в десятилетие. Редкое формирование светлых колец у хвойных характерно для большинства местообитаний Западной Сибири. В других местообитаниях частота их формирования достаточно высока (в среднем до трех лет в десятилетие). Значительно чаще светлые кольца формируются на северном профиле в Сибирской Субарктике. На верхнем пределе распространения светлые кольца формируются часто на Полярном Урале. На Южном Урале частота их формирования не велика, в среднем около одного случая в десятилетие.

Таблица 6.1 – Частота формирования основных типов аномальных клеточных структур

Хронология	Светлые кольца	Морозобойные кольца		Хронология	Светлые кольца	Морозобойные кольца	
		РД	ПД			РД	ПД
1	2	3	4	5	6	7	8
Печорская низменность							
1	0,29	0,13*	0,04*	3	0,25	0,12*	0,03*
2	0,23	0,15*	0*	4	0,14	0,23*	0,15*
Западный сектор Западной Сибири							
5	0,22	0,32**	0,15**	11	0,02	0	0
6	0,18	0,35**	0,32**	12	0,07	0,13*	0*
7	0,04	0	0	13	0,05	0,11*	0,02*
8	0,14	0	0	14	0,23	0	0
9	0,11	0	0,02*	15	0,12	0,07*	0*
10	0,04	0,41**	0,19**	16	0,10	0,18*	0,05*
Восточный сектор Западной Сибири							
17	0,06	0*	0*	22	0,12	0*	0*
18	0,04	0*	0*	23	0,07	0*	0*
19	0,07	0*	0*	24	0,12	0,05*	0,13*
20	0,07	0*	0*	25	0,14	0,05*	0,03*
21	0,13	0*	0*	26	0,10	0,03*	0,05*
СИБИРСКАЯ СУБАРКТИКА СЕВЕРНЫЙ ПРОФИЛЬ							
27	0,35	0,01**	0**	30	0,19	0,03*	0,05*
28	0,20	0*	0*	31	0,18	0,1**	0**
29	0,19	0	0	32	0,21	0*	0*
33	0,21	0*	0*	36	0,19	0,02*	0,06*
34	0,21	0*	0,01*	37	0,17	0*	0,1*
35	0,23	0,05*	0,03*				
38	0,20	0,05*	0,05*	42	0,20	0,07*	0,06*
39	0,18	0*	0*	43	0,26	0,18*	0,24*
40	0,22	0*	0,02*	44	0,14	0,05*	0*
41	0,26	0,05*	0,01*	45	0,16	0,13*	0,08*



1	2	3	4	5	6	7	8
<b>СИБИРСКАЯ СУБАРКТИКА ЮЖНЫЙ ПРОФИЛЬ</b>							
46	0,23	0,12**	0,13**	50	0,18	0*	0*
47	0,14	0*	0,01*	51	0,24	0*	0,01*
48	0,14	0*	0,01*	52	0,07	0*	0,01*
49	0,21	0*	0*	53	0,20	0,20*	0,11*
54	0,12	0*	0*				
55	0,13	0*	0,05*	57	0,18	0*	0,05*
56	0,22	0*	0*	58	0,11	0*	0*
59	0,10	0,04*	0,09*	63	0,11	0*	0*
60	0,18	0,26**	0,23**	64	0,19	0*	0*
61	0,10	0,25*	0,15*	65	0,19	0,15*	0,11*
62	0,13	0,12*	0,18*				
<b>Полярный Урал</b>							
66	0,17	0,06**	0,13**	69	0,11	0,34**	0,38**
67	0,17	0,12**	0,05**	70	0,11	0,08**	0,05**
68	0,23	0,12*	0,07*	71	0,02	0,02*	0,02*
<b>Южный Урал</b>							
72	0,06	0,21**	0,02**	77	0	0,63**	0,33**
73	0,06	0,43**	0,04**	78	0,12	0,23**	0**
74	0,11	0,54**	0,07**	79	0,13	0,24**	0**
75	0,07	0,34**	0,03**	80	0,11	0,23**	0**
76	0	0,58**	0,16**	81	0,08	0,13**	0**

Примечание – Знак «\*» – использована часть хронологии, представленная только чувствительными к заморозку кольцами (15-30 первых колец, оценка возраста чувствительности детально приведена в главе 5), \*\* – хронологии, полностью состоящие из чувствительных к заморозку колец. РД – ранняя древесина, ПД – поздняя древесина

Точечные хронологии светлых колец характеризуются частотой формирования в определенные временные периоды и массовостью их формирования в отдельно взятый год. Пространственно-временной анализ позволяет сравнить распространённость и синхронность формирования светлых годовичных колец между двумя и более хронологиями. Синхронность формирования светлых колец представляет собой долю совпадений лет со светлыми кольцами от общей длины сравниваемых хронологий.

*Светлые кольца сосны*, произрастающей на территории Печорской низменности, формируются достаточно часто, до трех лет в десятилетие. На северных точках количество лет со светлыми кольцами отмечено чаще, чем на южных. В этом районе можно выделить годы с массовым формированием светлых колец в хронологиях северных точек: 1783, 1797, 1816, 1828, 1831, 1832, 1857, 1862, 1872, 1884, 1891, 1912, 1914, 1925, 1926, 1958, 1969, 1986, 1992, 2002, 2007 гг. Массовость формирования подразумевает, что количество выявленных светлых колец в отдельный год составляет более 50%.

Кроме массовости формирования в отдельно взятый год, выделяются годы, когда массовое формирование светлых колец отмечено на большинстве точек. На территории Печорской низменности таким годом является 1969, когда у всех хронологий отмечено более 50% светлых колец. Также следует отметить 1783, 1797, 1912, 1914, 2002 гг., когда светлые кольца массово выявляются на всех точках. Кроме того, 1809, 1816, 1818, 1857, 1862, 1884, 1891, 1912 гг. – отмечены в хронологиях сосны, произрастающей в Западной Сибири, то есть на территории существенно бóльшей, чем Печорская низменность. Можно выделить периоды с высокой частотой светлых колец: 1791-1793, 1797-1798, 1814-1818, 1831-1837, 1855-1857, 1882-1884, 1912-1918, 1962-1969 гг., когда массовое формирование светлых колец отмечено в течение нескольких лет в большинстве местообитаний (Таблица Д.1 Приложения).

Синхронность формирования светлых колец в хронологиях сосны, произрастающей на Печорской низменности, составляет 68%. В Западной Сибири отмечено значительно меньше лет со светлыми кольцами сосны (Таблицы Д.2 и Д.3 Приложения). Формирование светлых колец синхронно между собой (70% совпадений), а некоторые годы совпадают с данными по Печорской низменности.

Анализ хронологий *светлых годовичных колец у образцов лиственниц*, формирующих трансекту Сибирской Субарктики, показал, что максимальная частота формирования светлых колец на северном профиле составляет около трех лет в десятилетие, а в среднем частота формирования светлых колец составляет  $0,21 \pm 0,07$ , то есть около двух лет в десятилетие (Таблица 6.1). С такой частотой светлые кольца формируются в большинстве местообитаний на самой северной границе распространения (в северной и горной лесотундре и притундровых лесах). Южнее частота формирования светлых колец составляет около одного случая в десятилетие, в среднем  $0,16 \pm 0,07$ . Различия между профилями достоверны (t-test Стьюдента,  $p\text{-level}=0,002$ ). Между видами лиственниц различий в частоте лет со светлыми годовичными кольцами не выявлено.

Сравнение трех хронологий, обобщенных по виду лиственницы, показало, что для каждой обобщенной хронологии выделяются периоды как с высокой частотой формирования светлых колец и с полным их отсутствием.

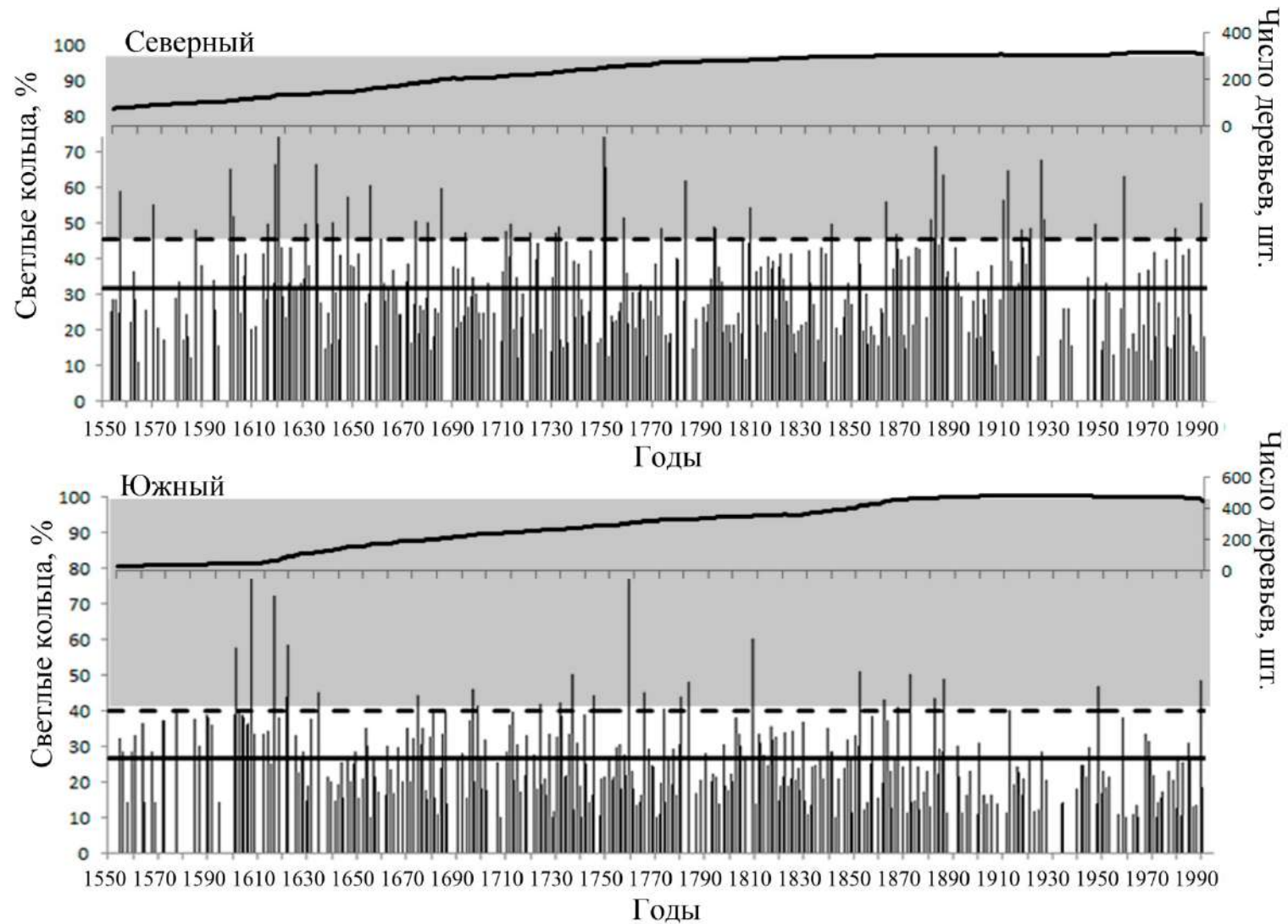
Частота формирования светлых колец непостоянна в разные временные периоды, что характерно для всех видов лиственницы, произрастающей на северном пределе распространения в Сибири. У лиственницы сибирской, произрастающей в Западной Сибири на северном профиле периоды массового формирования светлых колец приурочены к 1690-1700, 1730-1740, 1810-1820, 1840-1850, 1880-1890, 1900-1930 и 1990-2000 гг., в эти периоды формируется около шести светлых колец в десятилетие. У лиственницы Гмелина светлые кольца встречаются часто в периоды 1620-1630, 1640-1650, 1660-1670, 1730-1740, 1760-1770, 1810-1840, 1880-1890 и 1910-1920 гг. (чаще четырех раз в десятилетие). В Северо-Восточной Сибири выделяются периоды 1510-1520, 1600-1610, 1620-1630, 1690-1700, 1720-1750, 1760-1770, 1790-1800, 1810-1830, 1880-1890, 1900-1920 и 1970-1990 гг., когда светлые кольца формируются часто у лиственницы Каяндера.

На южном профиле такие периоды отмечены существенно реже. В Западной Сибири у лиственницы сибирской это 1810-1820, 1850-1870, 1880-1890, 1910-1920, 1960-1970 гг., у лиственницы Гмелина – 1690-1700, 1730-1780, 1810-1840, и на востоке у лиственницы Каяндера 1810-1820 гг. В остальные периоды частота формирования светлых колец на южном профиле не превышает средние значения 1-2 года в десятилетие. Синхронность формирования светлых колец между профилями достигает 71% (Таблицы Д.2 и Д.3 Приложения).

Кроме временного аспекта – частоты формирования светлых колец – необходимо учитывать и тот факт, что некоторые годы отличаются массовым формированием светлых колец. На северном профиле в обобщенной по всем трем видам лиственницы хронологии выделяются следующие годы с массовым формированием светлых колец в более 50% местообитаний: 1557, 1570, 1587, 1601, 1602, 1616, 1619, 1620, 1631, 1635, 1636, 1642, 1648, 1657, 1661, 1675, 1680, 1685, 1695, 1711, 1713, 1721, 1731, 1732, 1735, 1750, 1751, 1758, 1773, 1783, 1794, 1795, 1809, 1841, 1852, 1863, 1867, 1881, 1883, 1885, 1886, 1910, 1912, 1917, 1920, 1921, 1925, 1926, 1947, 1958, 1979, 1989 гг., а на южном профиле в 1601, 1607, 1616, 1621, 1622, 1634, 1642, 1674, 1680, 1685, 1696, 1698, 1723, 1731, 1736, 1745, 1759, 1765, 1773, 1780, 1783, 1809, 1852, 1862, 1867, 1872, 1882, 1886, 1912, 1948 и 1989 гг. (Рисунок 6.1).

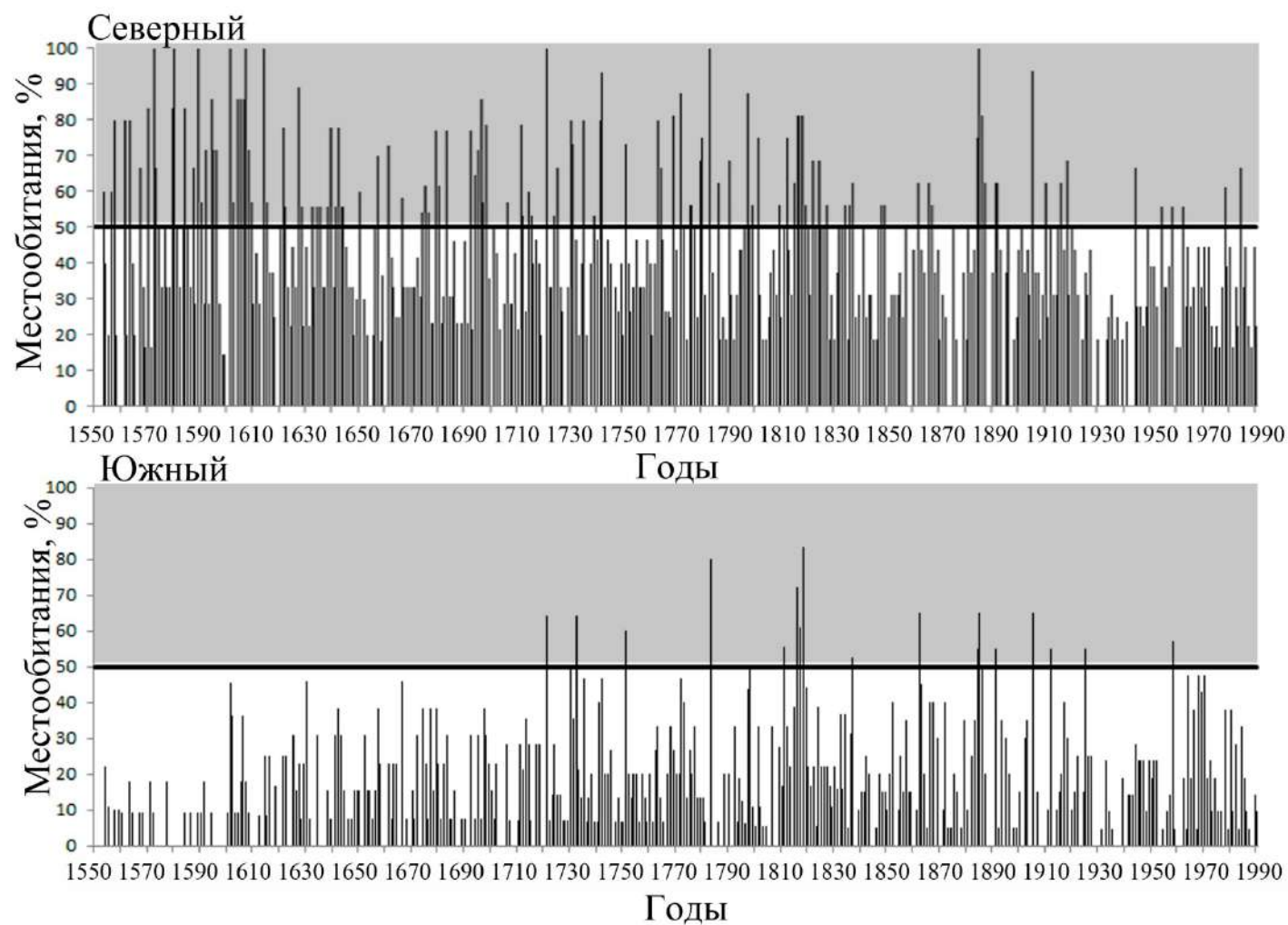
На основе двух профилей можно выделить следующие годы: 1601, 1616, 1642, 1680, 1731, 1773, 1783, 1809, 1852, 1867, 1886, 1912, 1989, которые можно охарактеризовать как годы с неблагоприятными условиями формирования структуры годичных колец в глобальном масштабе, так как они отличаются массовостью формирования светлых колец в Сибирской Субарктике.

Пространственно-временное сравнение хронологий позволило выявить годы, когда светлые кольца формируются более чем в 50% местообитаний (Рисунок 6.2).



Горизонтальная сплошная линия – среднее значение, пунктирная линия – одно стандартное отклонение. Серой заливкой выделено массовое формирование светлых колец

Рисунок 6.1 – Обобщенные хронологии светлых колец лиственниц по северному и южному профилям Сибирской Субарктики



Горизонтальная сплошная линия отделяет 50% местообитаний со светлыми кольцами. Серой заливкой выделено массовое формирование светлых колец

Рисунок 6.2 – Пространственное формирование светлых колец по северному и южному профилям Сибирской Субарктики

На северном профиле широко распространённое формирование светлых колец зафиксированно в 1553, 1556, 1557, 1561, 1563, 1567, 1570, 1572, 1573, 1574, 1576, 1579, 1580, 1581, 1583, 1584, 1585, 1587, 1589, 1590, 1592, 1594, 1595, 1596, 1601, 1602, 1604, 1605, 1606, 1607, 1608, 1609, 1614, 1615, 1620, 1621, 1622, 1627, 1628, 1632, 1634, 1635, 1638, 1639, 1641, 1642, 1643, 1644, 1650, 1656, 1657, 1661, 1666, 1674, 1675, 1676, 1679, 1680, 1683, 1692, 1694, 1695, 1696, 1697, 1698, 1701, 1706, 1711, 1712, 1714, 1715, 1721, 1724, 1725, 1730, 1731, 1735, 1739, 1741, 1742, 1751, 1763, 1764, 1769, 1772, 1773, 1775, 1776, 1777, 1779, 1780, 1783, 1786, 1790, 1796, 1797, 1798, 1799, 1801, 1809, 1811, 1812, 1815, 1816, 1817, 1818, 1819, 1820, 1822, 1823, 1824, 1825, 1826, 1827, 1832, 1833, 1834, 1836, 1837, 1841, 1847, 1848, 1849, 1857, 1862, 1866, 1867, 1875, 1881, 1884, 1885, 1886, 1887, 1891, 1892, 1896, 1901, 1905, 1910, 1912, 1915, 1916, 1918, 1920, 1944, 1949, 1954, 1958, 1962, 1978 и 1984 гг.

На южном профиле светлые кольца выявлены более чем в 50% местообитаний в 1601, 1721, 1730, 1732, 1751, 1783, 1798, 1811, 1816, 1817, 1818, 1837, 1862, 1863, 1884, 1885, 1886, 1891, 1905, 1912, 1925 и 1958 гг. (Рисунок 6.2).

По всей Сибирской Субарктике такими годами, когда светлые кольца отмечены в большинстве местообитаний будут: 1601, 1666, 1721, 1730, 1751, 1783, 1797, 1811, 1816, 1817, 1818, 1837, 1862, 1884, 1885, 1886, 1891, 1905, 1912, 1958 гг. Завершая анализ встречаемости светлых колец в Сибирской Субарктике, можно выделить всего три года, когда светлые кольца выявлены на севере повсюду и массово. Это 1783, 1886 и 1912 гг.

Анализ хронологий светлых колец по местообитаниям показал, что годы с массовым формированием светлых колец выявляются на больших территориях, но не во всей Сибирской Субарктике. Например, 1958 г. широко отмечен в деревьях Западной Сибири, 1783 г. типичен для лиственницы из Средней Сибири, 1816 и 1886 гг. выявлены в хронологиях светлых колец Северо-Востока Сибири (Таблицы Д.2 и Д.3 Приложения).

На Полярном Урале формирование светлых колец наблюдается несколько чаще и их образуется больше, по сравнению с прилегающими районами Западной Сибири. Наиболее массово светлые кольца формируются на ВГЛ на Полярном Урале (Таблица Д.4 Приложения) в 1862, 1872, 1891, 1918, 1958, 1969 и 1975 гг., а их частота формирования и количество сопоставимы с таковыми на северном профиле Западной Сибири Сибирской Субарктики.

*Светлые кольца у ели*, произрастающей в Западной Сибири и на Полярном Урале, формируются достаточно редко, в среднем один-два года в десятилетие. Синхронность между индивидуальными хронологиями светлых годовичных колец ели достаточно высокая, 67-71%. Наибольшее количество светлых колец ели, произрастающей в Западной Сибири

и на Полярном Урале, выявлено в 1852, 1862, 1872, 1879, 1882, 1884, 1912, 1918, 1958, 1969 и 1996 гг. Массовое формирование светлых колец у ели отмечено в 1857, 1862, 1872, 1882, 1884, 1912, 1917, 1918, 1925, 1926, 1944, 1958, 1968, 1969, 1970, 1978 и 1996 гг. На большой территории светлые кольца найдены в 1862, 1872, 1882, 1884, 1912, 1918, 1958, 1969 и 1996 гг. (Таблица Д.5 Приложения).

*В древесине кедра*, произрастающего в Западной Сибири, светлые кольца формируются достаточно редко. Выделить какие-либо общие годы затруднительно (Таблица Д.6 Приложения). У ели, произрастающей на Южном Урале, светлые кольца формируются редко.

*Морозобойные повреждения* формируются только в центральной части ствола у чувствительных к повреждающим температурам колец. В некоторых местообитаниях повреждения колец не выявлены, например, в восточном секторе Западной Сибири. На северном профиле Сибирской Субарктики они формируются достаточно редко. В местообитаниях, где повреждения были отмечены, частота лет, ведущих к их формированию, составляет около одного года за 20 лет. В хронологиях, основанных на чувствительных к заморозкам кольцах, частота лет с повреждениями может составлять до трех в десятилетие в отдельных местообитаниях.

*Частота формирования морозобойных повреждений* рассчитана только для части ствола, расположенной близко к центру, где находятся наиболее чувствительные к заморозку годовые кольца. Продолжительность хронологий морозобойных повреждений в большинстве местообитаний составляла от 30 до 150 лет. Хронологии, основанные на разновозрастных деревьях, охватывающие период не менее 100 лет, были построены для ограниченного числа точек (Полярный и Южный Урал, Западная и Восточная Сибирь). В таблицах Ж.1 и Ж.2 Приложения приведены хронологии морозобойных повреждений, находящихся в ранней и поздней древесине у деревьев, произрастающих на северном пределе распространения за период 1800-2010 гг. Наиболее полно представлен период 1900-2010 гг. в Западной Сибири.

Морозобойные повреждения выявляются в среднем всего у 10-20% годовых колец, от общего количества колец, потенциально чувствительных к повреждающим факторам. Годы, когда формируется более 30% повреждений в ранней древесине, наблюдаются редко. За период 1900-2010 гг. отмечено всего 8 лет на дне горной долины на Полярном Урале (1945, 1947, 1951, 1953, 1956, 1968, 1986, 2008 гг.), 10 лет в Западной Сибири (1910, 1930, 1944, 1945, 1947, 1950, 1956, 1977, 1992, 2001 гг.) и 3 года на севере Восточной Сибири (1913, 1945, 1948 гг.), когда повреждается более 30% от общего числа колец. В поздней древесине массовое формирование морозобойных повреждений на дне

горной долины на Полярном Урале отмечено в 1917, 1918, 1920, 1958, 1970, 1999 гг., в Западной Сибири в 1901, 1918, 1941, 1945, 1947, 1987, 1997, 2001 гг., а на севере Восточной Сибири в 1908 г.

Анализ погодичной частоты формирования морозобойных колец в районе исследования показал, что такие кольца формируются достаточно часто – в среднем около 3 раз за 10 лет. Как и со светлыми кольцами, в хронологиях морозобойных повреждений можно выделить периоды, когда морозобойные кольца формируются достаточно часто или, напротив, достаточно редко. Отмечены годы с массовым формированием морозобойных повреждений (более 20% поврежденных колец) в отдельный год.

На ВГЛ на Южном Урале морозобойных повреждений образуется значительно больше и они формируются чаще, по сравнению с горными и равнинными условиями высоких широт. Хронологии по горному массиву Ирмель представлены в таблице Ж.3 и Ж.1 Приложения, по г. Дальний Таганай – в таблице Ж.2 Приложения.

Около 20-30% колец от общего числа чувствительных колец имеют повреждения в отдельно взятые годы, а частота их формирования увеличивается вниз по склону с 2-3 лет в десятилетие, до 5-6 лет в десятилетие в ранней древесине и от 2 в столетие до 3 в десятилетие в поздней древесине. Годы с массовым формированием морозобойных повреждений в ранней древесине на склоне юго-западной экспозиции – это 1956, 1964, 1965 гг., а на склоне СВ экспозиции – это 1922, 1933, 1934, 1949, 1950, 1951, 1965, 1966, 1969, 1982 гг. За исключением верхнего высотного уровня, так как там было меньше всего случаев, морозобойные повреждения в поздней древесине выявлены в 1968, 1969, 1993 гг. на склоне ЮЗ экспозиции и в 1947, 1955, 1956, 1957, 1958, 1960, 1968, 1969 гг. на склоне СВ экспозиции.

Морозобойные повреждения на массиве Ирмель и г. Дальний Таганай формируются почти каждый год. Обычно повреждения формируются на обеих экспозициях и на всех высотных уровнях. Различия проявляются лишь в количестве поврежденных деревьев, но без четкой картины того, на каком высотном уровне или на какой экспозиции было зафиксировано наибольшее воздействие заморозка.

У хронологий с первого высотного уровня обоих склонов синхронное образование повреждений в зонах К1 и К2 отмечено только у четверти из всех зарегистрированных лет. На склоне СВ экспозиции повреждения формируются в годичных кольцах чаще по сравнению с ЮЗ склоном. В зонах К3 и К4 не обнаружено синхронности в формировании морозобойных повреждений. Тем не менее, отмечена одинаковая доля лет, когда в годичных кольцах формируются повреждения в зоне К4 на изученных склонах. На высотных уровнях редколесий (уровень 2) и сомкнутого леса (уровень 3) синхронность



образования повреждений на противоположно направленных склонах повышается до 20–50%. При этом чаще образуются повреждения у деревьев, произрастающих на СВ склоне (зоны К2 и К4). В зоне К1 на этих высотных уровнях повреждения образуются чаще на юго-западном склоне, чем на северо-восточном (Таблица 6.2).

Таблица 6.2 – Частота и синхронность формирования морозобойных повреждений (МП) на северо-восточном (СВ) и юго-западном (ЮЗ) на разных высотных уровнях и зоны годичного кольца

Зоны годичного кольца	К1	К2	К3	К4
Высотный уровень 1				
Общее число лет с МП в годичных кольцах на 2х склонах	32	17	5	4
Синхронное образование МП, %	25,0	17,6	0,0	0,0
МП только на СВ склоне, %	62,5	41,2	80,0	50,0
МП только на ЮЗ склоне, %	12,5	41,2	20,0	50,0
Высотный уровень 2				
Общее число лет с МП в годичных кольцах на 2х склонах	39	37	23	17
Синхронное образование МП, %	56,4	27,0	21,7	17,6
МП только на СВ склоне, %	12,8	45,9	69,6	76,5
МП только на ЮЗ склоне, %	30,8	27,0	8,7	5,9
Высотный уровень 3				
Общее число лет с МП в годичных кольцах на 2х склонах	54	44	22	38
Синхронное образование МП, %	48,1	36,4	27,3	10,5
МП только на СВ склоне, %	24,1	50,0	63,6	81,6
МП только на ЮЗ склоне, %	27,8	13,6	9,1	7,9

На верхнем высотном уровне отмечена синхронность образования морозобойных повреждений в зоне К1 на СВ склоне и в зоне К2 на ЮЗ склоне (до 25% совпадений лет от общего числа лет с повреждениями колец в зонах К1 и К2 для обоих склонов), а именно в 1952, 1959, 1961, 1965, 1966, 1967 и 1995 гг. Эта синхронность обусловлена тем, что вегетация на ЮЗ склоне начинается несколько раньше из-за быстрого разрушения снежного покрова и активации камбия по сравнению с деревьями на СВ склоне. На СВ склоне процессы формирования годичного кольца могут задерживаться в самом начале

вегетации. Поэтому в пределах кольца положение повреждения, сформировавшегося под влиянием одного и того же события, может быть разным. Синхронного образования повреждений в зоне К1 на ЮЗ склоне и в зоне К2 на СВ склоне не выявлено. Это наблюдение также подтверждает, что положение повреждения в разных зонах годичного кольца на склонах противоположной экспозиции зависит от сроков начала камбиальной активности.

Ниже по склонам также отмечены годы синхронного образования повреждений в зонах К1 и К2. Процент совпадающих лет, когда повреждения сформировались в зоне К1 на одном склоне и в этот же год, но в зоне К2 на другом, сопоставим с верхним высотным уровнем и постепенно увеличивается вниз по склону. Отмечено 27% совпадений лет, когда повреждения колец выявлены в зоне К1 на северо-восточном склоне и зоне К2 на ЮЗ. На высотном уровне 2 выявлено 30% совпадений для зоны К2 на СВ склоне и зоны К1 на ЮЗ склоне. На высотном уровне 3 получено и 30% и 37% совпадений лет соответственно. В зонах К3 и К4 повреждения образовались в разные годы на разных склонах, совпадений не выявлено.

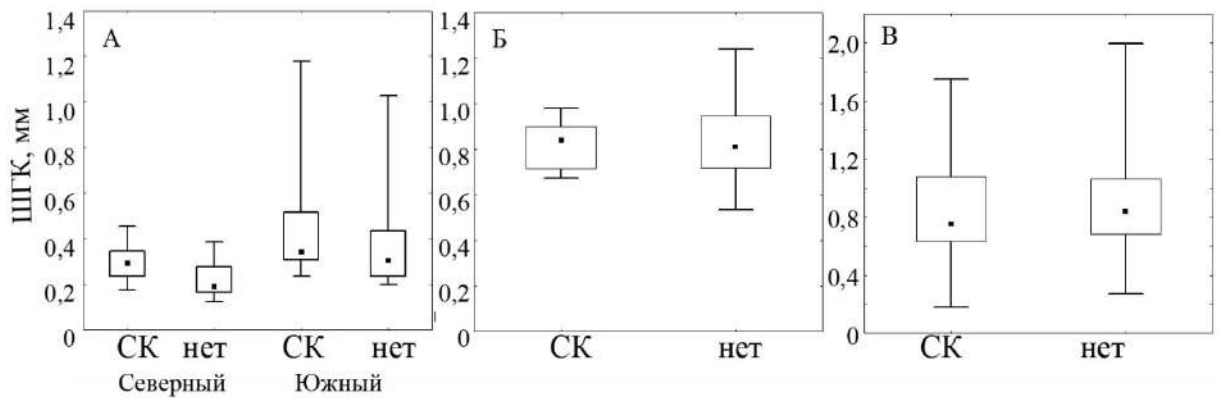
Вне зависимости от типа хронологии морозобойные повреждения, расположенные в ранней древесине, формируются чаще на более южных точках (в южной лесотундре, на Южном Урале), по сравнению с северными точками. Хронологии, построенные по разновозрастным деревьям, имеют самую большую частоту встречаемости повреждений.

## **6.2 Влияние аномальных клеточных структур на ширину кольца**

Ширина годичного кольца – основной результат роста и растяжения трахеид в течение вегетационного сезона, которая изменяется под влиянием лиматических факторов и неблагоприятных климатических событий. Сравнение ширины годичного кольца с аномальными клеточными структурами или без них проведено с помощью теста Манна-Уитни, так как было выявлено, что распределение годичных колец в группах с клеточными структурами или без них отличается от нормального. Это связано со смещением в статистическом распределении, связанным формированием широких годичных колец. Статистических различий между шириной годичных колец, содержащих аномальные структуры, и кольцами без аномалий строения, не выявлено у сравниваемых видов лиственницы, ели и сосны.

На рисунке 6.3 приведены результаты сравнения ширины светлых и не светлых годичных колец тестом Манна-Уитни. У кедра светлых колец выявлено немного, поэтому результаты здесь не приведены. У лиственницы, произрастающей на северном и южном

профилях, отмечены различия по ширине несветлых годовичных колец, а между светлыми и несветлыми кольцами различий не выявлено. Можно отметить, что светлые кольца редко бывают очень узкими.

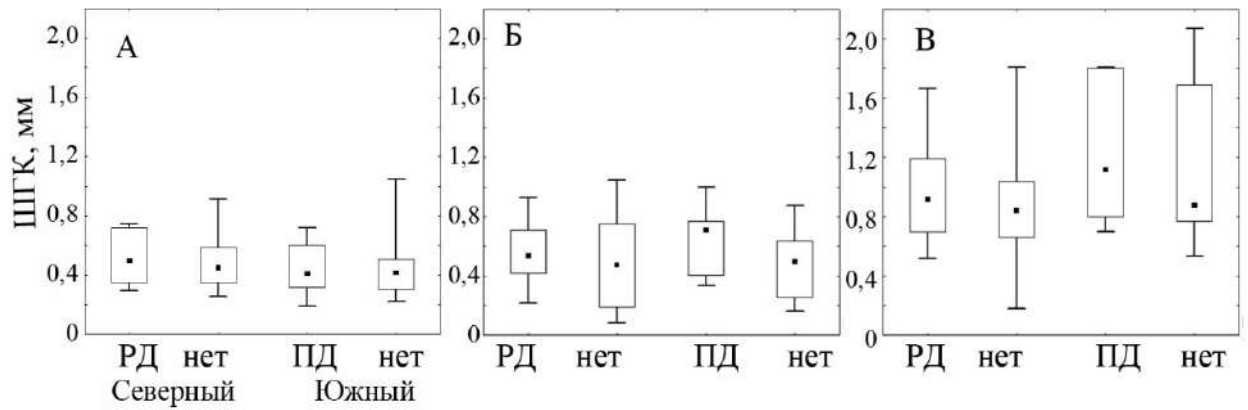


А – лиственница, Б – ель, В – сосна. «Северный», «Южный» – профили в Сибирской Субарктике. «СК» – светлые кольца, «Нет» – нормально сформированные несветлые годовичные кольца. Точка – значение медианы, прямоугольник – дисперсия 25-75%, отрезки – минимум-максимум

Рисунок 6.3 – Сравнение ширины у светлых и несветлых годовичных колец

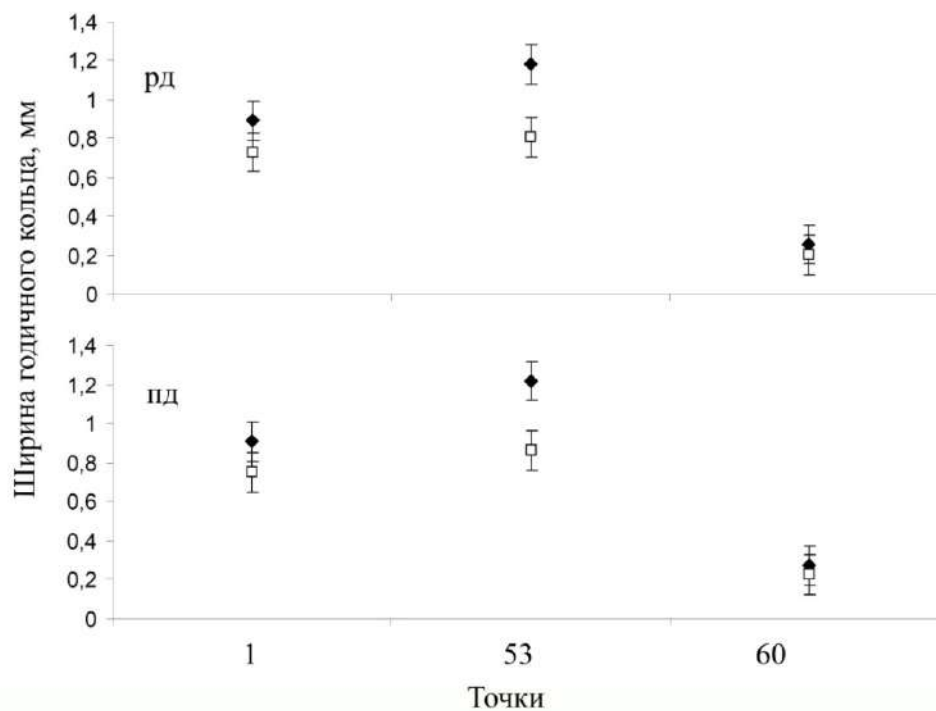
Ширина годовичного кольца, содержащего морозобойные повреждения, не отличается статистически от ширины неповрежденных нормальных колец. Положение повреждения в ранней или поздней древесине не влияет на ширину годовичного кольца у хвойных деревьев, произрастающих на северном пределе распространения. В узких годовичных кольцах формирование морозобойных повреждений не происходит (Рисунок 6.4).

Однако сравнение ширины годовичных колец у лиственницы, произрастающей в разных местообитаниях на южном профиле в Сибирской Субарктике, показал, что в некоторых условиях произрастания существенная разница между шириной колец, содержащих морозобойные повреждения, и у колец без повреждений, может быть выявлена. Иногда ширина морозобойных годовичных колец может быть существенно больше ширины неповрежденных колец. Чаще ширина годовичных колец сопоставима как у морозобойных, так и у нормальных колец (Рисунок 6.5).



А – лиственница, Б – ель, В – сосна. РД – ранняя древесина, ПД – поздняя древесина, «нет» – кольца без повреждений. Точка – значение медианы, прямоугольник – дисперсия 25-75%, отрезки – минимум-максимум

Рисунок 6.4 – Сравнение ширины колец с морозобойными повреждениями и без повреждений



Черная точка – кольца с морозобойным повреждением, Белая точка – кольца без повреждений в ранней (рд) и поздней (пд) древесине лиственницы, произрастающей в южной лесотундре. Приведены средние значения и ошибка среднего

Рисунок 6.5 – Сравнение ширины годичного кольца с морозобойными повреждениями и без повреждений у хронологий из разных регионов Сибирской Субарктики

Отсутствие различий между шириной морозобойных и обычных колец без аномальных структур означает, что после повреждения заморозками деревья могут восстанавливать скорость своего годового прироста до средних многолетних значений в течение вегетационного сезона или даже превышать его. Скорее всего, в течение вегетационного периода в годы, когда формируются повреждения, наблюдаются периоды с благоприятными условиями для формирования широких годовых колец.

### 6.3 Заключение

Для хронологий аномальных клеточных структур характерна дискретность, связанная с отсутствием в некоторые годы условий окружающей среды, ведущих к их формированию. Выявлены периоды с высокой частотой формирования светлых и морозобойных колец. В среднем на северном пределе распространения хвойных деревьев частота формирования светлых колец не превышает 0,3 в десятилетие, морозобойных колец – 0,4.

Отмечены годы с массовым формированием светлых или морозобойных колец на территории нескольких прилегающих друг к другу крупных географических регионов. Хронологии светлых колец одного вида хвойных характеризуются высокой синхронностью формирования в пределах одного крупного географического региона (Печорская низменность, Западная Сибирь и т.д.). Однако на всем протяжении профилей по всей Сибирской Субарктике не было выявлено ни одного общего для всех хронологий года.

Выделены годы массового формирования светлых колец у каждого вида хвойных деревьев, произрастающих в крупных географических регионах.

По хронологиям сосны, произрастающей на Печорской низменности, выявлены 1783, 1809, 1816, 1818, 1857, 1862, 1884, 1891, 1914, 1969, 2002 гг.

У лиственницы сибирской годы с массовым формированием светлых годовых колец это – 1732, 1783, 1797, 1811, 1815, 1817, 1818, 1866, 1867, 1884, 1885, 1891, 1903, 1905, 1912, 1925, 1944, 1958, 1968, 1969 гг.

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 видам лиственниц массовое формирование светлых колец у более чем 50% местообитаний отмечено в 1601, 1666, 1721, 1730, 1751,

1783, 1797, 1811, 1816, 1817, 1818, 1837, 1862, 1884, 1885, 1886, 1891, 1905, 1912 гг. У ели сибирской – 1862, 1872, 1882, 1884, 1912, 1918, 1958, 1969 и 1996 гг.

У кедра светлые кольца формируются редко.

По морозобойным кольцам лиственницы выделить общие годы на большой территории затруднительно по причине их редкого формирования.

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 хронологиях морозобойных повреждений у ели сибирской в пределах одного района произрастания синхронность между хронологиями отмечена при формировании повреждений в самом начале слоя прироста.

Ширина годичного кольца существенного не изменяется в годы с аномальными клеточными структурами. Тем не менее, формирование структур не приурочено к узким годичным кольцам.

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

### 7.1. Введение

В предыдущих главах показано, что у хвойных деревьев, произрастающих на северном и верхнем пределах распространения, различия в частоте формирования светлых и морозобойных колец обусловлены не столько внутренними причинами (видовая принадлежность, морфометрические характеристики дерева и т.д.), а скорее внешними факторами.

В данной главе рассмотрены основные абиотические факторы, влияющие на формирование светлых и морозобойных колец. В первую очередь были проанализированы их связи с некоторыми климатическими переменными. Со средними месячными значениями осадков в течение вегетационного сезона связей не было выявлено. Поэтому основной анализ был сконцентрирован на влиянии температуры воздуха на формирование аномальных клеточных структур. Влияние климатических осцилляций изучено на примере хронологий светлых колец, так как они позволяют выявить широкомасштабные климатические изменения. А влияние мощности снежного покрова показано на примере хронологий морозобойных повреждений в ранней древесине. Анализ влияния континентальности климата в широтном и долготном градиенте климатических условий на формирование светлых и морозобойных колец выполнен на примере Сибирской Субарктики. Влияние высоты над уровнем моря показано на примере Полярного Урала, а влияние экспозиции склонов рассмотрено хронологий морозобойных повреждений на горном массиве Ирмель и горы Дальний Таганай на Южном Урале.

### 7.2 Погодно-климатические факторы

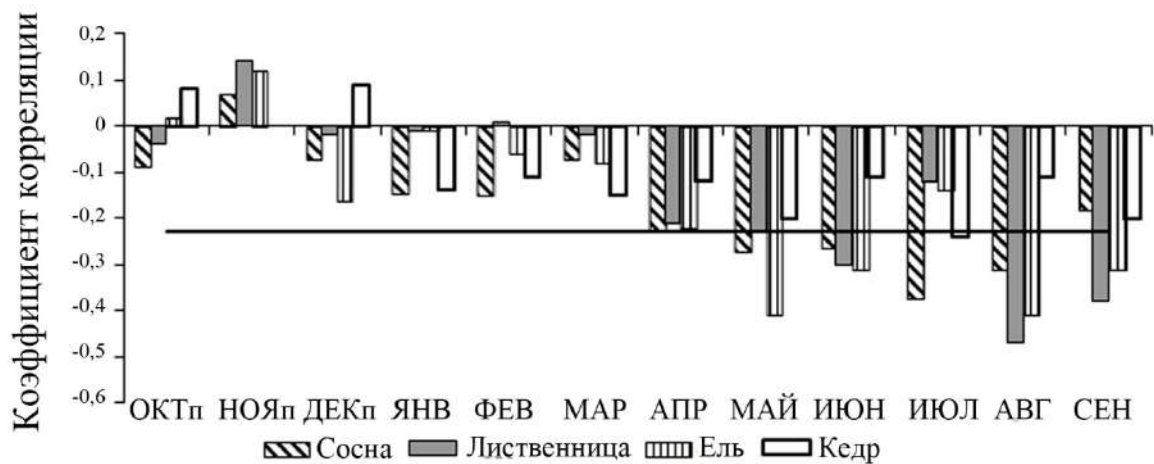
Температура воздуха является основным лимитирующим фактором функционирования биоты в высоких широтах Сибири [Ваганов и др., 1996; Long-term climatic ..., 2000]. Она контролирует процессы круговорота углерода в растениях – ассимиляцию в процессе фотосинтеза, депонирование в растительных клетках и диссимиляцию в процессе дыхания. Обычно температура воздуха окружающей среды принимается за фон, на котором протекают физиологические процессы растений. Существуют пороговые температуры, контролирующие наступление последовательности

фенофаз у хвойных деревьев, в том числе и формирование годичных колец [Antonova, Stasova, 1997; Deslauriers et al..., 2003; Vaganov et al., 2006; Estimating the onset..., 2008]. Природные события, такие как краткосрочные или продолжительные понижения температуры, влияют на физиологические процессы, протекающие в деревьях в период вегетации. Когда температура воздуха понижается ниже определенного порога (или поднимается выше), она становится экстремальной для функционирования клеток, тканей и всего организма в целом.

## 7.2.1 Светлые кольца

### 7.2.1.1 Температурный сигнал у разных родов хвойных деревьев

Для понимания влияния температуры на формирование светлых колец у разных родов сем. Pinaceae выполнен корреляционный анализ хронологий светлых колец со средней месячной температурой для района, где эти деревья произрастают совместно (восточный сектор Западной Сибири). На рисунке 7.1 приведены коэффициенты корреляции между температурой воздуха и хронологиями светлых колец сосны, лиственницы, ели и кедра за период 1901-2000 гг. Все сравниваемые рода хвойных деревьев имеют разный климатический сигнала в хронологиях светлых колец.



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

Рисунок 7.1 – Связи между хронологиями светлых колец у четырех видов хвойных и температурой в Западной Сибири



Хронологии по светлым кольцам сосны имеют отрицательные связи с температурой мая-августа. Наиболее тесные связи получены с температурой июля. Низкая температура июня, августа и сентября способствует формированию светлых колец у лиственницы. Наибольший вклад в формирование светлых колец у лиственницы, произрастающей в Западной Сибири, вносят низкие температуры августа, а наименьший – июня. У еловой хронологии по светлым кольцам получены достоверные корреляции с температурой мая, июня, августа и сентября. У кедра не выявлено тесных связей с температурой воздуха, слабая статистическая связь отмечена с температурой июля. Отчасти это связано с тем, что полученная выборка светлых колец у кедра для периода XX века мала. Поэтому в дальнейшем в этой работе светлые кольца у кедра не анализировались.

Сравнение температуры воздуха тех лет, когда образуются светлые кольца у хвойных деревьев, со средними многолетними значениями показало, что температура воздуха мая, июня, августа и сентября в годы со светлыми кольцами в древесине, достоверно ниже средних многолетних значений. Помесячный анализ аномалий температуры показывает, что светлые кольца образуются в годы, когда средняя месячная температура воздуха вегетационного периода ниже средних многолетних значений на 1,5-2,5°C. (Рисунок 7.2).

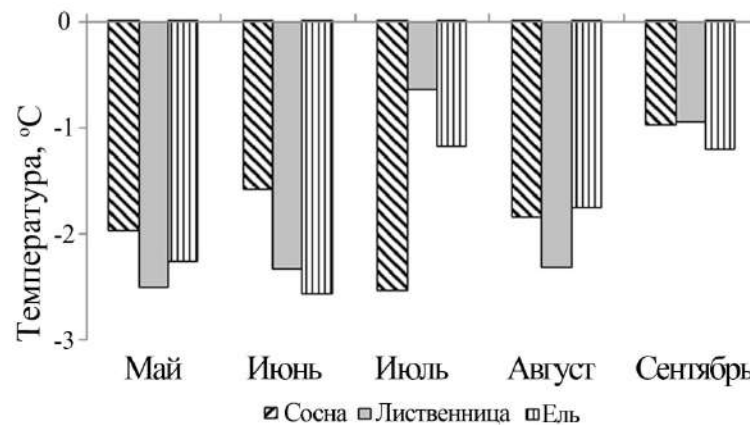


Рисунок 7.2 – Аномалии температуры месяцев лет со светлыми кольцами по сравнению с многолетними данными

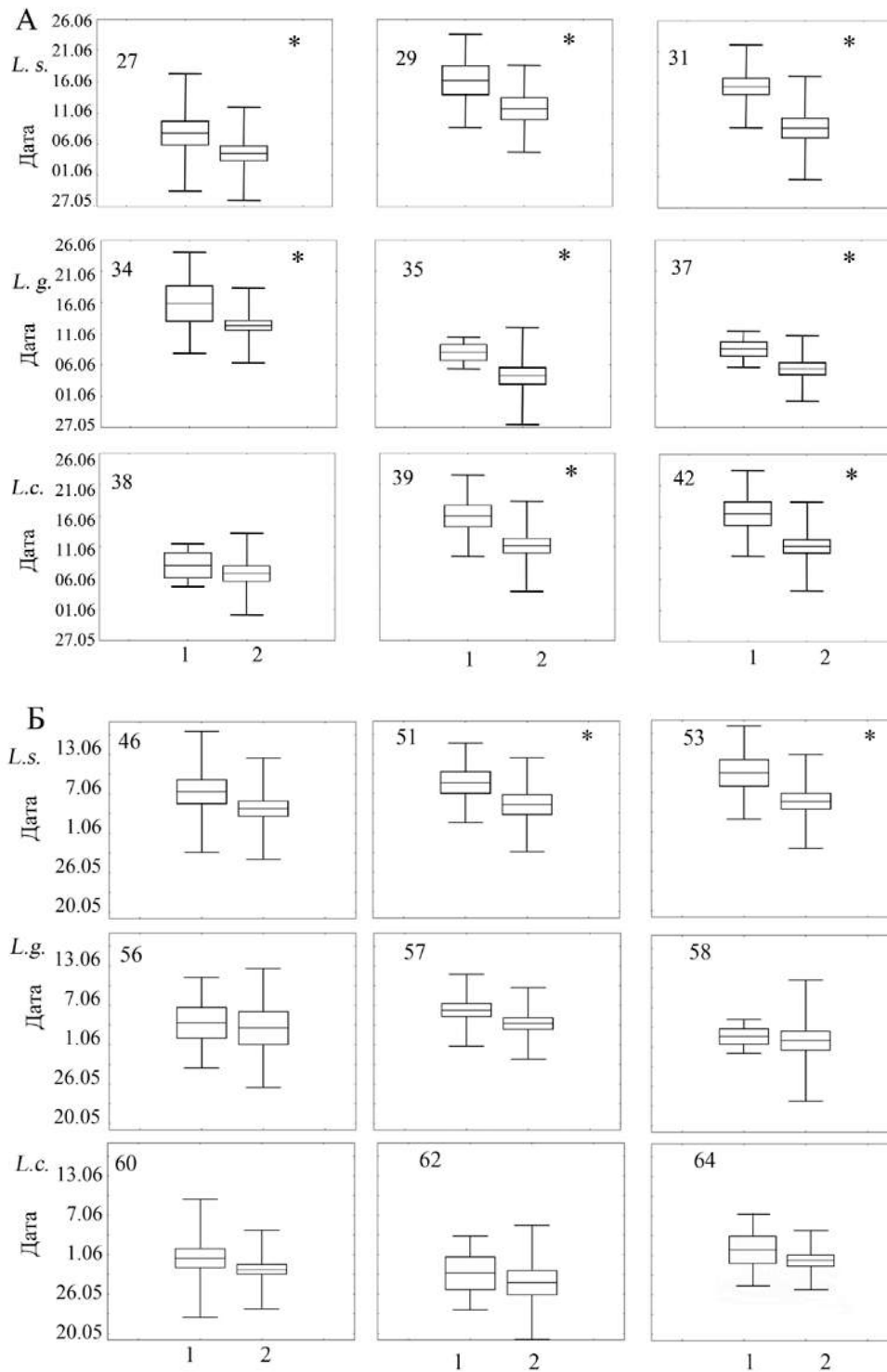
Согласно хронологиям светлых колец сосны, в годы со светлыми кольцами самым холодным является июль, по лиственничным хронологиям – май, июнь и август, у ели – июнь, когда температура воздуха ниже на 2,5°C средних многолетних значений. Температура сентября ниже средних многолетних значений всего на 0,9 – 1,2 °C [Extreme cold summers..., 2012].

Подобные сравнения, выполненные на территории Канады, показали, что в мае-сентябре средние значения температуры, ведущей к формированию светлых колец в древесине ели черной, ниже  $4,2^{\circ}\text{C}$ , а температура августа-сентября ниже  $6,7^{\circ}\text{C}$  [Yamaguchi et al., 1993; Frequency of cool summers..., 2010; Tardif et al., 2011]. Полученные значения аномалий температур для родов хвойных деревьев, произрастающих в Западной Сибири, меньше.

#### 7.2.1.2 Начало вегетационного периода

Выявленные отрицательные связи между температурой июня и количеством светлых колец, а также аномалии температуры июня ниже средних многолетних значений на  $1,5^{\circ}\text{C}$  указывают на существенное влияние условий начала вегетационного периода на формирование светлых колец. Однако низкая средняя температура воздуха в июне может формироваться из нескольких составляющих, одна из которых – это низкие температуры воздуха протяжении всего месяца (холодный июнь), другая – это задержка начала вегетационного периода с последующими теплыми днями и третья – возврат холодов, а именно адвективные заморозки в начале вегетационного периода.

Статистическая оценка распределения дат начала вегетационного периода в группах лет со светлыми и несветлыми годичными кольцами тестом Шапиро-Уилка показала, что, несмотря на сравнительно небольшую выборку, распределение является нормальным. Сравнительный анализ сроков начала вегетации в годы со светлыми кольцами и без них с использованием *t*-теста Стьюдента показал, что во всех местообитаниях северного профиля в годы со светлыми кольцами начало вегетационного периода задерживается на несколько дней. Различия по средним значениям сроков начала вегетации составляют от 1 до 5 дней. Однако разброс дат начала вегетации составляет около двух недель и размах варьирования сроков наступления вегетации не имеют существенных различий (согласно тесту ANOVA) в годы со светлыми и полностью сформированными годичными кольцами. На южном профиле различий в сроках начала вегетации не выявлено (Рисунок 7.3). Таким образом, в северной лесотундре задержка начала вегетационного периода может оказать влияние на формирование светлых колец. Позднее начало вегетации ведет к укорочению длины вегетационного периода, который на северном пределе распространения хвойных деревьев и так является экстремально коротким (около двух месяцев) [Орлова, 1962; Климат России, 2001]. В результате происходит уменьшение времени на развитие ассимиляционного аппарата лиственниц, на производство клеток ранней и поздней древесины. Как следствие, снижается биосинтез и запасание ассимилятов в клеточных стенках поздней древесины.



А – хронологии на северном профиле, Б – хронологии на южном профиле. *L.s.*, *L.g.*, *L.c.* – виды лиственницы. Числа – номера хронологий. 1 – даты начала вегетации лет со светлыми годичными кольцами; 2 – даты начала вегетации лет без светлых годичных колец. Линия – среднее значение, прямоугольник – ошибка среднего, отрезок – стандартное отклонение. «\*» – достоверные различия,  $p\text{-level} < 0,05$ )

Рисунок 7.3 – Сроки начала вегетации на северном и южном профилях Сибирской Субарктики

## 7.2.1.3 Пороговые значения температуры

В высоких широтах светлые годичные кольца формируются, когда температура воздуха отдельных месяцев вегетационного периода ниже определенных пороговых значений. Для выявления пороговых температур были выбраны следующие хронологии – по сосне, произрастающей в сухом местообитании Печорской низменности, по ели из Западной Сибири и шесть хронологий *p. Larix* с северного профиля, представляющих западные и восточные пределы распространения трех видов лиственницы, произрастающих на севере Сибирской Субарктики. В анализе были использованы температурные ряды ближайших метеостанций.

На основе хронологий светлых колец данные по средней месячной температуре были разделены на две группы: годы со светлыми кольцами и годы без светлых колец. По результатам теста Шапиро-Уилка, плотность распределения выборки является нормальной, поэтому в анализе был использован t-тест Стьюдента. Результаты t-теста Стьюдента показали, что существуют значимые статистические различия по средним значениям температуры между группами лет со светлыми кольцами и без светлых колец (Таблица 7.1).

Светлые кольца сосны образуются, если температура воздуха июля (основного месяца, влияющего на формирование светлых колец сосны) составляет  $12^{\circ}\text{C}$  и ниже, а июнь и август также являются холодными месяцами (температура около  $10^{\circ}\text{C}$ ). Формирование светлых колец ели наблюдается, если температура воздуха июня находится около  $6^{\circ}\text{C}$ , июль скорее теплый, а температура августа составляет около  $10^{\circ}\text{C}$ . Июнь является холодным месяцем года в районе произрастания лиственницы сибирской – даже в годы без светлых колец температура июня не превышает  $6^{\circ}\text{C}$ , а июль достаточно теплый месяц на территории произрастания этого вида. Различий по температуре июня и июля не выявлено, за исключением данных по температуре июля на метеостанции Дудинка (хронология 27). Формирование светлых колец у лиственницы сибирской происходит, когда средняя температура августа опускается ниже  $9,5^{\circ}\text{C}$ . Средняя температура августа выше  $9,7^{\circ}\text{C}$  способствует процессам формирования и созревания поздней древесины. Отмечены различия до  $1,5^{\circ}\text{C}$  в температуре августа между годами со светлыми кольцами и без них. Лиственница Гмелина формирует светлые кольца, когда температура июня ниже  $4^{\circ}\text{C}$  на западном и ниже  $6^{\circ}\text{C}$  – на восточном пределе ареала, а средняя температура июля не выше  $11^{\circ}\text{C}$ . Температуры августа не имеют однозначного влияния: температура ниже  $7,7^{\circ}\text{C}$  ведет к формированию светлых колец в западной части ареала, а температура ниже  $8,6^{\circ}\text{C}$  на востоке ареала не влияет на формирование светлых колец.

Таблица 7.1 – Различия средних значений температуры июня–августа (данные близко расположенных метеостанций) в годы с/без светлых колец сосны, ели и лиственницы

хронологии	Июнь				Июль				Август			
	Температура, °С			<i>p</i> - <i>level</i>	Температура, °С			<i>p</i> - <i>level</i>	Температура, °С			<i>p</i> - <i>level</i>
	без СК	со СК	разность		без СК	со СК	разность		без СК	со СК	разность	
1	10,5±2,1	9,1±2,2	1,4	*	15,3±2,1	12,6±1,8	2,7	***	11,8±1,8	10,3±1,8	1,5	**
6	9,1±2,1	6,7±1,7	2,4	***	14,4±1,9	13,5±1,9	0,9	*	11,6±1,5	10,4±2,2	1,2	**
27	~6,2±2,1	~5,4±2,6	0,8	-	~12,2±1,9	~12,3±1,3	0,1	-	~9,7±2,6	~8,5±2,5	1,2	*
31	6,0±7,5	4,6±8,2	1,4	-	14,1±4,2	12,7±1,7	1,4	*	10,7±2,4	9,5±3,2	1,2	*
33	5,8±2,8	3,8±2,3	2,0	*	12,9±2,1	11,2±2,3	1,6	*	9,4±1,8	7,7±1,7	1,6	*
37	8,1±3,1	6,0±3,1	2,1	***	12,4±1,6	11,5±2,3	0,9	-	9,3±3,1	8,6±1,5	0,7	-
39	6,9±1,5	5,2±1,9	1,7	**	10,8±1,6	9,9±2,2	0,8	-	8,0±1,5	7,9±2,0	0,1	-
42	~10,1±4,1	~7,3±2,2	2,6	***	~13,0±4,2	~11,4±3,7	1,6	*	~9,0±3,5	~8,2±0,9	0,6	-

Примечание – СК- светлые кольца; «~» – рассчитанные по гридам CRU TS 4.04 значения; «\*» – *p*-level < 0,05; «\*\*» – *p*-level < 0,005; «\*\*\*» – *p*-level < 0,005

Температура июня ниже  $7,3^{\circ}\text{C}$  способствует массовому формированию светлых колец у лиственницы Каяндера на восточном пределе ареала. На западном пределе отмечены более низкие температуры июня в годы образования светлых колец (около  $5^{\circ}\text{C}$ ). Скорее всего, процессы формирования светлых колец начинаются при температуре ниже  $7,3^{\circ}\text{C}$ , а более низкая температура июня не оказывает существенного влияния на формирование годичных колец, так как инициализация камбия и формирование ассимиляционного аппарата при таких низких средних месячных температурах маловероятны. В такие годы формируются светлые кольца с тонкой зоной поздней древесины. По температурам июля и августа различий не выявлено.

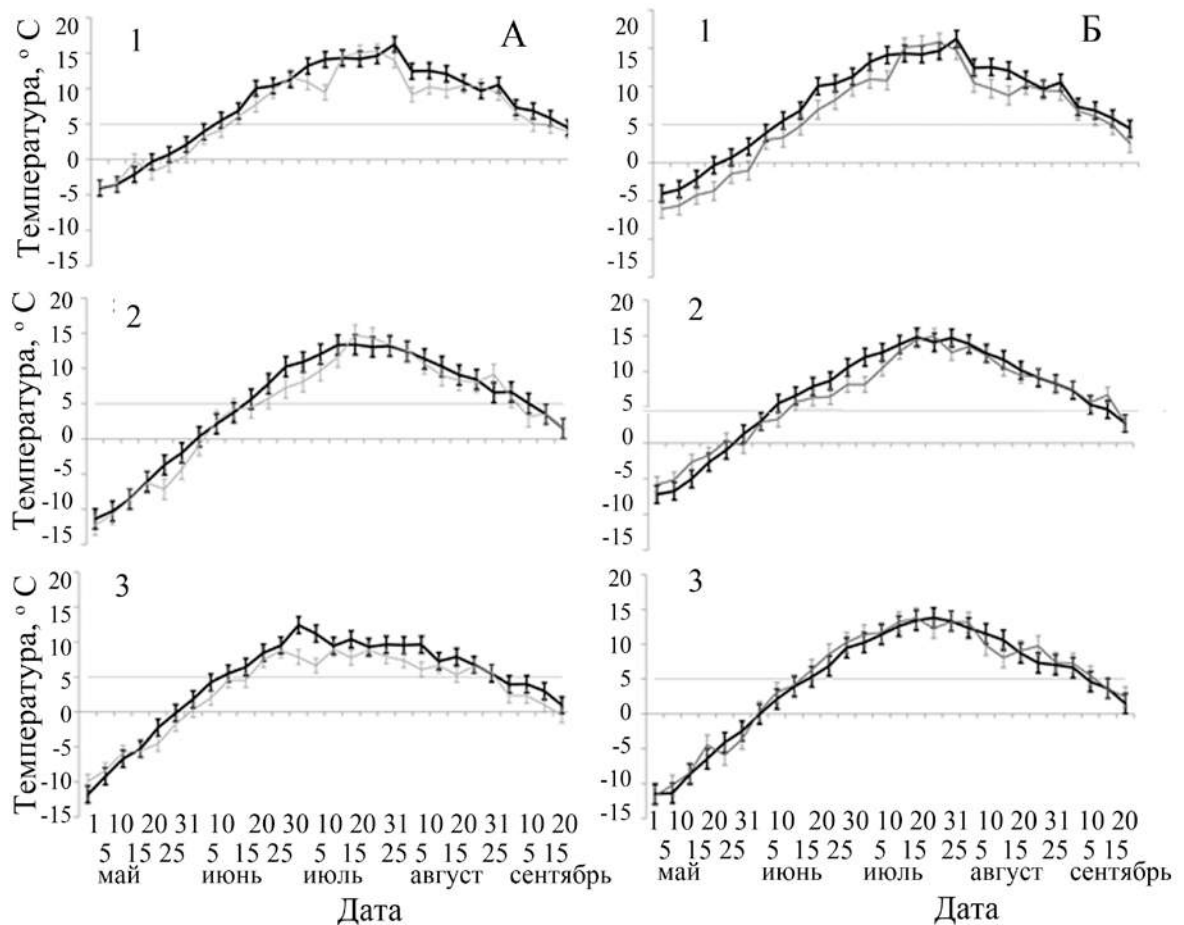
Из таблицы 7.1 следует, что разность температур июня в годы между группами лет со светлыми кольцами и без них увеличивается с запада на восток. В соответствии с этим растет влияние температуры июня на формирование светлых колец. Температура июля не меняется, а в августе разность температур в годы со светлыми кольцами и без них – уменьшается и становится незначимой на востоке [Гурская, 2019, 2021].

#### 7.2.1.4 Сезонная динамика температуры лет со светлыми кольцами

В заключение оценки влияния температуры на формирование светлых колец можно рассмотреть различия в ходе температуры периода, когда выявлены корреляции между хронологиями светлых колец и температурой воздуха. В анализе проведено сравнение хода температуры вегетационного периода лет со светлыми кольцами и без светлых колец по пяти метеостанциям (Салехард, Хатанга, Ессей, Чокурдах и Верхоянск). Эти станции имеют достаточно длинные ряды наблюдений. В хронологиях отмечено количество светлых колец, а точки сбора образцов расположены в сходных условиях в пределах  $2-3^{\circ}$  долготы на северном и южном профилях. Учитывая, что распределение температуры двух сравниваемых групп было нормальным, согласно тесту Шапиро-Уилка, статистическое сравнение было проведено с использованием t-теста Стьюдента.

На основе сравнения температуры вегетационных сезонов выявлено, что в годы со светлыми кольцами в древесине лиственницы сибирской наблюдаются два периода (начало вегетации вплоть до конца июня и начало августа), когда температура воздуха ниже средних многолетних значений. Каждый период длится не менее 10 дней, а в целом не менее трех недель за сезон температура воздуха ниже средних многолетних значений. У лиственницы Гмелина также отмечен период около трех недель (конец июня - начало июля), с температурой воздуха ниже средних многолетних значений. Период с температурой ниже средних многолетних значений может быть весьма коротким (менее

двух недель у лиственницы Каяндера на южном профиле), а может длиться несколько недель (Рисунок 7.4).



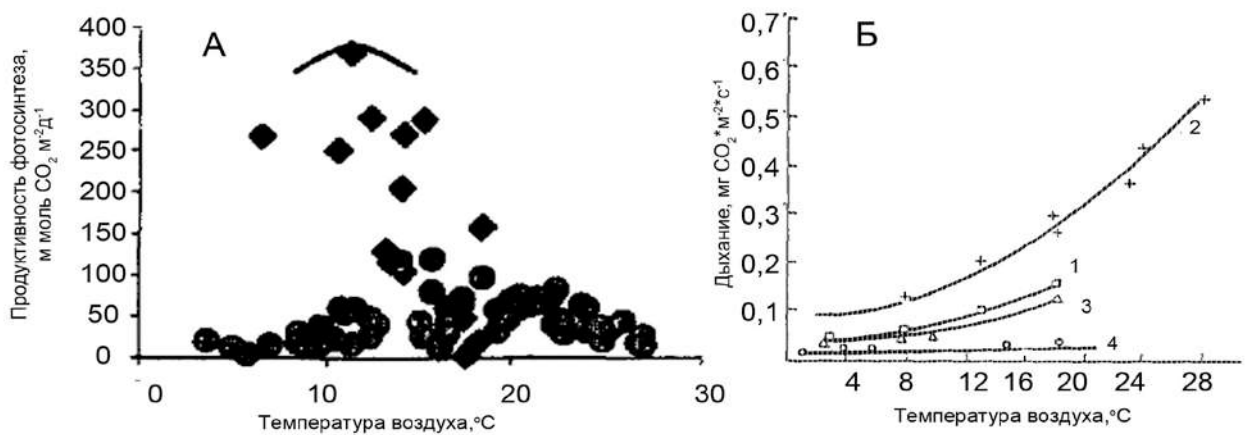
А – северный профиль, Б – южный профиль; серые линии – годы со светлыми кольцами; черная линия – годы без светлых колец; 1 – лиственница сибирская (хронологии 27, 46), температурные данные метеостанции Салехард; 2 – лиственница Гмелина, метеостанции Хатанга и Ессей (хронологии 34, 55 соответственно); 3 – Лиственница Каяндера, метеостанции Чокурдах и Верхоянск (хронологии 40 и 60 соответственно), горизонтальная линия – переход средней температуры выше 5 °С

Рисунок 7.4 – Ход температуры воздуха вегетационного сезона в годы со светлыми кольцами по сравнению с температурой лет без светлых колец

Для формирования светлых колец у лиственницы достаточно понижения температуры воздуха в течение трех недель в период, когда метаболизм и процессы синтеза клеточных стенок чувствительны к температурным условиям окружающей среды (лиственница Гмелина, северный профиль). В эти периоды температура воздуха понижается в среднем не менее, чем на 2°C, что позволяет хорошо идентифицировать их.

Известно, что температура воздуха во многом определяет процессы ассимиляции и диссимиляции в древесных растениях. Продуктивность фотосинтеза снижается при

температурах близких к 0°C [Суворова, 2006]. Вместе с тем фотосинтетические реакции у растений, менее зависят от температуры, чем процессы диссимиляции [Берри, Даунтон, 1987]. Понижение температуры воздуха ведет к замедлению дыхания и других обменных процессов в древесных растениях (Рисунок 7.5). Например, скорость дыхания ствола дуба в период вегетации сопоставима со скоростью дыхания в период покоя, если значения температуры находятся около 0°C [Рост и газообмен..., 1993]. Следовательно, отмеченное длительное понижение температуры воздуха более чем на десять дней в годы формирования светлых колец не ведёт к гибели клеток ксилемы, но существенно замедляет и перестраивает все метаболические процессы, происходящие в растительном организме.



А – сосна, Б – дуб. 1 – апрель, 2 – июнь-август, 3 – сентябрь, 4 – октябрь

Рисунок 7.5 – Зависимость фотосинтеза сосны и дыхания ствола дуба от температуры [Рисунки из работ Рост и газообмен..., 1993; Суворова, 2006]

Выявленные различия в сезонном ходе температуры лет со светлыми кольцами разных видов лиственниц по сравнению с многолетними значениями связаны с погодными особенностями вегетационного сезона в разных частях Сибирской Субарктики. В Западной Сибири вегетационный период достаточно продолжительный, по сравнению с севером Восточной Сибири. Однако начало вегетации может задерживаться медленным разрушением снежного покрова. Годовое количество осадков и высота снежного покрова в Западной Сибири в два раза выше, чем в Восточной Сибири. Кроме того, разрушение снежного покрова на севере Восточной Сибири происходит часто до начала вегетационного периода, что способствует развитию многолетней мерзлоты и медленному оттаиванию сезонно-талого слоя в начале вегетации (Таблица 2.4, Глава 2). В результате, влияние температуры июня на формирование светлых колец становится



более существенным на Северо-Востоке Сибири, по сравнению с Западной Сибирью. В Западной Сибири температура августа обычно выше, чем в Северо-Восточной, что позволяет деревьям постепенно завершать процессы синтеза клеточной стенки, а в годы с экстремально низкой температурой августа этот процесс остается незавершенным. В Северо-Восточной Сибири август обычно характеризуется низкими температурами и слабо влияет на созревание трахеид поздней древесины. Средняя Сибирь находится в переходной зоне по погодным условиям между Западной и Северо-Восточной Сибирью. Поэтому здесь наблюдается уменьшение влияния температуры августа и увеличение влияния температуры июня.

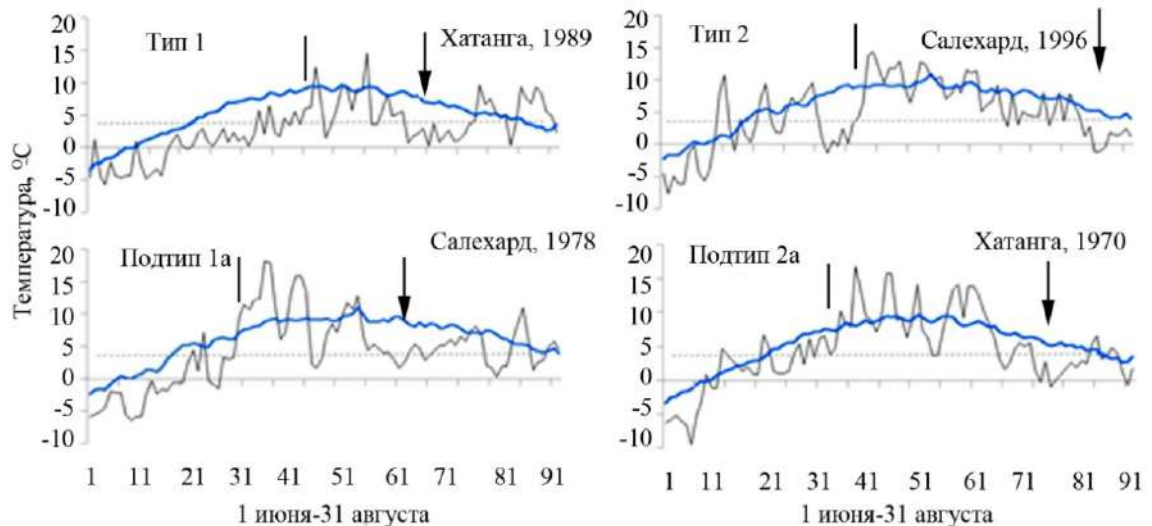
Отмечены особенности внутрисезонного хода температуры, когда формируются разные типы светлых колец. Для типа 1 характерно позднее начало вегетационного сезона. Сам вегетационный сезон очень короткий, но с периодами с высокой температурой, достаточной, чтобы сформировать годичное кольцо. Отмечены длительные периоды понижения температуры, а также и летние и ранние осенние заморозки (Рисунок 7.6).

Для подтипа 1а также отмечен короткий вегетационный сезон, который несколько продолжительнее, чем в годы со светлыми кольцами типа 1, и начинается раньше. Во время вегетации отмечены дни с температурой ниже 4°C.

Погодные условия, которые привели к формированию светлых колец типа 2, отличаются несколько поздним началом вегетации, длительным холодным вегетационным периодом, когда средняя температура воздуха находится выше 4°C (температуры начала камбиальной активности в начале вегетации), но при этом не достигает средних многолетних значений (15 °C для Сибирской Субарктики) и ранним понижением температуры ниже 4°C.

Подтип 2а формируется в относительно теплый вегетационный период, но вследствие понижения температуры в начале августа до 4°C и ниже, окончание вегетации наступает достаточно резко и рано (в начале августа).

Существуют определенные температурные условия и пороги температур воздуха в течение вегетационного периода, которые ведут к образованию светлых колец в древесине хвойных деревьев. Основным погодными условиями, влияющими на формирование светлых колец, являются температура воздуха мая и июня, задержка начала вегетационного сезона на одну-две недели, а также холодное окончание вегетационного сезона. При этом середина периода вегетации остается достаточно теплой, что позволяет сформировать широкое годичное кольцо.



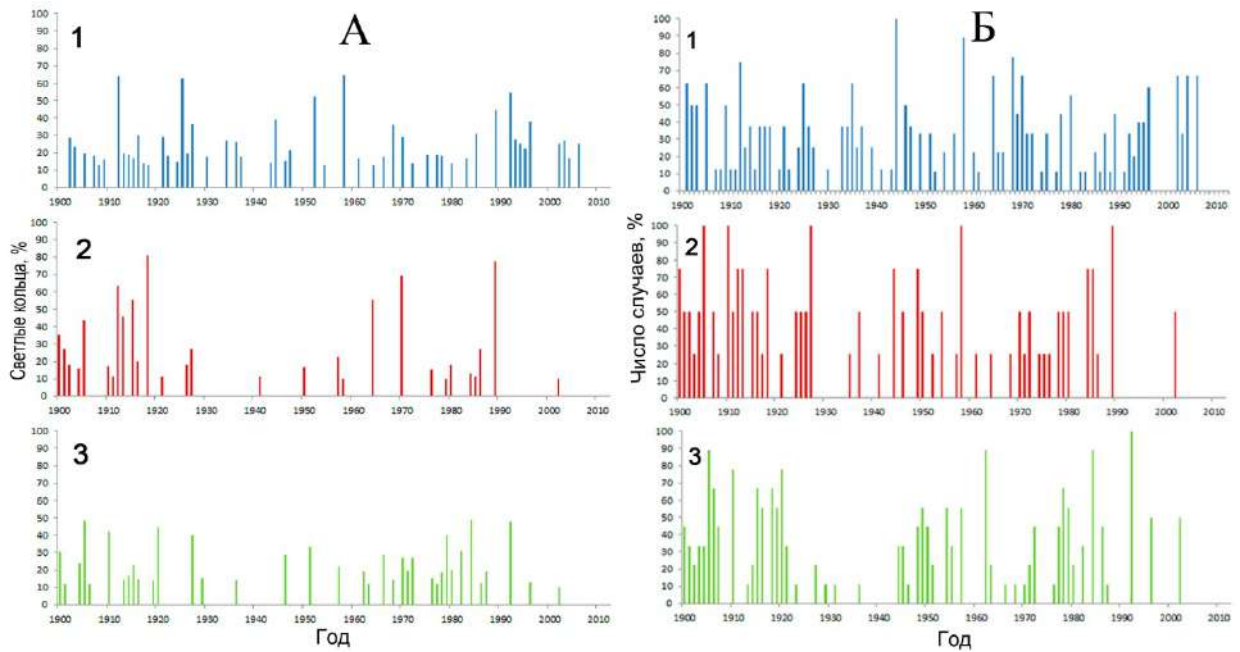
Черная линия – температура лет со светлыми кольцами; синяя линия – многолетние значения. Вертикальная линия – начало вегетации; стрелка – возможные заморозки; горизонтальная пунктирная линия – переход средней суточной температуры выше 4°C

Рисунок 7.6 – Ход температуры воздуха в годы с разными типами светлых колец в сравнении с многолетней средней температурой (на близко расположенных метеостанциях).

#### 7.2.1.5 Атмосферные осцилляции

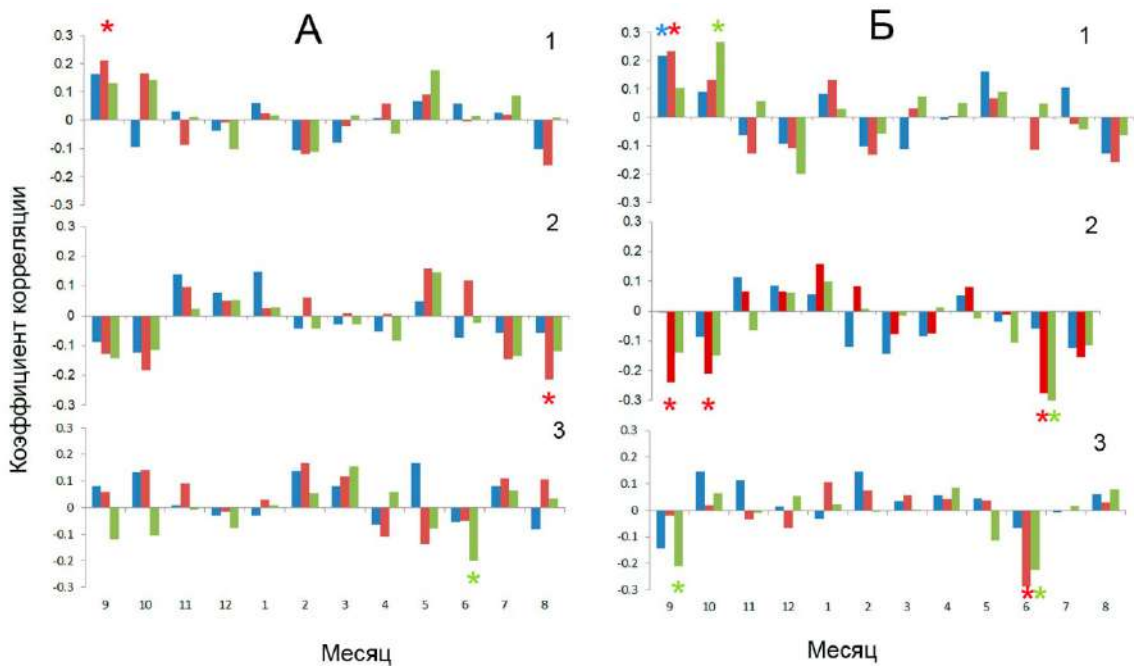
Климат в определенном месте - это среднее состояние атмосферы за более длительный период, например, месяцев или лет. Климат меняется намного медленнее, чем погода, которая может сильно меняться день ото дня. Анализ хронологий светлых колец Сибирской Субарктики показал, что существуют периоды, когда светлые кольца массово и часто выявляются, и периоды, когда светлых колец нет совсем (Рисунок 7.7; Таблицы Д.1-6 Приложения). Логично предположить, что на их формирование влияют долговременные изменения в природно-климатических условиях, например, изменения атмосферной осцилляции.

Коэффициенты корреляции между хронологиями массового формирования светлых колец и различными типами осцилляций показали значимые положительные связи с индексом САК сентября предшествующего года у лиственницы сибирской и Гмелина и октября предшествующего года у лиственницы Каяндера (Рисунок 7.8 А1, Б1).



А – массовое формирование; Б – количество местообитаний со светлыми кольцами; 1, синий – *Larix sibirica*, 2, красный – *L. gmelinii*, 3, зеленый – *L. cajanderi*

Рисунок 7.7 – Хронологии светлых колец трех видов лиственницы



А – хронологии максимального количества светлых колец, Б – по количеству местообитаний; 1 – САК, 2 – АО, 3 – ТДО; синий – *Larix sibirica*, красный – *L. gmelinii*, зеленый – *L. cajanderi*; «\*» – статистически достоверные корреляции,  $p\text{-level} \leq 0,05$

Рисунок 7.8 – Корреляции между типами осцилляций и хронологиями светлых колец

Отрицательные корреляционные связи хронологии светлых колец по лиственнице Гмелина выявлены с индексом АО августа, а для хронологии лиственницы Каяндера из Восточной Сибири отрицательные связи отмечены с индексом ТДО (Рисунок 7.8 АЗ).

В хронологиях по пространственному распределению светлых колец не выявлены связи с САК ни у одного вида лиственницы. Влияние АО проявляется в июле у лиственницы Гмелина и Каяндера, и в июне выявлены отрицательные связи с индексами ТДО у этих же видов (Рисунок 7.8 Б). Кроме этого, индексы ТДО сентября предшествующего года имеют отрицательные связи со светлыми кольцами у лиственницы Каяндера. Светлые кольца у лиственницы сибирской, которая произрастает в западной части Сибири, формируются под влиянием положительной фазы САК. Положительные связи между САК предшествующего года и светлыми кольцами могут быть интерпретированы следующим образом: теплые влажные условия осени, которые создает САК в своей положительной фазе в Скандинавии, на Европейской территории России и частично в Западной и Средней Сибири, могут способствовать увеличению снегонакопления в осенне-зимний период. В результате этого весной разрушение снежного покрова может происходить несколько дольше, что сокращает длительность вегетационного периода и влияет на процессы формирования годичного кольца. [Ваганов и др., 1999; Influence of snowfall..., 1999; The importance of early summer..., 2003]. Дополнительно, не исключено ухудшение процессов перераспределения и запасания углеводов при подготовке к периоду покоя. Кроме этого, влияние условий осени на формирование ширины годичного кольца у разных видов хвойных деревьев, в частности температуры, показано для некоторых местообитаний в Западной Сибири [Gurskaya et al., 2012]. Следовательно, связи между формированием светлых колец и САК осени предшествующего года потенциально могут существовать в Западной Сибири.

Влияние САК на формирование светлых колец у лиственницы Каяндера затруднительно объяснить исходя из имеющихся данных. Возможно, это либо ошибка статистических расчетов, либо проявление планетарного дистанционного влияния между разными типами осцилляций [Rogers, 1984; Kucharski et al., 2006; Song et al., 2009; Sun et al., 2015].

Формирование светлых колец у лиственницы, произрастающей в Средней Сибири, увеличивается, когда АО находится в своей отрицательной фазе. На лиственницу Гмелина АО оказывает наиболее сильное влияние. В Средней Сибири, где произрастет лиственница Гмелина, влияние САК и ТДО существенно уменьшается, а АО остается основным типом осцилляции, которое может влиять на формирование структуры годичных колец. Влияние АО августа на формирование светлых колец у лиственницы

Гмелина подтверждает, что светлые кольца массово образуются в результате арктического вторжения воздуха в отрицательную фазу АО. При этом арктическое вторжение может быть как осенью предыдущего года и влияет на переход деревьев в период покоя, так и в летнее время, в период, когда наблюдается активное формирование поздней древесины. Холодный воздух в период преобладания отрицательной фазы затекает с высоких широт Арктики, сокращает вегетационный период на несколько дней или даже недель.

Различия в корреляционных связях (в знаке связи и значимых месяцах) между хронологиями светлых колец и САК и АО, подтверждают, что, несмотря на возможную дистанционную взаимосвязь между этими типами осцилляций [Hu, Guan, 2018], они оказывают различное воздействие на формирование структуры годичных колец у лиственницы, произрастающей в Западной и Средней Сибири. Это, скорее всего, обусловлено различиями в распределении приповерхностной температуры и влажности воздуха в зависимости от типа циркуляции.

ТДО в основном влияет на частоту формирования светлых колец лиственницы Каяндера, произрастающей на севере Восточной Сибири. В положительной фазе ТДО светлых колец формируется меньше, чем в отрицательной, а основным месяцем, влияющим на формирование светлого кольца, является июнь. В этот период годичные кольца у лиственницы Каяндера чувствительны к условиям внешней среды, в частности, к температуре воздуха [Ваганов и др., 1996; Gurskaya, 2019]. В отрицательную фазу ТДО наблюдается перенос теплого и сухого воздуха с Тихого океана на материк. Однако именно эти условия создают более холодные условия и выраженный дефицит влажности в высоких широтах востока Сибири, которые в июне могут влиять на формирование материнских клеток ксилемы поздней древесины [Гурская, 2022].

## 7.2.2 Морозобойные кольца

Влияние температуры на формирование морозобойных повреждений рассмотрено на примере хронологии 5 и 6 ели сибирской и лиственницы сибирской, так как для этих видов получены наиболее продолжительные хронологии морозобойных повреждений, охватывающие XX век, когда имеются ряды наблюдений засуточной температурой в районе исследования на метеостанции Салехард, расположенной на расстоянии около 20 км от точек сбора образцов.

### 7.2.2.1 Сроки наступления заморозков и положение повреждения в годичном кольце

В таблице 7.2 приведены сроки наступления заморозков от начала вегетации по данным метеостанции Салехард.

Таблица 7.2 – Сроки наступления заморозков и положение повреждений в годичном кольце

Год	Позиция повреждения в кольце		Дата начала вегетации	Число дней до заморозка	Дата заморозка	Год	Позиция повреждения в кольце		Дата начала вегетации	Число дней до заморозка	Дата заморозка
	Е	ЛЦ					Е	ЛЦ			
1916	К4	–	14.06	44	28.07	1958	–	К4	12.06	23	5.07
1917	К4	К4	24.06	26	16.07.	1962	–	К4	10.06	31	21.07
1918	К4	К4	14.06	25	19.07	1964	–	К1	17.06	8	25.06
1919	К4	–	14.06	37	21.07	1966	–	К2	5.06	15	20.06
1924	К4	–	20.06	43	3.08	1967	–	К1	13.06	9	22.06
1925	К4	К4	17.06	27	20.07	1968	–	К2	26.06	15	11.07
1926	К4	–	15.06	46	31.07	1970	–	К4	15.06	35	20.07
1930	К1	К1	25.06	10	5.07	1975	–	К2	22.06	12	27.06
1932	К4	К4	5.06	19	24.06	1976	–	К2	4.06	12	16.06
1934	К4	–	8.06	30	9.07	1977	К2	К2	3.06	15	19.06
1941	К4	–	15.06	30	16.07	1980	–	К1	17.06	5	23.06
1942	К4	–	21.06	31	22.07	1980	К4	–	25.06	31	26.07
1945	К3	–	6.06	21	27.06	1981	К2	–	15.06	20	8.07
1945	К4	–	6.06	40	20.07	1982	К3	–	16.06	21	2.07
1946	К4	–	17.06	28	15.07	1994	–	К2	5.06	10	15.06
1950	К4	–	13.06	25	18.7	–	–	–	–	–	–

Примечание – К1-К4 –зоны кольца, Е – ель, Лц – лиственница. «–» – морозобойное повреждение не выявлено

Повреждение, расположенное в самом начале слоя прироста, формируется через 5–10 сут от начала вегетации. При наступлении минимальных значений температуры через 10–15 сут от начала вегетационного периода повреждение локализуется в первой половине ранней древесины. Низкие температуры через 15–20 сут от начала роста ведут к образованию повреждения во второй половине ранней древесины. В поздней древесине повреждения образуются через 20–40 сут от начала вегетационного периода. Таким образом, относительная позиция повреждения в кольце зависит от числа дней, прошедших от начала вегетации.

Известно, что камбиальное деление клеток в стволе хвойных, произрастающих в Западной Сибири начинается через 5–10 сут после начала вегетационного сезона (перехода суточных температур выше определенного порога) [Горячев, 1991]. Следовательно, можно предположить, что в это же время формируются повреждения, расположенные в самом начале слоя прироста. Дальнейшая их относительная позиция в годичном кольце зависит от времени наступления повреждающих температур.

Анализ дат наступления минимально низких температур показывает, что невозможно по положению повреждения в ранней древесине определить точную календарную дату экстремального понижения минимальной температуры. Тем не менее, можно предположить, сколько дней в среднем прошло от начала вегетации.

### 7.2.2.3 Сезонная динамика основных параметров заморозков, выявленная на основе морозобойных повреждений

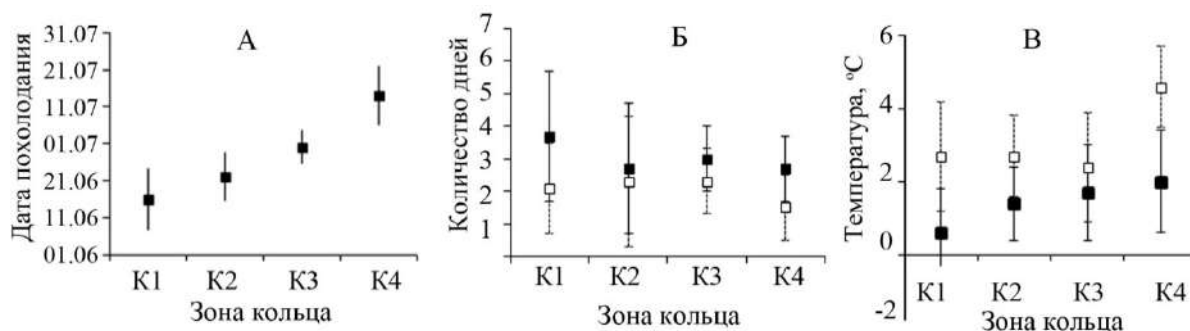
Анализ дат наступления заморозков, их длительности и температурных условий вегетационных сезонов в годы с морозобойными повреждениями и без повреждений показывает, что образование морозобойных повреждений на протяжении всего вегетационного периода происходит при разных термических условиях и длительности заморозка. На рисунке 7.9 приведены изменения основных параметров заморозка в течение вегетационного периода.

Вне зависимости от степени интенсивности морозобойного повреждения, его положение в годичном кольце приурочено к срокам наступления заморозков. Положение повреждения в годичном кольце закономерно смещается согласно датам наступления заморозков и фазы развития кольца (Рисунок 7.9.А).

Кроме сроков наступления заморозков, важным параметром является их продолжительность. Наиболее длительные заморозки, приводящие к повреждению ксилемы, наблюдаются в начале вегетационного периода (Рисунок 7.9. Б.). В дальнейшем длительность повреждающего действия температуры составляет в среднем три дня.

Похолодания, не приводящие к образованию морозобойных повреждений, становятся существенно короче, около 1-2 дней. Такие кратковременные похолодания, не сопровождающиеся понижением минимальной температуры до 0°C, не повреждают делящиеся и растягивающиеся клетки ксилемы.

Минимальная температура во время заморозков, повреждающих годовичные кольца, всегда ниже, чем температура, не вызывающая повреждений. Следует отметить, что в конце вегетации повреждающая кольца температура существенно выше, чем в начале (Рисунок 7.9.В). Это связано с тем, что влияние радиационного выхолаживания увеличивается в связи с увеличением продолжительности ночного времени.



А – дата начала заморозков, Б – длительность заморозков, В – минимальная температура в дни с заморозками, когда формируются морозобойные повреждения (черные квадраты) и без повреждений (белые квадраты); отрезки – стандартное отклонение

Рисунок 7.9 – Сезонная динамика средних значений основных параметров заморозков

А.Сакай [Sakai, 1983] предполагает два способа повреждений растений температурой. Один способ – это быстрое и сильное понижение температуры ниже 0°C и последующие необратимые механические повреждения мембран клеток кристаллами образующегося льда. Другой – медленное охлаждение, при котором клетки подвергаются дегидратации, что ведет к нарушению процессов обмена. Следовательно, можно предположить, что нарушение процессов формирования ксилемы и образование морозобойного повреждения при температуре, близкой к 0°C, может быть обусловлено замедлением протекания процессов метаболизма в период роста клетки и ее дифференцировки. Вегетационный сезон начинается при переходе средней суточной температуры выше 4°C. Вероятно, снижение температуры ниже этого порогового минимума ведет к замедлению процессов роста клеток, например к снижению пластичности и проницаемости мембран клеток, текучести электролитов [Рост и



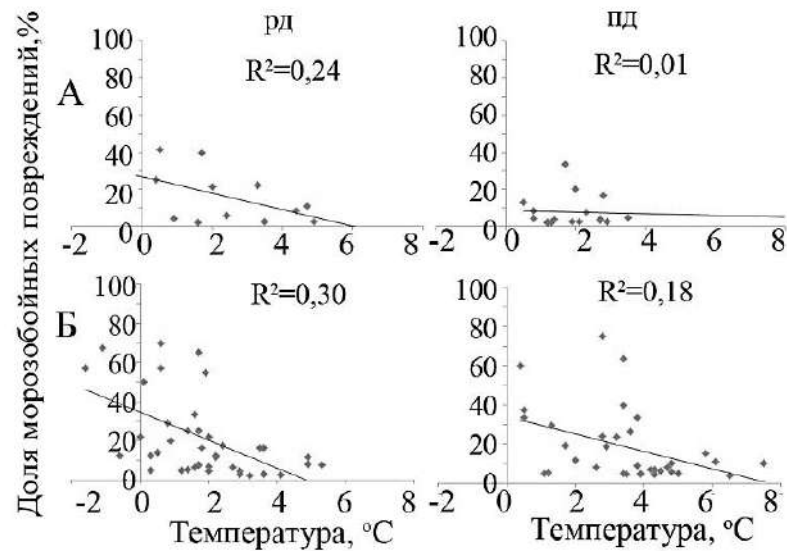
газообмен..., 1993; Суворова, 2006; Bigras, Colombo, 2001; Öquist et al., 2001; Ruelland, Zachowski, 2010]. Можно предположить, что в условиях высоких широт, а именно длинного светового дня и очень короткого вегетационного периода, процессы дифференцировки камбия в клетках хвойных деревьев протекают быстро и постоянно. Понижение температуры ниже физиологического минимума ведет не столько к формированию кристаллов льда в клетках, но к нарушению процессов формирования регулярной клеточной структуры годичного кольца и, соответственно, к образованию структуры, характерной для морозобойных повреждений. Отсутствие темного аморфного слоя во многих морозобойных повреждениях может косвенно подтверждать, что под действием кристаллов льда не было гибели активно растущих клеток. Следовательно, температура воздуха могла быть выше 0°C, но ниже 4°C.

Формирование морозобойных повреждений происходит, когда дерево находится в состоянии физиологической чувствительности, которое имеет место после или до зимнего покоя [Gurskaya, 2014].

#### 7.2.2.2 Температурный сигнал морозобойных повреждений

Для анализа были использованы минимальные значения температуры воздуха периода вторая декада июня - первая декада июля, которые были соотнесены с повреждениями, сформированными в ранней древесине. Морозобойные повреждения в ранней древесине имеют значимые отрицательные корреляционные связи с минимальной суточной температурой воздуха (у лиственницы  $r = -0,49$ ,  $N=12$  и у ели  $r = -0,50$ ,  $N=44$ ). Значения повреждающей температуры часто положительные. Отмечены случаи, когда массовость формирования повреждения в ранней древесине не зависит от температуры воздуха. В поздней древесине достоверные корреляционные связи с минимальной температурой воздуха второй декады июля- первой декады августа были выявлены только у ели (ели  $r = -0,44$ ,  $N=36$ ), но доля объяснимой дисперсии ( $R^2$ ) здесь менее 20%. У морозобойных повреждений лиственницы в поздней древесине связей с температурой воздуха второй половины вегетации не обнаружено (Рисунок 7.10).

Понижение температуры воздуха в первой половине вегетации чаще всего происходит из-за адвективных заморозков, когда на большой территории наблюдается вторжение холодных воздушных масс и краткосрочное понижение температуры до 0°C, а местами и ниже. Радиационное выхолаживание играет второстепенную роль, но все же играет, поскольку заморозки случаются в ночное время.



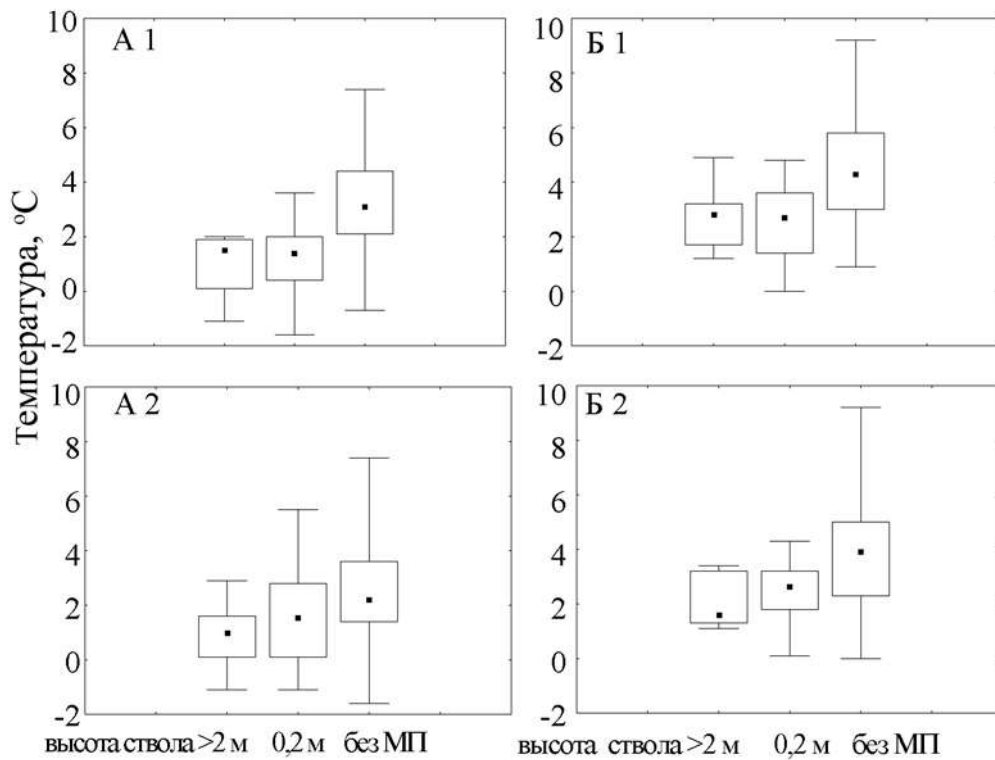
А – лиственница, Б – ель; рд – вторая декада июня–первая декада июля, пд – вторая декада июля–первая декада августа

Рисунок 7.10 – Связи между минимальной температурой воздуха и количеством морозобойных повреждений на высоте ствола 0,5 м в разные периоды вегетационного сезона и фазы формирования годичного кольца

На широте Полярного круга радиационные заморозки возможны лишь во второй половине вегетации, когда ночи становятся темными и длинными [Чудновский, 1949]. Заморозки в это время года здесь случаются при вторжении холодных воздушных масс и последующим радиационным охлаждением. Во второй половине вегетации повреждения формируются под влиянием радиационных заморозков, которые часто не отмечаются на метеостанции, а наблюдаются локально в микропонижениях рельефа и не достигают высоты 2 м над поверхностью почвы. Поэтому полученные связи с температурой воздуха слабые, часто несущественные. Отсутствие связей между интенсивностью заморозка и повреждением побегов некоторых видов хвойных деревьев в своих экспериментах отмечали W.R. Day, T.R. Pease [1937].

В настоящее время все наблюдения за температурой воздуха на метеорологических станциях проводятся на высоте 2 м, тогда как морозобойные повреждения массово формируются на высоте ствола до 0,5 м. Поэтому оценка влияния температуры воздуха на формирование морозобойных повреждений была сделана для повреждений, локализованных на высоте ствола >2м и выше, а для сравнения использовали данные на высоте ствола 0,2 м.

Для выявления различий в температуре между группами лет, когда морозобойные повреждения находились на высоте ствола 0,2 и 2 м, был использован Н-тест Крускала-Уоллиса. Для зоны кольца К1 и К2 использовались суточные данные минимальной температуры воздуха второй половины июня-начала июля, для зоны К3 и К4 – вторая декада июля–первая декада августа. Значения медианы близки у сравниваемых групп лет с повреждениями в К1-К2 у обоих видов и составляют 1,5°C (Рисунок 7.10. А1,2). При образовании повреждений в К3-К4 значения медианы равны 2,6°C или даже несколько ниже на высоте 2, чем на высоте 0,2 м, но различия статистически недостоверны (Рисунок 7.11. Б1,2). По результатам Н-теста Крускала-Уоллиса достоверных различий между минимальной температурой у групп лет с морозобойными повреждениями на высотах ствола >2 и 0,2 м не найдено как у ели, так и у лиственницы.



А – вторая декада июня–первая декада июля, Б – вторая декада июля–первая декада августа. 1 – Лиственница, 2 – Ель. Точка – значение медианы, прямоугольник – дисперсия 25-75%, отрезки – минимум-максимум

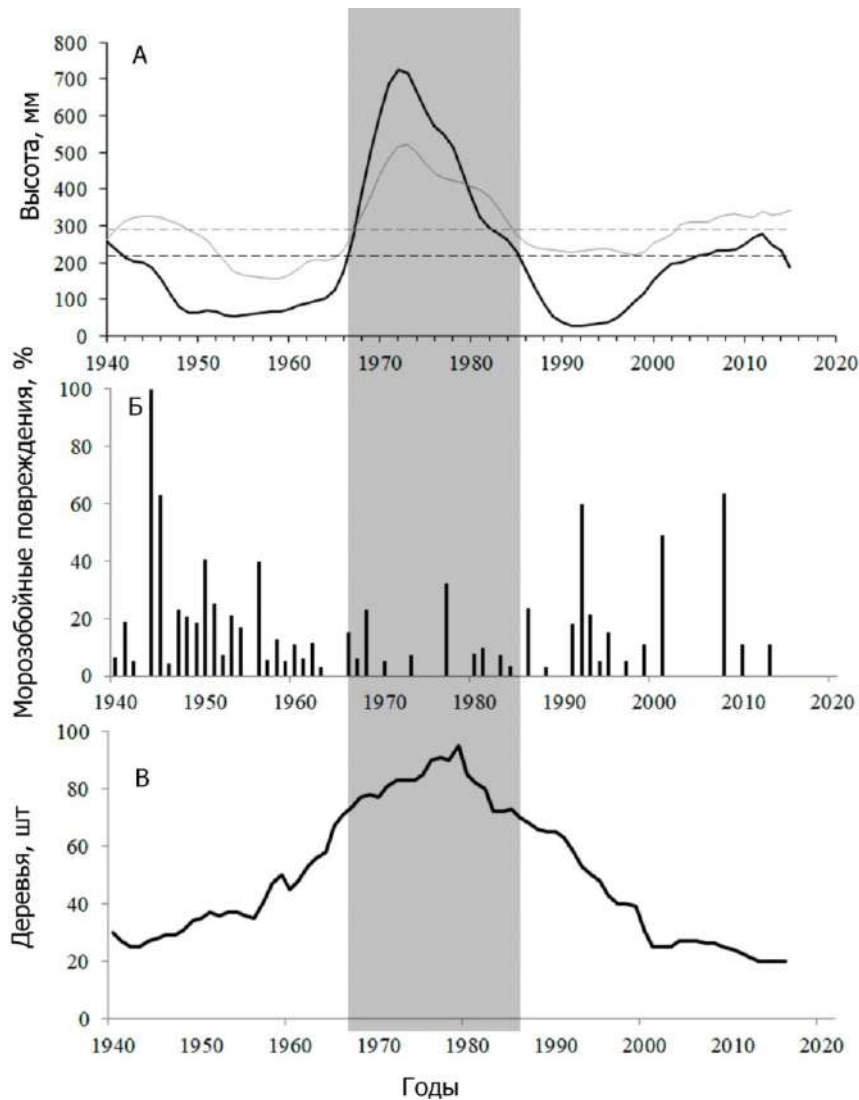
Рисунок 7.11 – Результаты сравнения минимальной температуры воздуха лет с морозобойными повреждениями (МП) на высотах >2 м и 0,2 м и без выявленных повреждений (без МП) с использованием Н-критерия Крускала–Уоллиса

Известно, что температуры различных частей растений отличаются от температуры воздуха. Днем температура листьев и стволов обычно на 1-3°C выше температуры окружающей среды, а в безветренные ясные вечера и ночи она ниже на 1-3°C [Ansari, Loomis, 1959; Мищенко, 1966; Leuning, 1988; Leuning, Cremer, 1988; Jordan, Smith 1995]. В.В. Орлова [1962] отмечала, что для континентального климата Западной Сибири в летний период характерны отчетливые градиенты температуры в приземном слое воздуха (25-30 см), возникающие в результате потерь тепла на излучение в ночное время и поступления холодного воздуха в понижения. Разница между температурами у поверхности земли и в метеобудке достигает 7-10°C, а сильные заморозки на земле и травостоях возможны при достижении температуры в метеобудке 5°C [Гольцберг, 1948; Орлова, 1962; Молчанов, 1968]. Температуры воздуха от 0 до 1,5°C были отмечены ранее, например когда образуются морозобойные повреждения в древесине *P. tugo* Turra [Stöckli, Schweingruber, 1996] и двойные морозобойные повреждения [Гурская, Шиятов, 2002]. Эти условия, при которых наблюдаются положительные температуры на высоте метеорологической будки, ведущие к формированию повреждений на этой же высоте или даже выше, не могут называться заморозками в общепринятом понимании. Однако, скорее всего, они являются разновидностью радиационных заморозков на излучающих тепло поверхностях растений (листьях, ветках и стволах).

#### 7.2.2.4 Снежный покров

Изменение приземной температуры воздуха влияет на формирование и разрушение снежного покрова, который, в свою очередь, трансформирует температуру воздуха в приземном слое. Скорость разрушения снежного покрова во многом зависит от его мощности и температуры воздуха. По данным метеостанции Салехард разрушение снежного покрова в окрестностях станции наблюдается в конце мая. По данным метеостанции Салехард мощность снежного покрова в мае в период 1965-1985 гг. была больше средних годовых значений. В этот же период морозобойные повреждения в ранней древесине формируются редко и в небольшом количестве по сравнению с другими периодами (частота формирования в этот период составляет 0,4). Периоды 1950-1965 и 1985-2000 гг. характеризуются меньшей мощностью снежного покрова, а частота повреждений колец возрастает (0,88 и 0,50 соответственно), а в период 1985-2000 гг. увеличивается количество поврежденных деревьев (Рисунок 7.12). Следовательно, в период с большой мощностью снежного покрова в мае, начало вегетации задерживалось, так как покров разрушался несколько дольше, по сравнению с периодами с небольшой высотой снега, накопленной в холодный период.

Большая мощность снежного покрова обычно сокращает продолжительность вегетационного периода, что отрицательно влияет на годичный прирост деревьев [Шиятов, 1969]. Вместе с тем большая мощность покрова позволяет деревьям избегать повреждающего действия поздних весенних заморозков. Следовательно, снежный покров косвенно влияет на частоту формирования морозобойных повреждений в ранней древесине.



А – сглаженные значения высоты снежного покрова в мае (черная линия) и годовой высоты (серая линия) по данным метеостанции Салехард; Б – количество морозобойных повреждений в ранней древесине; В – количество деревьев. Заливка серым – период с высотой снежного покрова в мае выше средних многолетних значений

Рисунок 7.12 – Влияние снежного покрова на формирование морозобойных повреждений в ранней древесине

### 7.3 Физико-географические факторы

#### 7.3.1. Широтный и долготный градиент климатических условий

Основным фактором, обуславливающим различия в составе и динамике биоты в зависимости от широты, и в частности между северной и южной лесотундрой, является неравномерность приходящей солнечной радиации в течение года [Будыко, 1981, Исаченко, 1991]. Согласно данным инструментальных наблюдений 25 метеорологических станций, северная и южная лесотундры отличаются значениями минимальной, средней и максимальной температур (Рисунок 7.13). Средние годовые значения минимальной температуры воздуха примерно равны и составляют  $-15^{\circ}\text{C}$ , небольшие различия отмечены в период с марта по июль, достигая максимума в мае (около  $3,3^{\circ}\text{C}$ ). Средняя годовая температура в северной лесотундре составляет  $-12,0^{\circ}\text{C}$ , а в южной лесотундре  $-10,4^{\circ}\text{C}$ . Основные различия между северной и южной лесотундрами выявлены по максимальной температуре воздуха – средние годовые значения составляют  $7,5^{\circ}\text{C}$  и  $5,0^{\circ}\text{C}$  соответственно. Различия в годовом ходе максимальной температуры воздуха наблюдаются на протяжении всего года, достигая максимума в апреле (около  $4,6^{\circ}\text{C}$ ).

Средняя температура июня составляет  $6,2^{\circ}\text{C}$  в северной лесотундре и  $8,9^{\circ}\text{C}$  в южной, температура августа –  $9,3^{\circ}\text{C}$  и  $10,7^{\circ}\text{C}$ , а средняя температура июня-августа –  $9,3^{\circ}\text{C}$  и  $11,3^{\circ}\text{C}$  соответственно. Основные различия в течение вегетационного периода отмечены по температуре июня.

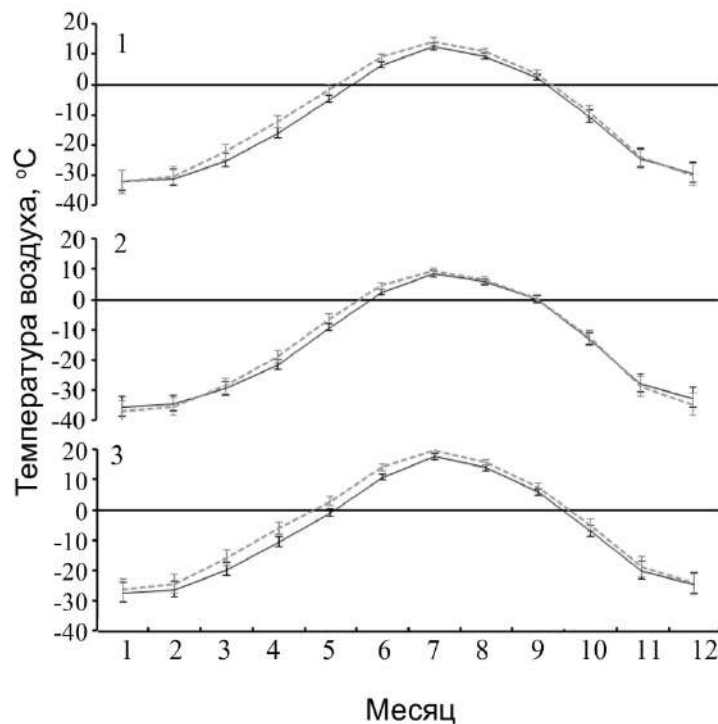
Начало вегетационного периода в районе исследования варьирует в широких пределах – разброс между самой ранней и самой поздней датой начала вегетации составляет около одного месяца для каждой станции. В зоне северной лесотундры вегетационный период начинается в среднем на одну неделю позже по сравнению с южной (11.06 и 04.06 соответственно).

Выявленные различия в годовом ходе минимальной и максимальной температур в первой половине года связаны с изменением альбедо поверхности, более быстрым разрушением снежного покрова и нагревом поверхности в зоне южной лесотундры. Все это ведет к более раннему началу вегетационного периода, а также к более высоким значениям температуры в первом полугодии.

Отсутствие различий в годовом ходе минимальной температуры между северной и южной лесотундрами во втором полугодии может быть связано с более длительными ночными часами в северной и южной лесотундрах. В ночные часы в июле – августе происходит радиационное выхолаживание поверхности, что ведет к уменьшению различий по минимальной температуре между северной и южной лесотундрами. Различия

в в динамике максимальной температуры в течение года связано с тем, что подзона южной лесотундры получает большое количество солнечной энергии в дневные часы, что обуславливает различия. неравномерным приходом солнечной радиации в течение суток и максимальным нагревом поверхности в полуденные часы.

Как было отмечено выше, различия по температуре между северным и южным профилем отсутствуют во втором полугодии, а также в зимние месяцы. Средние температуры ноября-февраля на южном профиле несколько ниже, чем на северном, но различия недостоверны (Рисунок 7.13).



1– минимальная, 2 – средняя, 3 – максимальная температуры; сплошная линия –северная лесотундра, пунктирная линия – южная лесотундра; отрезки – ошибки среднего

Рисунок 7.13 – Годовой ход температуры воздуха в зоне лесотундры

Совокупно с более высокой температурой летних месяцев на южном профиле, наблюдается увеличение континентальности климата – большой амплитудой температуры июня-января. Изменение температуры в долготном градиенте климатических условий Сибирской Субарктики показано в главе 2. Таким образом, в районе исследования хорошо выражена континентальность климата как в широтном, так и в долготном направлении.

## 7.3.1.1 Светлые кольца

В главе 4 было показано, что в более низких широтах уменьшается как количество аномальных клеточных структур от общего числа рассмотренных колец в отдельно взятый год, так и частота их формирования по сравнению с высокими, а именно: количество и частота формирования светлых колец у лиственницы, произрастающей на северном профиле в Сибирской Субарктике, больше, чем на южном (глава 6).

Влияние температурных условий в широком и долготном градиенте в системе светлые кольца–климат были оценены с использованием коэффициентов Пирсона. В анализе были использованы точечные хронологии светлых колец без разделения их на типы и температурные данные CRU TS 4.04 за период 1901-1990 гг. соответствующие каждому местообитанию.

Выявлены связи между хронологиями светлых колец и средней температурой воздуха отдельных летних месяцев (Таблицы 7.3 и 7.4). Все значимые связи отрицательны, что указывает на увеличение количества светлых колец в стволах деревьев по мере снижения температуры воздуха. Получено, что 76% значимых корреляций между хронологиями светлых колец и температурой воздуха получено для июня, 32% – для июля и 51% – для августа, а на южном – 50/30/45% хронологий имели корреляции с соответствующими летними месяцами. Однако на южном профиле отмечены корреляции с температурой мая у 24% хронологий и сентября у 28% хронологий. На северном профиле таких корреляций не получено.

Для каждого вида лиственницы отмечены специфические особенности связей с температурой воздуха. Для лиственницы сибирской, произрастающей в Западной Сибири на северном профиле, характерны значимые связи с температурами июня (83% хронологий) и августа (100% хронологий). В западном секторе Западной Сибири отмечены дополнительно связи с температурой мая, особенно на южном профиле (50% хронологий) и с температурой июля (16% хронологий). Теснота связи с температурой августа снижается при движении на восток, особенно это заметно на южном профиле (Таблица 7.4).

Лиственница Гмелина, произрастающая на северном профиле на западном пределе ареала, имеет связи с температурой июня (75%) и августа (50% хронологий), так же как и лиственница сибирская, а на восточном пределе ареала – с июнем и июлем. На южном профиле отмечены связи с температурой июня и июля, а на одной точке – с температурой августа.



Таблица 7.3 – Корреляция между долей светлых колец разных видов лиственницы и средней температурой воздуха на северном профиле за период 1901-1990 гг.

Хронология	ОКТп	НОЯп	ДЕКп	ЯНВ	ФЕВ	МАР	АПР	МАЙ	ИЮН	ИЮЛ	АВГ	СЕН
27	-0,05	-0,09	-0,15	0,12	0,00	-0,25	-0,12	<b>-0,32</b>	-0,17	<b>-0,26</b>	<b>-0,34</b>	-0,15
28	0,07	0,02	-0,07	-0,02	0,13	-0,04	0,04	-0,15	<b>-0,26</b>	-0,25	<b>-0,37</b>	-0,20
29	-0,05	-0,24	-0,18	0,11	0,00	-0,15	-0,20	-0,19	<b>-0,29</b>	0,04	<b>-0,37</b>	<b>-0,27</b>
30	-0,13	0,11	0,11	0,18	0,08	-0,19	-0,09	-0,09	<b>-0,31</b>	-0,17	<b>-0,37</b>	-0,01
31	0,21	0,17	0,02	0,09	0,14	0,02	-0,17	-0,23	<b>-0,25</b>	-0,10	<b>-0,29</b>	0,21
32	-0,07	0,14	0,20	0,20	0,06	-0,19	0,07	0,01	<b>-0,26</b>	-0,22	<b>-0,34</b>	-0,07
33	-0,03	-0,22	-0,08	0,11	0,03	0,04	-0,05	0,05	<b>-0,31</b>	-0,23	<b>-0,43</b>	-0,21
34	-0,12	-0,04	0,07	0,06	0,04	0,21	-0,07	0,02	-0,20	-0,08	<b>-0,26</b>	-0,18
36	-0,17	-0,13	0,05	0,12	0,02	<b>0,31</b>	-0,21	0,05	<b>-0,30</b>	-0,22	-0,09	-0,10
37	-0,19	0,05	0,13	0,03	0,21	0,12	-0,08	0,06	<b>-0,30</b>	<b>-0,30</b>	-0,18	-0,16
38	0,01	-0,01	-0,02	0,18	-0,13	-0,03	-0,01	-0,01	<b>-0,40</b>	<b>-0,26</b>	-0,12	-0,17
39	-0,12	0,01	-0,03	0,21	-0,12	-0,10	0,01	0,10	<b>-0,29</b>	-0,20	-0,12	<b>-0,29</b>
40	-0,05	0,01	0,03	0,06	-0,18	-0,05	-0,07	-0,02	<b>-0,34</b>	<b>-0,26</b>	-0,16	<b>-0,32</b>
41	-0,09	-0,18	-0,14	0,01	-0,08	-0,06	-0,03	0,05	<b>-0,30</b>	<b>-0,27</b>	-0,21	-0,23
42	-0,08	-0,13	-0,14	0,14	-0,04	0,02	0,02	-0,08	<b>-0,28</b>	<b>-0,33</b>	-0,25	-0,10
44	-0,09	-0,22	-0,01	-0,04	<b>0,35</b>	-0,02	-0,18	-0,05	-0,11	-0,12	-0,04	-0,04
45	<b>0,36</b>	-0,23	0,01	0,07	0,03	0,20	-0,07	-0,16	-0,14	-0,22	-0,10	0,05

Примечание – Жирным шрифтом выделены значимые коэффициенты корреляции при  $p < 0,05$ , серым цветом выделены значимые коэффициенты корреляции июня, июля и августа. «п» – месяцы предшествующего года. Двойные линии таблицы разделяют разные виды лиственницы

Таблица 7.4 – Корреляция между долей светлых колец разных видов лиственницы на южном профиле и средней температурой воздуха за период 1901-1990 гг.

Хронология	ОКТп	НОЯп	ДЕКп	ЯНВ	ФЕВ	МАР	АПР	МАЙ	ИЮН	ИЮЛ	АВГ	СЕН
5	-0,02	-0,01	0,04	-0,01	-0,22	-0,17	-0,13	<b>-0,26</b>	<b>-0,27</b>	-0,14	<b>-0,43</b>	-0,16
46	-0,03	0,01	0,04	-0,04	-0,15	-0,05	-0,22	<b>-0,41</b>	<b>-0,40</b>	-0,19	<b>-0,44</b>	0,04
47	-0,24	0,02	-0,11	0,04	0,03	0,03	-0,1	-0,21	<b>-0,37</b>	<b>-0,29</b>	-0,21	-0,13
48	-0,24	-0,09	-0,05	<b>-0,3</b>	-0,1	0,07	<b>-0,3</b>	<b>-0,31</b>	<b>-0,23</b>	<b>-0,32</b>	<b>-0,37</b>	<b>-0,29</b>
49	0,01	-0,03	0,12	0,02	-0,2	-0,1	-0,1	-0,21	-0,15	-0,08	<b>-0,30</b>	-0,13
50	-0,01	0,06	<b>-0,31</b>	-0,11	0,04	0,01	-0,27	<b>-0,3</b>	<b>-0,23</b>	-0,03	<b>-0,40</b>	<b>-0,38</b>
51	-0,08	0,13	-0,17	-0,18	-0,04	0,02	-0,16	-0,21	-0,21	<b>-0,22</b>	<b>-0,3</b>	-0,01
52	0,01	0,07	0,13	-0,19	0,19	0,18	-0,09	<b>-0,33</b>	<b>-0,29</b>	<b>-0,26</b>	<b>-0,24</b>	<b>-0,31</b>
53	-0,06	0,07	-0,03	-0,08	-0,09	-0,04	<b>-0,29</b>	-0,06	-0,16	-0,03	<b>-0,34</b>	-0,16
54	-0,07	0,11	-0,09	0,13	0,16	-0,01	-0,14	-0,20	<b>-0,30</b>	-0,05	-0,22	-0,08
55	0,04	-0,05	0,03	0,09	0,17	0,12	-0,04	0,06	<b>-0,24</b>	<b>-0,29</b>	<b>-0,33</b>	-0,14
56	0,02	-0,10	0,07	0,04	-0,01	0,27	-0,04	-0,14	<b>-0,28</b>	-0,11	0,02	-0,16
57	-0,04	0,06	0,23	0,1	0,13	0,1	0,07	0,05	-0,12	-0,12	<b>-0,25</b>	-0,19
59	0,21	0,18	0,09	0,12	0,18	0,07	-0,08	-0,12	0,04	0,14	0,02	<b>-0,24</b>
60	-0,01	0,05	-0,01	-0,06	-0,02	0,18	-0,01	-0,11	-0,01	0,09	0,06	<b>-0,23</b>
61	0,02	0,13	-0,01	-0,01	0,19	0,02	0,06	-0,05	-0,15	-0,01	0,13	0,04
62	-0,11	-0,08	0,02	0,02	-0,23	-0,06	0,06	0,21	<b>-0,22</b>	<b>-0,22</b>	-0,13	<b>-0,27</b>
63	0,09	0,49	0,25	-0,07	<b>0,3</b>	-0,06	0,12	-0,15	0,03	-0,24	-0,16	-0,14
64	-0,06	-0,01	-0,07	<b>-0,3</b>	-0,22	-0,17	-0,19	-0,01	<b>-0,34</b>	-0,21	-0,16	<b>-0,29</b>
65	-0,01	-0,02	0,11	0,09	-0,01	0,22	-0,03	-0,02	-0,05	<b>-0,26</b>	-0,07	0,01

Примечание – Обозначения те же, что и в таблице 7.3

Хронологии светлых колец по лиственнице Каяндера, произрастающей на северном профиле, показывают корреляцию со средней температурой июня (71%) и июля (42%), а на восточном пределе профиля корреляции со всеми летними месяцами становятся незначимыми. Кроме этого, отмечены корреляции температурой воздуха сентября. На южном профиле значимых корреляций выявлено мало (16/33/0% статистически значимых корреляций с соответствующими летними месяцами). Отчасти это может быть связано с нестабильностью связей ширины годичных колец и температуры и отсутствием температурного сигнала в годичных кольцах.

Таким образом, выраженный сигнал температуры июня и августа выявлен у хронологий светлых колец деревьев, произрастающих до Анабарского плато (до точек 36 на северном и 54 южном профилях). После этого наблюдается достоверный сигнал температуры июня и июля (у лиственницы Гмелина и Каяндера), а далее на восток у лиственницы Каяндера на южном профиле появляются связи с температурой сентября.

С температурой июля достоверные корреляции выявляются значительно реже у лиственницы сибирской (16% хронологий), у лиственницы Гмелина (25%) и достаточно много у лиственницы Каяндера (42%). На южном профиле значимые корреляции выявлены у 30%, 25% и 33% хронологий соответственно.

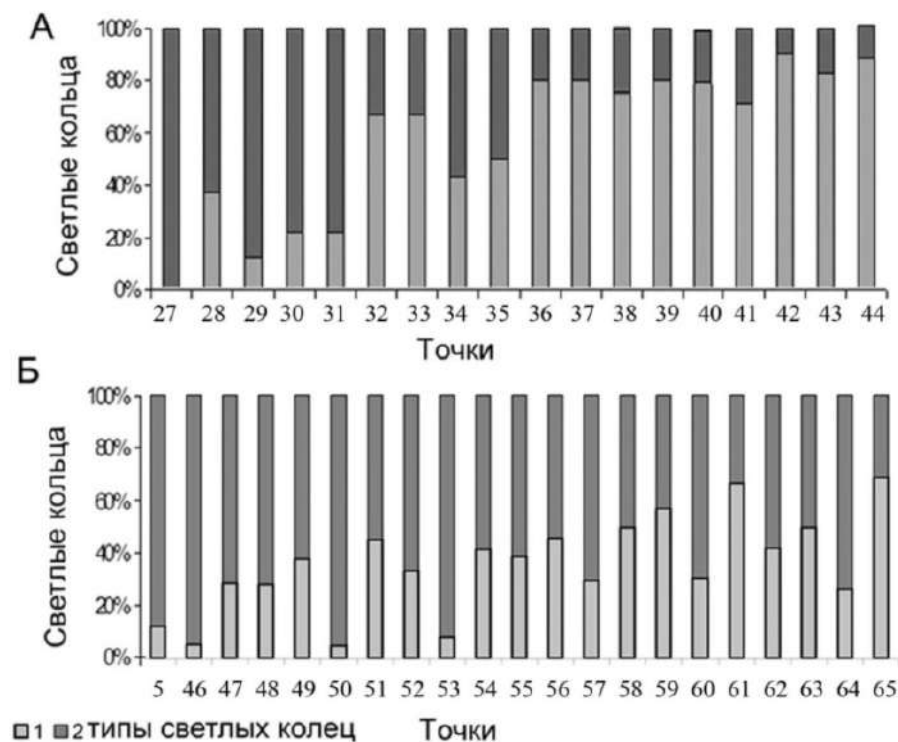
Количество хронологий по светлым кольцам на северном профиле с достоверными корреляциями с температурой августа составляет 100% у лиственницы сибирской, 50% у лиственницы Гмелина и 0% у лиственницы Каяндера. На южном профиле связи с температурой августа отмечены у 80/50/0% хронологий соответственно. Таким образом, здесь также наблюдается постепенное снижение частоты достоверных статистических корреляций с температурой августа.

Долготная динамика связей хронологий светлых колец и температуры воздуха показала уменьшение случаев статистически достоверной связи с продвижением с запада на восток. У лиственницы сибирской 64% хронологий имеют связи с летними месяцами, у лиственницы Гмелина 37%, а у лиственницы Каяндера 28%. Хорошо прослеживается снижение количества случаев достоверных коэффициентов корреляции с температурой июня и августа с запада на восток.

Анализ связей в широтном и долготном градиенте условий показал, что июнь является одним из важнейших месяцев, определяющих формирование и созревание поздней древесины. Одним из объяснений влияния июня на формирование светлых колец могут быть особенности роста побегов в начале вегетации и формирование фотосинтетического аппарата. Неблагоприятные условия для роста побегов в начале

вегетации, когда закладывается фотосинтетический аппарат, ведут к уменьшению фиксации  $\text{CO}_2$ .

Динамика связей хронологий светлых колец с температурой воздуха, кроме градиента температуры, может зависеть от анатомической структуры светлых колец. Преобладающим типом светлых колец в западной части трансекты являются светлые кольца типа 2, на северном профиле их более 40%, а на южном – более 75% от общего числа светлых колец (Рисунок 7.14). Тем не менее, в направлении с запада на восток существует тенденция уменьшения числа светлых колец типа 2 и замена их на тип 1. Особенно хорошо смена типов светлых колец прослеживается на северном профиле и несколько слабее на южном.



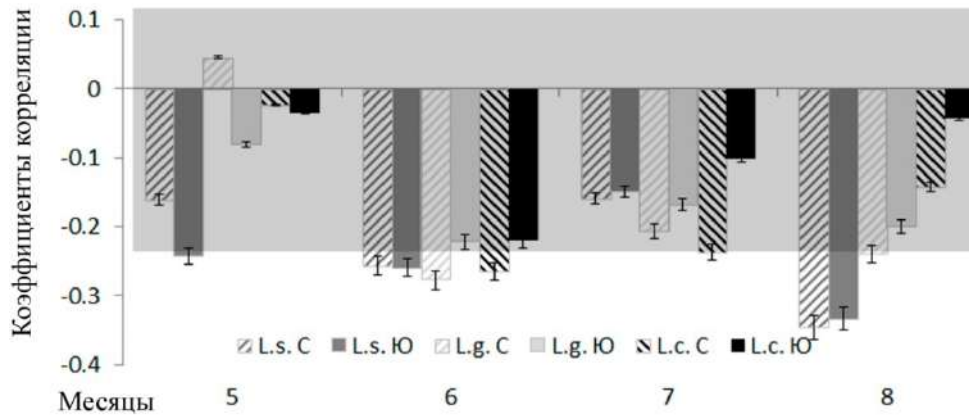
А – северный профиль, Б – южный профиль

Рисунок 7.14– Нормированное распределение светлых колец 1 и 2 типов вдоль профиля Сибирской Субарктики

Сравнение усредненных коэффициентов корреляции северного и южного профилей показало, что существуют различия в климатическом сигнале в хронологиях светлых колец. Лиственница сибирская на северном и южном профилях имеет связи с температурой июня и августа, между которыми различий нет, а на южном профиле с еще и температурой мая. Связь с температурой мая обусловлена более ранним началом

вегетационного периода. Различия между северным и южным профилем по коэффициентам корреляции в июне у хронологий лиственницы Гмелина и Каяндера достоверны, но на северном профиле они теснее (Рисунок 7.15).

Изменение климатического сигнала вдоль меридионального профиля связано с изменением климатических условий в течение вегетационного сезона. Эти изменения отражаются в анатомическом строении светлых годчных колец. С увеличением числа светлых колец с тонкой зоной поздней древесины происходит смещение климатического сигнала в хронологиях с августа на июнь.



*L.s.*, *L.g.*, *L.c.* – три вида лиственницы, произрастающих на северном (С) и южном (Ю) профилях. Достоверные коэффициенты находятся вне зоны заливки; отрезки – ошибка среднего

Рисунок 7.15 – Сравнение усредненных коэффициентов корреляции вегетационного периода и хронологий светлых колец

### 7.3.1.2 Морозобойные кольца

Анализ частоты встречаемости морозобойных колец в древесине хвойных деревьев (главы 4 и 6) показал, что в более южных местообитаниях морозобойные повреждения формируются чаще, по сравнению с северными. В этом разделе проведен сравнительный анализ нескольких парных местообитаний, расположенных на одной долготе в Сибирской Субарктике и представленных хронологиями морозобойных повреждений, полученных с разновозрастных деревьев. Хронологии 27, 46, 31, 53 и 60 имеют наибольший интерес, так как они охватывают более длительный период (около 100 лет), представленный чувствительными к заморозку годичными кольцами. К этим хронологиям подобраны несколько дополнительных пар хронологий, охватывающих всю Сибирскую Субарктику и

все три вида лиственницы, произрастающие здесь. Всего рассмотрено 10 пар хронологий (Таблица 7.5).

Таблица 7.5 – Годы формирования морозобойных повреждений в Сибирской Субарктике

Точка/ Хронология		РД, годы	ПД, годы
1	27	1991,1999	1955
	46	1918, 1923, 1937, 1938, 1940, 1941, 1945, 1946, 1947, 1949, 1950, 1951, 1954, 1955, 1957, 1958, 1960, 1963, 1964, 1966, 1967, 1969, 1976, 1977, 1981, 1982, 1983, 1988, 1990, 1991, 1992, 1995	1923, 1924, 1941, 1945, 1948, 1958, 1961, 1963, 1971, 1978, 1980, 1987, 1988, 1991, 1992, 1997
2	28	-	-
	51	-	1587
3	31	1925, 1954, 1972, 1973, 1975, 1985	-
	53	1945, 1947, 1949, 1959, 1960, 1985, 1986, 1989, 1992, 1993, 1994, 1996, 1997, 1998, 1999, 2000	1946, 1951, 1956, 1958, 1960, 1964, 1993, 1994, 1996
4	33	-	-
	55	-	1554, 1667, 1691
5	34	-	-
	56	-	-
6	37	-	1646, 1809
	58	-	-
7	38	1816, 1881, 1904, 1905	1881, 1886
	60	1906, 1907, 1914, 1915, 1920, 1937, 1945, 1956, 1957, 1986, 1989, 1990, 1992, 1993, 1994, 1995, 1996, 2001, 2003, 2006	1913, 1914, 1922, 1985, 1986, 1993, 1995, 1996, 2000, 2002
8	40	-	1853
	62	1610, 1619, 1620, 1643, 1705	1607, 1611, 1614, 1616, 1623, 1630, 1641, 1945
9	42	1504, 1509, 1580, 1586, 1638	1489, 1502, 1816
	63	-	-
10	45	1654, 1655, 1663, 1670, 1671, 1673, 1685, 1686, 1688, 1697	1655, 1656, 1657, 1659, 1665, 1701
	65	1750, 1780, 1783, 1790, 1796	1429, 1430, 1433, 1463, 1621, 1656, 1750, 1752, 1755, 1765, 1766, 1774, 1781

Примечание – Серым цветом выделены данные по хронологиям северного профиля. Каждая точка представлена парой хронологий

Морозобойные повреждения формируются в годичных кольцах лиственницы, как в северной, так и южной лесотундрах. Однако частота их формирования и локализация в пределах годичного кольца различаются. В зоне южной лесотундры повреждения формируются чаще, чем в северной зоне, при сравнении соответствующих пар точек.

Чаще всего повреждения локализуются в зоне ранней древесины годичного кольца, как в северной, так и южной лесотундрах (Таблица 7.6). Только в Северо-Восточной Сибири формирование повреждений у лиственницы, произрастающей в северной лесотундре, было отмечено чаще, чем в южной лесотундре. На самых восточных парах точек 9 и 10 повреждения формируются в основном в северной лесотундре и локализованы в зоне поздней древесины. В некоторых местообитаниях морозобойные повреждения не были выявлены (например, на точке 5, хронологии 34 и 56). Таким образом, частота формирования и локализация в пределах годичного кольца морозобойных повреждений у лиственницы на протяжении всего долготного профиля изменчивы.

Таблица 7.6 – Встречаемость морозобойных повреждений на северном и южном профилях

Зона лесотундры	Зона кольца	Пары точек									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Север	рд	2	0	6	0	0	0	3	0	5	16
		0,2	0	0,9	0	0	0	3,8	0	2,5	4
		2	0	6	0	0	0	4	0	5	10
Юг		77	0	27	0	0	0	133	3	0	5
		4,8	0	7,2	0	0	0	9,1	3,75	0	2,7
		32	0	16	0	0	0	20	5	0	5
Север	пд	1	0	0	0	0	2	10	1	5	11
		0,12	0	0	0	0	5	12,5	1,6	2,5	11
		1	0	0	0	0	2	2	1	3	6
Юг		21	1	18	3	0	0	104	10	0	16
		1,3	2,5	4,8	3,0	0	0	7,1	12,5	0	8,9
		16	1	9	3	0	0	10	8	0	13

Примечание – рд – ранняя, пд – поздняя древесина. Значения в ячейке: шт. / % от общего числа колец / число лет. Код пар точек приведен в таблице 7.5

На распределение морозобойных повреждений влияют сроки наступления вегетационного периода. В северных местообитаниях вегетационный период начинается позже, по сравнению с южными. Примером может служить анализ сроков начала вегетации на точке 3 (пара хронологий 31 и 53). Многолетние метеорологические наблюдения на станциях Дудинка и Игарка свидетельствуют о том, что устойчивый

переход средней суточной температуры выше  $8^{\circ}\text{C}$  и последующая инициация процессов ксилогенеза в северной лесотундре [согласно Rossi et al., 2008] начинаются в среднем  $11.06 \pm 6$  дней, а в южной лесотундре в эти годы –  $05.06 \pm 4$  дня. Разброс сроков наступления вегетационного периода составляет в среднем 3 дня в пределах одного года, минимальный – 0 дней, а максимальный – 8 дней.

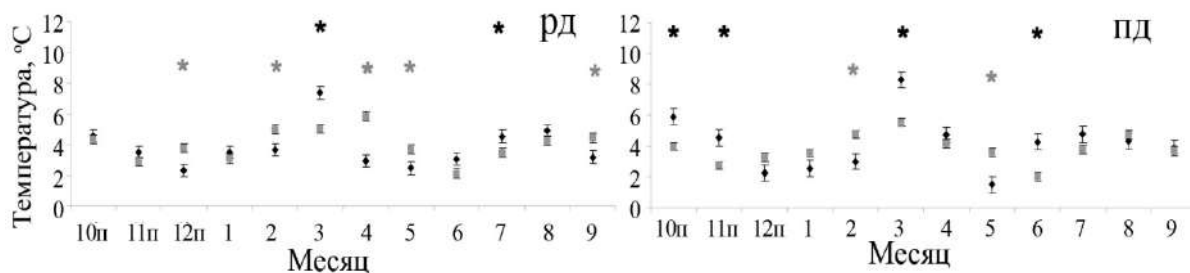
Оценка сроков наступления вегетации в годы, когда морозобойные повреждения выявляются у лиственницы, произрастающей в южной лесотундре, показала, что в северной лесотундре вегетация в такие годы начинается поздно, а именно  $17.06 \pm 4$  дня, а в южной лесотундре сроки начала камбиальной активности приходятся на  $07.06 \pm 4$  дня. Минимальная разница в сроках наступления вегетации в течение одного года в годы с морозобойными повреждениями колец между северной и южной парой точек составляет 2 дня, а максимальная – 23 дня, составляя в среднем  $11 \pm 6$  дней.

Сроки наступления поздних весенних заморозков, ведущих к формированию морозобойных повреждений в ранней древесине у лиственницы, в среднем приходятся на  $16.06 \pm 6$  дней, 1- 22.06 (северная лесотундра) и  $07.06 \pm 5$  дней с 23.05 по 21.06 (южная лесотундра) [Гурская, 2022].

На метеостанции Игарка температура воздуха летних месяцев обычно выше, по сравнению со станцией Дудинка. Разница между температурой, полученной на станциях Игарка и Дудинка, составляет в среднем около  $4^{\circ}\text{C}$ . Сравнение средней минимальной температуры группы лет, когда морозобойные повреждения формируются в ранней или поздней древесине хвойных деревьев, произрастающих в окрестностях станции Игарка, с группой лет без поврежденный колец показало, что различий между этими группами не выявлено. Следовательно, в годы с заморозками, температура воздуха в июне в местообитании, расположенном в южной лесотундре сопоставима с температурой в северной лесотундре (Рисунок 7.16). В годы, когда морозобойных повреждений не выявлено в ранней древесине, различия по температуре июня становятся существенными. Различия по температуре июля между группами лет достоверны, вне зависимости от положения повреждения в кольце. Июль обычно теплее в зоне южной лесотундры в годы с морозобойными повреждениями. Во второй половине вегетационного периода формирование морозобойных повреждений в зоне поздней древесины годичного кольца происходит под влиянием радиационных заморозков вследствие ночного выхолаживания поверхности. Во второй половине вегетации, начиная с июля, различий в минимальной температуре между северной и южной лесотундрами не выявлено. Следовательно, можно предположить, что радиационные заморозки во время вегетации, ведущие к формированию морозобойных повреждений, имеют место в обеих лесотундрах. Это



подтверждает наличие повреждений в поздней древесине у лиственницы, произрастающей в северной и южной лесотундрах в восточной части профиля. Отмечены статистически достоверные различия в месяцы, не относящиеся напрямую к периоду камбиальной активности: февраль, апрель, май и сентябрь холоднее в годы с морозобойными повреждениями, а март текущего и октябрь и ноябрь предшествующего года – теплее. Но так как эти температурные различия происходят в период камбиального покоя, то это, скорее всего, статистические факты, не имеющие глубокого биологического смысла.



Черные ромбы – годы с морозобойными повреждениями, серые квадраты – годы без повреждений колец; рд – ранняя древесина, пд – поздняя древесина. Статистически достоверные различия: черные звездочки – температура выше в годы с морозобойными повреждениями, серые звездочки – температура выше в годы без повреждений, «п» – месяцы предшествующего года

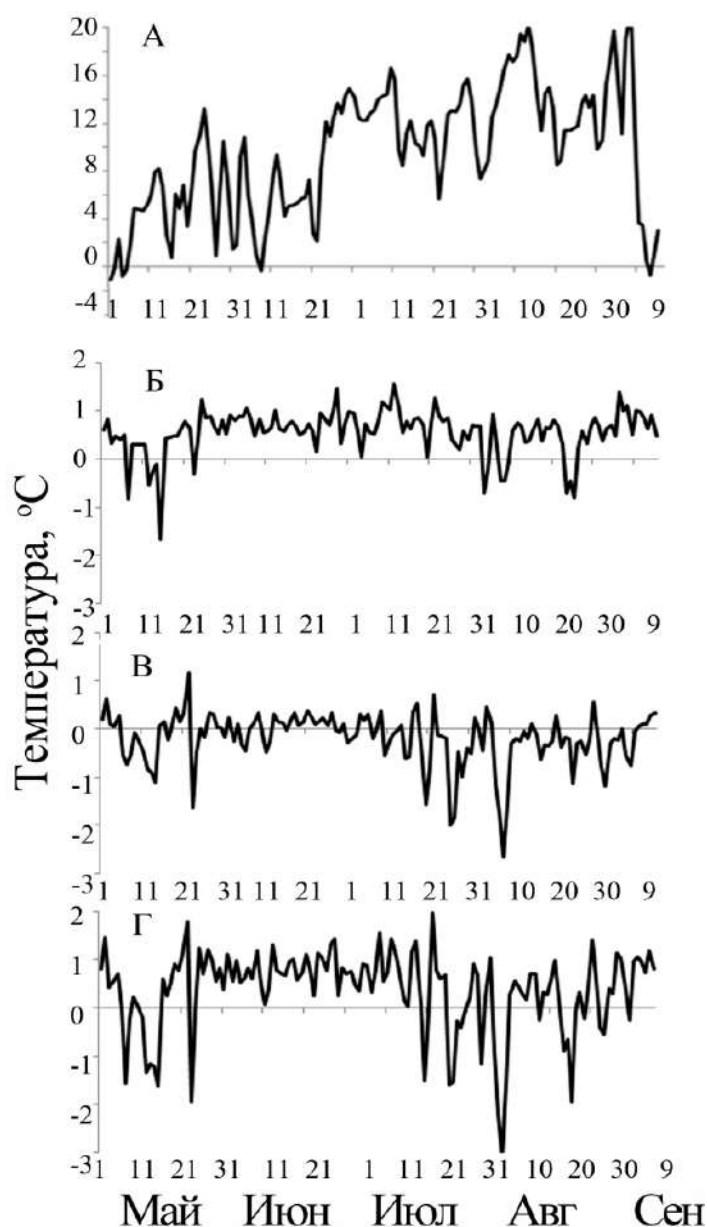
Рисунок 7.16 – Сравнение амплитуды минимальной температуры между северной и южной лесотундрами (на примере станций Дудинка и Игарка)

### 7.3.2 Высота над уровнем моря

С высотой над уровнем моря изменяется температура воздуха ( $0,6^{\circ}\text{C}$  на 100 м высоты). В этой работе выполнен анализ амплитуды температуры на разных высотных уровнях на примере 2003 г. на г. Малый Ирмель (высоты над уровнем моря соответствуют высотам хронологий 75, 76 и 77). За период с мая до середины сентября в горной лесотундре наблюдалась положительная температура воздуха (Рисунок 7.17 А). Вегетационный период начинается в первой декаде мая, а закончился в сентябре. В начале сентября зафиксирован заморозок, но морозобойных повреждений в поздней древесине в этот год не выявлено, следовательно, можно предположить, что формирование клеточной стенки поздних трахеид завершилось.

Детальный анализ амплитуды температуры на трех высотных уровнях показал, что наибольшие различия в этот год существуют между 1 и 2 высотными уровнями, составляя

почти  $0,5 \pm 0,04^\circ\text{C}$  на 30 м перепада высоты. Между 2 и 3 высотными уровнями амплитуда оказалось отрицательной  $-0,2 \pm 0,04^\circ\text{C}$ , а между 1 и 3 высотными уровнями амплитуда составила  $0,4 \pm 0,07^\circ\text{C}$  на 70 м высоты. В начале вегетации и во второй половине июля-начале августа выделяется несколько дней, когда проявляется инверсия температуры воздуха. На уровне отдельно стоящих деревьев температура воздуха в некоторые дни значительно выше, чем на уровне сомкнутого леса, расположенного вниз по склону, достигая разницы до  $3^\circ\text{C}$  (Рисунок 7.17 Б-Г).



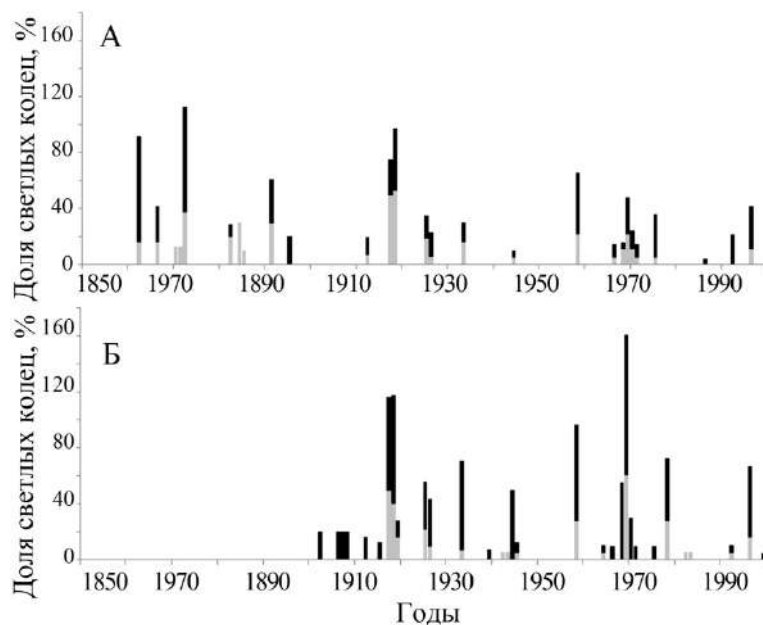
А – ежедневная температура воздуха, Б – разность температуры между 1 и 2, В – между 2 и 3, Г – между 1 и 3 высотными уровнями

Рисунок 7.17 – Динамика температуры воздуха в течение вегетационного периода на Южном Урале в 2003 году. (Измерения предоставлены П.А. Моисеевым)

## 7.3.2.1 Светлые кольца

В горах Полярного Урала, где формируется много светлых колец в древесине ели и лиственницы, было проведено сравнение хронологий светлых колец у деревьев, произрастающих на ВГЛ и на дне горной долины, и температурного сигнала, содержащегося в них. Для сравнения были использованы следующие хронологии: усредненная хронология по точкам 67 и 68, представляющая верхнюю границу распространения лиственницы, и усредненная хронология по точкам 70 и 71 для ели. На 250 м ниже в горной долине, расположенной на одноименном склоне, где собран материал для хронологий 67 и 70, были построены хронологии по светлым кольцам лиственницы и ели.

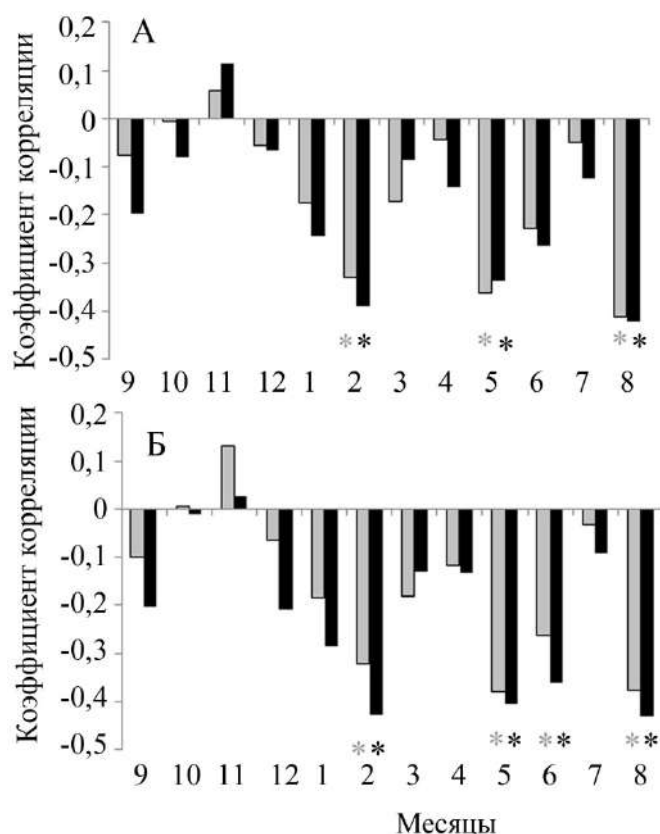
Сравнение хронологий показало, что светлые кольца формируются в одни и те же годы на ВГЛ и на дне горной долины. Однако на верхней границе светлые кольца чаще формируются у большего числа деревьев, по сравнению с дном горной долины. Несмотря на массовое формирование светлых колец на ВГЛ, можно выделить годы, когда у лиственницы, произрастающей на дне горной долины, количество светлых колец больше, чем на ВГЛ. Это 1882, 1917, 1918, 1925, 1933, 1944 и 1968 гг. По хронологиям ели таких различий не выявлено, в большинстве случаев светлые кольца массово формируются на ВГЛ (Рисунок 7.18).



А – лиственница сибирская, Б – ель сибирская. Черные столбики – ВГЛ, серые столбики – дно горной долины

Рисунок 7.18 – Формирование светлых колец у хвойных деревьев на Полярном Урале на разной высоте над уровнем моря

Анализ температурного сигнала в хронологиях светлых колец не выявил существенных различий в отклике между хронологиями с ВГЛ и со дна горной долины. Можно отметить, что связи между температурой и хронологиями светлых колец на верхней границе более тесные по сравнению с нижними хронологиями, но эти различия статистически недостоверны (Рисунок 7.19). Возможно, это связано с небольшим перепадом высот по склону горы (около 200 м, что соответствует изменению температуры на 1,2°C).



А – лиственница сибирская, Б – ель сибирская; черные столбики – ВГЛ, серые столбики – дно горной долины; «\*\*» – значимые коэффициенты корреляции,  $level < 0,05$

Рисунок 7.19 – Температурный сигнал в светлых годовых кольцах на Полярном Урале

Таким образом, на Полярном Урале достоверных различий в климатическом сигнале между светлыми кольцами и температурой воздуха в зависимости от высоты над уровнем моря не выявлено. Видовые различия оказывают более сильное влияние на климатический сигнал. Это значит, что высота над уровнем моря на Полярном Урале, возможно, вследствие небольшого перепада высот, не оказывает заметного влияния на климатический сигнал в хронологиях светлых колец.

## 7.3.3.2 Морозобойные повреждения

В этом разделе были использованы образцы ели сибирской, произрастающей на ЮЗ склонах на Полярном и Южном Урале, на основе которых были построены хронологии 69, 70, 71 и 75, 76, 77. В анализ включены данные по максимальному возрасту, когда прекращается формирование морозобойных повреждений, степени интенсивности повреждений, положению повреждений в годичном кольце в зависимости от высоты над уровнем моря, а также проведено сравнение хронологий морозобойных повреждений.

Сравнение максимально удаленных от центра ствола годичных колец, содержащих морозобойные повреждения, показало, что с уменьшением высоты над уровнем моря на Полярном Урале уменьшается и возраст чувствительности к заморозкам у деревьев. Наиболее продолжительный период чувствительности выявлен на верхней границе распространения ели, где растут единичные деревья. Заморозки повреждают 80-летние деревья, произрастающие на уровне 1, а на дне горной долины 35-летние деревья уже способны противостоять заморозкам на Полярном Урале. На Южном Урале возраст деревьев, когда происходит прекращение формирования морозобойных повреждений, не отличается между высотами над уровнем моря [Gurskaya, 2007] (Рисунок 7.20).

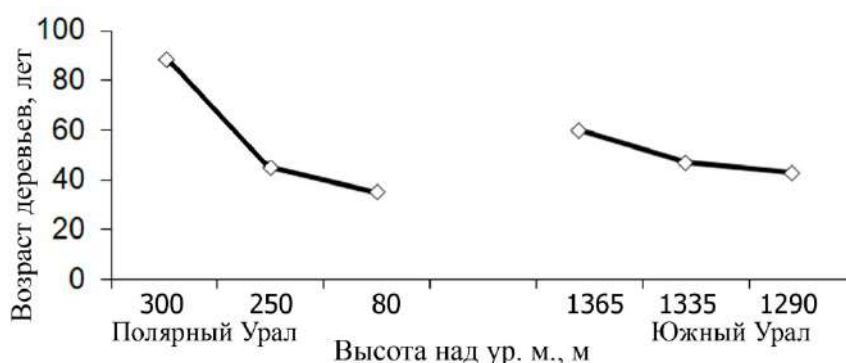
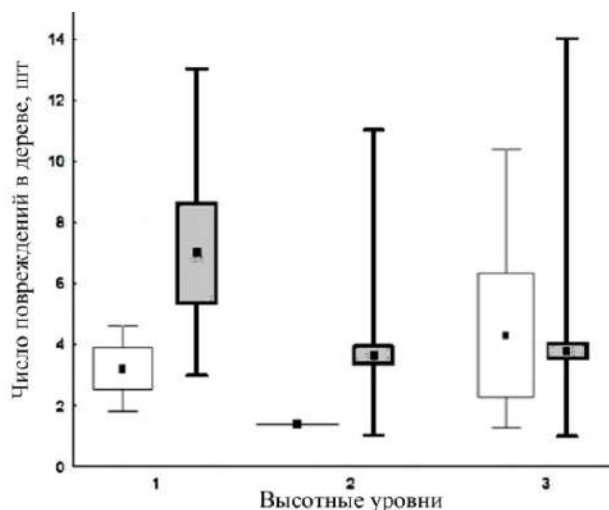


Рисунок 7.20 – Максимально удаленное от центра кольцо, когда в ксилеме ели сибирской перестают формироваться морозобойные повреждения

На Полярном Урале морозобойные кольца формируются достаточно редко на ВГЛ. Обычно выявляется одно-два повреждения в дереве. На Южном Урале отдельные деревья иногда имеют большое количество повреждений в стволе, особенно на верхнем высотном уровне. Статистических различий между всеми высотами не выявлено. Тем не менее, U-тест Манна-Уитни показал отличия по медиане между дном горной долины и верхними высотными уровнями на Полярном Урале, а на Южном Урале между уровнем отдельно

стоящих деревьев и уровнем сомкнутого леса (рис 7.21). Формирование большого количества повреждений в одном дереве связано со стоком в горную долину холодного воздуха и последующим его застоём. На Южном Урале эти различия обусловлены особенностями температурного режима на уровне отдельно стоящих деревьев: отдельно стоящие деревья чаще повреждаются заморозками в начале вегетации из-за более сильного нагрева воздуха в отдельные дни и резкого охлаждения в ночное время в период заморозка.



1 – уровень отдельно стоящих деревьев, 3 – уровень сомкнутого леса; белые прямоугольники – Полярный Урал; серые прямоугольники – Южный Урал  
точка – значение медианы, прямоугольник – дисперсия 25-75%, отрезки – минимум-максимум

Рисунок 7.21 – Результаты попарного сравнения U-тестом Манна Уитни количества морозобойных повреждений в деревьях на трех высотных уровнях на примере ели сибирской

Частота встречаемости повреждений разной степени интенсивности меняется с высотой над уровнем моря. На Полярном Урале на ВГЛ выявлены повреждения только средней и сильной степени проявления, а ниже, на дне горной долины, встречаются все степени повреждений в относительно равном количестве. На Южном Урале различий в частоте формирования той или иной степени повреждений не выявлено (Рисунок 7.22).

На Полярном Урале доля поврежденных колец в древесине ели колеблется от 2 до 7 %, а на Южном Урале - от 8 до 10 % от общего количества чувствительных к заморозку колец. Наибольшее их количество встречается в нижних частях рассматриваемых профилей. Например, на дне горной долины на Полярном Урале количество повреждений увеличивается почти в два раза по сравнению с более верхними высотными уровнями.

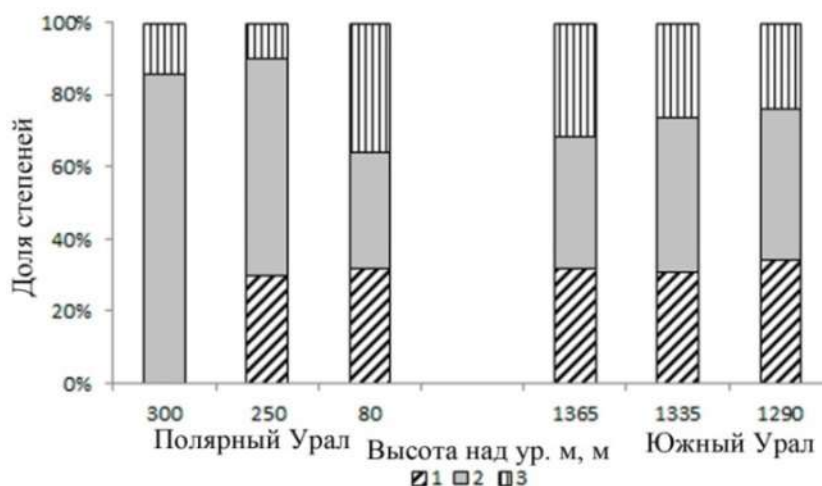
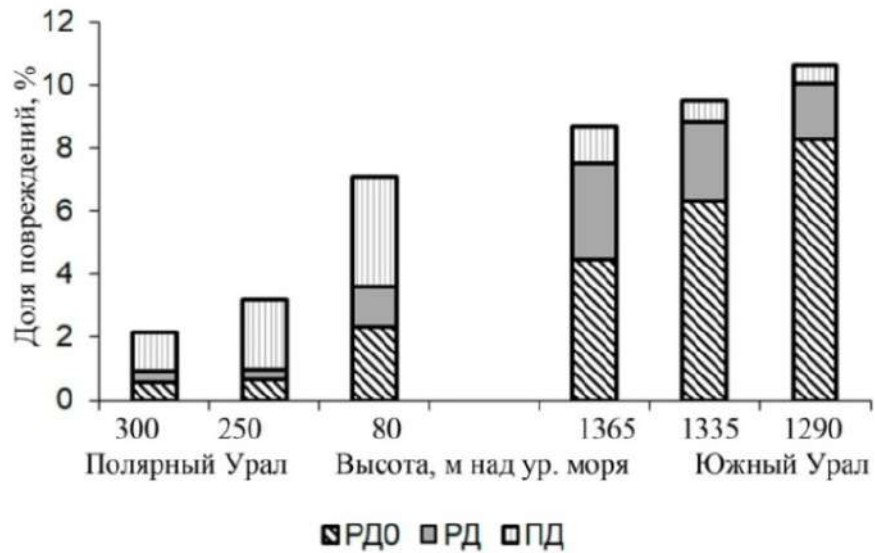


Рисунок 7.22 – Нормированное распределение морозобойных повреждений разной степени интенсивности по высоте над уровнем моря

На Полярном Урале в древесине ели сибирской общее количество поврежденных колец за период чувствительности деревьев к заморозку меньше, чем на Южном Урале, несмотря на то, что деревья в высоких широтах чаще имеют более длительный возрастной период чувствительности колец к заморозку. В высоких широтах больше половины повреждений формируется в зоне поздней древесины на всех высотных уровнях, увеличиваясь пропорционально вниз по склону, а на Южном Урале, напротив, повреждения локализованы в самом начале слоя прироста (РД0), и их количество увеличивается по направлению вниз по склону. В сомкнутом лесу на Южном Урале количество повреждений увеличивается не столь заметно, по сравнению с верхним уровнем, но все-таки ниже по склону повреждений становится больше. (Рисунок 7.23) [Gurskaya, 2007].

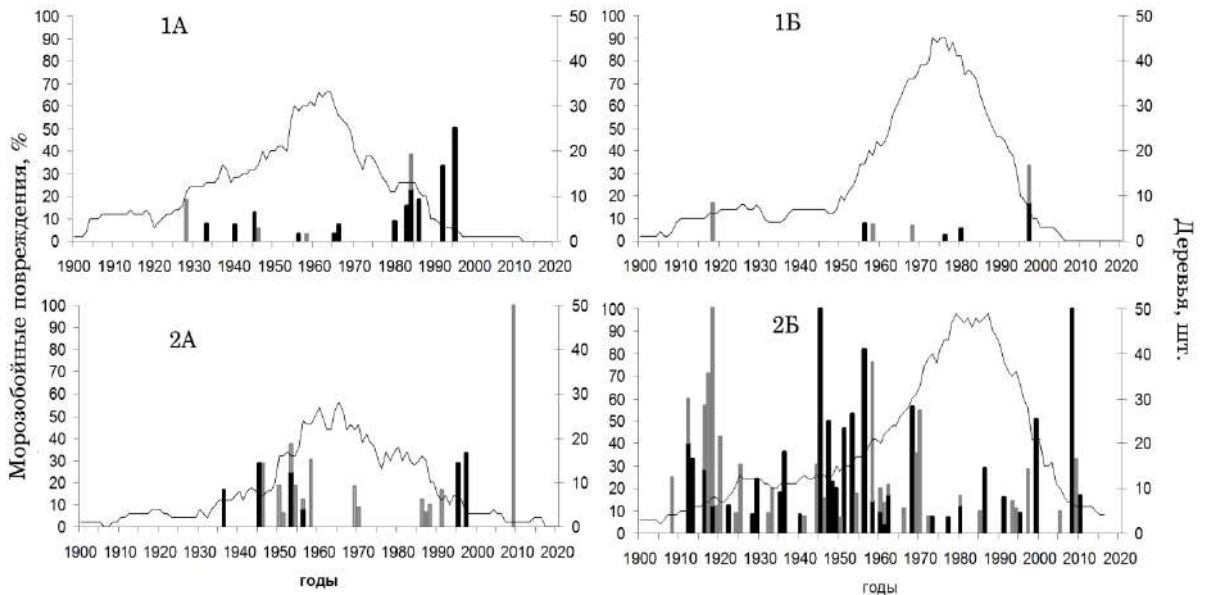
У лиственницы на Полярном Урале частота встречаемости морозобойных повреждений на ВГЛ по сравнению с дном горной долины меньше, хотя доля выявленных повреждений больше, чем у ели. В нижней части склона, напротив, количество повреждений у лиственницы меньше и они формируются реже, чем у ели.

Анализ радиального прироста показал, что у ели на ВГЛ годовые кольца шире –  $0,93 \pm 0,15$  мм, а дне горной долины уже –  $0,58 \pm 0,19$  мм. У лиственницы, произрастающей на ВГЛ и на дне горной долины, различий по ширине годовых колец не выявлено. Средняя ширина годового кольца лиственницы за период 1920-2000, когда стволы деревьев массово появляются на высоте 0,5 м, на ВГЛ составила  $0,50 \pm 0,16$  мм, а на дне горной долины –  $0,51 \pm 0,17$  мм (Рисунок 7.25).



РДО – самое начало прироста, 0-1 ряд сформировавшихся трахеид, РД – зона ранней древесины без первых рядов трахеид, ПД – зона поздней древесины

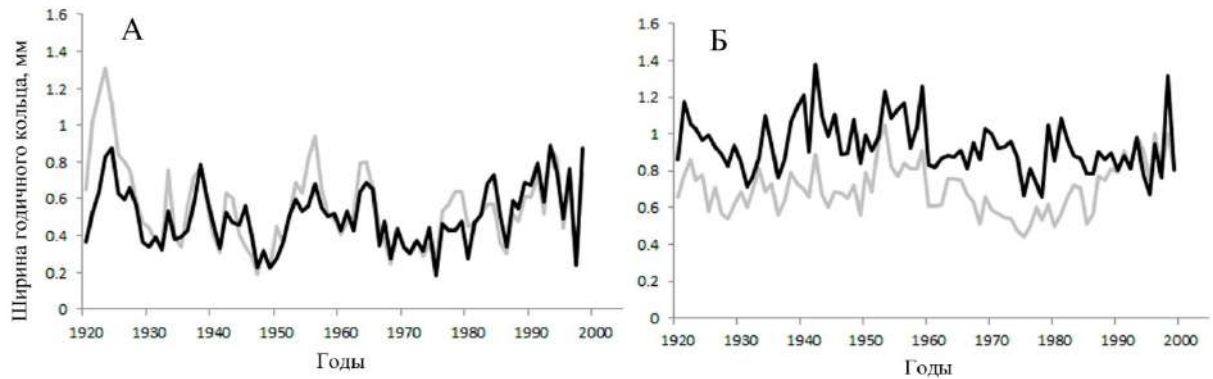
Рисунок 7.23 – Положение повреждений в разных зонах годичного кольца у ели сибирской в зависимости от высоты над уровнем моря



1 – ВГЛ, 2 – дно горной долины. А – лиственница, Б – ель. Столбцы черные – РД, серые – ПД, линия – количество деревьев

Рисунок 7.24 – Хронологии морозобойных повреждений





А – лиственница, Б – ель, черная линия – ВГЛ, серая линия – дно горной долины

Рисунок 7.25 – Ширина годичного кольца в хронологиях хвойных деревьев на Полярном Урале

Таким образом, у ели, произрастающей на ВГЛ, толщина ствола (и, соответственно, теплоемкость) увеличивается существенно быстрее, по сравнению с дном горной долины. Большая теплоемкость ствола способствует защите формирующихся трахеид от повреждающего действия заморозков. Это объясняет редкое формирование морозобойных повреждений в древесине ствола ели, произрастающей на ВГЛ на Полярном Урале. Те редкие повреждения, которые все-таки формируются у ели на ВГЛ, являются реакцией ксилемы на наиболее экстремальные изменения температуры, скорее всего, на заморозки адвективной природы, когда сток воздуха вниз по склону затруднителен из-за большой мощности потока холодного воздуха. Относительно большое количество повреждений, локализованных в ранней древесине в первой половине вегетационного периода по сравнению с поздней древесиной на ВГЛ на Полярном Урале, подтверждает, что такие морозобойные кольца формируются под влиянием крупных арктических вторжений в конце весны - начале лета.

У лиственницы из-за того, что на разных высотных уровнях ширина колец не меняется, количество повреждений на ВГЛ и на дне горной долины различается не так сильно по сравнению с елью. Кроме того, годичные кольца лиственницы уже, по сравнению с кольцами ели, произрастающей здесь же, а значит, нарастание толщины и увеличение теплоемкости ствола происходят медленнее по сравнению с елью. Следовательно, эти внутренние факторы слабо защищают формирующиеся трахеиды от повреждающих температур во время заморозка. Основную теплоизолирующую функцию выполняет кора.

Увеличение количества повреждений поздней древесине вниз по склону связано с явлением инверсии температуры, когда холодный воздух стекает вниз по склону и застаивается в межгорных долинах и котловинах, что ведет к увеличению частоты заморозков, особенно радиационных. В результате стока холодного воздуха заморозки на ВГЛ наблюдаются реже. Следовательно, заморозки, которые могут быть зарегистрированы годичными кольцами деревьев, произрастающих на ВГЛ, должны быть достаточно мощными, продолжительными, с большой суточной амплитудой, чтобы повредить растущие клетки ксилемы.

На Южном Урале формирование морозобойных повреждений в древесине ели, произрастающей в экотоне ВГЛ, отмечено на всех сравниваемых высотных уровнях. Чаще всего повреждение находится в одной и той же части кольца. Но можно выделить несколько лет, когда в один год повреждение выявляется в разных зонах годичного кольца. Например, на массиве Ирмель в 1952, 1956, 1965 и 1995 гг. на самом высоком уровне повреждения формируются в начале ранней древесине (зона К1), а ниже по склону они выявлены в еще и зонах К2-К3 (Таблица К.1 Приложения). Следовательно, в некоторые годы на уровне отдельно стоящих деревьев инициация камбиальной активности происходит несколько позже, чем ниже по склону. Одним из объяснений этого может быть скорость разрушения снежного покрова в начале вегетации на разной высоте склона [Моисеев, 2011; Комплексная оценка..., 2022]. В результате начало вегетационного сезона наступает не одновременно, а наблюдается, более раннее начало камбиальной активности на нижних высотных уровнях по сравнению с уровнем отдельно стоящих деревьев за счет разницы в скорости разрушения снежного покрова.

Различия в частоте формирования морозобойных повреждений на разной высоте над уровнем моря обусловлены, помимо снежного покрова, разной сомкнутостью древостоя. Одиночные деревья и небольшие группы деревьев существенно не изменяют температурный режим воздуха, по сравнению с сомкнутыми древостоями в нижней части склона. На верхнем уровне, где произрастают одиночные деревья, образование повреждений происходит в основном в результате адвекции холодного воздуха. Увеличение суточной амплитуды температуры в дни с адвективными заморозками на верхнем высотном уровне способствует формированию повреждений [Stöckly, Schweingruber, 1996; Knufinke, 1998].

Ниже по склону под пологом сомкнутых древостоев складываются другие микроклиматические условия. Так, в дневные часы температуры бывают выше на 0,7 - 0,9°C, по сравнению с вышерасположенными уровнями [Моисеев, 2011], а в ночные часы, когда наблюдается сток холодного воздуха с верхних уровней и задержка его сомкнутыми

кронами ели, температуры становятся на несколько градусов ниже (на 1,6-2,4°C). Таким образом, даже слабые заморозки становятся более интенсивными.

На различных высотных уровнях создаются микроклиматические условия, которые отражаются в распределении морозобойных повреждений. По мере увеличения сомкнутости крон возрастает доля поврежденных деревьев, обусловленная, вероятно, влиянием адвекции: стоком холодного воздуха вниз по склону и застою его в лесной зоне, что ведет к радиационному выхолаживанию приземного слоя атмосферы. Такое же явление часто наблюдается на опушках леса, когда на границе с лесным массивом наблюдается застой воздуха и увеличение частоты заморозков [Молчанов, 1968].

На Южном Урале в экотоне ВГЛ высота над уровнем моря слабо влияет на частоту формирования, выраженность и пространственное распределение морозобойных колец. Тем не менее, различия между Полярным и Южным Уралом по распределению морозобойных колец в древесине ели сибирской и в частоте их формирования выражены сильнее, чем влияние высоты над уровнем моря. В обоих сравниваемых районах влияние высотной поясности проявилась в увеличении общего числа повреждений при движении вниз по склону, что обусловлено стеканием холодного воздуха вниз по склону и его застоем у естественной границы в виде сомкнутого древостоя или на дне горной долины.

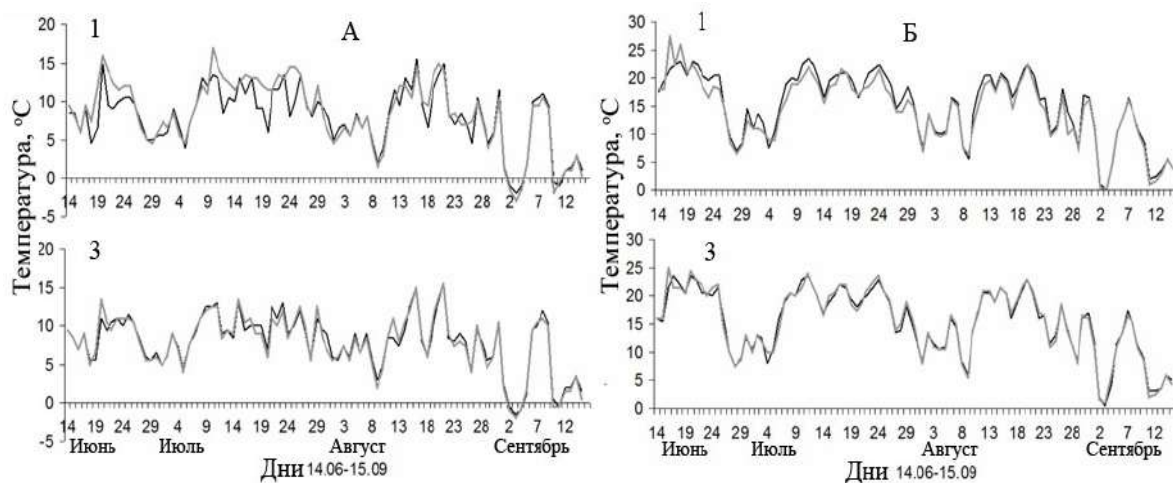
### 7.3.3 Влияние экспозиции склонов на формирование морозобойных повреждений

Топографическая сложность горных экосистем, трансформируя основные климатические факторы, сильно влияет на рост и развитие древесных растений. Существующие различия радиационного баланса между южными и северными склонами находят отражение в распределении морозобойных повреждений в древесине ели сибирской. В этом разделе рассмотрено влияние различной экспозиции на распределение морозобойных повреждений в древесине ствола ели сибирской на Южном Урале, на примере массива Ирмель и горы Дальний Таганай.

#### 7.3.3.1 Особенности хода температуры на склонах противоположной экспозиции на примере массива Ирмель

Как было показано выше, основные различия между высотными уровнями по температуре отмечены между высотным уровнем 1 с одной стороны и уровнями 2 и 3 с другой. Поэтому сравнение хода температуры в течение вегетационного периода 2008 г. двух склонов противоположной экспозиции - северо-восточной (СВ) и юго-западной (ЮЗ) было проведено на примере высотных уровней 1 и 3. Измерения температуры выполнены

на массиве Ирмель в 2008 г. В течение вегетационного периода минимальные июньские температуры воздуха были в среднем на  $1,2^{\circ}\text{C}$  выше на СВ1 по сравнению с ЮЗ1, а максимальные различия достигали в июне  $6,5^{\circ}\text{C}$ . Начиная со второй половины июля-августа существенных различий между значениями минимальной температуры двух экспозиций не наблюдалось. При этом минимальные температуры воздуха на СВЗ и ЮЗЗ оставались очень близкими в течение всего вегетационного периода. Различий между значениями максимальных температур воздуха на двух склонах и на обеих высотах не выявлено (Рисунок 7.26).

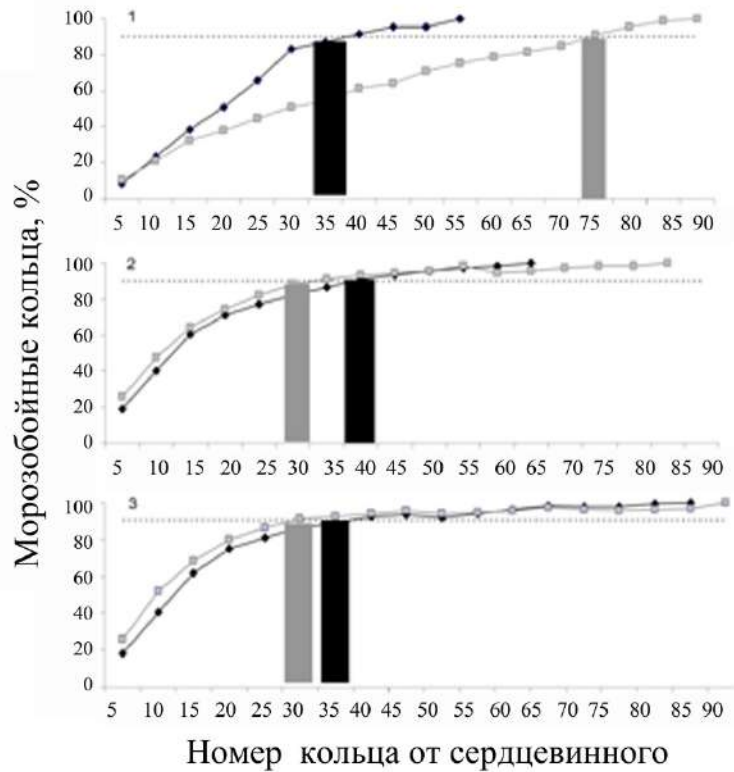


А – минимальная, Б – максимальная температуры воздуха в течение вегетационного периода. Ссерый цвет – склон СВ экспозиции, черный цвет – склон ЮЗ экспозиции

Рисунок 7.26 – Ход температуры в течение вегетационного периода на склонах противоположной экспозиции на 1 и 3 высотном уровнях на Южном Урале (2008 г., данные предоставлены П.А. Моисеевым)

### 7.3.3.2 Период чувствительности деревьев

Чувствительность к заморозкам ели сибирской, произрастающей на верхней границе распространения древесной растительности на Южном Урале, зависит не только от морфо-биологических характеристик дерева, но и от экспозиции склона [Гурская, Моисеев, 2011; Gurskaya et al., 2016]. В целом, различия в чувствительности к заморозкам невелики между различными экспозициями. У пяти из шести сочетаний экспозиция-высота 90% всех годовичных колец образовались у деревьев в первых 30-40 кольцах, а максимальный возраст не превышает 90 лет. Единственным исключением стала самая высокая точка на склоне СВ экспозиции, где 90% всех повреждений годовичных колец образовалось в первых 75 кольцах (Рисунок 7.27).



Серый цвет – СВ экспозиция, черный цвет – ЮЗ экспозиция. Вертикальные столбики – возраст, когда прекращается формирование 90% всех повреждений. 1,2 3 – высотные уровни

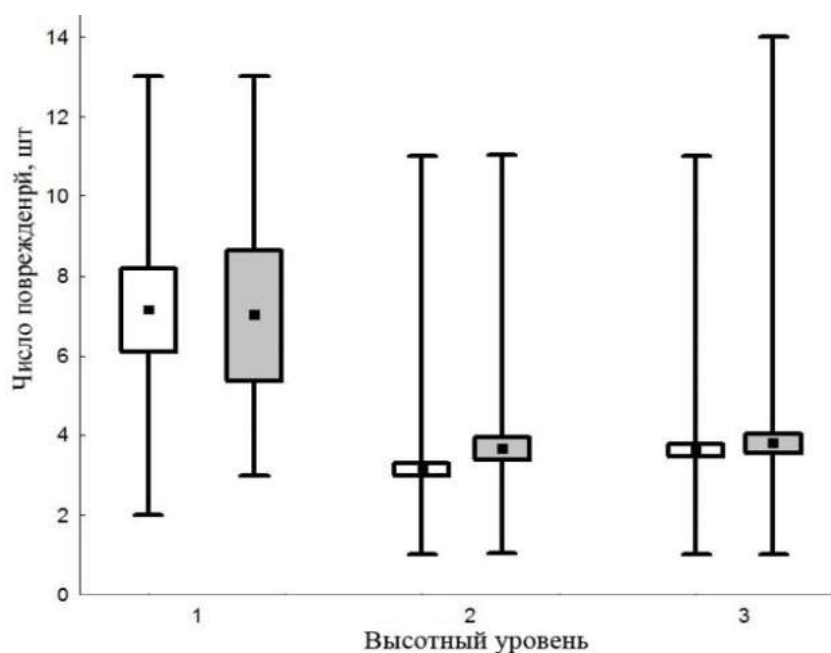
Рисунок 7.27 – Возраст деревьев, когда прекращается формирование морозобойных повреждений на склонах противоположной экспозиции

Различий в числе годичных колец, содержащих морозобойные повреждения у отдельно взятых деревьев, произрастающих на СВ и ЮЗ склонах, не было выявлено (Рисунок 7.28). Также не найдено различий между склонами по степени интенсивности повреждений и их положением в годичном кольце.

### 7.3.3.3 Положение повреждения в годичном кольце

Морозобойные повреждения колец ели образуются в основном в ранней древесине на склонах противоположной экспозиции. Наибольшее их количество сосредоточено в самом начале слоя прироста (зона К1), соответствующей началу вегетационного периода. Зона К3 имеет наименьшее количество повреждений, а в зоне К4 их количество отличается на разных высотных уровнях. На самом верхнем высотном уровне количество повреждений в зоне К4 меньше всего на склоне СВ экспозиции, а на самом нижнем – их

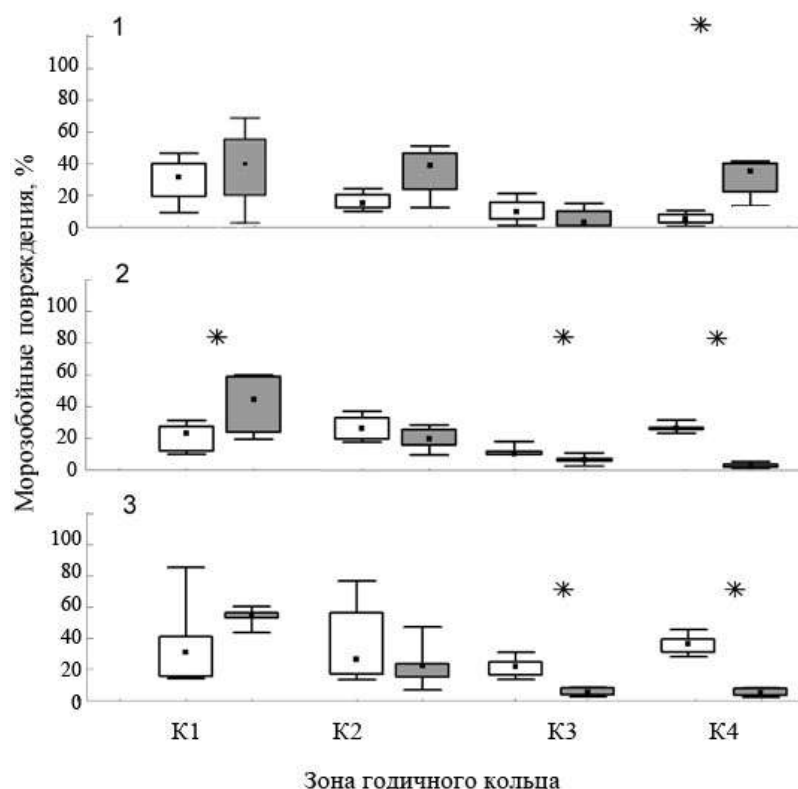
существенно больше, по сравнению со склоном ЮЗ экспозиции (Таблицы К.1 и К.2 Приложения).



1 – уровень отдельностоящих деревьев, 2 –уровень редины, 3 –уровень сомкнутого леса. Белый прямоугольник – СВ склон, серый прямоугольник – ЮЗ склон. Точка –значения медианы, прямоугольник – дисперсия 25-75%, отрезок – минимальные и максимальные значения

Рисунок 7.28 – Количество морозобойных повреждений в дереве на склонах противоположной экспозиции и разных высотных уровнях на Южном Урале

Результаты U-теста Манна-Уитни показали, что в начале вегетационного периода в зоне К1 на склонах ЮЗ экспозиции в целом было зафиксировано больше повреждений от заморозков, чем на склонах СВ экспозиции. В зоне К2 на склоне ЮЗ экспозиции повреждений было несколько больше, но существенных различий между экспозициями не было. В зоне кольца К3 нет существенных различий на самом высоком уровне. В зоне К4 различия между экспозициями выявлены по всем высотным уровням: значительно больше морозобойных повреждений выявлено на ЮЗ склоне на самом высоком уровне, а ниже по склону количество повреждений увеличивается на склоне СВ экспозиции. Основные статистические различия между склонами выявлены во второй половине вегетационного сезона (июль-август), когда на СВ склоне формируется больше морозобойных повреждений по сравнению с ЮЗ (Рисунок 7.29). Отсутствие различий в количестве повреждений в зонах К1 - К3 в некоторых случаях связано с тем, что различия разноориентированных склонов выравниваются за счет отражения и рассеивания солнечной радиации кронами деревьев, особенно это заметно под пологом сомкнутого леса [Молчанов, 1968; Щербаков, 1970].



1, 2, 3 – высотные уровни. K1-K4 – зоны годичного кольца. Белый прямоугольник – СВ склон, серый прямоугольник – ЮЗ склон. Точка – значения медианы, прямоугольник – дисперсия 25-75%, отрезок – минимальные и максимальные значения. Статистически значимые различия между склонами отмечены звездочкой,  $p\text{-level} < 0,05$

Рисунок 7.29 – Сравнение частоты формирования морозобойных повреждений на склонах противоположной экспозиции

Более информативным показателем является синхронность формирования повреждений в ранней древесине ели на склонах различной экспозиции (Таблица 7.7).

Анализ распределения морозобойных повреждений у ели, произрастающей на трех высотных уровнях и на обоих склонах, выявил только 10 лет за период 1900-2004 гг. когда повреждения формируются массово и повсеместно. Локализация повреждения в начальных зонах годичного кольца указывает, что все они сформировались в ответ на поздние весенние заморозки (в зонах K1-2), в результате крупных вторжений холодных масс воздуха.

Однако отмечены и различия, когда повреждения формируются только на одном из склонов. Можно выделить годы, когда повреждения колец формируются в зоне ранней древесины только на СВ склоне на всех высотных уровнях (зоны K2-3). На склоне ЮЗ экспозиции также отмечены годы, когда повреждения приурочены к поздней древесине (зона K4) или к началу ранней древесины (зона K1, K2) (Таблица 7.7).

Таблица 7.7 – Морозобойные повреждения на склонах разной экспозиции

Общие годы	Повреждения			Заморозки		Годы на СВ	Повреждения		Заморозки		Годы на ЮЗ	Повреждения		Заморозки	
	Зона кольца	СВ, %	ЮЗ, %	Темпе- ратура, °С	Продол- жительность, дни		Зона кольца	%	Темпе- ратура, °С	Продолж- тельность, дни		Зона кольца	%	Темпе- ратура, °С	Продолж- тельность, дни
1999	К1	46	32	-2,3	3	1975	К3	25	3,2	1	1993	К4	39	-1,7	3
1995	К2	40	24	-2,8	2	1968	К1	7	-2,7	4	1979	К1	20	-0,3	1
1982	К1	30	22	-3,9	7	1968	К2	7	1,1	7	1969	К4	23	-0,3	3
1970	К1	26	29	-4,9	4	1961	К2	55	-5,4	3	1956	К2	13	1,2	1
1966	К1	26	29	-1,7	4	1951	К2	26	-0,4	3	1952	К2	18	-2,9	1
1967	К2	10	12	-2,6	14	1949	К1	12	-4,4	2					
1965	К2	17	15	-4,4	3	1933	К2	34	-6,5	3					
1943	К2	36	41	-2,6	3										
1935	К3	51	23	2,1	1										
1934	К2	31	19	1,7	5										

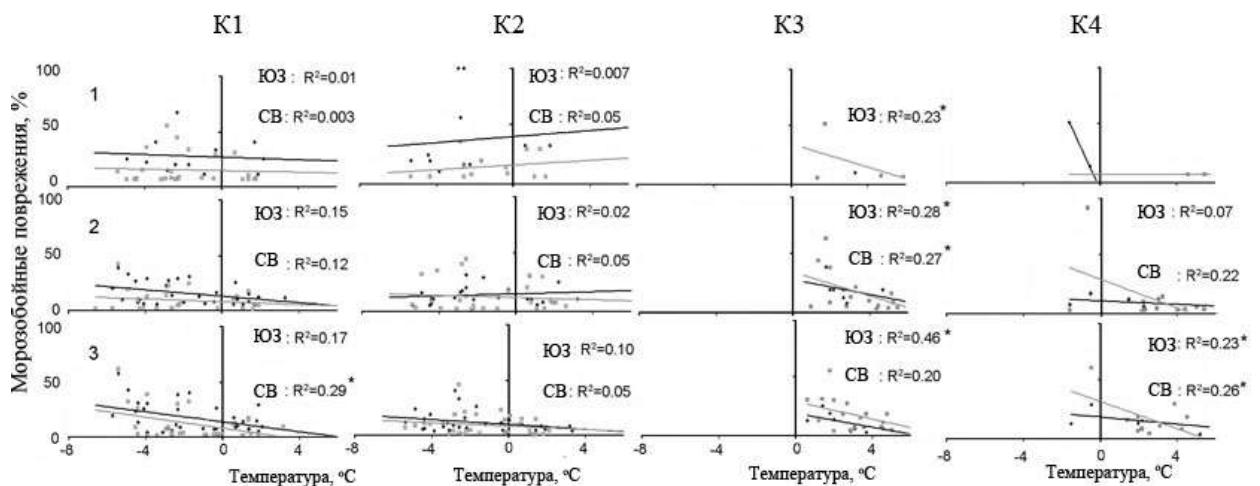
Примечание – Столбик слева – общие проявления на обоих склонах, в центре – на склоне северо-восточной экспозиции (СВ), справа – на склоне юго-западной экспозиции (ЮЗ)



### 7.3.3.4 Влияние температуры на формирование морозобойных повреждений на склонах противоположной экспозиции

В первой половине вегетационного периода (зоны кольца К1 и К2) морозобойные повреждения отмечались в основном при минимальных суточных температурах ниже  $0^{\circ}\text{C}$ . Общая тенденция формирования повреждений в зоне К1 имеет отрицательные коэффициенты корреляции, когда при более низкой средней суточной температуре образуется больше повреждений и не зависит от экспозиции. В зоне К2 такие связи не выявлены, за исключением самого нижнего уровня, различий между экспозициями в связях температура – количество повреждений также нет (Рисунок 7.30). Во всех случаях среднесуточная температура была ниже  $+2^{\circ}\text{C}$ . Скорее всего, в эти дни минимальная температура воздуха опускалась до отрицательных значений, так как суточная амплитуда температуры в это время года составляет  $4^{\circ}\text{C}$  и больше.

Во второй половине вегетационного периода (К3 и К4) образование повреждений происходит при положительных средних суточных температурах, так же как и на Полярном Урале. При этом в зоне К3 все взаимосвязи между минимальной дневной температурой и количеством морозобойных повреждений были значительно скоррелированы, причем более низкие температуры приводили к большему количеству повреждений. В зоне К4 значимые связи между суточной минимальной температурой и повреждениями наблюдались только на самом нижнем высотном уровне (Рисунок 7.30).



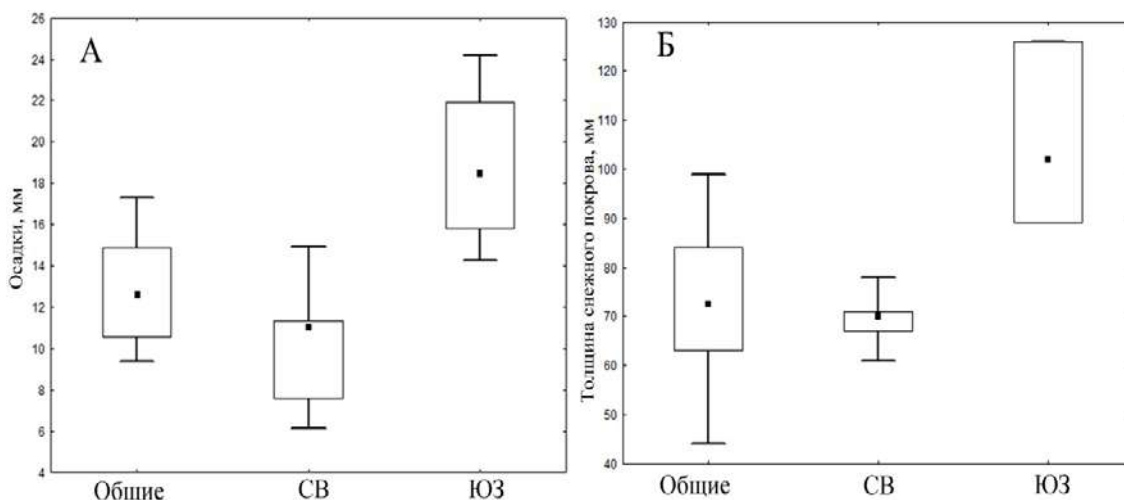
К1-К4 – зоны годичного кольца; серый цвет – склон СВ экспозиции, черные цвет – склон ЮЗ экспозиции; «\*» –  $p\text{-level} < 0,05$

Рисунок 7.30 – Корреляции между образованием морозобойных повреждений и средней суточной температурой на трех высотных уровнях (1-3)

Статистически достоверных различий по температуре в период заморозка в годы, когда формируются повреждения на обоих склонах или только на одном не выявлено. Длительность заморозка была достоверно меньше (согласно результатам U-теста Манна Уитни) только в годы с повреждениями, формирующимися на склоне ЮЗ экспозиции, составляя в среднем один день. Для повреждений, выявленных только на СВ склоне, продолжительность заморозка составила около 3 дней (медианное значение), а в годы с массовым формированием морозобойных повреждений на обоих склонах – около 4 дней (Таблица 7.7).

### 7.3.3.5 Снежный покров

Сравнение толщины снежного покрова и количества твердых осадков, выпадающих в холодный период октября-мая в районе исследования (данные CRU 4.04, 1901-2004 гг.) показало, что годы, когда морозобойные повреждения формируются на склоне ЮЗ экспозиции, характеризуются достоверно большим количеством осадков в холодный период октябрь-март и бóльшей высотой снежного покрова, по сравнению с годами, когда повреждения образуются на СВ склоне (Рисунок 7.31).



А – количество твердых осадков за октябрь-март, Б – толщина снежного покрова в марте. «Общие» – повреждения на обоих склонах, СВ – повреждения на склоне СВ экспозиции, ЮЗ – повреждения на склоне ЮЗ экспозиции. Точка – медианные значения, прямоугольник – дисперсия 25-75%, отрезок – минимальные и максимальные значения

Рисунок 7.31 – Средние значения количества твердых осадков в холодное время года и толщина снежного покрова в марте в годы формирования морозобойных повреждений в ранней древесине на Южном Урале

Годы с массовым формированием повреждений колец у ели, произрастающей на обоих склонах, имели сопоставимые со средними многолетними значениями твердых

осадков (243 мм). А в годы с повреждениями колец на СВ склоне, количество осадков было меньше средних многолетних значений [Гурская, Моисеев, 2011].

Нужно иметь в виду, что не только влияние количества твердых осадков и мощности снежного покрова влияет на формирование морозобойных повреждений. Косвенное, но, тем не менее, существенное влияние на камбиальную активность деревьев, произрастающих на ВГЛ, оказывает время установления снежного покрова, сроки и скорость его разрушения [Моисеев, 2011]. Многоснежные годы способствуют меньшему промерзанию почвы, а высокая скорость разрушения снежного покрова на склоне ЮЗ экспозиции способствует более раннему началу вегетации, по сравнению с СВ склоном. В результате увеличивается количество морозобойных повреждений на одном склоне. Преобладание повреждений на склоне СВ экспозиции не связано с высотой снежного покрова, а зависит от более низких температур во время заморозка.

В заключение следует отметить, что влияние экспозиции склонов на частоту формирования и выраженность морозобойных повреждений в целом неоднозначно. Чувствительность деревьев к заморозкам на склоне СВ экспозиции отмечена в старшем возрасте по сравнению деревьями, произрастающими на ЮЗ склоне. Это может быть обусловлено как особенностями радиационного режима на склонах противоположной экспозиции, так и морфометрическими характеристиками деревьев. Средняя ширина годичного кольца у деревьев на СВ склоне меньше, чем у деревьев на ЮЗ склоне [Моисеев, 2011] и, следовательно, меньше диаметр молодых стволиков и, соответственно, меньше теплоемкость ствола. На склонах северной экспозиции заморозки в начале вегетационного сезона сильнее и продолжительнее, чем на склонах южной экспозиции из-за меньшего количества приходящей солнечной радиации [Голубева, 1966].

В течение вегетационного периода чувствительность ели к заморозкам на СВ склоне меняется: в начале вегетации повреждаются как молодые, так и более старые деревья, тогда как в конце вегетации, когда формируется поздняя древесина, деревья становятся устойчивыми к повреждающим температурам в более раннем возрасте. Это может быть связано, с одной стороны, со снижением активности камбия и замедленным ростом трахеид, а с другой стороны, с более слабыми заморозками во второй половине вегетации.

#### **7.4 Почвенные факторы**

Почвенные факторы, влияющие на формирование и анатомическую структуру годичных колец, разнообразны и сопоставимы по своему разнообразию с атмосферными факторами. В этом разделе рассматривается влияние температуры и влажности почвы на формирование светлых колец сосны, произрастающей в контрастных местообитаниях на

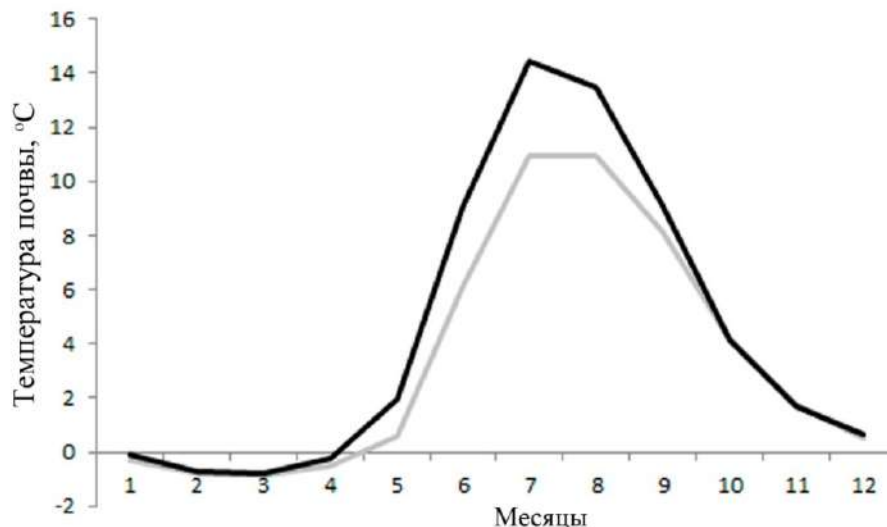
территории Печорской низменности (Таблица Л.1. Приложения). Для этого региона имеются данные по температуре почвы на глубине 0,8 м для обеих точек (данные метеостанций Усть-Уса и Печора). На метеостанциях, находящихся на северном профиле в Сибирской Субарктике, рядов наблюдений за температурой почвы нет в свободном доступе.

## 7.4.1 Светлые кольца

### 7.4.1.1 Температура почвы

За температурой почвы наблюдения ведутся на разных глубинах. В этой работе выбрана глубина 80 см, так как на этой глубине имеются достаточно длинные ряды наблюдений на территории Печорской низменности недалеко от места взятия образцов.

Согласно данным метеостанции Печора температура почвы становится выше 0°C в апреле-мае, а на станции Усть-Уса в мае-июне. В южном местообитании почва прогревается в течение летнего периода, до 15°C и имеет пик в июле. В условиях северного местообитания средняя температура почвы не превышает 11°C, не имеет выраженного пика: наиболее высокие значения в июле и августе не отличаются между собой. Различия между северной и южной точками по температуре почвы уменьшаются в сентябре, а в октябре существенных различий не выявлено вовсе (Рисунок 7.32)



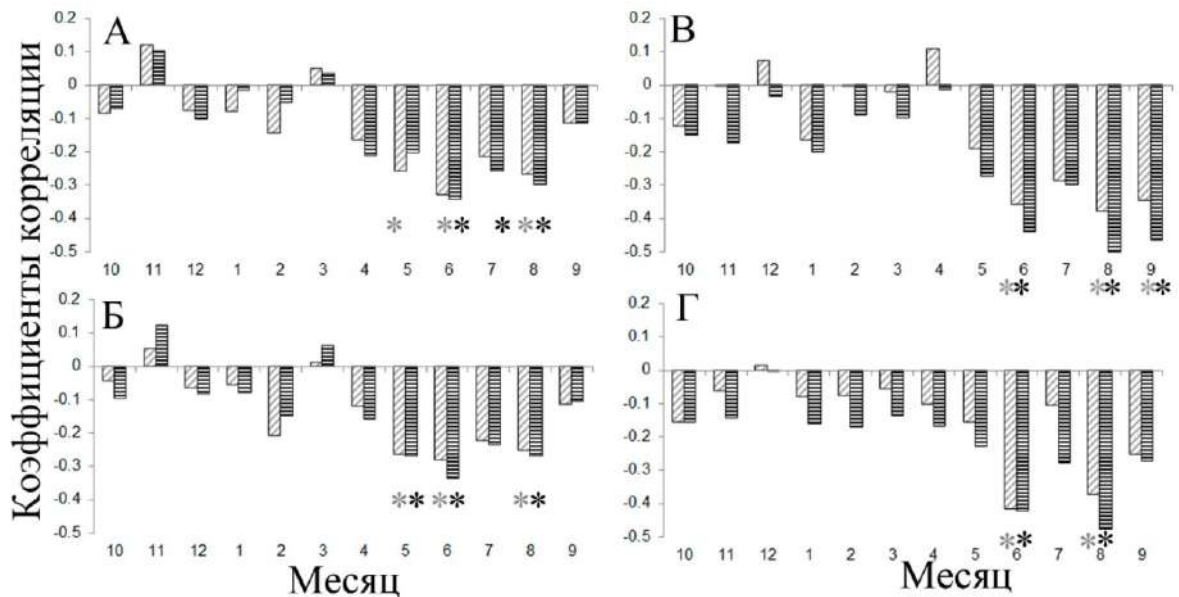
Серая линия – данные по станции Усть-Уса, черная линия – данные по станции Печора

Рисунок 7.32 – Ход температуры почвы на глубине 80 см

Исследования ширины годичных колец образцов сосны, использованных в данной работе, показали, что хронологии из контрастных по условиям увлажнения местообитаний

не различаются по отклику на температуру. В хронологиях по максимальной плотности древесины были найдены небольшие различия в связях с температурой [Can microsite..., 2016; Climate regimes..., 2018].

Для понимания особенностей сигнала температуры почвы в хронологиях светлых колец в стволах хвойных деревьев проведено сравнение с коэффициентами корреляции по температуре воздуха за период 1950-2013 гг. Статистически достоверные коэффициенты корреляции с температурой июня и августа выявлены во всех хронологиях светлых годовых колец у сосны, произрастающей в северных притундровых лесах. С другими месяцами вегетационного периода корреляции с температурой воздуха отмечены не на всех местообитаниях. Например, в расположенных южнее лесах северной тайги выявлены связи с температурой воздуха мая. На сухих местообитаниях, кроме связей с температурой воздуха июня и августа, выявлен сигнал температуры воздуха мая, как на расположенных южнее местообитаниях, а на влажных дополнительно отмечены связи температурой воздуха июля (Рисунок 7.33 А, Б).



А, Б – температура воздуха, В, Г – температура почвы; А, В – притундровые леса, Б, Г – северные леса. Серые столбики – сухие местообитания, черные столбики – влажные местообитания. Значимые коэффициенты корреляции отмечены «\*»,  $p$ -level < 0,05

Рисунок 7.33 – Связь между температурой воздуха, почвы и хронологиями светлых годовых колец сосны на сухих и влажных местообитаниях

С температурой почвы у хронологий деревьев, произрастающих в притундровых лесах, получены тесные связи с июнем, августом и сентябрем, как на сухих, так и на влажных местообитаниях. В лесах северной тайги, расположенных южнее, связи с

температурой почвы выявлены с меньшим количеством месяцев, по сравнению со связями с температурой воздуха, а именно с температурой почвы июня и августа. Коэффициенты корреляции, так же как и с температурой воздуха, отрицательные (Рисунок 7.33 В, Г).

Связи с температурой почвы теснее на влажных местообитаниях, но достоверных различий в отклике между хронологиями на влажных и сухих местообитаниях не обнаружено. Интересно отметить продолженное во времени влияние температуры почвы на формирование светлых колец в древесине ствола сосны в конце вегетационного сезона. Возможно, медленное охлаждение почвы позволяет годичным кольцам сосны использовать тепло, находящееся в почве для завершения процессов формирования поздней древесины в условиях короткого вегетационного сезона притундровых лесов и существующего дефицита температуры в течение вегетации.

Наличие более тесных связей с температурой почвы, по сравнению с температурой воздуха, указывает, что температура почвы влияет на процессы биосинтеза, протекающие в стволе дерева. На холодных почвах снижена активность микроорганизмов, доступность азота и плодородие почв, а содержание углерода повышено [Soil warming..., 2011]. Уменьшение скорости поступления воды и питательных веществ в холодные вегетационные сезоны из-за слабого прогрева почвы существенно влияет на созревание трахеид поздней древесины, запасание углерода в древесных тканях деревьев и ведет к увеличению количества светлых колец.

#### 7.4.1.2 Влажность почвы

Влияние влажности почвы на формирование светлых колец у сосны частично было отмечено в главе 4. В высоких широтах сухие почвы характеризуются хорошим прогревом, рыхлой гранулометрической структурой, доступностью минерального питания и повышенной микробной активностью. Сосна, формируя мощную корневую систему, слабо зависит от влажности условий произрастания, но все-таки зависит, так как на сухих местообитаниях на северном пределе распространения морфометрические характеристики деревьев, таких как толщина и высота ствола, существенно больше, чем на влажных. Благоприятные условия произрастания на сухих местообитаниях ведут к увеличению скорости роста, выражающейся в увеличении ширины годичного кольца и уменьшению доли выпадающих колец (Таблица 7.8).

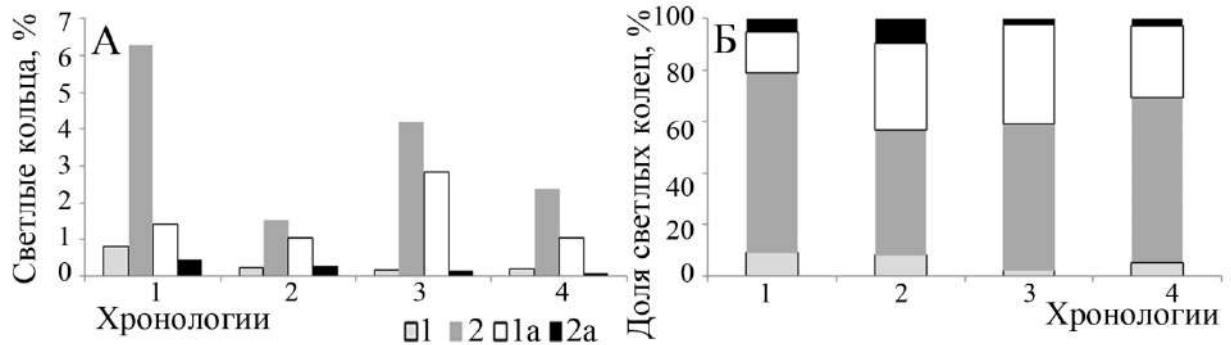
Хронологии светлых годичных колец сосны из контрастных по влажности почвы условий произрастания отличаются по количеству выявленных светлых колец и вариациями их анатомического строения. На сухих местообитаниях формируется в два раза больше светлых колец (около 10% от общего числа колец), чем на влажных (около

5%). Это соотношение прослеживается во всех типах строения светлых колец (Рисунок 7.34). Преобладающим вариантом структуры светлых колец является тип 2, с широкой, но незрелой зоной поздней древесины. На более южных местообитаниях широко распространенным на сухих местообитаниях становится подтип 1а – с тонкой зоной поздней древесины, имеющей зрелые толстостенные трахеиды.

Таблица 7.8 – Морфометрические характеристики деревьев, произрастающих в контрастных по влажности почвы местообитаниях

№ точки	Диаметр на высоте груди, см	Высота ствола, м	Доля выпавших колец, %	Средняя ширина, мм ± станд. откл.
1	37,7±4,2***	17,3±1,4***	0	1,1±0,50***
2	26,0±4,2***	11,6±1,1***	2,65	0,54±0,34***
3	34,8±5,1***	15,4±1,5***	0,026	0,94±0,43*
4	26,5±4,8***	13,7±1,2***	0,058	0,73±0,45*

Примечание – 1, 3 сухие, 2, 4 – влажные местообитания; «\*» –  $p$ -level < 0,05; «\*\*\*» –  $p$ -level < 0,001



А – количество светлых колец; Б – их нормированное количество. 1, 2, 1а, 2а – типы светлых колец. 1, 3 – сухие и 2, 4 – влажные местообитания

Рисунок 7.34 – Количество основных типов светлых колец в годичных кольцах сосны, произрастающей на контрастных по режиму увлажнения местообитаниях

Высокая частота формирования светлых колец отмечена в сухих местообитаниях, по сравнению с влажными: 23% и 15% на северной точке и 27% и 20% на южной точке соответственно. Высокая скорость радиального прироста способствует увеличению

чувствительности деревьев к неблагоприятным воздействиям и увеличению числа лет со светлыми кольцами.

Сравнение хронологий позволяет выделить годы с повсеместным формированием светлых колец на территории Печорской низменности в древесине сосны. Тем не менее, для контрастных условий произрастания также существуют группы лет, когда светлые кольца образуются только на сухих (1792, 1801, 1806, 1817, 1818, 1837, 1842, 1855, 1856, 1865, 1871, 1899, 1929, 1933, 1939, 1955, 1968, 1975, 2006 гг.) или только на влажных (1810, 1944, 1949 гг.) местообитаниях (Таблица Л.1. Приложения).

Различия в климатическом сигнале между северной и южной точками обусловлены более ранним началом вегетации и более благоприятным вегетационным сезоном на южной точке по сравнению с северной. По данным метеостанции Усть-Уса многолетний переход средней температуры воздуха выше 4°C наблюдается в среднем 23 мая, по данным станции Печора – 16 мая. Кроме того, на северной точке сухие местообитания прогреваются быстрее, следовательно, вегетационный период начинается несколько раньше, чем во влажных местообитаниях. Это видно по сходству температурного сигнала в хронологии с сухого местообитания в притундровых лесах в хронологиях с южной точки.

Для понимания особенностей хода температуры вегетационного периода, ведущего к различному формированию светлых колец в сухих и влажных местообитаниях, был проанализирован сезонный ход температуры на примере станции Усть-Уса и хронологий 1 и 2. Из рисунка 7.35 следует, что начало вегетационного периода в годы со светлыми кольцами задерживается на несколько дней в сухих и влажных местообитаниях по сравнению со средними многолетними данными. Однако во влажных местообитаниях запаздывание начала вегетации длится несколько дольше (около 10 дней), и в мае сосна во влажных местообитаниях часто не начинает формирование годичного слоя прироста. Этим можно объяснить, почему во влажных местообитаниях на северной точке не выявлено связей с температурой мая: начало вегетационного периода здесь задерживается до первой декады июня.

Второе существенное различие между годами, когда светлые кольца формируются у сосны, произрастающей либо только на сухих, либо только во влажных местообитаниях, отмечено в ходе температуры первой декады августа. В годы со светлыми кольцами на сухих местообитаниях температура августа существенно понижается на срок 10-14 дней. А в годы со светлыми кольцами у сосны, произрастающей во влажных местообитаниях, этот период остается теплым и совпадает со средними многолетними значениями (Рисунок 7.35).



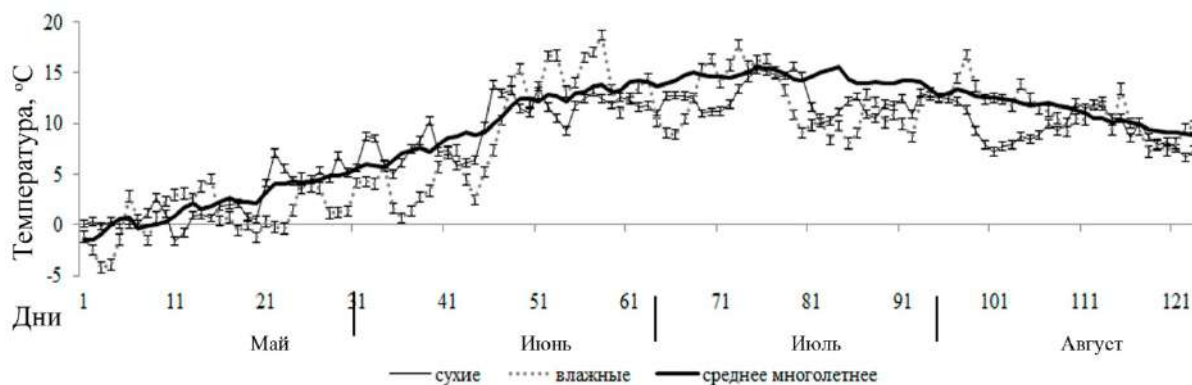


Рисунок 7.35 – Динамика температуры воздуха в годы, когда формируются светлые годичные кольца в древесине сосны только в сухих местообитаниях на территории Печорской низменности или только во влажных местообитаниях по сравнению со средними многолетними значениями, данные по станции Усть-Уса

Таким образом, в годы со светлыми кольцами сосны, произрастающей в сухом местообитании, наблюдается небольшая задержка начала вегетационного периода, по сравнению со средними многолетними значениями. В течение вегетационного периода выделяется либо два холодных периода – в июле и августе, продолжительностью около 10 дней каждый, либо существует один продолжительный теплый период, наступивший поздно – с середины июля до середины августа.

Светлые кольца, формирующиеся только во влажных местообитаниях и отсутствующие на сухих, характеризуются поздним началом вегетации, и одним продолжительным холодным периодом (около 14 дней) в июле. В августе условия созревания клеток поздней древесины благоприятные.

В контрастных режиме увлажнения местообитаниями в притудровых лесах отмечены различия в температурном сигнале в хронологиях светлых колец. Они обусловлены медленным прогревом почвы, за счет большей теплоемкости влажных почв по сравнению с сухими. В результате задерживается начало вегетационного сезона, и на формирование светлых колец оказывает температура июля. В конце вегетационного периода влажная почва отдает тепло медленнее, позволяя деревьям завершить процессы формирования клеточной стенки трахеид поздней древесины.

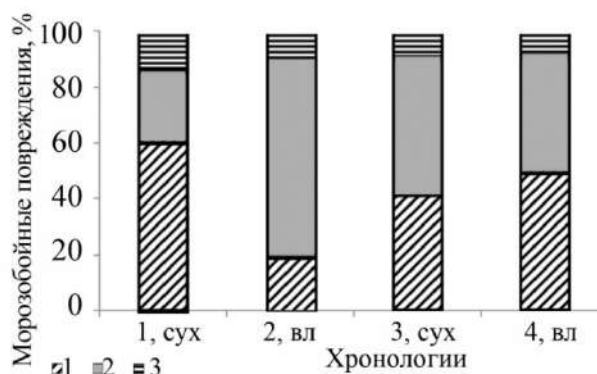
#### 7.4.2 Морозобойные повреждения

Как было показано ранее, хронологии по ширине годичного кольца, построенные для контрастных по условиям увлажнения местообитаний, не различаются по отклику на

температуру, а хронологии по максимальной плотности и по светлым кольцам имеют различия в температурном сигнале. Морозобойные повреждения сравнивать во временном аспекте достаточно сложно, так как они формируются в первых 30-40 годичных кольцах, а календарные периоды их формирования на разных местообитаниях часто не совпадают [Гурская, 2014, 2021]. Поэтому было проведено сравнение между местообитаниями с контрастным режимом увлажнения по максимально удаленному от сердцевины кольцу, а также по количеству лет с морозобойными повреждениями годичных колец сосны.

На территории Печорской низменности в образцах сосны выявлены морозобойные повреждения как в сухих, так и во влажных местообитаниях. В притундровых лесах (хронологии 1, 2) максимально удаленное от сердцевины ствола повреждение было выявлено в 54 кольце в сухом местообитании и в 44 на влажном. Однако 90% морозобойных повреждений прекращает свое формирование здесь в первых 30 кольцах. Количество морозобойных колец в сухом местообитании больше, чем на влажном (3,2 % и 2,5 % от общего числа чувствительных к заморозкам колец соответственно). Число лет, когда формируются морозобойные повреждения в кольцах, также больше в сухом местообитании (14 и 3 лет соответственно). Большинство повреждений локализуется в ранней древесине, но на сухом местообитании повреждения можно выявить и в поздней древесине. В сухом местообитании в притундровых лесах часто встречаются повреждения слабой степени интенсивности. Во влажном местообитании больше повреждений средней степени интенсивности (Рисунок 7.36).

В северных лесах (хронологии 3 и 4) чувствительность годичных колец к заморозкам прекращается в 59 кольце в сухом местообитании и в 41 во влажном, а первые 30 колец являются наиболее чувствительными. От общего числа чувствительных к заморозке колец морозобойные кольца составили всего 4% в сухом местообитании и 9% во влажном, а количество лет с повреждениями составляет 8 и 20 соответственно. Большинство повреждений локализуется в самом начале ранней древесины и частично в поздней у деревьев, произрастающих в обоих местообитаниях. Массовые повреждения встречаются чаще на влажном местообитании, чем на сухом. (Таблица Л.2. Приложения). Соотношение степеней интенсивности не отличается между сухими и влажными местообитаниями в северных лесах (Рисунок 7.36).



1, 2, 3 – степени интенсивности морозобойных повреждений. 1–4 – номера хронологий.

Рисунок 7.36 – Соотношение морозобойных повреждений разной степени интенсивности в контрастных по режиму увлажнения местообитаниях

В притундровых лесах наиболее массовые повреждения выявлены в 1920 г. в сухом местообитании. Следовательно, в этот год наблюдался сильный заморозок. Общим между сухим и сырым местообитаниями оказался 1773 год. Можно заключить, что в этот год заморозки были повсеместно. Следует заметить, что в другие годы общих лет с морозобойными повреждениями колец не было выявлено, поэтому сложно сказать, почему не были найдены совпадения лет по морозобойным повреждениям в разных местообитаниях.

В северных лесах лет с массовым формированием морозобойных повреждений значительно больше. Во влажном местообитании повреждено более 50% деревьев в 1851, 1855, 1857, 1892 и 1920 годах. Положение повреждения в начале слоя прироста указывает на сильные заморозки в начале вегетационного периода. Одновременно в условиях сухих и влажных местообитаний повреждения формируются в 1809, 1855, 1862, 1892 годах.

Общим годом на территории Печорской низменности оказался 1920 г., когда массовое формирование повреждений было выявлено на обширной территории (более 100 км между точками).

Таким образом, на контрастных по режиму увлажнения местообитаниях отмечены различия в распределении морозобойных повреждений. В притундровых лесах наиболее часто формируются повреждения у сосны, произрастающей в сухих местообитаниях: в годичных кольцах фиксируются как поздние весенние заморозки, так и ранние осенние; деревья остаются чувствительными достаточно долгое время. Деревья, произрастающие во влажных местообитаниях, несмотря на их пониженное положение в рельефе, имеют мало морозобойных повреждений. Это связано, как было уже показано для северной лесотундры, с более медленным разрушением снежного покрова, более поздним

наступлением вегетационного сезона, более медленным ростом годовичного кольца, по сравнению с сухими местообитаниями. В результате, деревья меньше повреждаются заморозками. Эта гипотеза также подтверждается более тесными связями максимальной плотности годовичного кольца и хронологий светлых колец сосны, произрастающей во влажных местообитаниях, с температурой по сравнению с годовичными параметрами сосны с сухих местообитаний [Can microsite..., 2016; Climate regimes..., 2018], что указывает на дополнительное влияние факторов внешней среды, усиленное влажностью почвы. Застой холодного воздуха в микропонижениях рельефа ведет к увеличению числа выпадающих колец, как было показано в главе 4. Таким образом, влажные местообитания в притундровых лесах характеризуются наиболее суровыми условиями для роста сосны.

В северных лесах, расположенных на 100 км южнее притундровых, наблюдается противоположная картина: в сухих местообитаниях морозобойных повреждений колец сосны формируется меньше, чем во влажных. Количество и распределение морозобойных повреждений у деревьев, произрастающих во влажных местообитаниях северных лесов, больше соответствует количеству и распределению, выявленному в сухих местообитаниях в притундровых лесах. Это связано с тем, что влажные местообитания расположены в микропонижениях рельефа, куда происходит сток и застой холодного воздуха, что ведет к экстремальному понижению температуры в ночные часы и увеличению количества морозобойных повреждений. В сухих местообитаниях, которые обычно расположены на микроповышениях рельефа, хорошо дренированных плакорах, холмах, ярах и т.д. происходит отток холодного воздуха в микропонижения рельефа, что предохраняет формирующееся годовичное кольцо от повреждений заморозками [Gurskaya et al., 2018].

## **7.5 Гидрологические факторы**

### **7.5.1 Светлые кольца**

В Западной Сибири на формирование климатического режима влияет сток Оби [Агафонов, Мазепа, 2001]. Известно, что радиальный прирост хвойных деревьев, произрастающих в пойме, Оби имеет более сложный температурный сигнал, выявляемый в ширине годовичного кольца по сравнению с деревьями, произрастающими в лесу на удалении от основного русла р. Оби. На удалении от русла в хронологиях по ширине годовичного кольца у лиственницы, ели и кедра отмечены корреляционные связи с температурой июня-июля, а в непосредственной близости от поймы у всех видов выявлен сигнал октября предшествующего года и июня текущего [Агафонов, Гурская, 2010; Temperature reconstruction..., 2012]. Это связано с тем, что крупные водные объекты

вливают как на общий метеорологический режим, так и на отдельные элементы климата (температуру) над акваторией поймы и сопредельных территорий [Дьяконов, 1975]. С мая по октябрь температура воды в Оби выше в среднем на 1,3 – 2,9°C, наиболее сильный тепляющий эффект наблюдается во второй половине вегетации, когда температура воды выше температуры воздуха до 4,2°C [Агафонов, Гурская, 2010; Агафонов, 2011].

Сравнение хронологий светлых колец №№ 11, 12, 13, 14, 15, 16 у хвойных, произрастающих в пойме реки Оби и на удалении 5 км проведено за временной период составляет 1850-2000 гг. Светлые кольца у лиственницы массово формируются у деревьев, произрастающих вблизи русла реки Оби, по сравнению с деревьями, стоящими на удалении от русла реки. У лиственницы, произрастающей на удалении от реки Оби, со светлыми кольцами отмечены только 1862 и 1872 гг. Светлые кольца у ели и кедра, произрастающих на удалении от русла реки, массово формируются в период 1850-1930 гг. а в непосредственной близости от реки – на протяжении всего рассматриваемого периода (Рисунок 7.37). Редкое формирование светлых колец у хвойных деревьев в районе исследования было отмечено ранее [Gurskaya, 2007]. Погодно-климатические условия, способствующие формированию светлых колец, чаще наблюдаются в припойменных местообитаниях произрастания, а не на удалении от реки.

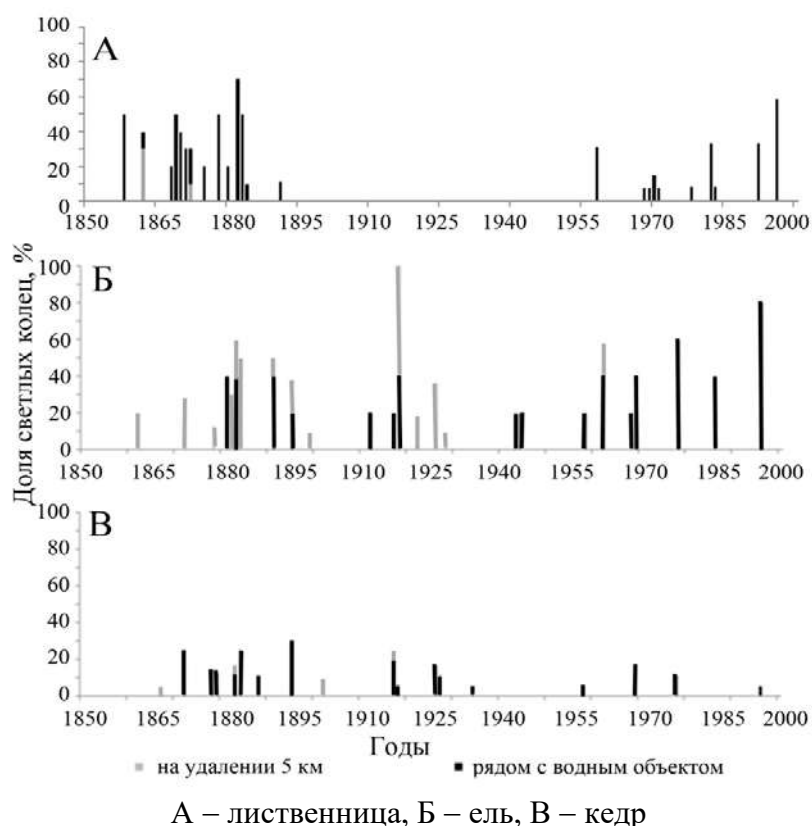
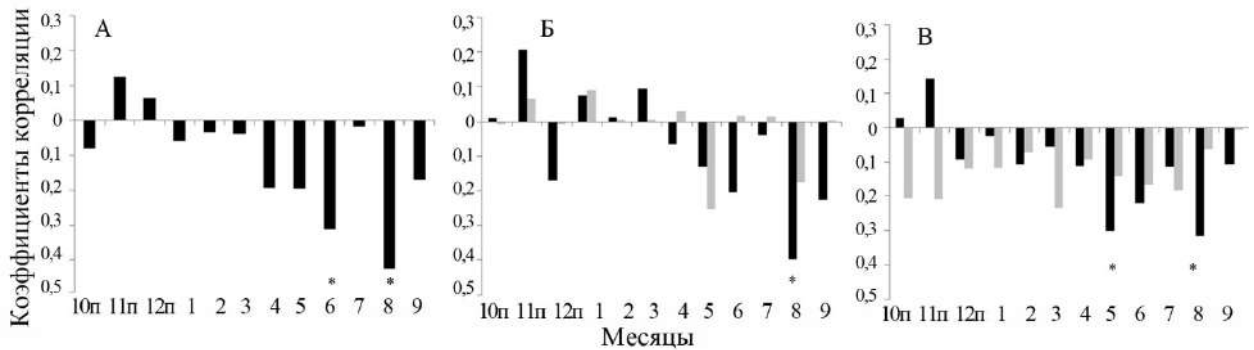


Рисунок 7.37 – Хронологии светлых колец хвойных деревьев, произрастающих в непосредственной близости от берега р. Оби и в 5 км от реки

Выявленные закономерности формирования светлых колец связаны с трансформацией температуры воздуха стоком р. Оби, который наблюдается в июне, июле и августе. Август является основным месяцем, влияющим на формирование светлых колец у хвойных деревьев, произрастающих в непосредственной близости у русла реки (Рисунок 7.38). Несмотря на обогревающий эффект воды, в годы с холодным августом увеличивается количество светлых колец. С температурой воздуха хронологии светлых колец, полученные на удалении от реки, не имеют статистически достоверных связей.



А – лиственница, Б – ель, В – кедр; черные столбики – хронологии рядом с водным объектом, серые столбики – на удалении 5 км; «\*» –  $p\text{-level} < 0,05$

Рисунок 7.38 – Влияние температурой воздуха на формирование светлых колец в зависимости от близости крупного водного объекта

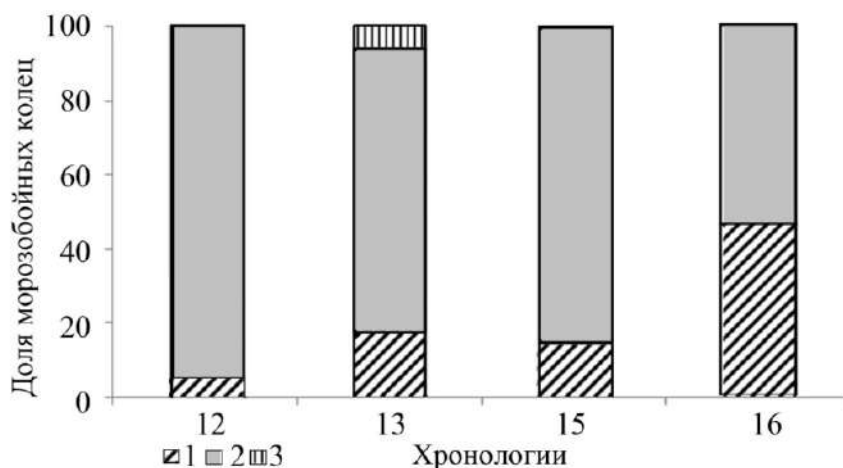
### 7.5.2 Морозобойные кольца

Оценка влияния реки Оби на формирование морозобойных колец за период 1700-2000 гг. проведена на примере хронологий 11, 12, 13, 14, 15, 16. Морозобойные повреждения были найдены у ели и кедра на обеих сравниваемых точках. У кедра выявлено больше повреждений, чем у ели. Большинство повреждений локализовано в зоне ранней древесины, чаще всего в самом начале слоя прироста, за исключением 1748 года, когда повреждение сформировалось в поздней древесине. В образцах лиственницы повреждения не выявлены.

Общими для всех хронологий являются морозобойные кольца, сформировавшиеся в 1920 г. Этот же год был отмечен на территории Печорской низменности. Морозобойное повреждение находится в самом начале слоя прироста, вне зависимости места произрастания деревьев. Это указывает, на заморозок в этот год в самом начале периода вегетации, сразу же после весенней активации камбиальных клеток. Следовательно, 1920

г. характеризовался экстремальными условиями, сопровождающимися неблагоприятными явлениями в виде заморозков в начале вегетации на обширной территории.

По степени интенсивности наиболее распространенным типом морозобойных повреждений является средняя степень без слоя погибших клеток. Однако на лесной точке преобладают морозобойные повреждения более сильных степеней интенсивности, а вблизи реки более слабые степени повреждений становятся более частыми (Рисунок 7.39).



1, 2, 3 – степени морозобойных повреждений; 12,13 – хронологии на удалении от реки  
15,16 – вблизи реки

Рисунок 7.39 – Соотношение морозобойных повреждений разной степени интенсивности

Формирование морозобойных повреждений зависит от возраста деревьев. На точке, расположенной на удалении от реки максимально удаленное годичное кольцо с морозобойным повреждением у кедра – восьмидесятое, а у ели соответственно 67. У деревьев, произрастающих в непосредственной близости от русла р. Оби, максимальный возраст чувствительности составил 43 года у кедра, а для ели – 44 года, т.е. поврежденные деревья были значительно моложе. Кроме этого, для выявления точки с наиболее сильными заморозками и соответственно наиболее сильным повреждающим воздействием на деревья необходимо рассчитать долю поврежденных деревьев.

На точке, расположенной на расстоянии от р. Оби, в пределах указанного возраста чувствительности было выбрано четыре кедра возрастом до 80 лет и семь елей в возрасте до 67 лет к 1920 г. Морозобойные повреждения в этот год были выявлены у трех и семи деревьев соответственно. Таким образом, у деревьев, произрастающих на удалении от русла реки, повреждено в 1920 году 75% кедра и 100% ели. У деревьев, произрастающих вблизи р. Обь, было выбрано семь моделей кедра и пять моделей ели, которые были не

старше 80 и 67 лет в 1920 году. Поврежденных в 1920 г. деревьев оказалось меньше, а именно четыре кедра и три ели, что в процентном отношении составило 57 и 60%, соответственно (Таблица 7.9).

Таблица 7.9 – Частота проявления морозобойных повреждений кедра и ели на точках 12, 13, 15, 16

Хронология/ Год	12Е	13К	15Е	16К	Хронология/ Год	12Е	13К	15Е	16К
1708	X	+	X	X	1859	+	X	X	X
1722	X	+	X	X	1863	+	X	X	X
1729	X	+	X	X	1868		X	X	+
1734	X	+	X	X	1876	+		X	
1735	X	+	X	X	1894		+	X	
1738	X	+	X	X	1898	+		X	
1741	X	+	X	X	1901	+		X	+
1748	X	+	X	X	1907		+	X	
1768	X	+	X	X	1910	+			+
1773	X	+	X	X	1912	+			+
1779	X	+	X	X	1917		+		
1780	X	+	X	X	1920	+	+	+	+
1803	X	+	X	X	1927			+	+

Примечание – «X» исключенные из анализа годы из-за отсутствия чувствительных колец. «+» наличие морозобойных повреждений

Трансформация температурного режима, обусловленная стоком р. Оби, влияет на частоту формирования морозобойных повреждений годичных колец [Агафонов, Гурская, 2010; Agafonov, Gurskaya, 2013]. У деревьев, произрастающих вдали от р. Оби, выявлено увеличение возраста чувствительности к влиянию низких температур, количества повреждённых деревьев и более сильная степень интенсивности повреждения. Это связано с увеличением частоты и силы заморозков на удаленной от реки точке. Вблизи реки заморозки менее часты и не так сильны по сравнению с удаленными от берега местообитаниями из-за влияния речного стока, который уменьшает суточную амплитуду температуры воздуха.



## 7.6 Прочие факторы: крупные извержения вулканов

### 7.6.1 Светлые кольца

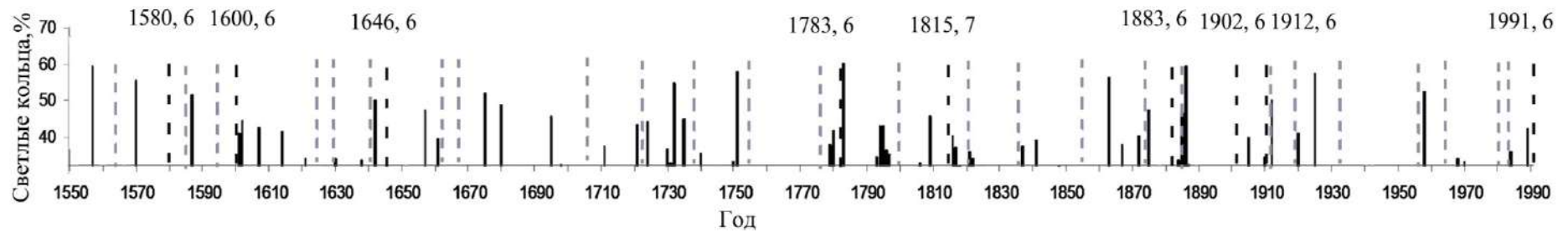
Вулканические извержения относятся к катастрофическим геологическим природным событиям, когда в атмосферу выбрасывается огромное количество вулканического материала (крупные обломки тефры, пыль, газы, аэрозоли), которое оценивается шкалой VEI. Согласно этой шкале за период 1550-1992 гг. было одно извержение с VEI=7 (Тамбора, 1815) и семь извержений с VEI=6 (Билли Митчелл, 1580; Уайнапутина 1600; Лонг-Айленд 1646+/-12лет; Кракатау, 1883; Санта Мария, 1902; Новарупта, 1912 и извержение Пинатубо, 1991) [Siebert et al., 2010] (Таблица М.1 Приложения).

В эту же группу нами здесь добавлено извержение вулкана Лаки (Гримсвётн) в 1783 г. В базе данных [Сайт [volcano.si.edu](http://volcano.si.edu)] это извержение классифицировано VEI=4. Современные оценки последствий извержения позволяют классифицировать его как самое крупное лавовое извержение последнего тысячелетия. Выброс продуктов извержения составил  $15 \text{ км}^3$ , что соответствует VEI=6 [Thordarson, Self, 2003; Thordarson, Larsen, 2007]. Год извержения Пинатубо в работе представлен небольшим количеством местообитаний, так как большинство хронологий заканчивалось 1991 г.

За рассматриваемый период времени извержений с VEI=5 выявлено 23, с сомнительной оценкой 5(?) еще три извержения, а с VEI=4 и 4+ найдено 117 случаев. Извержения, имеющие сомнительные оценки VEI=4(?) были исключены из анализа.

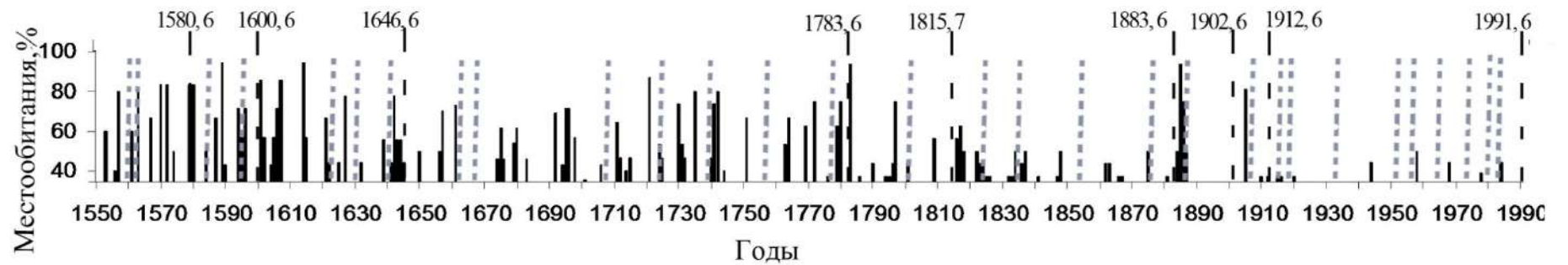
В анализ были взяты два типа хронологий: массовая (1) и пространственная (2) (Рисунок 7.40 и 7.41 соответственно), полученные на основе точечных хронологий светлых колец деревьев, произрастающих на северном профиле в Сибирской Субарктике (Глава 6. Рисунок 6.1, 6.2, заливка серым).

Массовая хронология представляет собой обобщенную хронологию массового формирования светлых колец на северном профиле, куда входят годы с количеством светлых колец выше средних значений на одно стандартное отклонение ( $\bar{x} \pm 1\sigma$ ). Выбор только северного профиля обусловлен следующими причинами. Здесь в образцах выявлено наибольшее количество светлых колец, а в точечных хронологиях светлых колец отмечены более высокие коэффициенты корреляции с температурой воздуха по сравнению с южным профилем.



Черные столбцы – хронология светлых колец. Годы крупных извержений вулканов отмечены пунктирным столбиком (VEI=6 и 7 – черным, VEI =5 – серым). Приведены подписи извержений с VEI=6 и 7

Рисунок 7.40 – Обобщенная хронология по массовому формированию светлых колец



Черные столбцы – хронология светлых колец. Годы крупных извержений вулканов отмечены пунктирным столбиком (VEI=6 и 7 – черным цветом, VEI =5 – серым). Извержения с VEI=6 и 7 подписаны

Рисунок 7.41 – Обобщенная хронология по пространственному формированию светлых колец

## 7.6.1.1 Массовое формирование светлых колец

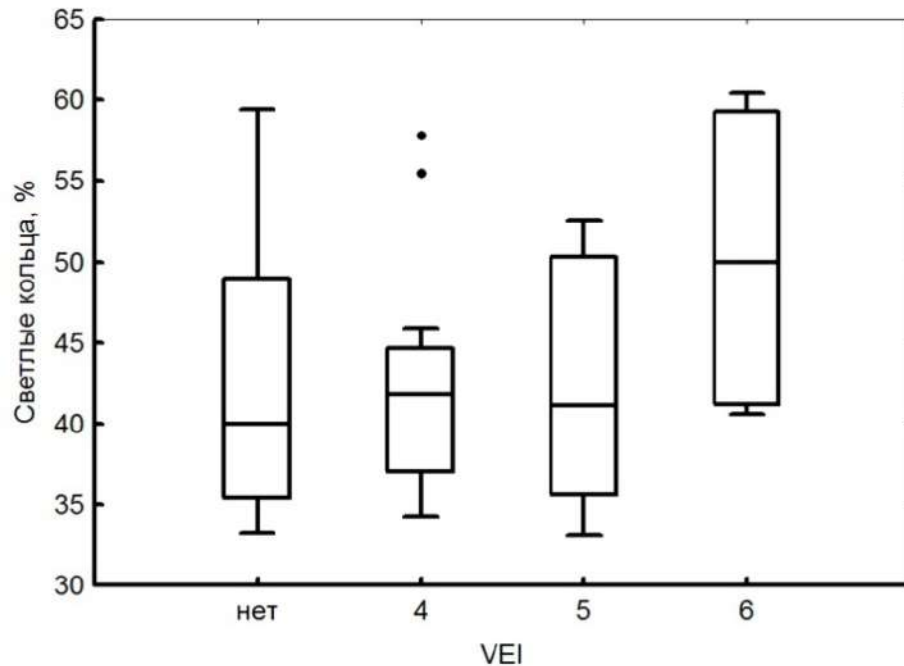
В обобщенной хронологии массового формирования светлых колец по всей Сибирской Субарктике хорошо видно, что светлые кольца формируются почти каждый год на той или иной точке. Однако существуют годы, когда было выявлено небольшое количество светлых колец (10%) и, наоборот, отмечены годы с количеством светлых колец больше среднего значения более чем на одно стандартное отклонение. За период 1550-1992 выделено 59 лет (около 13%) таких лет. Таким образом, лет с массовым образованием светлых колец отмечено больше, чем количество лет с извержениями вулканов с  $VEI \geq 5$  (34 года), но меньше, чем суммарное количество всех лет с  $VEI \geq 4$ . В обобщенную хронологию массового формирования светлых колец вошли практически все годы, следующие после извержений с  $VEI=6$ , кроме 1646 и 1902 гг. Следует отметить, что часто массовое формирование светлых колец отмечалось в годы, когда крупных извержений вулканов не зарегистрировано (Рисунок 7.41).

Сравнение данных проведено методами непараметрической статистики, так как выборка лет с крупными вулканическими извержениями мала. Годы с  $VEI=7$  и 6 были объединены в одну группу, так как извержение с индексом равным 7 было отмечено один раз. В анализ включены данные по количеству светлых колец, образовавшихся в течение 1-3 лет после извержения. Этот выбор обусловлен тем, что формирование светлых колец происходит иногда не сразу после извержения, а через 1-2 года [Light rings..., 1986].

Сравнение групп по массовому формированию светлых колец объединенных по  $VEI$  показало, что максимальные значения количества светлых колец в обобщенной хронологии закономерно уменьшаются с уменьшением индекса эксплозивности с 6 до 5, но в дальнейшем, между группами по  $VEI$  4 и 5 никаких достоверных различий в количестве светлых колец не было выявлено. Минимальные значения больше у группы лет с  $VEI=6$  и 7, следовательно, после извержения вулканов светлые кольца выявляются у более 40% колец, максимальные значения достигают 65%, значения медианы близки к среднему и составляют 50% светлых колец от общего числа колец для отдельно взятого года. У остальных групп минимальное значение количества светлых колец, скорее всего, лимитировано использованным в работе подходом – исключением из выборки тех лет, когда количество светлых колец меньше, чем среднее значение плюс одно стандартное отклонение. Максимальное количество светлых колец в годы после извержений с  $VEI=5$  несколько меньше, чем в годы с  $VEI=6$  и 7 (около 50%).

Медианные значения количества светлых колец в годы с  $VEI=4$  или в годы без предшествующих извержений характеризуются таким же количеством светлых колец, как и с  $VEI=5$ . Тем не менее, количество светлых колец в годы с  $VEI=4$  имеет два выброса.

Один из них – это 1570 г. (извержения вулкана Каямбе) и 1751г. (длительное извержение вулкана Тааль на Филиппинах, начавшееся в 1749 г., и извержение стратовулкана Ксудач на Камчатке в 1750 г.) (Таблица М.2 Приложения). Если исключить эти два года из анализа, то результаты как U-теста так и Н-критерия показывают существенные статистические различия о медиане групп лет с VEI=6 и VEI=4. Между другими группами различия при условии исключения этих двух лет по количеству светлых колец в древесине лиственницы не выявлены (Рисунок 7.42).



Линия – медиана, прямоугольник – отклонение 25-75%, отрезки – минимум-максимум без учета выбросов, точки – выбросы более чем на одно стандартное отклонение. «Нет» – отсутствие данных о крупных извержениях в предшествующие пять лет

Рисунок 7.42 –Массовое формирование светлых колец в зависимости от VEI

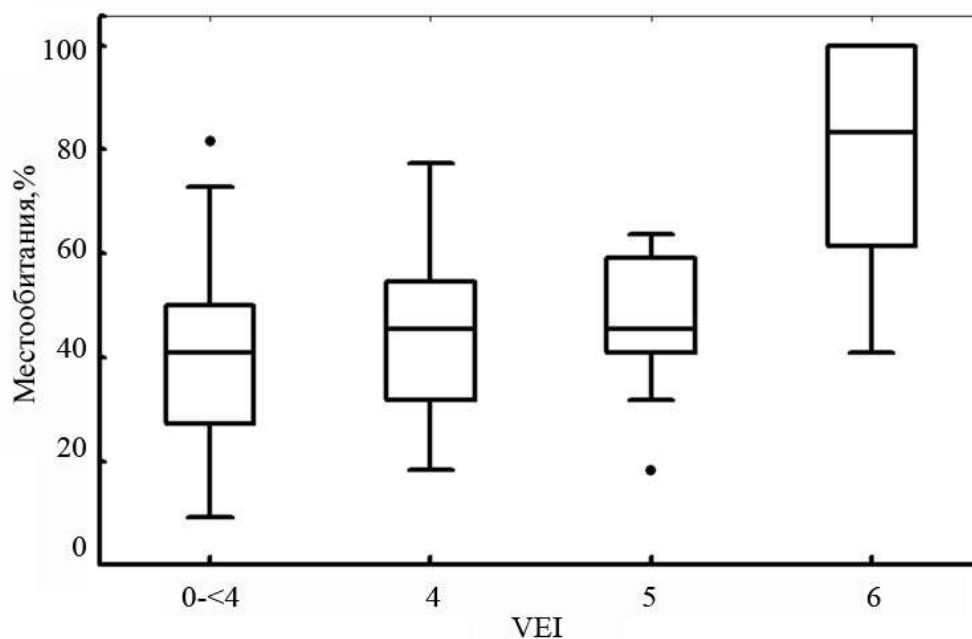
Кроме этого, выделяется большая группа лет со светлыми кольцами, когда в предшествующие пять лет не было зарегистрировано ни одного извержения вулканов с  $VEI \geq 4$ . В эти годы массовое формирование светлых колец сопоставимо по количеству с группой VEI=6 (более 55% светлых колец от выборки колец), а медианные значения сопоставимы с группой VEI=4 [Гурская, 2017].

## 7.6.1.2 Пространственное формирование светлых колец

Количество лет, когда светлые кольца формировались в один и тот же год более чем на 50% точек, составило 82, что в целом составляет 18% от общего количества лет в древесно-кольцевой хронологии. В пространственной хронологии по светлым кольцам найдены годы, в которые светлые кольца проявились на всех точках. Это: 1572, 1579, 1589, 1601, 1607, 1614, 1721, 1783, 1885 и 1992. Из них четыре года следуют в течение года-двух после извержений с VEI=6 (1601, 1783, 1885, 1992), один год – после извержения с VEI=5 и четыре года после с VEI=4 или 4+. Самое крупное извержение вулкана Тамбора (VEI=7) проявилось на относительно небольшом количестве точек (62% от общего числа). Единственный год с массовым формированием светлых колец на всех точках, который не подтвержден никаким извержением в предыдущие три года, это 1589. Все эти годы характеризуются также массовым формированием светлых колец в древесине лиственницы на изученных точках (более 40% годовичных колец со светлыми кольцами от общего числа колец).

Массовое формирование светлых колец как на отдельно взятых точках, так и по всей территории сибирской лесотундры, происходит в одни и те же годы (выявлено 40 общих лет). Коэффициент корреляции ( $r$ ) между рядами по календарным годам на основе двух использованных хронологий (хронология на основе массового формирования светлых колец и пространственная хронология светлых колец), составил 0,98. Годы с максимальным количеством светлых колец на отдельно взятых точках часто совпадали с годами, когда светлые кольца у лиственницы наиболее широко распространены по Сибирской Субарктики.

По результатам попарного сравнения независимых групп U-тестом Манна–Уитни получены различия по распространенности светлых колец и VEI. В случае VEI=6 и выше светлые кольца выявлены на большой территории (от 40 до 100% местообитаний зарегистрировали извержение), что существенно больше, чем в годы с VEI<6 и в годы без предшествующих крупных извержений. Различий в распространении светлых колец сгруппированных на основе VEI=4 и 5 не выявлено. Использование H-критерия Крускала–Уоллиса показало, что после извержений с VEI=6 количество местообитаний в сибирской лесотундре, где наблюдались условия, ведущие к формированию светлых колец в лиственнице, существенно больше, чем в годы с менее сильными извержениями (Рисунок 7.43).



Линия – медиана, прямоугольник – отклонение 25-75%, отрезки – минимум-максимум без учета выбросов, точки – выбросы более чем на одно стандартное отклонение от среднего. «0-,4» – слабые извержения с VEI <4

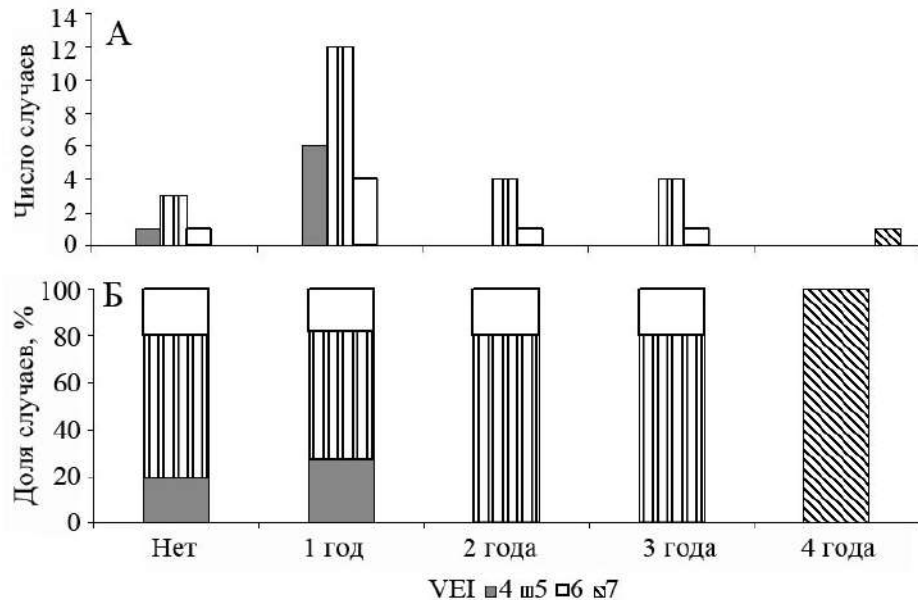
Рисунок 7.43 – Пространственное распределение светлых колец по сибирской лесотундре в зависимости от VEI

### 7.6.1.3 Длительность периода формирования светлых колец после крупных извержений

Исходя из полученных хронологий, была проанализирована длительность эффекта эксплозивных извержений на формирование светлых колец, а именно, проведено сравнение количества лет, которые следуют непосредственно за извержением, и в которые образуются светлые кольца годичных колец лиственницы. После извержения вулкана Тамбора (VEI=7) светлые кольца массово формировались в течение четырех последующих лет (1816–1818 гг.). Возможно, такой долговременный эффект может быть обусловлен и дополнительным охлаждающим эффектом извержения вулкана Колима в 1818 г. (Рисунок 7.44).

После извержений с VEI=6 светлые кольца в древесине лиственницы формировались в период от одного до трех лет, а одно высокоэксплозивное извержение (Лонг-Айленд, датированное приблизительно 1646 г.) не оказало никакого влияния на формирование годичных колец у лиственницы, произрастающей в сибирской лесотундре. Но следует заметить, что датировка этого извержения в настоящее время остается

сомнительной. Светлые кольца после извержения с  $VEI=5$  формируются в течение трех лет, чаще всего в течение первого года после извержения. Также отмечены годы, когда никакого влияния извержения не было выявлено. Таких лет выявлено немного: 3 случая извержений, неподтвержденных светлыми кольцами.



А – число случаев, Б – нормированные значения. «Нет» – отсутствие светлых колец в последующие два года после извержения.  $VEI=4$  здесь: случаи, когда происходит не менее двух извержений в год (Таблица М.2 Приложения),  $VEI=5, 6$  и  $7$  – случаи, когда хотя бы одно извержение года имело этот индекс вулканической активности

Рисунок 7.44 – Количество лет, следующих после сильных извержений вулканов, когда происходит формирование светлых колец у лиственницы

Извержения с  $VEI=4$  оказались очень частыми, они обладают неоднозначным влиянием на формирование светлых годичных колец лиственницы, поэтому для выявления пространственно-временного сигнала были выбраны годы только с двойными извержениями с  $VEI=4$  (Таблица М.2 Приложения). Этот выбор был обусловлен предположением, что двойные извержения выбрасывают большее количество тephы и пепла в атмосферу, по сравнению с одинарными. Однако формирование светлых колец даже после множественных (двойных) извержений длится около одного года. Сравнение этих групп U-тестом показало, что достоверных статистических различий между группами нет, и последствия сильных извержений проявляются одинаково и не зависят от  $VEI$ . Чаще всего формирование светлых колец происходит на следующий год после извержения [Гурская, 2017; Gurskaya, 2017].

### 7.6.2 Морозобойные кольца

Выявить годы и закономерности условий окружающей среды, когда формируются морозобойные повреждения после вулканических извержений, достаточно сложно из-за короткого периода чувствительности деревьев к заморозкам, которые могут быть погодно-климатическим проявлением крупных извержений вулканов. Поэтому анализ выполнен только для некоторых периодов, представленных достаточным количеством чувствительных к заморозку образцов.

На территории Печорской низменности был рассмотрен период 1755-1925 гг. Зарегистрированных сильных извержений за этот период было 37. Морозобойные повреждения выявлены в 19 годах, из них после крупных вулканических извержений в течение одного-двух лет, включая год извержения, - в 8 случаях (42% всех выявленных повреждений формируется после крупных извержений). Большинство случаев формирования повреждений в кольцах в годы после извержений вулканов отмечено в ранней древесине. В поздней древесине кольца 1872 г. морозобойные повреждения образовались после извержения вулкана Мерапи весной 1872 г. Совпадений, когда после извержения вулкана сформировались и светлые и морозобойные кольца, - 4 года (Таблицы Л.1 и Л.2 Приложения). Нужно заметить, что хронология морозобойных повреждений по сосне не полная, так как количество разновозрастных деревьев невелико. Более детальный анализ на основе большого количества разновозрастных образцов даст более точные результаты.

Обобщенная хронология морозобойных повреждений в ранней и поздней древесине по ели, произрастающей в Западной Сибири, была дополнена данными по кедру, так как эти два вида часто произрастали совместно. Морозобойные повреждения, формирующиеся в XVIII веке, часто приурочены к годам, когда наблюдаются сильные извержения вулканов ( $VEI > 4$ ). Из 12 лет с морозобойными повреждениями колец 7 имели подтвержденные извержения. В XIX столетии из 7 лет с морозобойными повреждениями только четыре года могли быть приурочены к годам с сильными извержениями. Это отчасти связано с малым количеством образцов. В XX веке было выявлено 45 лет с повреждениями колец, и из них 31 год (69%) характеризовался извержениями вулканов в этот или предшествующий год. В поздней древесине было выявлено 16 лет (почти половина от общего числа подтвержденных лет). Только 6 лет из этих 16 имели светлоокрашенную позднюю древесину (тип 2 светлых колец).

Обобщенная хронология повреждений у лиственницы сибирской, произрастающей в Западной Сибири, за период 1880-1999 гг. содержала 61 год с повреждениями колец. Из



них отмечено 40 лет с морозобойными кольцами, сформировавшимися после извержений вулканов, 22 года характеризовались кольцами с повреждениями в поздней древесине и 18 – в ранней. Случаев формирования светлых колец и морозобойных в один год было отмечено 11.

На Полярном Урале после крупных вулканических извержений было отмечено 27 лет с морозобойными повреждениями колец за период 1824-1999 гг., большинство повреждений было локализовано в поздней древесине (20 лет), а в 15 годах были зафиксированы светлые кольца.

Таким образом, для региона Полярный Урал - западный сектор Западной Сибири можно выделить 13 лет, когда у двух и более обобщенных хронологий морозобойные повреждения были локализованы в поздней древесине, и в эти же годы были отмечены светлые кольца. Это 1872, 1895, 1917, 1918, 1944, 1947, 1958, 1964, 1968, 1970, 1980, 1986, 1992 гг. Однако из них только один год характеризовался извержением с  $VEI=6$ , три года с  $VEI=5$ , а большинство зафиксированных случаев следовало после извержений с  $VEI=4$  (Таблица 7.10).

Морозобойные повреждения формируются часто после крупных извержений вулканов. Было выявлено 33 года, когда формирование повреждений происходило в год или на следующий год после извержений вулканов с  $VEI \geq 4$ . Это 1824\*, **1872\***, **1912**, 1913, **1918\***, **1925\***, 1935, **1944\***, 1945, 1946\*, **1947\***, 1953, 1955, 1956, 1957\*, **1958\***, **1964\***, 1965\*, **1966\***, **1969\***, 1976\*, **1980\***, **1986\***, **1987\***, 1993\* гг. В ранней древесине повреждения колец были отмечено у 14 лет. У 18 лет повреждения колец локализованы в поздней древесине (отмечены звездочками). Жирным шрифтом выделены годы, когда были отмечены светлые кольца в древесине хвойных деревьев, произрастающих здесь же.

Нельзя не отметить, что существует большая группа извержений вулканов, после которых повреждения не были сформированы ни на одной точке. В то же время, есть годы с массовым формированием повреждений особенно в ранней древесине, но без предшествующего крупного вулканического извержения.

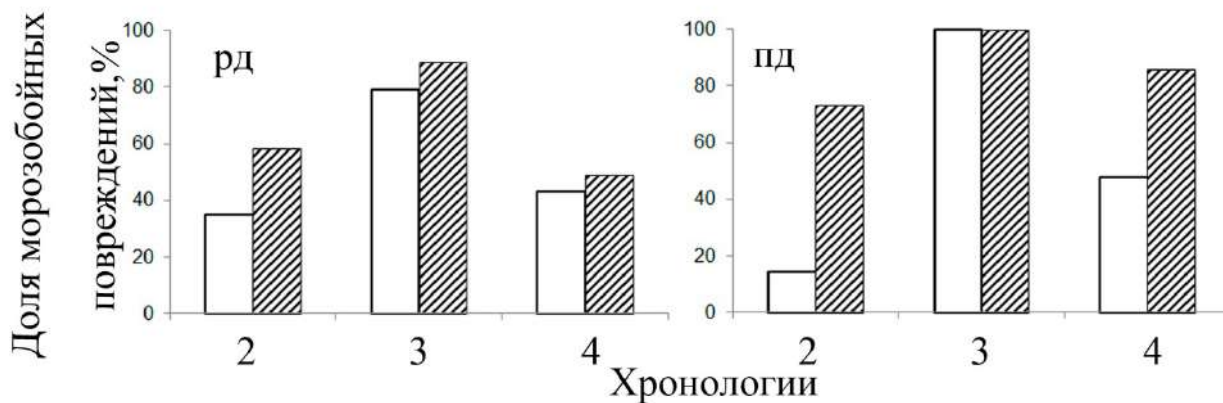
В условиях высоких широт Печоро-Сибирской Субарктики формирование морозобойных повреждений часто происходит после крупных вулканических извержений. Особенно неблагоприятными являются те вегетационные периоды, когда формируются и морозобойные повреждения в поздней древесине и светлые кольца. Массовое формирование морозобойных повреждений в деревьях из различных местообитаний свидетельствует о заморозках в течение вегетации на больших территориях. Такие заморозки индуцированы крупными вулканическими извержениями.

Таблица 7.10 – Крупные извержения вулканов и формирование морозобойных повреждений

Год с МП	1	2	3	4	Год извержения	VEI	Год с МП	1	2	3	4	Год извержения	VEI
1708		+			1707	5	1927		+			1926	4
1722		++			1721	5	1929			+		1929	4
1729		++			1727	4	1930			+		1931	4
1741		+			1739	5	1932			+		1932	4
1755	+				1755	5?	1935		+		+	1933	5
1768		+			1768	4	1944		++*	+	++*	1943	4
1778	+				1778	4+	1945		+	+	+	1945	4
1779		+			1779	4	1946		+		+	1946	4
1780		++			нет		1947		++*	++*	++*	1947	4
1812	+				1812	4	1948		+	+		нет	
1814	+				1813	4	1949		+	+		нет	
1815	+				1815	7	1951		+	+		1951	4+
1824				+	1823	5	1953		+	+	+	1952	4
1855	++*				1854	5	1954			+		нет	
1861	++				1860	4	1955				+	1955	4
1862	++*				нет		1956		+	+	+	1956	4
1872	++*			++*	1872	4	1957		+	+	+	1957	5
1876		+			1875	5	1958		+	++*	++*	нет	
1884		+	++*		1883	6	1963		+	+		1963	5
1891			++*		1890	4	1964		+	+	++*	1964	4+
1892	+	+			нет		1965			+	+	1965	4
1895		+	++*		1893	4	1966		+	+	++*	1966	4
1901			+		1899	4	1968		+	+	++*	1968	4
1902		+	+		1902	6	1969				++*	нет	
1904			+		1903	4	1970			++*	++*	нет	
1905			+		1904	4+	1976		+		+	1976	4
1907		+			1907	5	1977		+	+		нет	
1908		+	+		нет		1978		+	++*		нет	
1912		+		++	1912	6	1980		+	+	++*	1980	5
1913		+	+	+	1913	5?	1981		+	+		1981	4
1915	+				1914	4	1983		+	+		1983	5
1917		++	++*		1917	4	1986		+		++*	1986	4
1918		++*	++*	++*	1918	4+	1987				++*	1987	4
1920	+		+		1919	4	1992			++*		1991	6
1925			++*	++*	1924	4	1993			+	+	1991	6

Примечание – 1 – обобщенная хронология по сосне Печорской низменности; 2 – обобщенная хронология по ели и кедру в Западной Сибири; 3 – обобщенная хронология по лиственнице сибирской; 4 – хронология по лиственнице Каяндера. МП – морозобойные повреждения; VEI – шкала вулканической активности. «+» – менее 30% МП в ранней древесине, «++» – более 30% МП в ранней древесине; «\*» – МП в поздней древесине; заливка серым – нет данных.

Формирование морозобойных повреждений в древесине хвойных деревьев, произрастающих на северном пределе распространения, в 60-90% случаев происходит в годы после вулканических извержений. Локализация повреждения в поздней древесине указывает на вулканические извержения в 75-100% случаев (Рисунок 7.45).



Белые столбики – общее число случаев, заштрихованные столбики – массовое формирование. рд – ранняя древесина, пд – поздняя древесина. Код хронологий как в Таблице 7.10

Рисунок 7.45 – Доля морозобойных повреждений в обобщенных хронологиях морозобойных повреждений, формирующихся после крупных извержений вулканов

На Южном Урале массовое формирование морозобойных повреждений отмечено на обеих вершинах и на склонах разной экспозиции в 1916, 1920, 1927, 1943, 1952, 1957, 1959, 1961, 1963, 1966, 1967, 1970, 1982, 1995 гг. Большинство повреждений локализовано в зонах К1 и К2. Однако эти годы не следуют после лет с крупными извержениями вулканов.

Анализ лет, когда повреждение находится на максимальном удалении от центра ствола, показал, что повреждения, находящиеся в 50-90 кольцах от сердцевины ствола формируются в основном в 1966, 1970, 1979, 1993 и 1995 гг. Тем не менее, эти годы, за исключением 1993 г., тоже не следуют после лет с крупными извержениями вулканов. Следовательно, на Южном Урале морозобойные повреждения в ранней древесине (зоны К1 и К2) не являются маркерами крупных вулканических извержений. Они отражают наступление поздних весенних адвективных заморозков, вызванных особенностями циркуляции атмосферы.

Формирование повреждений в поздней древесине (зона К4) происходит редко, в 1969 и 1993 гг. Эти повреждения, расположенные часто далеко от центра ствола, могут

быть реакцией ксилемвы на заморозки, следовавшие после извержений вулканов Фернандина (1968 г., VEI=4) и Пинатубо (1991 г., VEI=6).

## 7.7 Заключение и выводы

Эта глава диссертации посвящена анализу внешних факторов, влияющих на частоту формирования и выраженность светлых и морозобойных колец. Основными факторами, определяющими частоту и массовость формирования, структурные особенности и интенсивность повреждения являются погодно-климатические факторы, а из них – температура воздуха.

В хронологиях светлых колец сосны, произрастающей на Печорской низменности, выявлены связи с температурой июня и августа, у лиственницы, произрастающей в Западной Сибири – с температурой августа, у ели – мая, июня и августа, у кедра – июля, у сосны – мая и июля. Определены пороговые температуры летних месяцев, ведущих к формированию светлых колец у разных видов хвойных деревьев, произрастающих совместно в Западной Сибири. У сосны светлые кольца формируются, если средняя температура июля около 10°C и ниже, у ели формирование светлых колец происходит под влиянием средней температуры июня ниже 6°C, а августа – ниже 10°C. У лиственницы температура июня ниже 6°C, а августа – ниже 9,5°C способствует формированию светлых колец. Анализ сезонного хода температуры показал, что на формирование светлых колец влияет понижение температуры ниже пороговых значений продолжительностью более 10 дней. В течение вегетационного периода возможны летние или ранние осенние заморозки, которые способствуют формированию светлых колец.

Показано влияние отрицательных фаз атмосферных осцилляций на формирование светлых колец в широком географическом масштабе. Формирование светлых колец у лиственницы сибирской зависит от индекса Северо-Атлантической осцилляции сентября предшествующего года, возможно, за счет увеличения толщины и медленного разрушения снежного покрова. Хронологии светлых колец лиственницы Гмелина имеют связи с Арктической осцилляцией. Светлые кольца лиственницы Каяндера формируются в периоды отрицательной фазы Тихоокеанской декадной осцилляции. Вероятно, это связано с блокирующими процессами и вытеснением холодных воздушных масс в южном направлении с более высоких широт. Динамика разницы атмосферного давления между регионами, когда происходит перераспределение температуры, осадков и облачности, ведет к более частому или более редкому формированию светлых колец у лиственницы, произрастающей в Сибирской лесотундре.

Формирование морозобойных повреждений и локализация их в годичном кольце зависит от времени наступления повреждающих температур, ниже определенных пороговых значений в течение вегетации, и длительности их воздействия. В ранней древесине количество повреждений более тесно связано с адвективными вторжениями холодных воздушных масс, по сравнению с повреждениями, локализованными в поздней древесине. Радиационное выхолаживание поверхности растения оказывает дополнительный охлаждающий эффект. Из других погодно-климатических факторов в этой работе было отмечено уменьшение количества морозобойных повреждений в ранней древесине в климатические периоды с большей мощностью снежного покрова.

Локальные условия произрастания, трансформированные физико-географическими, гидрологическими, почвенными факторами и крупными извержениями вулканов способствуют изменению частоты формирования, степени выраженности и количества светлых и морозобойных колец.

Теснота связей и месяцы, влияющие на формирование светлых колец, зависит от широтного и долготного градиентов температуры. В северных местообитаниях корреляционные связи более тесные и выявляются чаще в хронологиях, чем на южных. На более южных местообитаниях отмечены отрицательные связи не только с июнем-августом, но и с температурой мая, что указывает на увеличение продолжительности вегетационного сезона. С продвижением на восток увеличивается влияние температуры июня на формирование светлых колец.

Высота над уровнем моря слабо влияет на формирование светлых колец. Несмотря на то, что на ВГЛ корреляционные связи более тесные, по сравнению с горной долиной, структура климатического сигнала в хронологиях светлых колец сопоставима между ВГЛ и дном горной долины.

Морозобойные повреждения в ранней древесине у хвойных деревьев, произрастающих на северном пределе распространения, формируются редко. Частота их формирования увеличивается с продвижением с севера на юг. Редкое формирование обусловлено 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. Погодичный анализ сроков начала заморозков и вегетации показал, что в северной лесотундре возврат холодов и формирование адвективных заморозков происходят раньше, чем средние многолетние сроки начала вегетационного периода по сравнению с южной лесотундрой.

Деревья, произрастающие на ВГЛ в высоких широтах, имеют достоверно меньше морозобойных повреждений, по сравнению с деревьями, произрастающими в горной долине. В более низких широтах массовое формирование повреждений наблюдается на ВГЛ, но увеличение количества морозобойных повреждений происходит вниз по склону на уровне сомкнутого леса. Позднее начало вегетации и сток холодного воздуха вниз по склону в горные долины способствуют уменьшению частоты формирования и количества поврежденных колец на верхнем пределе произрастания деревьев.

На склонах северо-восточной и северо-западной экспозиции морозобойные повреждения прекращают свое формирование у более старых деревьев. Количество повреждений, локализованных в ранней древесине, больше у деревьев на склонах южной и юго-западной экспозиции, так как здесь вегетационный период начинается раньше. Синхронное формирование повреждений на разных высотных уровнях на склонах разной экспозиции является, вероятно, результатом адвекции крупных холодных воздушных масс. Различия в частоте формирования морозобойных повреждений, локализованных в самом начале слоя прироста, у деревьев, произрастающих на склонах противоположной экспозиции, зависит от мощности снежного покрова. На склонах северо-восточной экспозиции морозобойные повреждения часто формируются в годы с низкой мощностью снежного покрова. Быстрое разрушение снежного покрова весной из-за его небольшой высоты способствует более раннему началу вегетации и формированию повреждений колец деревьев на склонах северо-восточной экспозиции даже при небольших понижениях температуры. Многоснежные годы задерживают начало вегетации особенно на склонах северо-восточной экспозиции, и поэтому заморозки в начале вегетации чаще фиксируются в годичных кольцах деревьев на склоне юго-западной экспозиции.

Температура почвы на глубине 80 см оказывает влияние на формирование светлых колец. В хронологиях светлых колец сосны температура воздуха имеет сигнал мая, июня и августа, а температура почвы – июня и августа, а во влажных местообитаниях выявлены дополнительные связи с температурой почвы сентября. Это связано с медленным прогревом почвы в начале вегетации и медленным охлаждением в конце вегетации, а также отложенным влиянием температуры почвы на созревание поздней древесины. Влажность почвы влияет на количество светлых колец в древесине ствола сосны. На северном пределе распространения на сухих почвах отмечено больше светлых колец, чем во влажных местообитаниях, а в более южных местообитаниях их количество сопоставимо. Различий в климатическом сигнале в хронологиях светлых колец между сухими и влажными местообитаниями не выявлено. В притундровых лесах у деревьев, произрастающих в сухих местообитаниях, по сравнению с влажными, формируется

больше морозобойных повреждений со слабой и сильной степенью интенсивности, количество чувствительных к заморозку колец, начиная от сердцевинного, больше. Южнее закономерности становятся противоположными: на влажном местообитании морозобойных повреждений формируется больше по сравнению с сухим. Различия связаны с как микроклиматическими условиями местообитаний – снегонакоплением, скоростью разрушения снежного покрова, началом вегетации, так и скоростью камбиального деления, которое зависит не только от температуры воздуха, но и температуры почвы, трансформированной влажностью почвы.

Сток реки Оби оказывает существенное влияние на частоту формирования аномальных клеточных структур. Светлые кольца у хвойных деревьев, произрастающих в непосредственной близости от русла реки Оби, выявляются чаще, чем у деревьев, произрастающих на удалении от реки, что связано как с увеличением ширины годичного кольца, так и с внешними условиями - более прохладным июнем и июлем. Вблизи реки отмечено уменьшение возраста чувствительности колец к влиянию заморозков, степени повреждения деревьев и количества повреждённых деревьев. Это связано с тем, что 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, а ширина годичных колец больше, чем у деревьев, произрастающими на удалении от водного объекта.

Крупные извержения вулканов ( $VEI \geq 6$ ) понижают температуру воздуха вегетационного сезона, следующего после извержения, что ведет к существенному увеличению количества светлых колец, как на отдельных точках в индивидуальных хронологиях, так и к широкомасштабному синхронному их формированию. Чаще всего светлые кольца формируются в год извержения, если оно произошло до начала вегетации, или на следующий год. Более слабые извержения ( $VEI \geq 4$ ) также сопровождаются формированием светлых колец.

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

## Выводы

1. Светлые кольца формируются под влиянием низкой температуры вегетационного сезона. Средняя температура воздуха отдельных месяцев

вегетационного периода должна быть около 6-9 °С, что ниже средних многолетних значений в районе исследования на 2-2,5°С, и продолжительностью более 10 дней в начале и (или только) в конце вегетации. Для каждого вида хвойных деревьев существуют определенные температурные пороги, когда происходит образование светлых колец.

2. В разных секторах Сибирской Субарктики различные типы атмосферных осцилляций влияют на частоты формирования светлых колец. Северо-Атлантическое колебание осени предыдущего вегетационного сезона, арктическая и тихоокеанская декадная осцилляции в своих отрицательных фазах увеличивают частоту формирования светлых колец.

3. Раннее начало вегетационного сезона способствует увеличению количества морозобойных повреждений колец в самом начале слоя прироста из-за возвратной адвекции холодных арктических масс. Морозобойные повреждения в ранней древесине имеют более тесные связи с минимальной температурой воздуха, зарегистрированной на метеостанции, по сравнению с повреждениями в поздней. На формирование повреждений в поздней древесине дополнительно влияет локальное радиационное выхолаживание поверхности растения в течение длинных безветренных ночей второй половины вегетации. Пороговые значения температуры, полученные на метеостанции, составляют менее 4°С, когда возможно формирование повреждения в ранней древесине и менее 5°С для повреждения поздней древесины у ели. Повреждения годичных колец лиственницы происходят при более низкой температуре. В ранней древесине повреждающая температура лиственницы составляет менее 2°С, а в поздней – менее 4°С. Длительность заморозка, ведущего к формированию повреждений, составляет 1 - 4 дня.

4. В периоды с мощностью снежного покрова больше средних многолетних значений снижается частота формирования и количество морозобойных повреждений. Медленное разрушение мощного снежного покрова ведет к задержке начала вегетации и тем самым позволяет деревьям избежать повреждающего воздействия поздних весенних заморозков.

5. В направлении с севера на юг количество светлых колец и теснота связей их хронологий с температурой уменьшается. С запада на восток изменяется анатомическая структура светлых колец: уменьшается количество светлых колец с широкой зоной поздней древесины и увеличивается количество с узкой зоной и



тонкостенными трахеидами. Выявлено уменьшение сигнала температуры августа и усиление связей с температурой июня в хронологиях светлых колец в направлении с запада на восток. Морозобойные повреждения в ранней древесине формируются чаще в южной лесотундре, по сравнению с северной. Это связано с ранним началом вегетационного сезона в южных местообитаниях и высокой температурой июня и июля, месяцев, влияющих на рост годичного кольца в районе исследования. В поздней древесине эта закономерность менее выражена, так как формирование морозобойных повреждений сопровождается локальным радиационным выхолаживанием поверхности деревьев. На северо-востоке Сибири количество морозобойных повреждений в ранней и поздней древесине в северной и южной лесотундре сопоставимо, что связано с рельефом местности.

6. Выраженность светлых колец и синхронность их формирования сопоставимы между ВГЛ и дном горной долины на Полярном Урале. Хронологии светлых колец на ВГЛ имеют более тесные связи с температурой воздуха по сравнению с хронологиями горной долины. Это связано с более коротким и холодным вегетационным периодом по сравнению с горной долиной. На ВГЛ морозобойные кольца находятся на максимальном удалении от сердцевины ствола, по сравнению с нижними высотными уровнями. Сток холодного воздуха вниз по склону и последующий его застой ведет к увеличению количества и интенсивности морозобойных повреждений на дне горной долины и на нижнем высотном уровне в экотоне ВГЛ по сравнению с верхней границей распространения деревьев. Различия по количеству повреждений в ранней или поздней древесине более существенны между Полярным и Южным Уралом, чем между высотными уровнями. Микроклиматические условия, образующиеся на склонах с разной экспозицией, влияют на частоту формирования, степень интенсивности морозобойных повреждений, и на максимальный возраст чувствительности деревьев к повреждающим температурам.

7. Почвенные условия влияют на частоту формирования светлых колец. В хронологиях светлых колец выявлен климатический сигнал температуры почвы второй половины вегетационного периода. Несмотря на то, что в сухих местообитаниях в притундровых лесах формируется больше светлых колец по сравнению с влажными, повышенная влажность почвы ведет к усилению тесноты связи между хронологиями светлых годичных колец и температурами воздуха и почвы по сравнению с сухими местообитаниями. В подзоне северной тайги светлые кольца формируются чаще во влажных местообитаниях. В более северных условиях произрастания морозобойные

повреждения чаще формируются в сухих, хорошо прогреваемых местообитаниях по сравнению с влажными, из-за более высокой скорости роста годичного кольца. Южнее, во влажных местообитаниях, формируется больше морозобойных повреждений, по сравнению с сухими, так как влажные места приурочены к понижениям рельефа, куда стекает и застаивается холодный воздух, а повышенная влажность почвы характеризуется повышенной теплоемкостью.

8. Крупный водный объект увеличивает частоту формирования светлых годичных колец у хвойных деревьев, произрастающих в непосредственной близости от русла, по сравнению с местообитаниями, удаленными от основного русла реки. Морозобойные повреждения средней и сильной степени интенсивности формируются у деревьев, произрастающих на удалении от речного русла, количество повреждений колец больше, по сравнению с деревьями, произрастающими непосредственной близости от реки, где формируются повреждения слабой и средней степени. Это связано с уменьшением суточной амплитуды температуры вблизи реки и формированием более благоприятных условий для роста деревьев.

9. Крупные извержения вулканов ведут к увеличению количества светлых колец в течение 1-3 лет после извержения, как в отдельных местообитаниях, так и их синхронному массовому формированию в пределах одного географического региона. Морозобойные повреждения, локализованные в поздней древесине у хвойных деревьев, произрастающих на северном пределе распространения в Печоро-Сибирской Субарктике, часто формируются после крупных извержений вулканов. Это связано с понижением глобальной температуры воздуха и увеличением частоты летних заморозков.

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

**8.1 Дендроклиматическое районирование Сибирской Субарктики на  
основе светлых годовичных колец лиственницы северной лесотундры**

Увеличение годовой амплитуды температуры – континентальность - чаще всего рассматривается при продвижении от моря вглубь континента. Изменение годовой амплитуды колебаний климатических переменных, в частности температуры воздуха, зависит от географического положения и абсолютной высоты местности. Известно несколько способов расчета индекса континентальности, в которых используются суточные или годовые значения температуры воздуха и атмосферных осадков, иногда учитываются различия в широте местности и абсолютные высоты [Driscoll, Fong, 1992]. Один из самых распространённых и простых индексов континентальности – это разница между средними температурами самого жаркого и самого холодного месяца.

Известно, что климатические условия в Сибирской Субарктике изменяются в направлении с запада на восток. Температуры зимних месяцев становятся ниже, а летних – выше, что ведет к увеличению амплитуды годовой температуры [Западная Сибирь, 1963; Пармузин, 1964; Средняя Сибирь, 1965; Якутия 1965, Гвоздецкий, 1968; Голубчиков, 1996]. Таким образом, здесь формируется долготный градиент температуры, приводящий к увеличению континентальности климата с запада на восток [Driscoll, Fong, 1992].

Перераспределение тепла в течение года вдоль меридионального профиля способствует изменению в составе и структуре биологических сообществ [Climate gradients..., 2004], распределению видов деревьев [Diversity of forest vegetation..., 2008], в динамике годовичного прироста деревьев [Ваганов и др., 1996; Агафонов, Гурская, 2012]. В высоких широтах увеличение континентальности климата в долготном направлении накладывается на короткие вегетационные сезоны, в результате чего условия окружающей среды становятся экстремальными для всей биоты и древесной растительности в частности.

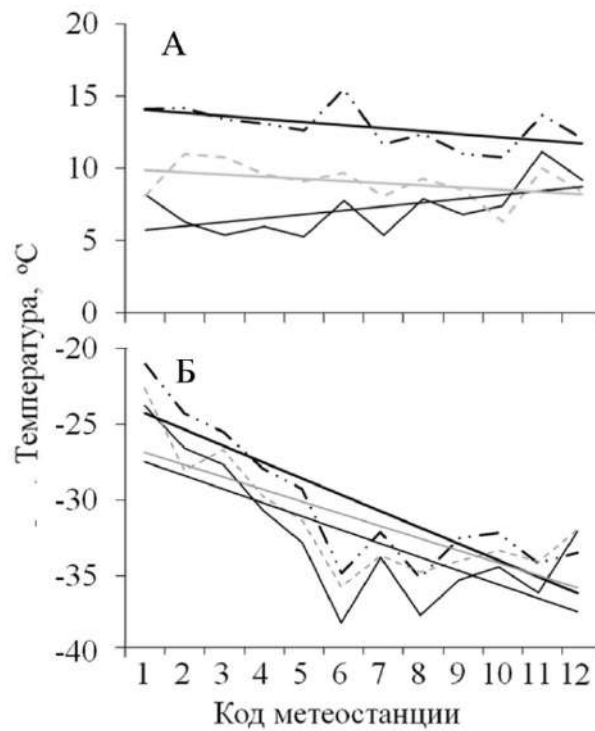
Связи между радиальным приростом и долготным градиентом температуры были выявлены для основных видов-лесообразователей в Канаде, на территории Фенноскандии [Linderholm, et al., 2003; Miyamoto et al., 2010]. Предыдущие исследования континентальности в Западной Сибири показали, что при движении с запада на восток

происходит увеличение тесноты связи у ели сибирской в модели ширина годичного кольца - климатические факторы и увеличение значений статистических коэффициентов древесно-кольцевых хронологий лиственницы [Агафонов, Гурская, 2012].

Для проверки влияния континентальности на частоту массовость формирования светлых колец был использован только северный профиль, так как здесь были выявлены достоверные статистические связи хронологий светлых колец с температурами летних месяцев на большинстве точек. Анализ данных метеостанций показал, что температура июня в Сибирской Субарктике повышается в восточном направлении в среднем на 1°C между крайними точками профиля. Температура июля и августа понижается по профилю с запада на восток на 2,3°C и 1,8°C соответственно (Рисунок 8.1 А). Самый холодный месяц – январь, средняя температура -32°C, а декабря и февраля -30°C и -31°C соответственно. Температура декабря по профилю с запада на восток опускается в среднем на 11°C, января и февраля на 10°C (Рисунок 8.1 Б). Следовательно, континентальность климата увеличивается с запада на восток. Годовая амплитуда температуры самого холодного и самого теплого месяцев (январь/июнь) изменяется от 40°C в западной части профиля до 52°C в восточной части профиля (Глава 2, таблица 2.4).

Таким образом, наш анализ температурных данных метеостанций подтверждают, что континентальность климата в Сибирской Субарктике нарастает с запада на восток, несмотря на примерно равное расстояние от метеостанций до морей Северного Ледовитого океана. Долготная континентальность климата формируется из-за различий в климатических условиях между севером Западной Сибири севером Восточной Сибири. В Западной Сибири поступление воздушных масс с Атлантического океана способствует формированию более влажного климата с меньшей амплитудой годовой температуры по сравнению с севером Восточной Сибири [Голубчиков, 1996].

На основе кластерного анализа климатического отклика хронологий светлых колец выделено 5 дендроклиматических кластеров. Хронологии по лиственнице сибирской, произрастающей на западе Западной Сибири (хронологии 27–29) формируют один кластер, второй кластер – это группа хронологий по лиственнице сибирской, произрастающей на востоке западной Сибири и в Средней Сибири вплоть до плато Путорана (хронологии 30–32). Хронологии востока Средней Сибири и западной части Восточной Сибири также формируют два кластера (хронологии 34–36 и 38–42 соответственно), на востоке Восточной Сибири группа хронологий 43–45 также объединяется в кластер. Следует отметить, что были выявлены хронологии, которые не принадлежали какому-либо кластеру (хронологии 33, 41) (Рисунок 8.2).



А – температуры летнего периода, Б – температуры зимнего периода.  
 Черная линия – июнь и январь; серая пунктирная – июль и февраль, черная с двойным пунктиром – август и декабрь

Рисунок 8.1 – Ход температуры и температурные тренды на профиле Сибирской Субарктики

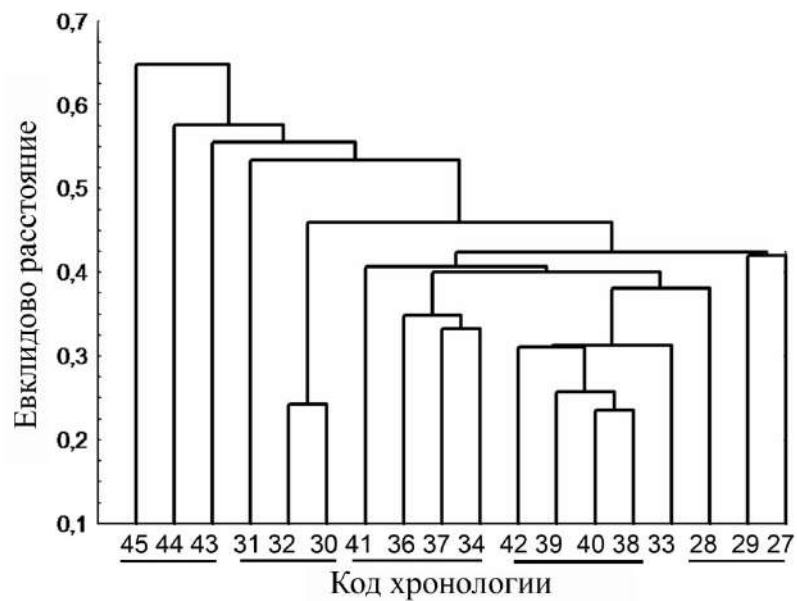
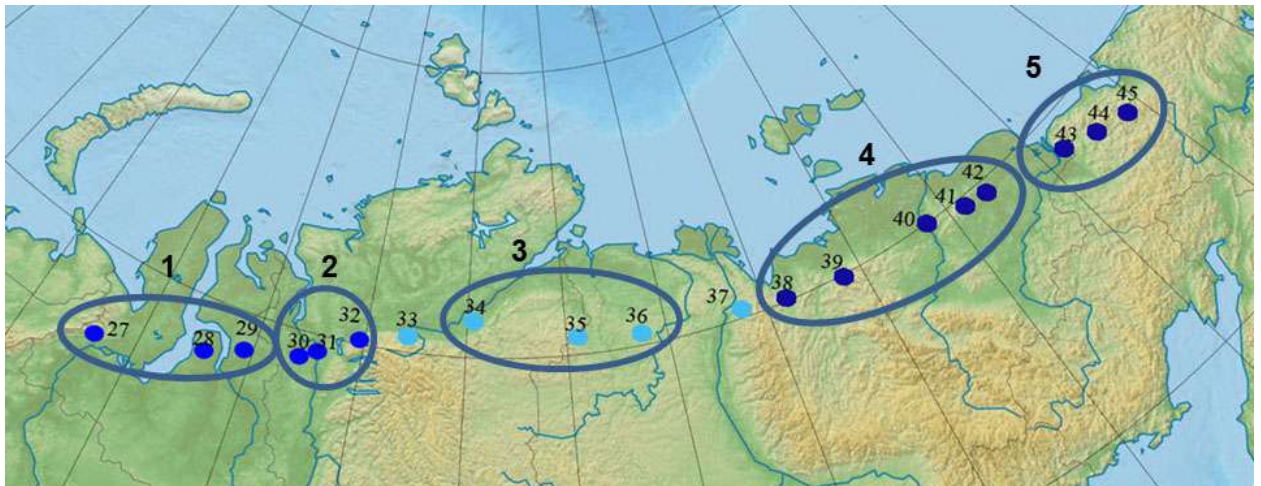


Рисунок 8.2 – Кластерный анализ коэффициентов корреляции хронологий светлых колец лиственницы с температурой воздуха на северном профиле в Сибирской Субарктике

Хронологии первого выделенного кластера (№№27–29) локализуются в районе Нижней Оби и Обской губы и характеризуются связями с температурой июня и августа. Следующий кластер (хронологии 30–32) приурочен к бассейну устья р. Енисей, по структуре климатического отклика на температуру она сходна с группой 27–29, а также имеет высокую синхронность с хронологиями светлых колец в Западной Сибири. Кластер хронологий 34–36 приурочена к восточному макросклону плато Путорана и Анабарскому плато и характеризуются корреляциями с температурами июня и июля и незначимыми корреляциями с августом. Хронологии 38–42 образуют кластер Яно-Колмыцкого нагорья и прилегающих районов и коррелируют с температурой июня. На востоке профиля дендроклиматический кластер формируется группой хронологий 43–45 (Рисунок 8.3) . Хронологии 33 и 41 попадают в группы, географически удаленных кластеров: хронология 33 (Средняя Сибирь) находится в группе 38–42 (Восточная Сибирь), а хронология 41 (Восточная Сибирь) – в кластере 34–36 (плато Путорана) [Гурская, 2021].



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

Рисунок 8.3 – Районирование Сибирской Субарктики на основе светлых годовых колец лиственницы

Ранее для северного профиля Сибирской Субарктики на основе реакции ширины годового кольца на температуру летних месяцев было выделено пять районов – Западно-Сибирский, Таймырский, Анабарский, Яно-Колымский и Анюйский [Ваганов и др., 1996]. В пределах этих районов изменчивость радиального прироста являются сходной. В Западно-Сибирском районе ширина годовых колец связана в основном с температурой июля. В Таймырском районе кроме корреляции с июльской температурой отмечено появление значимых коэффициентов функций отклика с июнем. Далее на восток, в

Анабарском районе, – хронологии по ширине колец имеют сигнал июня и частично июля. Яно-Колымский район характеризуется устойчивыми связями ширины годовых колец и температуры июня, а влияние июльских температур не выявлено. Анюйский район отличается отсутствием тесных связей с летними температурами [Ваганов и др., 1996]. Выделение этих районов соответствует физико-географическим и климатическим областям, предложенным Б.П. Алисовым [1968].

Результаты исследования хронологий светлых колец показывают, что не только ширина кольца, но и отклик хронологий светлых колец на температуру летних месяцев позволяют выделить эти же физико-географические районы. Группа хронологий 27–29 соответствует Западно-Сибирскому; 30–32 – Таймырскому; 34–36 – Анабарскому; 38–42 – Яно-Колымскому и 43–45 – Анюйскому районам.

Динамика отклика, как радиального прироста, так и светлых колец на температуру обусловлена климатическими особенностями в период вегетации в этих районах. Западно-Сибирский и Таймырский район находятся под влиянием воздушных масс Атлантического океана с большим количеством осадков во второй половине вегетации – в июле и августе. На формирование светлых колец в Западно-Сибирском районе влияет поступление воздушных масс с Атлантического океана и, в частности, САК. С продвижением на восток влияние Атлантики снижается, но усиливается влияние АО. Далее на восток (Анабарский и Яно-Колымский районы) наблюдается сублимация снежного покрова в весенний период, уменьшение общего количества осадков, в том числе и в летний период, и увеличивается значение региональной циркуляции и радиационного охлаждения атмосферы [Климат России, 2001]. В Анюйском районе, защищенном с юга и запада Анюйским хребтом, формируются локальные климатические условия, характерные для этого региона.

## **8.2 Крупные извержения вулканов и пространственное распределение светлых годовых колец в Сибирской Субарктике**

Кит Бриффа и др. в цикле своих работ [Jones et al., 1995; Influence of volcanic eruptions ..., 1998; Tree-ring width and density ..., 2002 а, б] показали, что после сильных вулканических извержений существенно уменьшается ширина годовых колец и максимальная плотность древесины в следующие годы: 1601, 1641–43, 1666, 1675, 1695, 1698–99, 1740, 1783, 1816–18, 1884 и 1912 гг. Авторы связывают уменьшение этих параметров колец (ширины и максимальной плотности) с временным похолоданием в течение вегетации, вызванным вулканической активностью. Известно, что сильные

извержения вулканов ведут к понижению температуры воздуха на 0,6-1,3°C [Robock, 2000; Timing and climate forcing...,2015].

Эти же годы отмечены как годы с массовым и повсеместным формированием светлых годовичных колец лиственницы, произрастающей в Сибирской Субарктике, а именно больше 80% от общего числа колец в отдельный год, (Рисунок 8.4).

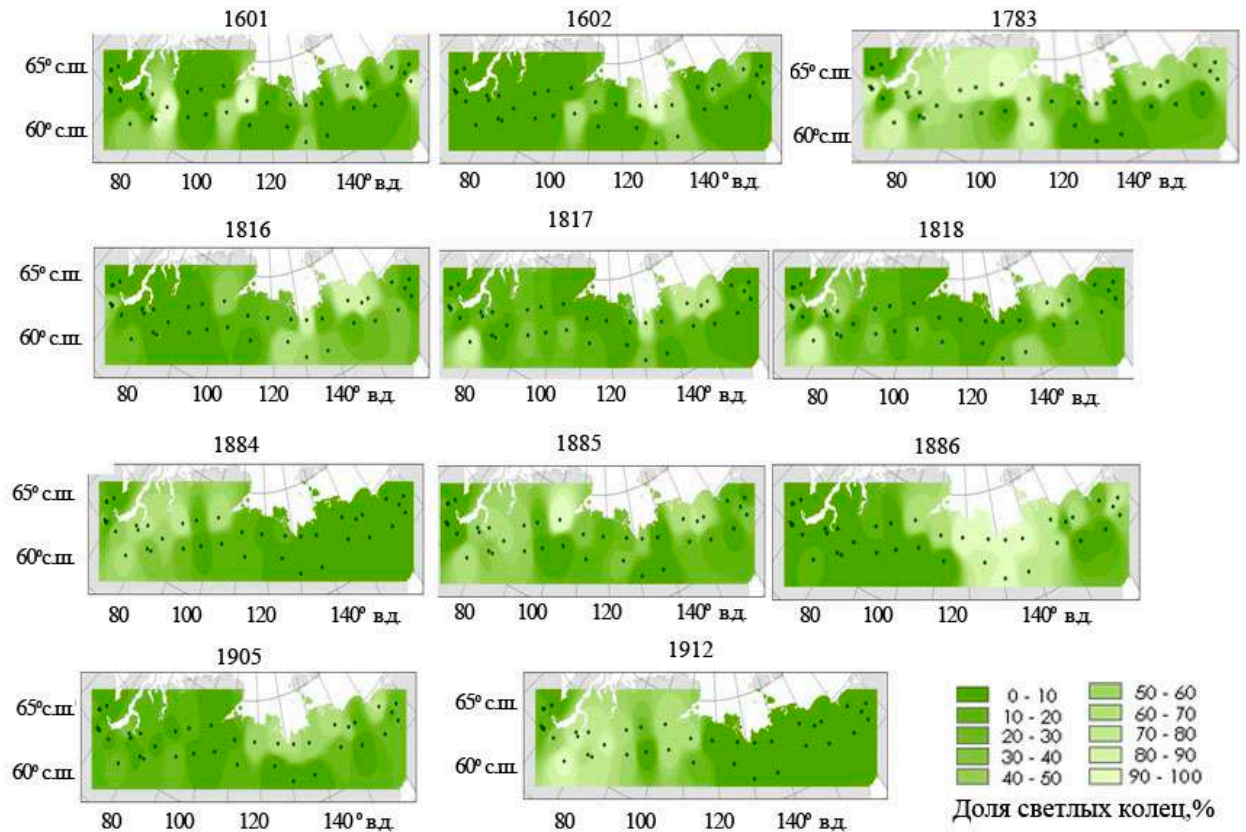


Рисунок 8.4 – Распределение светлых колец после крупных извержений вулканов на северном и южном профилях в Сибирской Субарктике

Согласно полученным в работе результатам, формирование светлых колец более чем у 50% колец в отдельный год может быть маркером сильных вулканических извержений. Основной причиной массового формирования светлых колец в районе исследования будет понижение температуры в течение вегетационного сезона, которое связано с выбросами пепла, пыли, газов и аэрозолей.

На основе использованных данных можно оценить влияние извержений на экосистемы севера Сибири. После катастрофических извержений наблюдаются понижение температуры воздуха отдельных месяцев, длящееся до 2-3 лет. Примером такого продолженного отклика являются последствия извержения вулканов Уанапугина (1600 г.), Тамбора (1815 г.) и Кракатау (1883 г.). Извержения вулканов Колима и Окаина,



последовавшие за извержениями Тамборы и Кракатау, способствовали продолжению периода формирования светлых колец в лиственнице до 3-4 лет (Таблица М.1 Приложения). В то же время есть извержения с VEI=6, после которых эффекты в виде формирования светлых колец длились один год (Извержения вулканов Лаки (Гримсвётн) 1783 г., Санта Мария 1902 г., Новарупта, 1912 г.) (Рисунок 8.4).

Извержение вулкана Лонг Айленд, предварительно датированное 1646 годом либо действительно не показало эффекта на биоту, либо происходило в другой год, так как датировка этого извержения в настоящее время имеет погрешность в датировке извержения в 12 лет [Global Volcanism program, сайт]. За этот период (1632-1658 гг.) можно назвать несколько лет, которые характеризуются массовым формированием светлых колец: 1642, 1643, 1650 и 1657 гг. Из них самым массовым формированием светлых колец отличается 1642 год (Рисунок 8.5). Р.М. Хантемиров с соавторами в работе 2011 г. также указывает на увеличение числа светлых колец в этот год на Ямале [Экстремальные климатические события..., 2011]. Сомнительность датировки извержения вулкана Лонг Айленд 1646 годом подтверждается реконструированными температурами по данным Кита Бриффы и др. [Briffa et al., 2002]: сильного понижения температуры в 1646-1647 гг. не наблюдалось. В этой работе также показано, что плотность поздней древесины не является экстремально низкой в 1646 г. Из этого можно заключить, что период 1646-1647 гг. не отличается каким-либо существенным понижением температуры воздуха, вызванным краткосрочным изменением оптического состава атмосферы, увеличенной концентрацией пыли и газов, а, следовательно, не является годом с извержением вулкана с VEI=6. Можно предположить, что сильное извержение было в 1640–1641 гг. Возможно массовое формирование светлых колец в период 1642-1643 гг. есть отклик на понижение температуры из-за извержения в 1640 г. Комага-Таке (Япония), или извержения в 1640/1641 гг. вулкана Паркер (Филиппины), оба предположительно имеют VEI=5. Данные по ледовым колонкам Гренландии также указывают на выбросы большого количества пепла в атмосферу, зафиксированные в ледниках Гренландии в 1641-1642 гг. [Zielinski, 1995]. Кроме 1640/1641 гг. можно предположить, что извержение вулкана Лонг Айленд было в 1650 или 1657 гг., когда происходит массовое формирование светлых колец, не подкрепленное ни одним извержением (Рисунок 8.5). Но формирование светлых колец на всей территории Сибирской Субарктики два года подряд в 1642-1643 гг. указывают на более сильное воздействие внешнего фактора на биоту, чем в 1650 или 1657 гг. Скорее всего, реакция хвойных деревьев в виде массового формирования серии светлых колец в 1642-1643 гг. может быть связана с извержением вулкана Лонг Айленд, которое могло быть несколько раньше. Исследования О.В. Чураковой (Сидоровой) с

соавторами показали, что в годовых кольцах деревьев из северного полушария в 1640 г. наблюдается значительное уменьшение ширины, максимальной плотности и изменение изотопного состава колец [Экофизиологический отклик хвойных ...,2020]. Однако авторы связывают этот эффект на годичный прирост с более слабым извержением вулкана Паркер в декабре 1640 г.

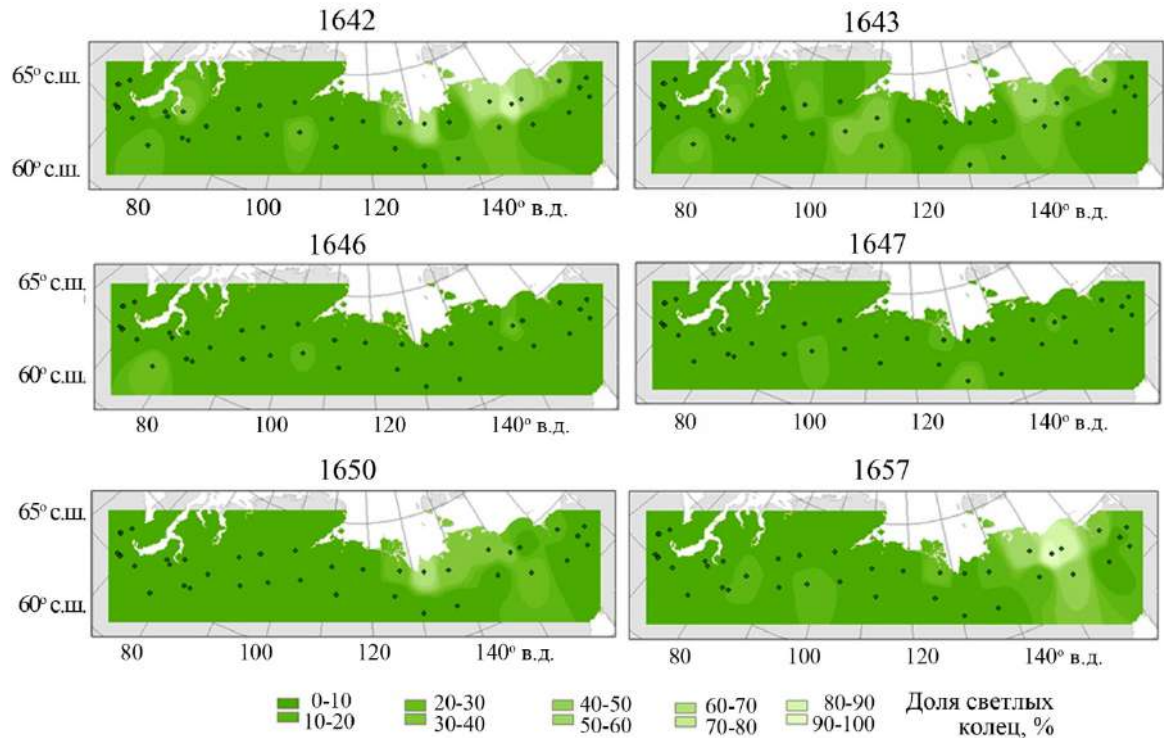


Рисунок 8.5 – Распределение светлых колец на северном и южном профилях в Сибирской Субарктике

*Случаи массового формирования светлых колец и известные извержения с  $VEI=4-6$*

1570 г. Извержение вулкана Каямбе имеет индекс вулканической активности равный четырем, но, судя по количеству светлых колец, сформировавшихся в этот и последующий год, можно предположить, что выбросы пепла, пыли и аэрозолей в период извержения были более мощными (более высокими или в большем объеме), что привело к довольно длительному похолоданию и массовому формированию светлых колец. Летописи Русской равнины подтверждают, что неблагоприятные погодные события, такие как заморозки в начале лета, дожди, неурожай, эпидемия были широко распространены [Борисенков, Пасецкий, 1988].

1580 г. Извержение вулкана Билли Митчелл в настоящее время не имеет четкой датировки. Согласно нашим данным в годы после 1578 г. было сильное влияние на

климатическую составляющую экосистем севера Сибири, приведшее к глобальному похолоданию и укорочению вегетационного периода. По всему северному полушарию наблюдается серия лет с 1578 по 1580 гг. с очень большим количеством светлых колец [Influence of volcanic eruptions..., 1998; Tree-ring width..., 2002 а, б]. Возможно, что извержение вулкана Билли Митчелл было раньше, в период 1577–1578 гг. С другой стороны, летописи указывают, что 1579 г. был холодным и неурожайным. В зимний период 1579-1580 г. замерзло Балтийское море, а летом в Западной Европе повсеместно были дожди [Борисенков, Пасецкий, 1988].

1597 г. Извержение вулкана Гекла (VEI=5) не оказало какого-либо эффекта на окружающую среду. Возможно, имеющийся индекс эксплозивной активности этого извержения несколько завышен. Влияние извержения на лесотундровые экосистемы Сибири оказалось не столь катастрофическим, согласно светлым кольцам у лиственницы, произрастающей в высоких широтах Сибири. В летописях также отсутствуют упоминания о каких-либо неблагоприятных или опасных погодно-климатических событиях [Борисенков, Пасецкий, 1988].

1612 г. Интересно, что возможные экологические последствия извержения вулкана Катла проявились через два года после извержения в 1614 г. Такая отложенная по времени реакция биоты (на 1-2 года) на извержения этого вулкана является очень типичной (пожалуйста, сравните с извержениями 1625, 1755, 1860 гг., когда после извержений вулкана Катла массовое формирование светлых колец происходит через два года). Летописи Верхотурского уезда зафиксировали заморозки [Борисенков, Пасецкий, 1988].

1630 г. Сильное сентябрьское извержение Фурнас и последующее извержение острова Раул не могли повлиять на формирование светлых колец в этот же год. Хотя формирование светлых колец почти на половине всех точек указывает на влияние какого-то другого фактора, возможно, высокоэксплозивного извержения в 1628–29 гг. В 1628 г. были отмечены заморозки в Верхотурском уезде [Борисенков, Пасецкий, 1988]. Следовательно, достаточно сильное воздействие на биоту наблюдалось до крупного извержения вулкана Фурнас.

1707 г. Мощное извержение вулкана Фудзи в декабре 1707 г. не оказало никакого воздействия на прирост лиственницы на севере Сибири в 1708 и 1709 гг. Возможно, индекс эксплозивности этого извержения несколько завышен. Тем не менее, в 1711 г. наблюдается очень сильная реакция в годовичных кольцах на существенное понижение

температуры в течение вегетации. Возможно, именно светлые кольца в 1711 г. являются существенно отложенным по времени откликом на извержение Фудзи.

1783 г. Извержение вулкана Лаки (Гримсвётн) длилось не менее 8 месяцев и оказало существенное влияние на климатическую обстановку в высоких широтах в глобальном масштабе. Катастрофические последствия этого извержения в течение всего лишь одного года были зарегистрированы по всей Сибирской Субарктике в виде светлых колец с тонкой зоной поздней древесины. А также светлые кольца отмечены исследователями и в высоких широтах на Аляске и в Канаде [D'Arrigo, Jacoby, 1999]. Последствия извержения Лаки отмечены в летописях, как сухой туман, заморозки и неурожай [Борисенков, Пасецкий, 1988]. Судя по эффекту, оказанному на биоту, эксплозивность этого извержения соответствует VEI=6.

1816-1818 гг. Извержение вулкана Тамбора считается наиболее катастрофичным за последние 400 лет. Это извержение привело к понижению температуры вегетационного на несколько градусов и соответствующего снижения годичного прироста по всему северному полушарию [Influence of volcanic eruptions..., 1998; Tree-ring width..., 2002 а,б]. В летописях отмечены опасные природные события, такие как снегопад в Санкт-Петербурге в июне 1815 г., заморозки и неурожай в различных уездах Сибири в 1816-1818 гг. [Борисенков, Пасецкий, 1988; Мыглан, 2010]. Массовое формирование светлых колец в эти годы в Печоро-Сибирской Субарктике также подтверждает катастрофические последствия извержения. Однако общее количество светлых колец не является максимальным в эти годы.

1884-1886 гг. Взрывное извержение вулкана Кракатау в 1883 г. оставило заметный след в годичных кольцах в Печоро-Сибирской Субарктике. Кроме снижения прироста повсеместно отмечены светлые кольца и двойные морозобойные повреждения [Гурская, Шиятов, 2002]. В Западной Сибири светлые кольца массово формируются в 1884 г., а на Северо-Восточной Сибири в 1886 г. В летописях описывается 1885 г. как повсеместно неурожайный [Борисенков, Пасецкий, 1988].

1902 г. Извержение вулкана Санта-Мария (24 октября 1902) теоретически должно быть зарегистрировано в годичных кольцах 1903 г. Длительное, но более слабое извержение вулкана Пеле в этот же год могло способствовать формированию светлых колец в период 1903–1904 гг. В 1903 г. формируются узкие кольца на Полярном Урале и полуострове Ямал [Hantemirov et al., 2004]. Отмечено понижение температуры воздуха по всему северному полушарию [Tree-ring width..., 2002 а, б]. Но совершенно не понятно, как

эти извержения могли оказать какое-то заметное влияние на повсеместное формирование большого количества светлых колец через три года в 1905 г. Во всех других выше рассмотренных случаях извержения с VEI=6 оказывали немедленное влияние на биомы Сибири в текущем или в следующем году. Вероятно, последующие слабые извержения (VEI=4) Гримсвётн и Лолобау в 1903 и 1904 гг. соответственно, могли стать триггером для холодного или короткого лета в 1905 г. Также допустимо, что лихенометрически подтвержденное извержение вулкана острова Пингвин [Angiel, Dąbski, 2012] могло быть в 1904 г., или в первой половине 1905 г. и повлияло на климатическую ситуацию в сибирской лесотундре, приведя к массовому формированию светлых колец в 1905 г. Таким образом, массовое формирование светлых колец в 1905 г. не может быть объяснено одним извержением.

Извержения, приведшие к массовому формированию светлых колец на большой площади в Сибирской Субарктике в 1872, 1891, 1918, 1958 гг. соответствуют извержениям вулканов с VEI = 4 и 5.

#### *Случаи массового формирования светлых колец без предшествующих извержений*

Отдельного анализа требует такой феномен, как годы с большим количеством светлых колец без предшествующих извержений. В данной работе выявлены годы, когда светлые кольца формируются массово и на большой площади, что характерно для отклика на глобальные биосферные климатические события. Такие годы, когда происходит массовое формирование светлых колец, которые не являются следствием предшествующих извержений. Наибольшее количество таких лет отмечено в период 1550-1850 гг., когда данные об извержениях вулканов (например, в горах Южной Америки или в Антарктиде) могли быть неполными. На этот же период приходится основное количество лет с сомнительной датировкой извержений и сомнительными оценками VEI. Поэтому одной из наиболее простых и очевидных гипотез, объясняющих формирование большого количества светлых колец в древесине лиственницы в высоких широтах Сибири, является уточнение оценок VEI. Как известно, VEI является комплексным показателем, включающим в себя не только объем взрывного материала, но и высоту столба пепла, пыли и газов. Поэтому несовпадение значений VEI и количества светлых колец (а также уменьшение ширины годичного кольца и максимальной плотности древесины) могут быть следствием понижением температуры воздуха из-за выброса вулканического материала, достигающего уровня стратосферы (а не только до высоких слоев тропосферы). Относительно небольшое количество пепла, пыли и аэрозолей

достигшее стратосферы, оказывает более сильный охлаждающий эффект за счет отражения приходящей солнечной радиации, чем большое количество вулканического выброса, сосредоточенное в нижних слоях тропосферы.

1557 г. Массовое формирование светлых колец в Сибирской Субарктике в большинстве изученных местообитаний на Северо-Восточной Сибири и более чем у 50% колец, указывает на экстремальное климатическое явление, распространенное на большой территории на Северо-Востоке Сибири. На Русской равнине в этот год были отмечены сильные дожди, заморозки и неурожай [Борисенков, Пасецкий, 1988]. Такие неблагоприятные погодные события могут быть откликом на извержение вулкана в 1556 или начале 1557 гг. В годичных кольцах остистой сосны наблюдается морозобойные повреждения [Salzer, Hughes, 2007]. Таким образом, этот год характеризуется глобальным проявлением неблагоприятных погодной-климатических событий.

1567 г. Ближайшее сильное извержение зарегистрировано в 1563 г., оно подтверждено большим количеством светлых колец. В последующий период 1564–1566 гг. светлые кольца у лиственницы не формируются. Следовательно, формирование светлых колец в 1567 г. на Северо-Востоке Сибири не является следствием извержения 1563 г., а представляет собой отклик на какое-то другое глобальное экстремальное климатическое событие.

1571 г. Извержение вулкана Каямбе зафиксировано светлыми кольцами в 1570 г. Однако уже через год наблюдается массовое формирование светлых колец на Северо-Востоке Сибири. Некоторые исследователи [Zielinski, 1995] полагают, что это было неизвестное извержение 1571 г., которое зафиксировано в ледовых колонках Гренландии. VEI этого извержения достаточно высокий, возможно, выше 4.

1579-1580 гг. В эти годы отмечено массовое формирование светлых колец, которое может быть следствием извержения вулкана Билли Митчелл или другого, но не менее сильного, с высоким значением VEI. Отмечено снижение прироста сосны оститстой в США в 1578 г. [Salzer, Hughes, 2007]. В прибалтийском регионе отмечено очень дождливое лето [Борисенков, Пасецкий, 1988].

1589 г. Последствия извержения вулкана Келют зарегистрированы узкими годичными кольцами в 1587 г. [Influence of volcanic eruptions..., 1998] и массовым формированием светлых колец. Затем в 1588 г. формирование светлых колец существенно уменьшилось. Массовое образование светлых колец в 1589 г., скорее всего, является реакцией на другое опасное природное явление, приведшее к глобальному понижению

температуры в этот год. В Алтае-Саянском регионе выявлены морозобойные повреждения [Баринов, Мыглан, Тайник, 2017] В этот же год отмечен неурожай в новгородских летописях [Борисенков, Пасецкий, 1988]. Таки образом, светлые кольца 1589 года являются откликом на глобальное климатическое событие.

1621 г. Извержение вулкана Колима в 1622 г. в настоящее время хорошо датировано, но его последствия, хотя и зарегистрированы в годичных кольцах, не настолько выражены по сравнению с реакцией ширины и максимальной плотности годичных колец лиственницы. Массовое формирование светлых колец может быть следствием какого-то неустановленного извержения в период 1620-1621 гг., имеющего глобальный климатический эффект. На Европейской территории России было отмечено высокое половодье на Северной Двине [Борисенков, Пасецкий, 1988]. Это предположение подтверждается сообщением о неизвестном извержении вулкана 1619 г. [Salzer, Hughes, 2007].

1634 г. Глобальное понижение температуры в течение вегетационного периода повлекло образование светлых колец в сибирской лесотундре и зоне лесотундры США [D'Arrigo, Jakobi, 1999; D'Arrigo et al., 2009, 2013]. В летописях Томского и Енисейского уездов в этот год отмечены летние заморозки и неурожай [Борисенков, Пасецкий, 1988; Мыглан, 2010]. Возможно, было катастрофическое извержение вулкана в 1633г. или в первой половине 1634 г., имеющее глобальный эффект.

1642-1643 гг. Влияние извержений вулканов Комага-таке или Паркер, произошедших в 1640 г., выглядит сомнительным, так как последствия этого извержения были зарегистрированы и проявились незначительно на следующий 1641 г., а год спустя наблюдается массовое формирование светлых колец по всей Сибири, которое продолжается в течение двух лет. Низкая плотность поздней древесины выявлена у деревьев, произрастающих в США в 1641 г. 1643 г. [D'Arrigo, Jakobi, 1999; Salzer, Hughes, 2007]. Пелымский уезд сообщает о заморозках и неурожае в этот, а Томский уезд – в последующий 1643 год [Борисенков, Пасецкий, 1988; Мыглан, 2010]. Возможно, это последствия извержения вулкана Лонг Айленд, не имеющего точной датировки (1646±12 лет), так как повсеместно наблюдается глобальный эффект на биоту какого-то экстремального события.

1657 г. Является ли массовое формирование светлых колец следствием извержения вулкана Таранаки в 1655 г., неизвестно. Возможно, еще какое-то извержение или группа извержений в 1656–1657 гг. привело к ухудшению климатических условий

вегетационного периода в Сибирской Субарктике. Сильные дожди в этот год отмечены в Москве [Борисенков, Пасецкий, 1988], а Верхотурский и Енисейский уезд сообщают о неурожае [Мыглан, 2010].

В 1666 г. светлые кольца массово формировались в Западной Сибири. В остальных частях Сибирской Субарктики светлых колец не было выявлено. Однако многие исследователи отмечают снижение прироста в этот год [Influence of volcanic eruptions... 1998; Tree-ring width...2002a,б], а Р.М. Хантемиров сообщает о формировании светлых колец у лиственницы в смежном регионе на Ямале [Экстремальные климатические события..., 2011].

1674–1676 гг. Формирование светлых колец выражено в течение трех лет с максимумом в 1675 г. Светлые кольца отмечены в США [Delwaide et al, 1991], а общее уменьшение ширины годовых колец отмечено по всему северному полушарию [Influence of volcanic eruptions..., 1998]. Годичные кольца сосны остистой уменьшили прирост в 1672 г. [Salzer, Hughes, 2007], что может быть косвенно связано с рассматриваемым здесь периодом. В эти годы зафиксирован неурожай в Иркутской губернии и раннее начало зимы на Индигирке [Борисенков, Пасецкий, 1988; Мыглан, 2010]. Несмотря на отсутствие зарегистрированных крупных извержений, в этот период отмечены глобальные климатические эффекты на биоту на северной границе распространения.

1679–1680 гг. Экстремальное понижение температуры в течение вегетации отмечено по всему северному полушарию. В США это явление зарегистрировано морозобойными и светлыми кольцами [Delwaide et al., 1991], в Сибирской Субарктике формированием светлых колец в течение 2 лет [Hantemirov et al., 2004], а также заморозками и неурожаем на всем Русском Севере и в Сибири [Борисенков, Пасецкий, 1988; Мыглан, 2010].

1698 г. Низкая максимальная плотность годовых колец по всему северному полушарию, в течение двух лет указывает на возможное сильное извержение в 1696-1698 гг. [Influence of volcanic eruptions..., 1998]. В более южных регионах Европейской территории России зафиксирована сильная засуха и неурожай [Борисенков, Пасецкий, 1988]. Массовое формирование светлых колец подтверждает глобальный эффект и повсеместное распространение неблагоприятных погодных явлений и экстремальных климатических событий.

1711 г. Массовое формирование светлых колец в этот год не подкреплено извержением вулкана, хотя в 1709 г. было достаточно сильное извержение вулкана Фудзи.



Возможно, светлые кольца, сформированные в 1711 г., являются существенно отложенным по времени откликом на извержение Фудзи. Скорее всего было еще одно неустановленное катастрофическое извержение в период 1710–1711 г., оказавшее сильный эффект на экосистемы северной Сибири, так как образование светлых колец происходит в течение нескольких последующих лет.

1730–1732 гг. Массовое формирование светлых колец по всей Сибири в 1730–1732 гг., возможно, является следствием нескольких извержений в предшествующий год-два, но количество описанных и подтвержденных извержений на сегодня в период 1728–1729 гг. (11 извержений за два этих года с  $VEI < 4$ ) не является большим, по сравнению с другими периодами. Однако более 60% местообитаний со светлыми кольцами в лиственнице по всей Сибири указывает на действие сильного фактора, приведшего к короткому или холодному вегетационному периоду на экосистемы Сибирской Субарктики. В эти годы отмечены заморозки и неурожай на Европейской территории России, а летописи Украины сообщают о Полярном сиянии осенью 1730 года [Борисенков, Пасецкий, 1988]. Возможно, извержение вулкана Ланзарот на Канарских островах, длившееся 6 лет с сентября 1730 г. по 16 апреля 1736 г., могло повлиять в этот период на формирование светлых колец в Сибири [Carracedo, 2014]. Тем не менее, несмотря на то что в настоящий момент его  $VEI$  оценивается равным 3, его эффект на биоту был существенно больше.

1735 г. Массовое формирование светлых колец в этот год на большой территории также указывает на действие сильного фактора, повлиявшего на циркуляцию воздушных масс в Сибирской Субарктике и вызвавшего похолодание в летний период 1735 г.

1741-1742 гг. После 1740 г. следуют два года с массовым формированием светлых колец по всей Сибирской Субарктике в течение двух лет. Учитывая, что подобные события характерны для крупных извержений вулканов, можно заключить, что, скорее всего, в 1739-1740 гг. было крупное извержение вулкана, которое привело к похолоданию в течение двух лет 1741-1742 гг. В этот же период уменьшается ширина и максимальная плотность годовых колец [Influence of volcanic eruptions... 1998; Tree-ring width...2002a,б].

1772-1773 гг. Период 1772–1773 характеризуется формированием светлых колец более чем в 60% местообитаний и также не подтверждается сильными извержениями вулканов. Можно предположить, что формирование светлых колец в эти годы является отложенным по времени откликом экосистем на извержение вулкана Котопакси в 1768 г.

или реакцией на неизвестные извержения с  $VEI \geq 4$  в период 1770–1771 гг. На территории России повсеместно отмечены неблагоприятные условия: обильные дожди в западной части, заморозки, засуха и неурожай в Забайкалье и Восточной Сибири [Борисенков, Пасецкий, 1988; Мыглан, 2010].

1797 г. Возможно, некоторые из наблюдаемых извержений в период 1794–1795 эти годы характеризовались более высоким  $VEI (\geq 4)$ , на что указывает массовое формирование светлых колец деревьев более чем в 70% местообитаний. В южных регионах России отмечена обширная засуха и, как следствие, неурожай [Борисенков, Пасецкий, 1988; Мыглан, 2010]. Возможно, это последствия извержения вулкана Вестдал (Погромный) на Алеутских островах в 1795 г. [Catalog..., 1998], оказавшего глобальный климатический эффект по всему северному полушарию.

1809 г. О сильном извержении 1808–1809 согласно ледовым кернам упоминается в исследованиях Дэй [Dai et al., 1991]. Массовое формирование светлых колец подтверждает сильное влияние какого-то фактора в период 1808–1809 гг., приведшее к обширному похолоданию в Западной Сибири в течение вегетационного сезона 1809 г. Начиная с этого года, в течение десятилетия в летописях зафиксированы неурожай и заморозки [Борисенков, Пасецкий, 1988]. Одним из возможных воздействий может быть извержение либо неизвестного тропического вулкана с  $VEI=6$  [Cold decade..., 2009; Observations..., 2014], или вулкана Сао Джордж на Азорских островах [Origin..., 2018].

1837 г. В этот год низкая плотность поздней древесины была отмечена по всему северному полушарию [Influence of volcanic eruptions ..., 1998], массовое формирование морозобойных колец в поздней древесине хвойных наблюдалось в высоких широтах Северной Америки [Brunstein, 1996], что указывает на краткосрочное экстремальное явление, а именно, очень короткий вегетационный сезон во всем севером полушарии. В Западной и Средней Сибири отмечен неурожай [Борисенков, Пасецкий, 1988; Мыглан, 2010]. Извержение Косигуина в 1835 г. могло стать фактором, влияющим на формирование светлых колец, после которого происходило ухудшение условий роста деревьев, достигшее максимума в период 1836–1837 гг. Возможно, извержение Косингуины характеризовались более высоким  $VEI$  (выше четырех) или в этот период были незарегистрированные сильные извержения ( $VEI \geq 4$ ).

1847–1949 гг. Ближайшие крупное извержение вулкана Гекла в 1845 г. проявилось в виде небольшого количества светлых колец в 1846 и 1847 гг. Массовое формирование светлых колец в 1847–1849 гг. в Сибирской Субарктике и морозобойных повреждений в

поздней древесине хвойных в Квебеке [Brunstein, 1996] может происходить под влиянием других экстремальных событий, оказавших глобальный эффект на циркуляцию атмосферы. В этот же период 1847-1848 гг. характеризуется неурожаем в Забайкалье [Борисенков, Пасецкий, 1988].

1862–1863 гг. В этот период формируется большое количество светлых колец. Особенно массово их формирование происходит в 1863 г. на половине исследованных точек. Возможно, это является отложенным во времени эффектом извержения вулкана Катла, а возможно, еще какого-либо другого вулкана в период в 1861-1862 гг.

1866–1867 гг. Глобальный эффект понижения температуры, сопровождающийся заморозками в июле-августе подтверждается формированием светлых колец в лиственнице, произрастающей в сибирской лесотундре, и морозобойных колец в хвойных, произрастающих в Квебеке [Brunstein, 1996], в период 1866–1867 гг. может быть обусловлено каким-то сильным извержением вулкана в предшествующие год-два.

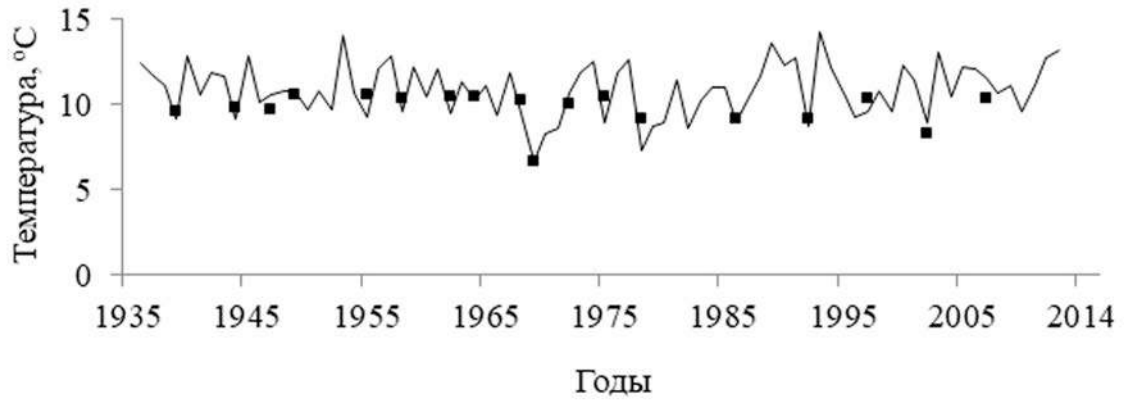
### **8.3 Реконструкция коротких вегетационных сезонов Печорской низменности за период 1745–2013 гг.**

Для реконструкции температурных условий лет со светлыми годичными кольцами были использованы обобщенная хронология в районе исследования 1 и данные метеостанции Усть-Уса.

Результаты регрессионного анализа показали, что обобщенная хронология имеет сумма температур июня и августа имеет наиболее тесные связи с суммой температур июня и августа ( $r=0,53$ ;  $R^2=0,28$ ;  $F$ -критерий = 29). Полученные высокие значения объяснимой дисперсии позволили выполнить реконструкцию температуры за период 1745-2013 гг.

Графическая верификация результатов реконструкции показала, что наиболее точная реконструкция получена для лет с массовым формированием светлых колец во всех включенных в анализ хронологиях (Рисунок 8.6).

Наиболее короткие вегетационные сезоны следовали после лет с крупными извержениями вулканов. Для этих сезонов характерно запаздывание начала вегетации, холодный июнь и холодный август. Возможно, в эти годы были ранние осенние заморозки в августе. Но так как молодых деревьев сосны не было найдено для этих лет, то это утверждение остается предположением (Таблица 8.1).



Линия – сумма температур июня и августа; квадраты – реконструированные температуры по светлым кольцам. Использованное уравнение –  $Тем = 9,5 - 0,6 * СК$ ,  $R^2 = 0,28$

Рисунок 8.6 – Верификация реконструкции температуры по светлым кольцам сосны

Таблица 8.1 – Ранжированные аномалии температуры июня и августа, реконструированные по светлым кольцам сосны Печорской низменности

Год	Ранг	Аномалия температуры июня и августа, °C	Извержение, $VEI \geq 4$
1783	1	4.3	Есть
1884	2	3.9	Есть
1862	3	3.6	Есть
1969	4	2.9	Есть
1891	5	2.8	Есть
1809	6	2.3	Есть
1914	7	1.7	–
1857	8	1.6	Есть
1816	9	1.5	Есть
1818	10	1.4	Есть

Примечание – «–» – явление не наблюдалось

В приведенном списке рангов можно отметить, что понижение температуры, реконструированное по светлым кольцам, после самого крупного извержения вулкана Тамбора (1816-1818 гг.), не является самым большим. Последствия извержения вулканов Лаки и Кракатау оказали самое сильное влияние на окружающую среду на территории Печорской низменности. Эти два извержения оказали существенное влияние на

климатические условия и формирование годовых колец в Северной Европе и Северной Америке [Johnes et al., 1995; Jacoby et al., 1999; Thordarson et al., 2003; D'Arrigo et al., 2013; Intra-Annual Climate..., 2021].

#### 8.4 Реконструкция коротких вегетационных сезонов Нижней Оби

На севере Западной Сибири заморозки и холодные вегетационные сезоны являются частыми неблагоприятными событиями, которые охватывают большие географические районы [Голубчиков, 1996].

В настоящее время климатические реконструкции на основе ширины годовых колец в Западной Сибири были сделаны на верхней и полярной границе леса [Шиятов, 1986; Ваганов и др., 1996; Шиятов и др., 2002; Tree-ring width..., 2002a, б; Reassessing the evidence..., 2013; Current Siberian heating..., 2022]. О погодных экстремумах в широтном градиенте температур в Западной Сибири нет достаточной информации.

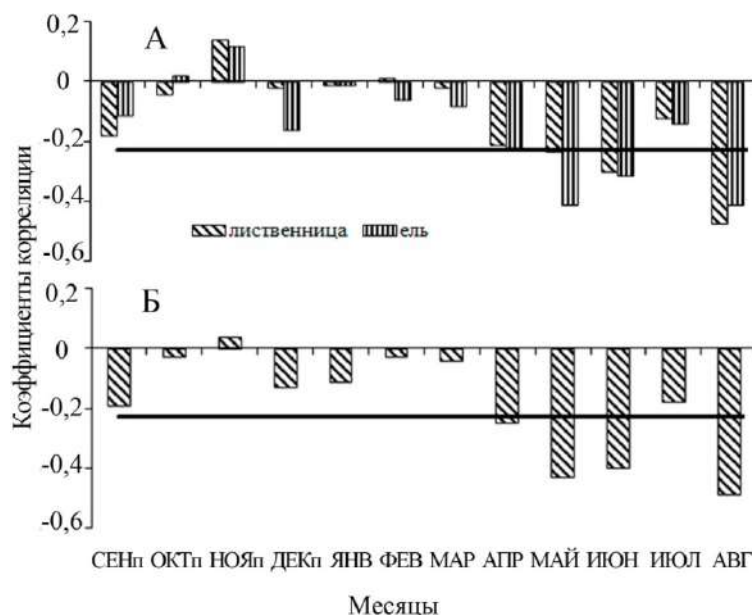
Для анализа использовали хронологии по лиственнице и ели №№ 7, 8, 14, 15 и данные CRU 4.04 соответствующих широты и долготы (65.40-65.25° с.ш. 64.55-65.41° в.д.). Генерализованная по лиственнице и ели хронология в пойме нижней Оби имеет протяженность 283 года (1717-2000 гг.).

Результаты корреляционного анализа в хронологиях лиственницы показали отрицательную связь между средней температурой воздуха июня и августа и образованием светлых колец. В хронологиях ели отмечены корреляции с температурой мая, июня, августа. (Рисунок 8.7 А). Генерализованная по обоим видам путем арифметического усреднения хронология имеет выраженные связи с температурой мая, июня, августа (Рисунок 8.7 Б). Следовательно, в годы формирования светлых колец температура воздуха мая, июня, августа в среднем ниже на 1,1 – 2,8°C средних многолетних значений соответственно.

Результаты линейной регрессии показали, что корреляция между генерализованной хронологией и температурой мая, июня и августа  $r=0,60$ , процент дисперсии, объяснимый температурой воздуха ( $R^2$ ), в хронологиях светлых колец достаточно высокий: по обобщенной хронологии получен  $R^2=0,37$ ; F-критерий=55. Это позволило выполнить реконструкции температуры отдельных лет, когда формируются светлые кольца. Функция отклика в хронологиях светлых колец лиственницы и ели характеризуется процентом объяснимой дисперсии 25% и 24% соответственно.

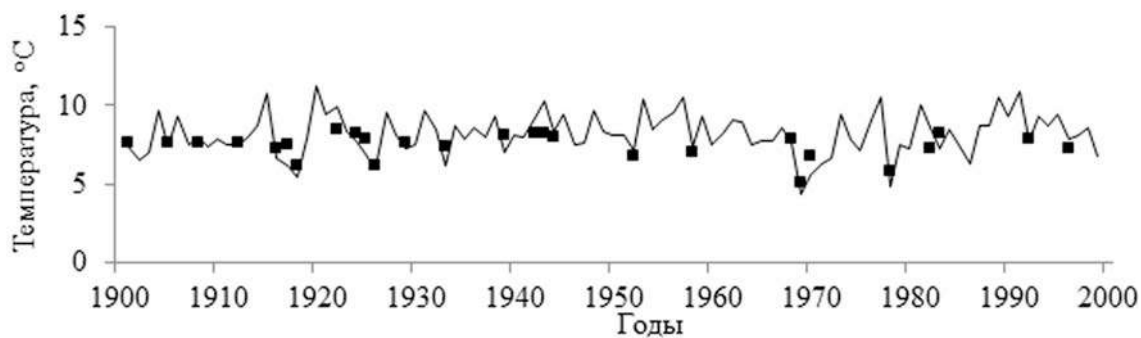
Графическая верификация результатов показала, что наибольшее совпадение получено по наиболее экстремальным годам, когда температура воздуха существенно ниже средних многолетних значений. Например, согласно обобщенной хронологии

(Рисунок 8.8) такими годами будут 1905, 1908, 1912, 1916, 1918, 1926, 1929, 1944, 1952, 1958, 1969, 1978, 1992. Эти годы отличаются массовым формированием светлых колец (более 30-50% от общего числа колец). Кроме этого, в 1912, 1918, 1944, 1958 и 1969 гг. отмечены морозобойные повреждения годичных колец в поздней древесине.



А – сравнение коэффициентов корреляции у лиственницы и ели, Б – обобщенная хронология по лиственнице и ели. (п) – месяцы предыдущего года; горизонтальная линия – уровень значимости  $p < 0,05$

Рисунок 8.7 – Связи между хронологиями светлых колец и температурой воздуха



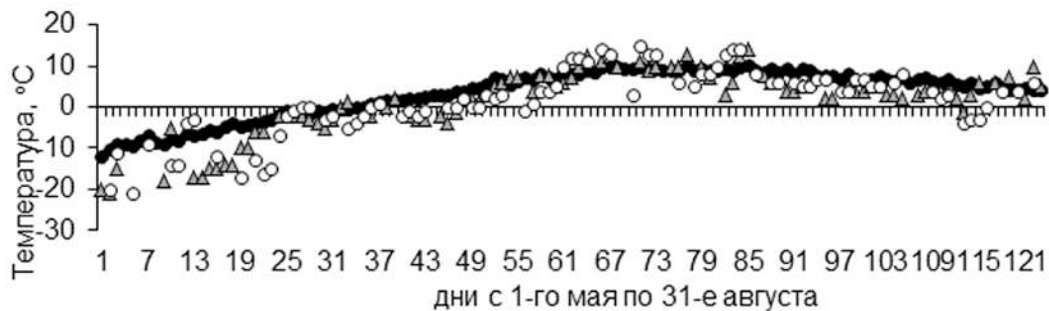
Линия – сумма температур мая, июня, августа (данные CRU 4.04); квадраты – реконструированные температуры по светлым кольцам; Тем =  $8,5 - 0,011 * СК$ ,  $R^2 = 0,36$

Рисунок 8.8 – Верификация реконструкции температуры Нижней Оби по светлым кольцам лиственницы и ели

Основываясь на данных суточного разрешения метеостанции Салехард и Мужы, начало вегетационного сезона в районе исследования оценено для 1969 и 1978 гг. По

многoletним данным метеостанции Салехард устойчивый переход температуры воздуха через  $0^{\circ}\text{C}$  наступает с 4-го июня. В 1969 г. переход минимальной суточной температуры выше  $0^{\circ}\text{C}$  наблюдался 12-го июня, а в 1978 – 15-го.

По данным метеостанции Мужы устойчивый переход минимальной температуры приходится на 30-е мая. В 1969 г. такой переход через  $0^{\circ}\text{C}$  наблюдался 17-го июня, а в 1978 г. - 14-го июня. Таким образом, начало вегетационного сезона в эти годы произошло на 1-2 недели позже средних многолетних значений. Кроме позднего начала вегетационного сезона, минимальная суточная температура этих лет в мае, июне и августе была ниже средних многолетних значений, а в июле, наоборот, была выше средних многолетних значений. К тому же в июле 1969 и 1978 гг. отмечены кратковременные понижения температуры на 1-2 дня. Наиболее сильные снижения температуры (около  $+4^{\circ}\text{C}$ ) отмечены 22-го июля 1969 г. и 12-го июля 1978 г. на метеостанции Салехард. При этом отрицательных значений минимальных температур или близких к  $0^{\circ}\text{C}$ , указывающих на заморозки в течение сезона вегетации, не наблюдалось. Вместе с тем не исключено, что эти экстремально низкие минимальные температуры могли повлиять на формирование светлых колец в районе исследования (Рисунок 8.9).



Черные кружки – средние многолетние значения; серые треугольники – 1969г., белые кружки – 1978 г.

Рисунок 8.9 – Минимальные суточные температуры мая-августа

Средняя месячная температура общих для ели и лиственницы лет, когда формировались светлые кольца, ниже средних многолетних на  $2,7^{\circ}\text{C}$  в мае, на  $2,3^{\circ}\text{C}$  в июне и на  $2,0^{\circ}\text{C}$  в августе. Следовательно, эти годы характеризуются поздним началом вегетационного периода и ранним его окончанием. Окончание вегетации сопровождалось заморозком в конце июля-начале августа. Верификация этого заключения по суточным наблюдениям метеостанции Салехард подтверждает, что в эти годы наблюдались ранние осенние заморозки. Крупные извержения вулканов зарегистрированы в эти годы (на год раньше или весной текущего года).

Вероятно, в 1772, 1783, 1857, 1858, 1862, 1872, 1878, 1879, 1882, 1884, 1891 гг. начало вегетационного сезона задерживалось на одну-две недели, при этом средняя температура мая была ниже средних многолетних на 2-5°C, а в июне – ниже на 0,5-2°C. Июль, вероятно, был достаточно теплым и погодные условия позволили сформироваться годовичному кольцу. Возможно, что в конце июля наблюдались кратковременные (на 1-2 дня) понижения минимальной температуры воздуха ниже 4°C и случались ранние осенние заморозки. Температуры августа были ниже средних многолетних значений на 2-2,5°C, в некоторые годы наблюдались ранние осенние заморозки (Таблица 8.2).

Таблица 8.2 – Ранжированные аномалии температуры мая, июня и августа, реконструированные по светлым кольцам лиственницы и ели, произрастающих в условиях Нижней Оби

Год	Ранг	Аномалия температуры мая, июня и августа, °С	Извержение, $VEI \geq 4$	Морозобойные повреждения в пд
1862	1	4,1	Есть	Есть
1783	2	4,0	Есть	–
1872	3	4,0	Есть	Есть
1884	4	3,6	Есть	Есть
1866	5	3,6	Есть	–
1797	6	3,5	–	–
1879	7	3,5	Есть	–
1732	8	3,3	–	–
1895	9	3,3	Есть	Есть
1891	10	3,1	Есть	Есть

Примечание – «–» – явление не наблюдалось

Выявленные годы с экстремальными аномалиями температур во многом совпадают с данными по Печорской низменности. Можно отметить сильное влияние извержения вулканов Лаки и Кракатау и достаточно слабое воздействие на температурные условия Нижней Оби извержения вулкана Тамбора. Однако некоторые экстремально холодные вегетационные сезоны отмечены после более слабых извержений.

Реконструкции погодных условий (начало вегетации, аномалии температуры, продолжительность вегетационного сезона) лет со светлыми кольцами соответствуют выполненным реконструкциям температуры по ширине годовичных колец и по максимальной плотности поздней древесины в Фенноскандии, Уральских гор и полуострова Ямал [А 1,400-year tree-ring..., 1990], Северной Евразии [Ваганов и др., 1996; Long-term climatic..., 2000; Hantemirov, Shiyatov, 2002; A 7400-year tree-ring..., 2002; Tree-



ring width..., 2002a,б; Jones, Moberg, 2003; Reassessing the evidence..., 2013]. Большинство температурных экстремумов, характерных для высоких широт Евразии, синхронны с годами, когда происходило образование светлых колец в древесине лиственницы и ели, произрастающих в районе исследования.

### **8.5 Реконструкция по хронологиям светлых колец лиственницы экстремальных вегетационных сезонов в Сибирской Субарктике**

В высоких широтах Сибирской Субарктики сеть метеорологических станций редка, а период наблюдений обычно начинается с 1930-х гг. и имеет много пропусков в наблюдениях [Recent climate warming..., 2018; Quantifying climate..., 2018; A global database...,2020]. Любые климатические реконструкции, основанные на других косвенных источниках информации о климате с разрешением сезон, месяц или одна-две недели, будут важным источником знаний об изменчивости климата в прошлом.

Хронологии светлых колец трех видов лиственницы, произрастающей в Сибирской Субарктике, содержат климатический сигнал летних месяцев (июня и августа). Большинство хронологий имеют значимые регрессионные связи с температурой июня и августа и ее усредненными значениями. Оценка регрессионных связей со средними значениями температуры июня-июля, как это характерно для ширины годичного кольца [Ваганов и др., 1996], не выявила статистически достоверных коэффициентов регрессии. Поэтому для реконструкций температуры у всех хронологий светлых колец был использован комбинированный показатель – температура июня и августа. Было выявлено 8 хронологий на северном профиле и 6 хронологий на южном профиле с объясненной дисперсией от 25% до 40%. Эти хронологии были использованы для калибровки, верификации данных и последующей реконструкции температуры в прошлом. Остальные хронологии рассматривались в дополнение к основным результатам (Таблица 8.3, 8.4).

Для каждой точки с достоверными коэффициентами регрессии была проведена графическая оценка качества реконструкции. Результаты графической верификации показали, что наиболее точно реконструируются температурные условия лет с массовым формированием светлых колец на большой территории (Рисунок 8.10 и 8.11).

Таблица 8.3 – Статистические характеристики функций отклика между хронологиями светлых колец и средней температурой воздуха июня и августа на северном профиле.

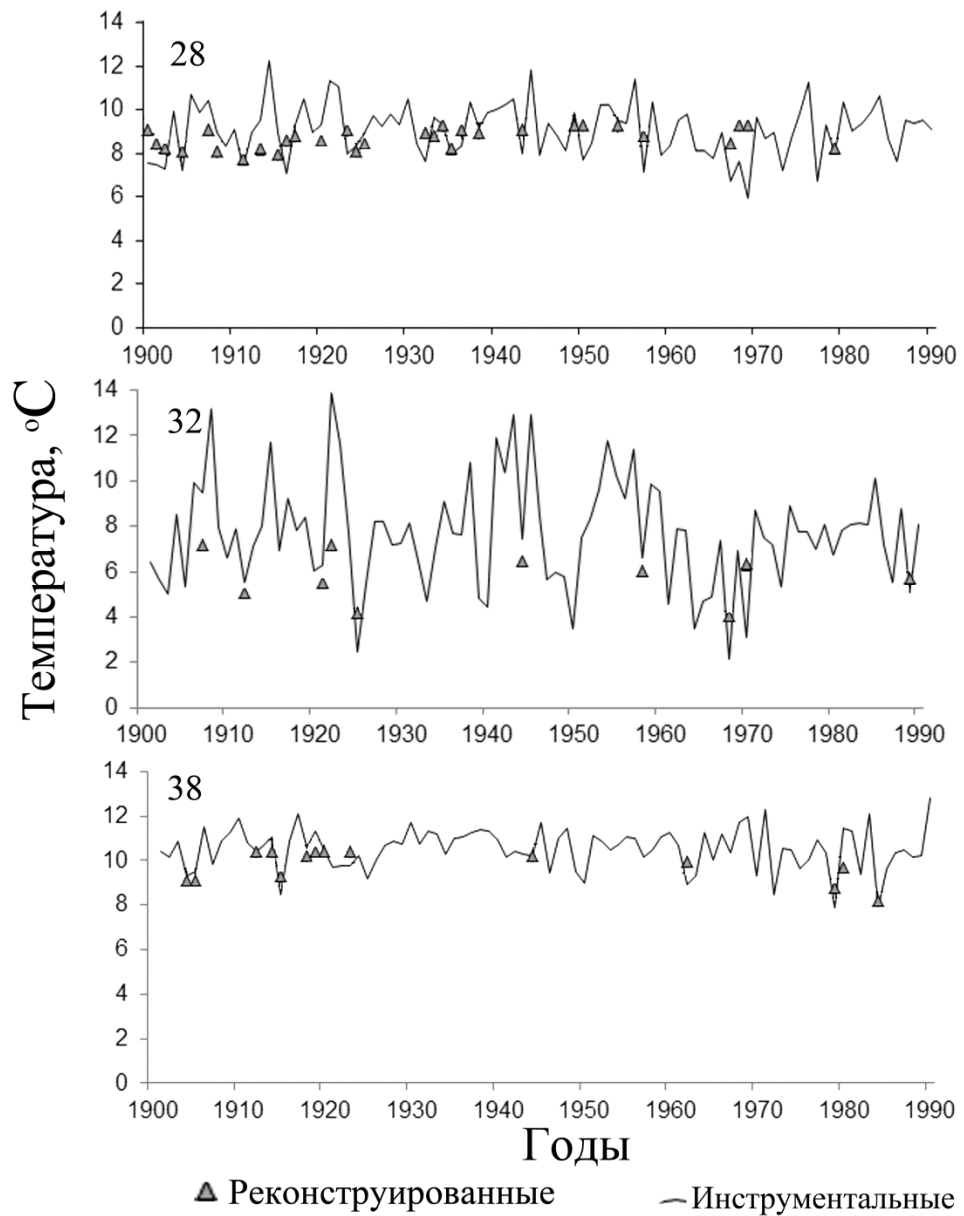
Параметр	Северный профиль, номер хронологии																		
	27*	28*	29*	30*	31*	32*	33*	34	35	36	37	38*	39*	40	41*	42	43	44	45*
$r$	0,50	0,51	0,40	0,34	0,4	0,38	0,47	0,29	0,03	0,34	0,23	0,58	0,32	0,28	0,52	0,25	0,17	0,11	0,48
$R^2$	0,25	0,26	0,16	0,12	0,16	0,14	0,22	0,09	0	0,12	0,05	0,34	0,11	0,08	0,27	0,06	0,03	0,01	0,23
$F$	15	20	16	11	8	10	5	8	0	2	1	8	9	7	11	0	2	1	5

Примечание – «\*» отмечены хронологии с высокой объясненной дисперсией и достоверными значениями  $F$ -критерия ( $F$ ).  $r$  – коэффициент корреляции,  $R^2$  – объясненная дисперсия

Таблица 8.4 – Статистические характеристики функций отклика между хронологиями светлых колец и средней температурой воздуха июня и августа на южном профиле. «\*» отмечены хронологии с высокой объясненной дисперсией и достоверными значениями  $F$ -критерия.  $r$  – коэффициент корреляции,  $R^2$  – объясненная дисперсия

Параметр	Южный профиль, номер хронологии																				
	5*	46*	47*	48	49*	50*	51	52	53*	54	55*	56*	57	58	59*	60	61	62*	63	64	65
$r$	0,47	0,54	0,25	0,1	0,25	0,5	0,32	0,34	0,49	0,30	0,64	0,35	0,03	0,35	0,45	0,18	0,3	0,39	0,3	0,08	0,12
$R^2$	0,22	0,29	0,18	0,07	0,07	0,25	0,11	0,12	0,24	0,09	0,41	0,12	0	0,12	0,2	0,03	0,09	0,15	0,09	0,01	0,01
$F$	28	40	6	1	6	11	2,13	6	12	9	7	12	0	2	19	1	0	1	3	0	0

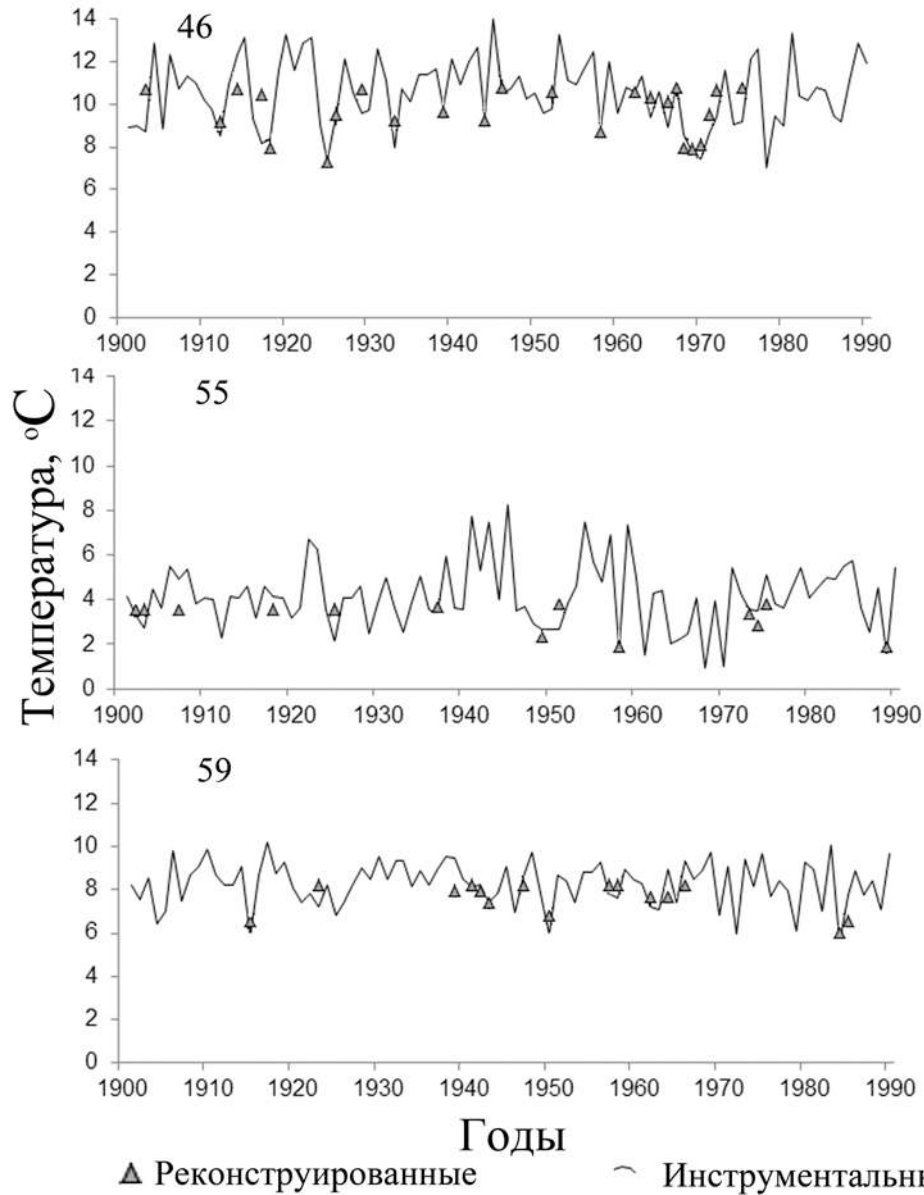
Примечание – «\*» отмечены хронологии с высокой объясненной дисперсией и достоверными значениями  $F$ -критерия.  $r$  – коэффициент корреляции,  $R^2$  – объясненная дисперсия



Линия – инструментальные наблюдения за температурой, треугольники – реконструированные по светлым кольцам данные. Номера – код хронологии

Рисунок 8.10 – Калибровка результатов реконструкции температуры на основе хронологий светлых колец на северном профиле

Массовое образование светлых колец на больших территориях выявило годы с экстремально коротким или холодным вегетационным сезоном. Реконструкции описывают погодные условия вегетационных сезонов лет, следующих после крупных извержений вулканов. В некоторые годы отрицательные аномалии температуры могут достигать 3°C (Рисунок 8.12).



Линия – инструментальные наблюдения за температурой, треугольники – реконструированные по светлым кольцам данные. Номера – код хронологии

Рисунок 8.11 – Калибровка результатов реконструкции температуры на основе хронологий светлых колец на северном профиле

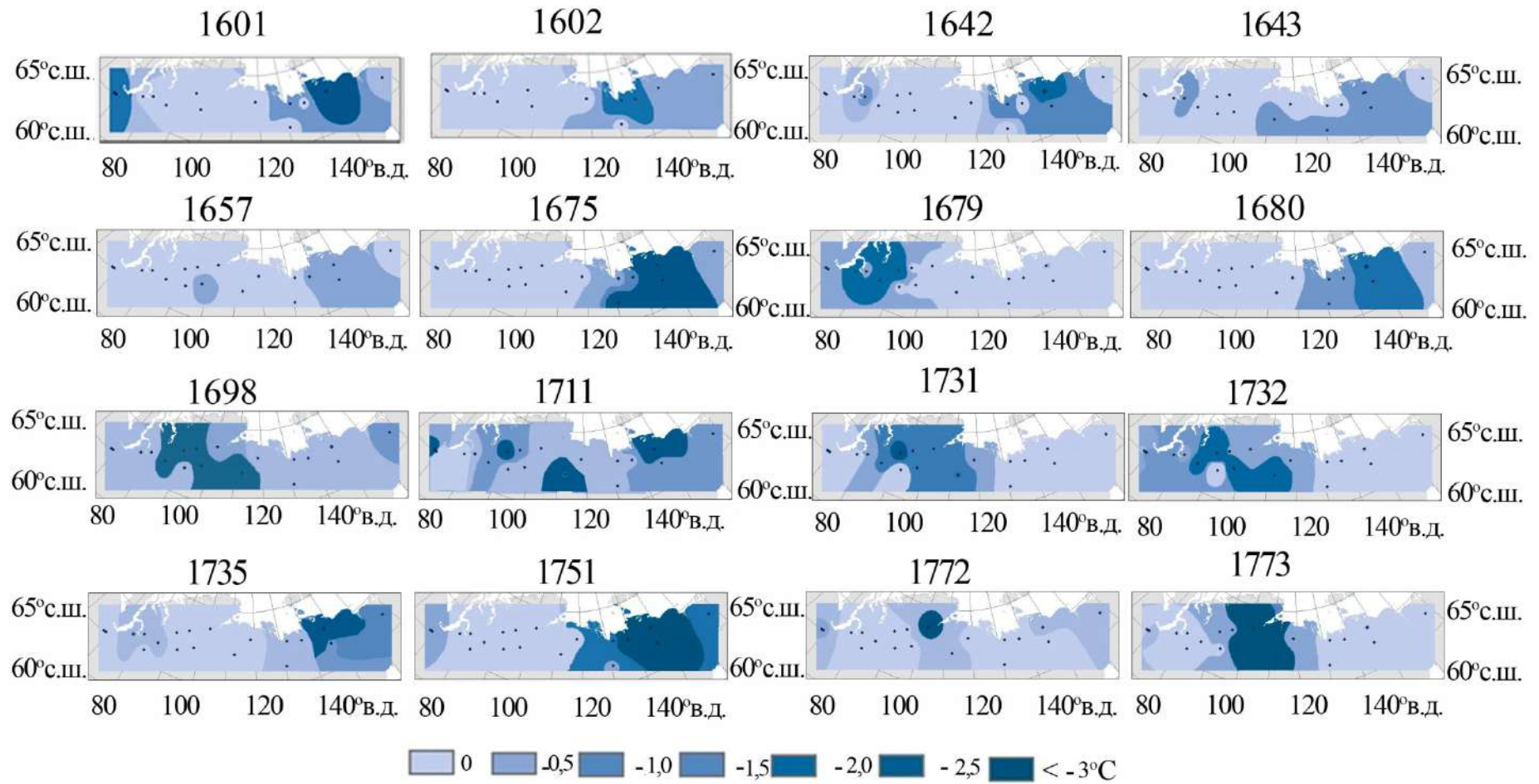


Рисунок 8.12 – Реконструкция температуры июня и августа некоторых экстремально коротких вегетационных сезонов

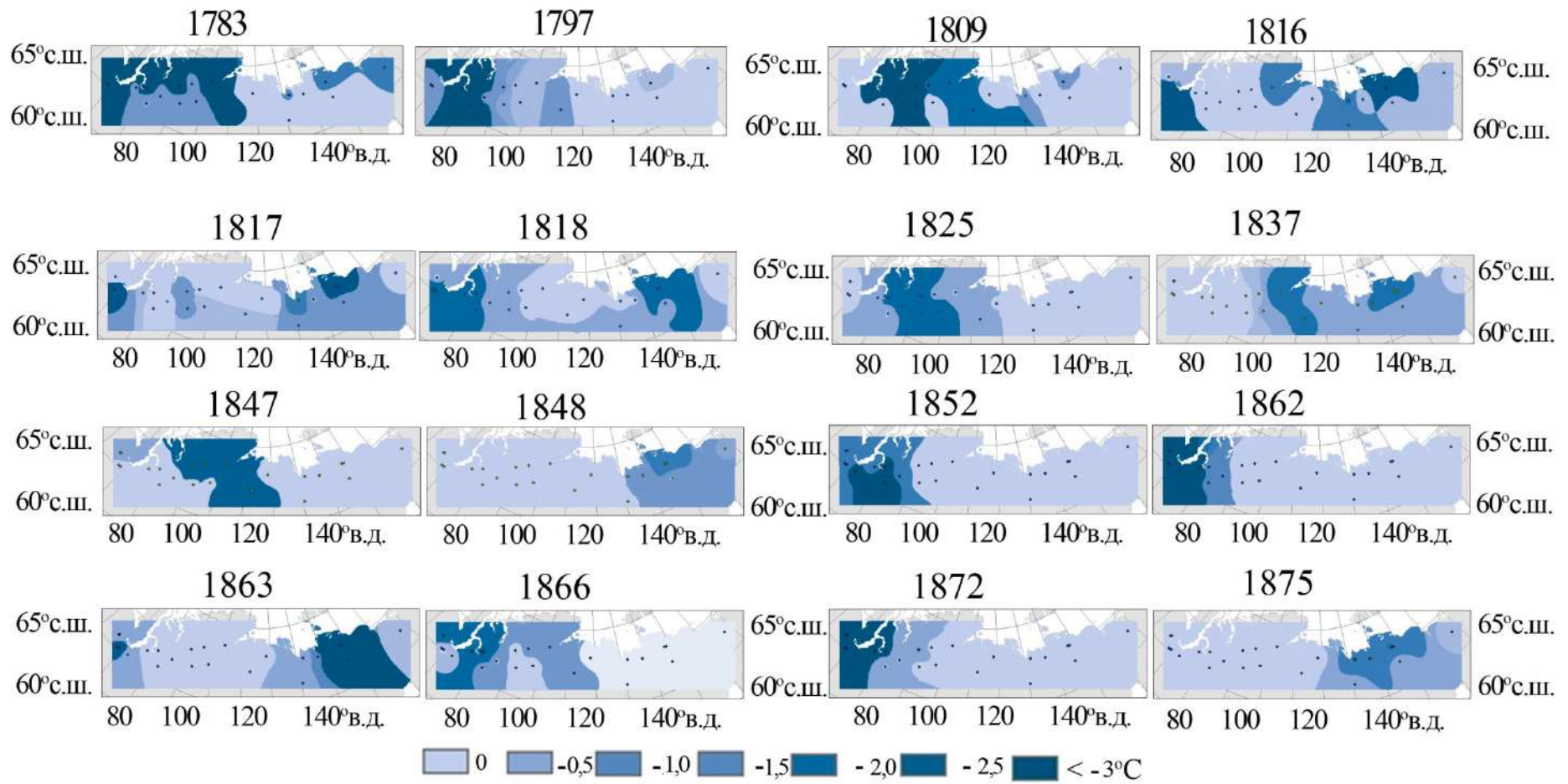


Рисунок 8.12 – Продолжение



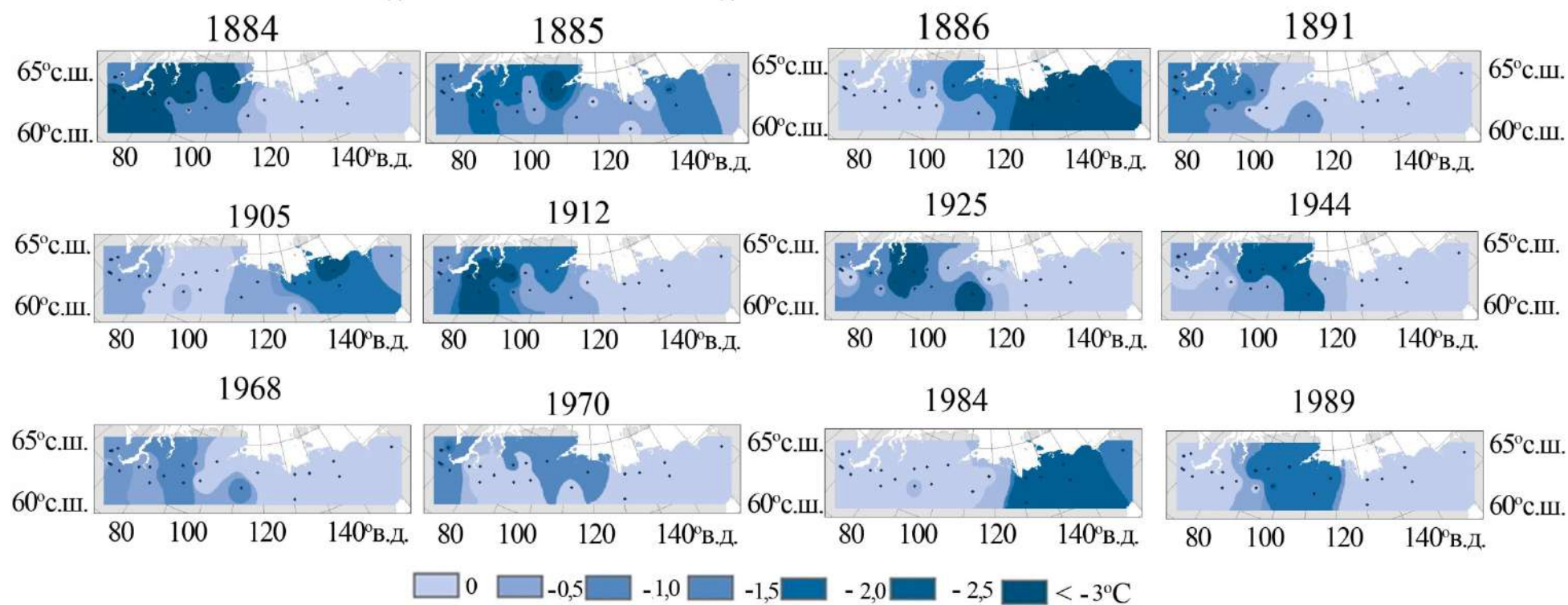


Рисунок 8.12 – Окончание

Вместе с тем получено, что пространственные аномалии температуры, реконструированные на основе хронологий светлых колец, распределяются неравномерно в Сибирской Субарктике. Всего за период 1600-1900 выявлено 40 лет с наиболее экстремальными условиями произрастания. Из них в некоторые годы существенные аномалии температуры выявлены либо в Западной Сибири (14 лет), либо в Средней Сибири (14 лет), либо в Северо-Восточной Сибири (18 лет).

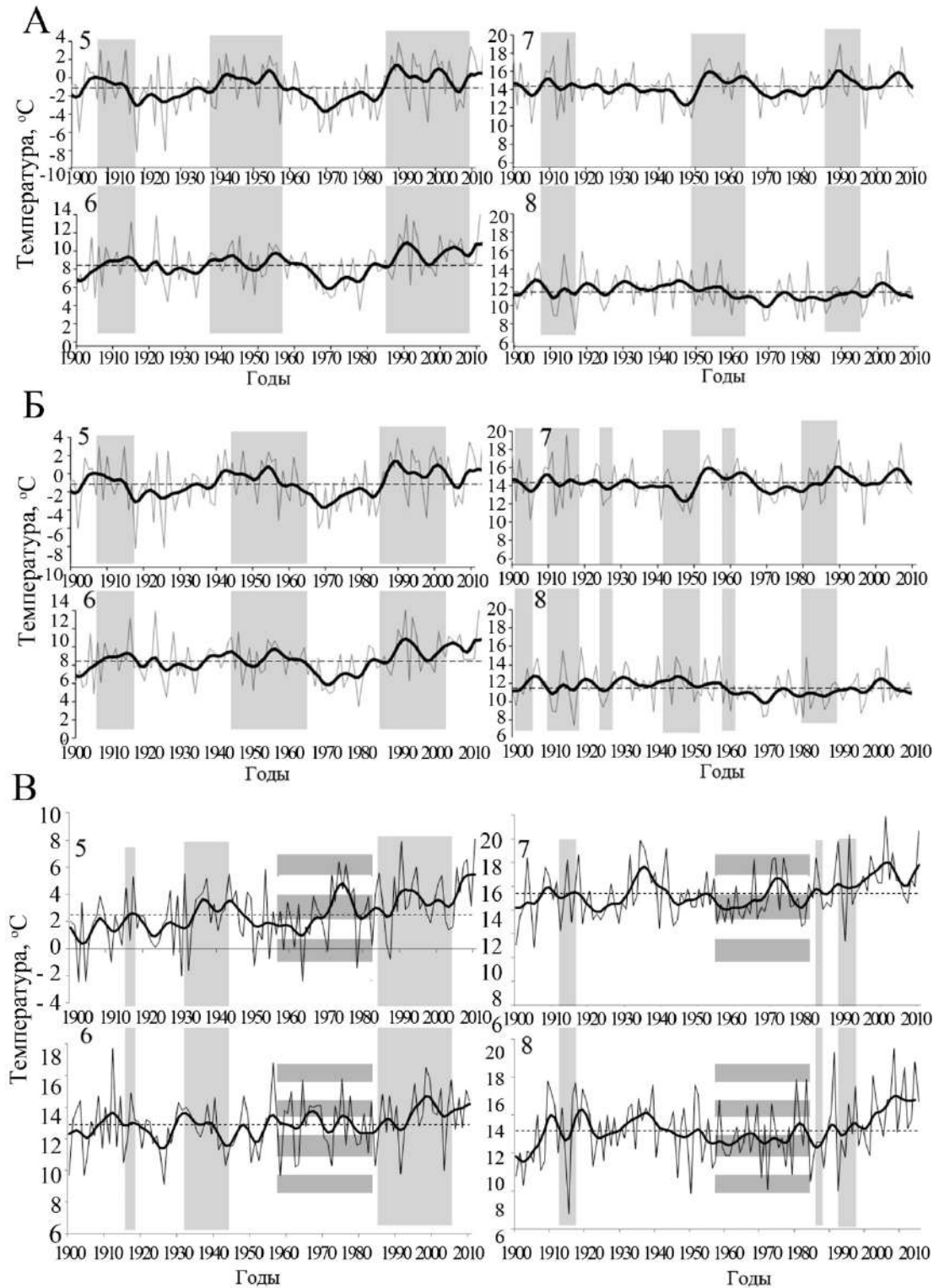
Выявленные годы неравномерно распределены во времени. В XVII столетии аномалии температуры воздуха по светлым кольцам были чаще выявлены на Северо-Востоке Сибири, в XVIII столетии чаще в Средней Сибири, а в XIX – в Западной Сибири. В XX веке количество лет с массовым формированием светлых колец уменьшилось. Выделено 8 лет с массовым формированием светлых колец на большой площади. Из них три года характерны для территории Западной Сибири, три отмечены на территории Средней и два года приурочены к области Северо-Востока Сибири. Все эти годы следуют после крупных извержений вулканов и характеризуются аномалиями температуры от -0,5 до -3°C.

## **8.6 Формирование морозобойных повреждений колец в разные климатические периоды в Сибирской Субарктике**

В этом разделе под климатическим периодом подразумеваются положительные и отрицательные аномалии средней месячной температуры за период 1900-2016 гг. Хронологии морозобойных повреждений в ранней и поздней древесине представляют временной промежуток с 1900-2000 гг. для Западной Сибири и с 1900 по 2016 гг. на Полярном Урале. Для этой территории получены хронологии морозобойных повреждений без пробелов. На Яно-Оймяконском нагорье использовано два периода 1900-1950 и 1980-2010 гг., так как в период 1950-1980 не оказалось молодых деревьев, с кольцами чувствительными к заморозку. Для анализа были использованы хронологии 6 и 69 по ели сибирской, и 60 по лиственнице Каяндера (Таблица Ж.1 и Ж.2 Приложения).

Сравнение хронологий с климатическими данными показывает, что частое формирование морозобойных повреждений в ранней древесине у хвойных деревьев, приурочено к теплым климатическим периодам первой половины вегетации. В такие периоды температура мая и июня выше средних многолетних значений. Повреждения, формирующиеся в поздней древесине, приурочены к холодным климатическим периодам второй половины вегетации (июля-августа) (Рисунок 8.13).





А – Полярный Урал, Б – Западная Сибирь, В – Яно-Оймяконское нагорье. Пунктирная линия – средние многолетние значения. 5, 6, 7, 8 – средняя температура мая-августа; жирная линия – сглаженные значения; заливка серым цветом – периоды с высокой частотой морозобойных повреждений; горизонтальные прямоугольники – нет данных по повреждениям

Рисунок 8.13 – Периоды с высокой частотой формирования морозобойных повреждений у хвойных деревьев

Первая половина вегетации в теплые климатические периоды характеризуется высокой частотой заморозков. Возврат холодов (поздние весенние заморозки) наблюдается гораздо чаще, а годовичные кольца повреждаются массово в периоды, когда средняя температура воздуха становится выше средних многолетних значений.

В начале июня часто наблюдается возврат арктических воздушных масс, с понижением температуры до повреждающих значений. Низкие температуры проявляются как поздние весенние заморозки и фиксируются в стволах хвойных деревьев морозобойными повреждениями в ранней древесине. В течение вегетационного сезона приуроченность высокой частоты формирования морозобойных повреждений ранней древесине к теплым климатическим периодам связана с ранним началом и, таким образом, увеличением продолжительности вегетации. Теплый май будет способствовать раннему снеготаянию и, в дальнейшем, более быстрому и раннему прогреву почвы и раннему началу камбиальной активности. Вышеприведенное сравнение данных по снегу и частоте морозобойных повреждений (глава 7, пп. 7.2.2.4 и 7.3.3.5) показывает, что более важным для формирования повреждений является именно высота снежного покрова в мае, а не общее годовая величина высоты снега [Гурская, 2018]).

Морозобойные повреждения, выявленные в поздней древесине, приурочены к холодным климатическим периодам. В такие периоды во второй половине вегетационного сезона наблюдается длительное понижение температуры и заморозки радиационной природы. Изменения частоты заморозков во второй половине вегетации в большей степени зависят от суточной изменчивости температуры, чем от общих температурных трендов.

Известно, что при потеплении климата происходит уменьшение морозостойкости растений в зимний период [Cannell, 1985; Hänninen, 2006]. 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 [Augspruger, 2011, 2013]. В более холодные климатические периоды (холодный май-июнь) вероятность быть поврежденными низкими температурами, обусловленными возвратом холодов, у деревьев и годовичных колец, в частности, снижается из-за задержки начала вегетации.

Увеличение частоты таких неблагоприятных погодных событий как заморозки в течение вегетации в последнее время наблюдается повсеместно в Сибирской Субарктике. Данное исследование показывают, не только в последний теплый период, но и в любой другой период раннего начала вегетации (май и июнь) и теплый климатический период первой половины вегетации частота условий приводящих к формированию морозобойных

повреждений в ранней древесине у хвойных деревьев, увеличивается с 0,03 до 0,2–0,25, то есть повреждения формируются каждый четвертый-пятый год.

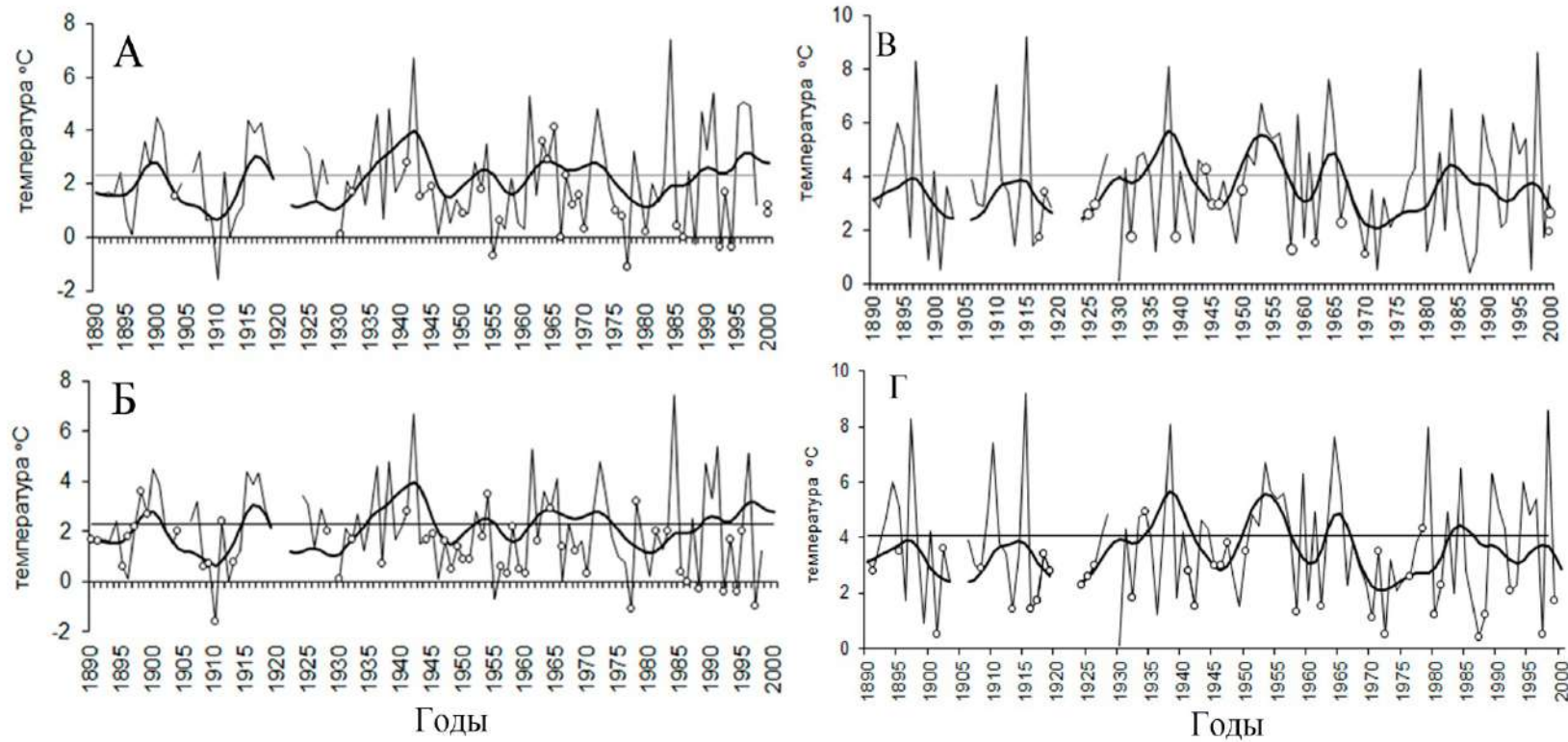
Таким образом, изменения климата последних десятилетий ведут с одной стороны к увеличению прироста и улучшению возобновления деревьев в высоких широтах, а с другой стороны увеличивают частоту таких неблагоприятных природных событий как поздние весенние заморозки.

Как было показано выше, на формирование морозобойных повреждений влияет суточная минимальная температура воздуха. Поэтому выполнен анализ приуроченности морозобойных повреждений к периодичности изменчивости суточной минимальной температуры воздуха по данным метеостанции Салехард, Период от середины июня до середины июля был соотнесен с повреждениями в ранней древесине, а от середины июля до середины августа – с повреждениями в поздней древесине.

Сравнительный анализ показал, что образование морозобойных повреждений, как в ранней, так и в поздней древесине приурочено к климатическим периодам, когда минимальные суточные температуры ниже средних многолетних значений. Для первой половины вегетации это периоды 1900-1915, 1945-1970, 1975-1985 гг., а для второй половины вегетации – 1915-1925, 1945-1955 и 1970-1990 гг. В эти периоды отмечена высокая частота формирования морозобойных повреждений. Минимальная температура воздуха в эти периоды в годы с морозобойными повреждениями, локализованными как в ранней древесине, так и в поздней древесине достоверно ниже, чем в годы без морозобойных повреждений (0,8°о, 1,1°С и 2,7°С соответственно, тест Манна-Уитни). Следовательно, морозобойные повреждения формируются в периоды, когда минимальная температура воздуха достигает своих экстремально низких значений (Рисунок 8.14).

Такие температуры являются маркером заморозков. Ключевая роль в возникновении заморозков в районе исследования принадлежит адвекции холодных воздушных масс из Арктики. В большинстве случаев эти воздушные массы вначале имеют невысокую положительную температуру, а дальнейшее их охлаждение в ночные и утренние часы происходит за счет потерь тепла излучением.

Однако были выявлены годы, когда самые низкие значения минимальной температуры были ниже средних многолетних значений, а морозобойные повреждения не были выявлены. Экстремально низкие минимальные температуры второй декады июня–первой декады июля без морозобойных повреждений колец хвойных деревьев были отмечены в 1896, 1912, 1946, 1955, 1966 и 1988 , а со второй декады июля по первую декаду августа – в 1899, 1901, 1936, 1960, 1972, 1980, 1983 и 1987 гг.



А, Б – температура второй декады июня–первой декады июля; В, Г – температура второй декады июля–первой декады августа; круг – годы с морозобойными повреждениями; А, В – лиственница, Б, Г – ель. Горизонтальная линия – среднее многолетнее значение минимальной температуры

Рисунок 8.14 – Минимальная температура воздуха и ее сглаженные 10-летним сплайном значения

В годы с экстремально низкой минимальной температурой отсутствие морозобойных повреждений колец может быть связано с влиянием многих эндогенных и экзогенных факторов. Первая из наиболее вероятных причин – низкая температура всего вегетационного сезона (например, в 1899, 1912 и 1946 гг.), которая ведет к низкой скорости деления камбия и растяжения клеток. В результате низкой камбиальной активности материнские клетки ксилемы не повреждаются низкими температурами вследствие замедленного низкой температурой метаболизма. Второй причиной отсутствия повреждений может быть небольшая амплитуда суточных температур, которая влияет в условиях умеренного климата на формирование заморозка и последующее повреждение клеток [Нилов, 1979; Stöckli, Schweingruber, 1996; Hantemirov et al., 2004]. Третья возможная причина – влияние других погодных факторов, таких как ветер, облачность и выпадение росы, которые обеспечивают особенности формирования ночного минимума температуры [Новожилов, 1966; Leuning, 1988]. Четвертая причина – различия в чувствительности клеток к внешним условиям и, в частности, в активности камбия, в скорости растяжения материнских клеток ксилемы и процессов созревания трахеид [Антонова, 1999]. Таким образом, морозобойные повреждения формируются в периоды, когда средняя температура воздуха выше средних многолетних значений, а минимальные температуры достигают своих экстремально низких значений. Такие периоды характеризуются высокой частотой неблагоприятных погодных явлений.

## **8.7 Реконструкция заморозков в горах Южного Урала.**

На Южном Урале наблюдения за погодными условиями высоко в горах регулярно велись на метеорологической станции Дальний Таганай, период наблюдений 1932-2001 гг. В этом разделе рассмотрены годы с заморозками, которые были до начала периода наблюдений и после, а также редкие неблагоприятные погодные явления.

До начала наблюдений на метеостанции морозобойные повреждения на обеих вершинах 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 заморозки в начале вегетационного сезона. Из них наиболее экстремальными были заморозки 1927 и 2007 гг. , когда было повреждено наибольшее количество деревьев на разных высотных уровнях и экспозициях склонов.

Заморозки 2008 и 2010 гг. выделяются тем, что зафиксированы в самом начале слоя прироста только на самом верхнем высотном уровне на склонах ЮЗ экспозиции.

Следовательно, в эти два года мощность снежного покрова была большой, но покров разрушился достаточно быстро. Склоны южных экспозиций достаточно прогрелись и деревья на самом высоком уровне уже начали свой рост. А ниже по склону разрушение снежного покрова происходило медленнее, и камбий у деревьев в момент заморозка еще не был активен. Следовательно, был зафиксирован достаточно ранний заморозок. По данным метеостанции Уфа заморозки в 2008 г. наблюдались 8.06, а в 2010 г. – 31.05. В эти же сроки заморозки могли быть в горах Южного Урала.

В XIX веке на г. Дальний Таганай заморозки в начале вегетации были зафиксированы в виде морозобойных повреждений в 1842, 1848, 1871, 1881, 1897 гг. Из этих лет самым экстремальным оказался 1879 г. В этот год вегетационный период начался достаточно рано, а затем в середине июня наблюдался возврат холодов. Положение повреждения в начале слоя прироста и в первой половине ранней древесины указывает, что камбиальная активность была достаточно высокой в тот момент и большинство деревьев начали свой рост. Скорее всего, этот заморозок был во второй половине июня. В этот же год отмечен короткий вегетационный период в пойме нижней Оби.

На массиве Ирмель отмечены 1901, 1905, 1913, 1914, 1918, 1919, 1922, 1925, 1930 и 1931 годы с морозобойными повреждениями ранней древесины годичных колец. Эти заморозки были более локальными, не зафиксированными на г. Дальний Таганай. Повреждения колец выявлены у деревьев, произрастающих на нижних частях ВГЛ, в сомкнутом лесу. Следовательно, похолодание было не очень сильным, локальным, а заморозки были усилены стоком и застоем холодного воздуха. Ни один из отмеченных годов с морозобойными повреждениями колец не был приурочен к крупным вулканическим извержениям.

Кроме часто фиксируемых заморозков в начале вегетационного сезона, повреждения отмечены и в зоне второй половины ранней древесины и в поздней древесине. Это 1916, 1918, 1926, 1935, 1947, 1951, 1952, 1969, 1975, 1978, 1884, 1993 гг. Неблагоприятные погодные явления в виде заморозков наблюдались во второй половине июля-августе. Все эти годы следуют после лет с крупными вулканическими извержениями.

Сравнивая годы с морозобойными повреждениями на Южном Урале и на Полярном Урале и в Западной Сибири, можно отметить годы с широким распространением повреждений деревьев во всем регионе. Это 1913, 1918, 1920, 1925, 1926, 1947, 1958, 1969 гг. В эти годы неблагоприятные погодные явления достигали экстремальных проявлений широкого географического масштаба (надрегионального уровня).

## 8.8 Выводы

Светлые и морозобойные кольца хвойных деревьев, произрастающих на северном и верхнем пределах распространения в Печоро-Сибирской Субарктике и Уральских горах, могут быть использованы для решения различных прикладных дендроклиматических задач. Полученные результаты главы позволяют сделать следующие выводы:

1. В Сибирской Субарктике выделено пять крупных физико-географических районов, имеющих сходный климатический сигнал в хронологиях светлых колец.
2. Массовое формирование светлых колец на больших территориях Сибирской Субарктики является маркером крупных вулканических извержений.
3. Хронологии светлых колец позволяют уточнить календарные даты крупных извержений вулканов.
4. Хронологии по светлым годичным кольцам, указывая на задержку начала и раннее окончание вегетационного периода, позволяют реконструировать короткие вегетационные сезоны с большим, чем сезон разрешением.
5. Морозобойные повреждения в ранней древесине формируются в теплые климатические периоды, а в поздней – в холодные. В связи с современными изменениями лимата ожидается увеличение частоты формирования повреждений в ранней древесине.

Результаты проделанной работы позволяют сделать следующие 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 годовичных колец.

4. Крупные извержения вулканов могут быть причиной массового формирования светлых годовичных 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 годовичных колец хвойных свидетельствует о географически масштабных летних и ранних осенних заморозках, связанных с понижением температуры воздуха в результате вулканических извержений.

5. Аномальные клеточные структуры годовичных 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 СОКРАЩЕНИЙ

- АО – Арктическая осцилляция  
ВГЛ – верхняя граница леса  
Вл – влажные местообитания  
Зас – засуха,  
ИЗО – изотопный состав кольца  
Л – сомкнутый лес  
МП – морозобойное повреждение  
Нв – наводнения  
Ос – осадки,  
П – месяцы предшествующего года  
пд – поздняя древесина  
пр – проточные  
рд – ранняя древесина  
САК – Северо-Атлантическое Колебание  
СВ – северо-восточный  
св – свежие местообитания  
СК – светлые кольца  
сх – сухие местообитания  
ТДО – Тихоокеанская Декадная Осцилляция  
Тем – температура,  
ФАР – фотосинтетически активная радиация  
ФП – флуктуации плотности  
хр. – хребет  
ШГК – ширина годичного кольца,  
ЮЗ – юго-западный  
CRU – Climate Research Unit база данных Королевского метеорологического института  
Нидерландов  
CWA – площадь клеточной стенки трахеиды  
CWT – толщина клеточной стенки трахеиды  
D – радиальный размер трахеиды  
LUM – площадь люмена трахеиды  
VEI – шкала вулканической активности (Volcanic explosivity index)

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агафонов, Л.И. Влияние долготного градиента температур на радиальный прирост основных лесных пород северо-западной Сибири / Л.И. Агафонов, М.А. Гурская // Изв. РАН. Сер. геогр. – 2012. – № 5. – С. 48-60.
2. Агафонов, Л.И. Влияние стока нижней Оби на радиальный прирост деревьев / Л.И. Агафонов, М.А. Гурская // Лесоведение. – 2010 – №4. – С. 9-18.
3. Агафонов, Л.И. Динамика термокарстовой депрессии в Западной Сибири: опыт дендрохронологического исследования / Л.И. Агафонов, Х.Б. Штрук, Т.О. Нубер // Криосфера Земли. – 2002. – Т. 6, №. 2. – С. 43.
4. Агафонов, Л.И. Древесно-кольцевая индикация гидролого-климатических условий в Западной Сибири: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.05 / Агафонов Леонид Иванович. – Екатеринбург. – 2011. – 42 с.
5. Агафонов, Л.И. Сток Оби и летняя температура воздуха на севере Западной Сибири / Л.И. Агафонов, В.С. Мазепа // Изв. РАН. Сер. геогр. – 2001. – № 1. – С. 80-92.
6. Агроклиматический справочник по Челябинской области / Гл. упр. гидрометеорол. службы при Совете Министров СССР [и др.]. – Л.: Гидрометеиздат, 1960. – 156 с.
7. Алисов, Б.П. Климат СССР / Б.П. Алисов. – М.: Высш. шк., 1968. – 104 с.
8. Алисов, Б.П. Климатология / Б.П. Алисов, Б.В. Полтораус. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1974. – 300 с.
9. Антонова, Г.Ф. Рост клеток хвойных / Г.Ф. Антонова. – Новосибирск: Наука, 1999. – 231 с.
10. Арефьев, С.П. Древесно-кольцевые хронологии как показатель колебания уровня воды в андреевской озерной системе в начале XIX-XXI вв. / С.П. Арефьев, В.А. Зах // Вестн. археологии, антропологии и этнографии. – 2017. – № 4 (39). – С. 161-171.
11. Ары-мас. Природные условия, флора и растительность самого северного лесного массива в мире / под ред. Б.Н. Норина. – Л.: Наука, 1978. – 192 с.
12. Баринов, В.В. Экстремальные климатические события в Центральном Алтае за последние 1500 лет по данным древесно-кольцевой хронологии Jelo / В.В. Баринов, В.С. Мыглан, А.В. Тайник // Изв. РАН. Сер. геогр. – 2017. – № 1. – Р. 91-102.
13. Барри, Р.Г. Погода и климат в горах / Р.Г. Барри. – Л.: Гидрометеиздат, 1984. – 311с.
14. Белов, А.А. Структура годичных колец древесины сосны обыкновенной в зоне аварии на Чернобыльской АЭС в связи с густотой древостоев / А.А. Белов // Лесоведение.

– 2018. – № 4. – С. 285–291.

15. Бенькова, В.Е. Особенности строения древесины северных популяций сибирских видов лиственницы / В.Е. Бенькова, А.В. Бенькова // Лесоведение. – 2006. – № 4. – С. 28–36.
16. Берри, Д.А. Зависимость фотосинтеза от факторов окружающей среды / Д.А. Берри, У. Даунтон // Фотосинтез / под ред. Говинджи. – М.: Мир, 1987. – Т. 2. – С. 273-364.
17. Будкевич, Е.В. Древесина сосновых. – Л.: Изд-во АН СССР, 1961. – 152 с.
18. Будыко, М.И. Климат и жизнь / М.И. Будыко. – Л.: Гидрометеиздат, 1981. – 400 с.
19. Булыгина, О.Н. Специализированные массивы данных для климатических исследований / О.Н. Булыгина, Н.Н. Коршунова, В.Н. Разуваев // Тр. Всерос. науч.-исслед. ин-та гидрометеоролог. информ.-Мирового центра данных. – 2014. – № 177. – С. 136-148.
20. Ваганов, Е.А. Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике / Е.А. Ваганов, С.Г. Шиятов, В.С. Мазепа. – Новосибирск: СО РАН, 1996. – 246 с.
21. Ваганов, Е.А. Значение раннелетней температуры и сроков схода снежного покрова для роста деревьев в субарктической зоне Сибири / Е.А. Ваганов, А.В. Кирдянов, П.П. Силкин // Лесоведение. – 1999. – № 6. – С. 3-14.
22. Ваганов, Е.А. Рост и структура годичных колец хвойных / Е.А. Ваганов, А.В. Шашкин. – Новосибирск, 2000. 232 с.
23. Ванин, С.И. Лесная фитопатология / С.И. Ванин. – М.; Л.: Гослесбумиздат, 1955. – 417 с.
24. Влияние ветровой нагрузки на образование пороков в растущих деревьях / О.И. Григорьева, И.В. Григорьев, А.Б. Давтян [и др.] // Системы. Методы. Технологии. – 2021. – № 2. – С. 63-69.
25. Воздействие природно-антропогенных факторов на радиальный прирост деревьев Кольского севера / Т.В. Черненькова, Ю.Н. Бочкарев, М. Фридрих [и др.] // Лесоведение. – 2012. – № 4. – С. 3-15.
26. Возможности оценки момента наступления вегетационного сезона на основе спутниковых и метеорологических данных / М.А. Медведева, С.А. Барталёв, Е.А. Лупян [и др.] // Совр. проблемы дистанц. зондирования Земли из космоса. – 2008. – Т. 2. № 5. – С. 313-321.
27. Возраст Патомского кратера: дендрохронологические и биогеохимические исследования / В. Воронин, В. Антипин, В. Осколков // География и природ. ресурсы. – 2020. – № 4. – С. 152-161.
28. Воробьева, Н.А. Связь роста годичного кольца и репродуктивной активности у кедра сибирского / Н.А. Воробьева, В.Н. Воробьев // Сиб. экол. журн. – 1999. – Т. 2, № 1. –

С. 153-157.

29. Воронин, В.И. Дендроиндикация локальных термокарстовых процессов в Восточном Саяне / В.И. Воронин, В.А. Буянтуев, В.А. Осолков // Современная геодинамика Центральной Азии и опасные природные процессы: результаты исследований на количественной основе. – Иркутск: Ин-т зем. коры СО РАН, 2016. – С. 214-218.
30. Вулканы, стратосферный аэрозоль и климат Земли / Под ред. С.С. Хмелевцова. – Л.: Гидрометеиздат, 1986. – 256 с.
31. Гвоздецкий, Н.А. Физико-географическое районирование СССР / Н.А. Гвоздецкий. – М.: МГУ, 1968. – 576 с.
32. Геокриология СССР. Средняя Сибирь / под ред. Э.Д. Ершова. – М.: Недра, 1989. – 414 с.
33. Гистометрический анализ роста древесных растений / Е.А. Ваганов, А.В. Шашкин, И.В. Сви́дерская [и др.]. – Новосибирск: Наука, 1985. – 100 с.
34. Говорухин, В. С. Высотная поясность растительности Урала // Вопросы физической географии Урала / Н.А. Гвоздецкий [и др.]. – М., 1960. – С. 11-32.
35. Голубева, Т.А. О радиационном балансе пологих склонов за вегетационный период / Т.А. Голубева // Тр. Гл. геофиз. обсерватории. – 1966. – Т. 190. – С. 32-40.
36. Голубчиков, Ю.Н. География горных и полярных стран / Ю.Н. Голубчиков. – М: Изд-во МГУ, 1996. – 304 с.
37. Гольцберг, И.А. Агроклиматическая характеристика заморозков в СССР и методы борьбы с ними / И.А. Гольцберг. – Л.: Гидрометеиздат, 1961. – 217 с.
38. Горчаковский, П.Л. Фитоиндикация снежного покрова и снежных лавин в высокогорьях / П.Л. Горчаковский, С.Г. Шиятов // Экология. – 1971. – № 1. – С. 22-35.
39. Горчаковский, П.Л. Растительный мир высокогорного Урала / П. Л. Горчаковский. – М.: Наука, 1975. – 281 с.
40. Горячев, В.М. Сезонный рост и развитие древесных растений в первобытных пихтово-еловых лесах / В.М. Горячев // Экологические особенности и восстановительная динамика темнохвойных лесов Среднего Урала. – Свердловск: УрО АН СССР, 1991. – С. 78-100.
41. Комплексная оценка климатогенной трансформации высокогорных лесных экосистем Южного Урала (на примере массива Ирмель) / А.А. Григорьев, Ю.В. Шалаумова, Е.В. Болотник, [и др.] // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. – 2022. – Т. 15, № 2. – С. 148-166.
42. Гурская, М.А. Распределение патологических структур в древесине ствола

- лиственницы сибирской и ели сибирской на Полярном Урале и Приобском Севере / М.А. Гурская // Строеение, свойства и качество древесины – 2000. Материалы 3 Международного симпоз., Петрозаводск, 11-14 сент. 2000. – Петрозаводск, 2000. - С. 43-46.
43. Гурская, М.А. Образование двух морозобойных повреждений ксилемы в одном годичном кольце у ели сибирской в условиях Западно-Сибирской лесотундры / М. А. Гурская, С. Г. Шиятов // Экология. – 2002. – № 2. – С. 83-90.
44. 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 // Журн. СФУ. Биология. – 2011. – № 4. – С. 338-354.
45. 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 // Ботан. журн. – 2013. – Т. 98. – № 8. – С. 103-120.
46. Гурская, М.А. Использование светлых колец лиственницы для оценки индекса вулканической активности / М.А. Гурская // Геофиз. процессы и биосфера. – 2017. – Т. 16. – № 1. – С. 23-41.
47. Гурская, М.А. Реконструкция температуры летних месяцев на основе годичных колец сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L., произрастающей в бассейне р. Печора / М.А. Гурская, В.В. Кукарских, Е. Ланге // Изв. РАН. Сер. геогр. – 2018. – № 2. – С. 59-73.
48. Гурская, М.А. Формирование морозобойных повреждений у хвойных деревьев в различные климатические периоды на Полярном Урале / М.А. Гурская // Изв. РАН. Сер. геогр. – 2018. – № 6. – С.70-80.
49. 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.
50. Гурская, М.А. Хронологии светлых колец лиственницы на севере сибирской лесотундры: отражение степени континентальности климата / М.А. Гурская // Изв. РАН. Сер. Геогр. – 2021. – № 1. – С. 84-96.
51. Гурская, М.А. Влияние атмосферной циркуляции на формирование светлых колец в древесине лиственницы в Сибирской Субарктике / М.А. Гурская // Журн. СФУ. Биология. – 2022. – № 2. – С. 167–182.
52. Двораковский, М.С. Экология растений / М.С. Двораковский. – М.: Высш. шк., 1983. – 190 с.
53. Действие дефолиации на рост и метаболизм сосны обыкновенной / Н.Е. Судачкова, И.Л. Милютин, Л.И. Романова [и др.] // Сиб. экол. журн. – 2015. – Т. 22, № 1. – С. 28-35.

54. Дендрохронологическая реконструкция процесса формирования газового бугра на месте Ямальской воронки / С. П. Арефьев, А. В. Хомутов, К.А. Ермохина [и др.] // Криосфера Земли. – 2017. – Т. 21, № 5. – С. 107-119.
55. Деревья и кустарники СССР: дикорастущие, культивируемые и перспективные для интродукции / под ред. С. Я. Соколова. – М-Л: Изд-во АН СССР, 1949. – 464с.
56. Добровольский, Г.В. География почв / Г.В. Добровольский, И.С. Урусевская. – М.: Изд-во МГУ, 2004. – 460 с.
57. Доясова, Н.П. Морозоустойчивость хвойных интродуцентов при выращивании их в летней теплице / Н.П. Доясова // Вопросы интродукции растений на Кольском Севере / отв. ред. Г.Н. Андреев, Л.М. Лукьянова. – Апатиты: Кол. фил. АН СССР, 1979. – С. 76-77.
58. Ефремов, С.П. Пионерные древостои осушенных болот / С.П. Ефремов. – Новосибирск: Наука, 1987. – 249 с.
59. Западная Сибирь / отв. ред. Г.Д. Рихтер. – М: Изд-во АН СССР, 1963. – 488 с.
60. Захарова, А.Ф. Радиационный режим северных и южных склонов в зависимости от географической широты / А.Ф. Захарова / Учен. зап. Ленингр. ун-та. Сер. геогр. наук. – 1959. – Т. 13. – С. 24-49.
61. Зенина, О.В. Общая характеристика флоры национального парка «Таганай» / О.В. Зенина // Самар. Лука: проблемы регион. и глоб. экологии. – 2013. – Т. 22, № 4. – С. 55-59.
62. Значение экспозиции склонов для роста лиственницы Гмелина в мерзлотных условиях Средней Сибири I. Различия в динамике радиального прироста деревьев на склонах северной и южной экспозиции / А.В. Бенькова, Д.А. Машуков, В.Е. Бенькова [и др.] // Сиб. лес. журн. – 2015. – № 4. – С. 18-29.
63. Игошина, К.Н. Растительность Урала / К.Н. Игошина // Растительность СССР и зарубежных стран. Сер. 3. Геоботаника. – М., Л.: Тр. БИН АН СССР, 1964. – Вып. 16. – С. 83-230.
64. Игошина, К.Н. Флора горных и равнинных тундр и редколесий Урала / К.Н. Игошина // Растения севера Сибири и Дальнего Востока. – М.; Л.: Наука, 1966. – С. 135-223.
65. Исаченко, А.Г. Ландшафтоведение и физико-географическое районирование / А.Г. Исаченко. – М.: Высш. шк., 1991. – 366 с.
66. Исследования теплоизолирующей способности древесной коры / П. Золтан, М.И. Ронец, Г.А. Горбачева, В.Г. Санаев // Лесотехнический журнал. – 2017. – Т. 7, №. 1. – С. 157-161.
67. К вопросу образования очагов куртинного усыхания сосны обыкновенной на старопахотных землях (роль корневой губки, эдафических факторов и изменения климата)

- / И.Н. Павлов, О.А. Барабанова, С.С. Кулаков [и др.] // Хвойные бореальной зоны. – 2010. – Т. 27, № 3/4. – С. 263-272.
68. Кистерная, М.В. Изменение анатомического строения древесины сосны под влиянием комплекса лесохозяйственных мероприятий / М.В. Кистерная, Я.А. Аксененкова // Лес. журн. – 2007. – № 4. – С. 20-26.
69. Китаев, Л.М. Связь сезонных изменений температуры воздуха и снежного покрова Северной Европы / Л. М. Китаев // Криосфера Земли. – 2006. – Т. 10, № 3. – С. 76-82.
70. Кищенко, И.Т. Анатомическое строение годичного кольца деревьев *Pinus sylvestris* L. разного возраста и положения в пологе леса в таежной зоне / И.Т. Кищенко // Хвойные бореал. зоны. – 2015. – Т. 33, № 5/6. – С. 61-70.
71. Кищенко, И.Т. Формирование древесины ствола *Picea abies* (L.) Karst. в разных типах сообществ таежной зоны / И.Т. Кищенко // Лес. журн. – 2019. – № 1. – С. 32-39.
72. Климат на территории нефтегазовых месторождений на полуостровах Тазовский и Ямал: спец. справ / под ред. Ц.А. Швер. – Л.: Гидрометеиздат, 1991. – 220 с.
73. Климат России / под ред. Н.В. Кобышевой. СПб.: Гидрометеиздат, 2001. – 654 с.
74. Климатический атлас СССР / под ред. Ф.Ф. Давитая. – М., 1960. – Т. 1. – 181 с.
75. Кнорре, А.А. Оценка скорости подъема мерзлоты в лиственничниках криолитозоны центральной Эвенкии методами дендрохронологии / А.А. Кнорре, А.В. Кирдянов, А.С. Прокушкин // Лесоведение. – 2009. – № 2. – С. 77-80.
76. Коровин, В.В. Структурные аномалии стебля древесных растений / В.В. Коровин, Л.Л. Новицкая, Г.А. Курносов. – М.: Изд-во МГУЛ, 2001. – 259 с.
77. Крамер, П.Д., Физиология древесных растений / П.Д. Крамер, Т.Т. Козловский. – М.: Кн. по Требованию, 2013. – 462 р.
78. Кучеров, С.Е. Влияние непарного шелкопряда на радиальный прирост дуба черешчатого / С.Е. Кучеров // Лесоведение. – 1990. – № 2. – С. 20-29.
79. Кучеров, С.Е. Реконструкция массовых размножений непарного шелкопряда на Зилаирском плато на основе анализа радиального прироста дуба черешчатого / С.Е. Кучеров // Журн. СФУ. Биология. – 2011. – Т. 4, № 4. – С. 405-415.
80. Леса Красноярского Заполярья / А.П. Абаимов, А.И. Бондарев, О.А. Зырянова [и др.]. – Новосибирск: Наука, 1997. – 208 с.
81. Леса СССР / ред. Е.К. Исаев. – М.: Наука, 1966. – Т. 1. – 459 с.
82. Лесная энциклопедия / гл. ред. Г.И. Воробьев. – М.: Сов. энцикл., 1986. – Т. 2. – 631 с.
83. Лехатинов, А.М. Природные индикаторы распространения и активности проявления селей / А.М. Лехатинов // Селевые потоки: катастрофы, риск, прогноз, защита:



- тр. 5-й Междунар. конф. – Тбилиси: Универсал, 2018. – С. 438-442.
84. Мазепа, В.С. Влияние осадков на динамику радиального прироста хвойных в субарктических районах Евразии / В.С. Мазепа // Лесоведение. – 1999. – № 6. – С. 14-21.
85. Мазепа, В.С. Дендроклиматическая реконструкция летней температуры воздуха с 1690 года в Субарктических районах Сибири / В.С. Мазепа // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – 2000. – Т. XVII. – С. 170-187.
86. Мацковский, В. В. Климатический сигнал в ширине годичных колец хвойных деревьев на севере и в центре Европейской России / В.В. Мацковский, О.Н. Соломина // Проблемы экол. мониторинга и моделирования экосистем. – 2011. – Т. 24. – С. 256-270.
87. Мищенко, З.А. О тепловом балансе и температуре растений / З.А. Мищенко // Тр. Гл. геофиз. обсерватории. – 1966. – Т. 190. – С. 41-57.
88. Модельная оценка оптимального соотношения между толщиной клеточной стенки и размером люмена у трахеид хвойных / И.В. Свидерская, В.Г. Суховольский, Е.Ю. Радостева [и др.] // Журн. СФУ. Биология. – 2011. – Т. 4, № 2. – С. 183-196.
89. Моисеев, П.А. Структура и динамика древесной растительности на верхнем пределе ее произрастания на Урале: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.05 / Моисеев Павел Александрович. – Екатеринбург, 2011. – 42 с.
90. Молчанов, А. А. Лес и окружающая среда / А.А. Молчанов. – М.: Наука, 1968. – 247 с.
91. Москалева, С.А. Влияние заморозков на формирование древесины ели после высокоинтенсивных рубок ухода в березово-еловых насаждениях / С.А. Москалева, Л.Е. Крыжановская, Т.В. Белова // Материалы Отчетной, годич. сес. по итогам науч.-исслед. работ за 1984 год. – Архангельск, 1985. – С. 74–75.
92. Мыглан, В. С. Климат и социум Сибири в малый ледниковый период / В.С. Мыглан. – Красноярск: СФУ, 2010. – 230 с.
93. Национальный Атлас почв Российской Федерации / под ред. С.А. Шобы. – М.: Астрель: АСТ, 2011. – 632 с.
94. Невидимова, О.Г. Морфометрическая дифференциация плотности гелиоресурса на северном макросклоне Северо-Чуйского хребта (Горный Алтай) / О.Г. Невидимова, А.С. Кузнецов // Соврем. проблемы науки и образования. – 2015. – № 2-2. – С. 731-731.
95. Николаев, А.Н. Влияние климатических факторов и термического режима мерзлотных почв Центральной Якутии на радиальный прирост лиственницы и сосны / А.Н. Николаев, П.П. Федоров // Лесоведение. – 2004. – № 6. – С. 3-13.
96. Нилов, В.Н. О действии заморозков на подрост ели / В.Н. Нилов, В.Г. Чертовской // Экология. – 1975. – № 4. – С. 47–52.

97. Нилов, В.Н. О повреждении заморозками камбия древесных интродуцентов в Архангельске / В.Н. Нилов // Бюл. Гл. ботан. сада. – 1979. – Вып. 114. – С. 50–57.
98. Новожилов, Н.И. О положении уровня минимальной температуры воздуха над почвой / Н.И. Новожилов // Тр. Гл. геофиз. обсерватории. – 1966. – Т. 190. – С. 121–129.
99. Норин, Б.Н. К познанию семенного и вегетативного возобновления древесных пород в лесотундре / Б.Н. Норин // Растительность Крайнего Севера и ее освоение / под ред. Б.А. Тихомирова. – Л., 1958. – Вып. 3. – С. 154–244.
100. Орлова, В.В. Западная Сибирь / В.В. Орлова. – Л.: Гидрометеиздат, 1962. – 360 с. – (Климат СССР; вып. 4).
101. Оценка эффективности рубок ухода в сосняках Казахского мелкосопочника на основе лесоводственного и древесно-кольцевого анализа / А.В. Данчева, М.А. Гурская, С.В. Залесов [и др.] // Лесоведение. – 2020. – № 6. – С. 503–514.
102. Павлов, И.Н. Формирование годичных колец у основных хвойных лесобразующих пород Сибири после дефолиации кроны *Dendrolimus superans sibiricus* Tschetv / И.Н. Павлов, А.А. Агеев, О.А. Барабанова // Хвойные бореал. зоны. – 2009. – Т. 26, № 2. – С. 161–172.
103. Павлов, И.Н. Анатомо-морфологические закономерности в реакции *Pinus sibirica* du tour, *Picea obovata* Ledeb., *Abies sibirica* Ledeb., *Pinus sylvestris* L. на дефолиацию кроны *Dendrolimus superans sibiricus* Tschetv / И. Н. Павлов, А. Б. Панов // Вестн. Краснояр. гос. аграр. ун-та. – 2014. – № 1. – С. 110–114.
104. Пармузин, Ю.П. Средняя Сибирь. Очерк природы / Ю.П. Пармузин. – М., 1964. – 309 с.
105. Пармузин, Ю.П. Тундролесье СССР / Ю. П. Пармузин. – М.: Мысль, 1979. – 295 с.
106. Плаксина, И.В. Влияние густоты посадки на ксилогенез и метаболизм сосны обыкновенной и лиственницы сибирской / И.В. Плаксина, Н.Е. Судачкова, А.И. Бузыкин // Лесоведение. – 2003. – № 4. – С. 47–53.
107. Победов, В.С. Применение минеральных удобрений в лесном хозяйстве / В.С. Победов, П.С. Шиманский [и др.]. – М.: ЦБНТИ, 1977. – 34 с.
108. Поздняков, Л.К. Мерзлотное лесоведение / Л.К. Поздняков. – Новосибирск: Наука, 1986. – 192 с.
109. Попова, В.В. Современные изменения температуры приземного воздуха на севере Евразии: региональные тенденции и роль атмосферной циркуляции / В.В. Попова // Изв. РАН. Сер. геогр. – 2009. – № 6. – С. 59–69.
110. Попова, В.В. Изменение сроков разрушения устойчивого снежного покрова на севере Евразии в 1936–2008 гг.: влияние глоб. потепления и роль крупномасштабной

- атмосферной циркуляции / В.В. Попова, И. А. Полякова // Лёд и снег. – 2015. – Т. 53, № 2. – С. 29-39.
111. Почвенно-географическое районирование СССР (в связи с хозяйственным использованием земель) / отв. ред. П.А. Летунов. – М: АН СССР. – 1962. – 156 с.
112. Природа поймы Нижней Оби: наземные экосистемы / отв. ред. Л. Н. Добринский. – Екатеринбург: УрО РАН, 1992. – Т. 1. – 214 с.
113. Природа Ямала / В.Н. Большаков, В.С. Балахонов, В.Д. Громик [и др.]. – Екатеринбург: Наука, 1995. – 435 с.
114. Радченко, С.И. Температурные градиенты среды и растения / С.И. Радченко. – М-Л: Наука, 1966. – 390 с.
115. Рассел, Э.Д. Почвенные условия и рост растений / Э.Д. Рассел. – М.: ИЛ., 1955. – 623с.
116. Растительный покров Западно-Сибирской равнины / И.С.Ильина, Е.И. Лапшина, Н.Н. Лавренко [и др.]. – Новосибирск: Наука, 1985. – 248 с.
117. РД 52.04.563-2002. Инструкция. Критерии опасных гидрометеорологических событий и порядок подачи штормовых сообщений / ред. О.М. Федотова. – СПб.: Гидрометеиздат, 2002. – 27 с.
118. РД 52.27.724-2019. Наставление по краткосрочным прогнозам погоды общего назначения / ред. А.М. Кабак [и др.]. – М.: Гидрометцентр России, 2019. – 65 с.
119. Рихтер, Г.Д. Север Европейской части СССР: физ.-геогр. характеристика / Г.Д. Рихтер. – М.: Гос. изд-во геогр. лит., 1946. – 193 с.
120. Рост и газообмен CO<sub>2</sub> у лесных деревьев / Ю.Л. Цельникер, И.С., Малкина, А.Г. Ковалев [и др.]. – М.: Наука, 1993. – 256 с.
121. Рысин, Л.П. Лиственничные леса России / Л.П. Рысин. – М.: Litres, 2018. – 344 с.
122. Рысин, Л.П. Еловые леса России / Л.П. Рысин, Л.И. Савельева – М.: Наука, 2002. – 336 с.
123. Сайгин, И.В. Влияние климатических факторов на плодоношение дуба черешчатого (*Quercus Robur* L.) / И.В. Сайгин, М.А. Коричева // Принципы и способы сохранения биоразнообразия / отв. ред. Л.А. Жукова. – Йошкар-Ола; Пушино, 2008. – С. 86.
124. Серебряков, И.Г. Экологическая морфология растений / И.Г. Серебряков. – М.: Высш. шк., 1962. – 378 с.
125. Смолоногов, Е.П. Западно-Сибирская лесорастительная область / Е.П. Смолоногов, А.М. Вегерин // Предтундровые леса / В.Г. Чертовский, Б.А. Семенов, В.Ф. Цветков [и др.]. – М.: Агропромиздат, 1987. – С. 97-114.

126. Сочава, В.Б. Тайга на северо-востоке Среднесибирского плоскогорья / В.Б. Сочава // Ботан. журн. – 1957. – Т. 42, № 9. – С. 1408–1415.
127. Средняя Сибирь / под ред. И.П. Герасимова. – М.: Наука, 1964. – 481 с.
128. Суворова, Г.Г. Фотосинтетическая активность хвойных деревьев в условиях юга Средней Сибири / Суворова Галина Георгиевна: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.12. – Иркутск, 2006. – 40 с.
129. 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.
130. Тыртиков, А.П. Деятельность камбия в корнях и стволах деревьев на северном пределе лесов / А.П. Тыртиков // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1956. – № 5. – С. 59-66.
131. Тыртиков, А.П. Лес на северном пределе в Азии / А.П.Тыртиков. – М.: КМК, 1995. – 147 с.
132. Урал и Приуралье / под ред. И.П. Герасимова. – М.: Наука, 1968. – 461 с.
133. Физико-географическое районирование Тюменской области / под ред. Н.А. Гвоздецкого. – М: МГУ, 1973. – 246 с.
134. Физическая химия лигнина / К.Г. Боголицын, В.В. Лунин, Д.С. Косяков [и др.]. – М.: Академкнига, 2010. – 492 с.
135. Фильрозе, Е. М. Способ проявления границ и структуры годичных слоев / Е. М. Фильрозе, Г. М. Гладушко // Дендрохронология и дендроклиматология. – Новосибирск: Наука, 1986. – С. 68-71.
136. Фирсова, В.П. Почвы высоких широт горного Урала / В.П. Фирсова, В.С. Дедков. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1983. – 91 с.
137. Хантемиров, Р.М. Патологические структуры в годичных кольцах можжевельника сибирского (*Juniperus sibirica* Burgsd.) и их использование для реконструкции экстремальных климатических событий / Р.М. Хантемиров, Л.А. Горланова, Р.Г. Шиятов // Экология. – 2000. – № 3. – Р. 185-192.
138. Характеристика почвенного покрова Природного парка «Иремель» / Р.Р. Сулейманов, И.М. Габбасова [и др.] // Изв. Самар. науч. центра РАН. – 2013. – Т. 15, № 3/4.
139. Хромов, С.П. Метеорология и климатология / С.П. Хромов. – Л.: Гидрометеиздат, 1968. – 456 с.
140. Чавчавадзе, Е.С. Древесина хвойных / Е.С. Чавчавадзе. – Л.: Наука, 1979. – 190 с.
141. Чудновский, А.Ф. Заморозки / А.Ф. Чудновский. – Л.: Гидрометеиздат, 1949. – 124 с.

142. Шакиров, А. В. Физико-географическое районирование Урала / А.В. Шакиров. – Екатеринбург, 2011. – 617 с.
143. Шиятов, С. Г. Возрастная структура и формирование древостоев лиственничных редколесий на верхней границе леса в бассейне реки Соби (Полярный Урал) / С.Г. Шиятов // География и динамика растительного покрова / отв. ред. П. Л. Горчаковский. – Свердловск, 1965. – С. 81-96.
144. Шиятов, С.Г. Снежный покров на верхней границе леса и его влияние на древесную растительность / С.Г. Шиятов // Тр. Ин-та экологии растений и животных. – 1969. – Вып. 69. – С. 141-157.
145. Шиятов, С.Г. Дендрохронология верхней границы леса на Урале / С.Г. Шиятов. – М.: Наука, 1986. – 136 с.
146. Шиятов С.Г. Тысячелетняя реконструкция температуры лета на Полярном Урале: данные древесных колец можжевельника сибирского и лиственницы сибирской / С.Г. Шиятов, Р.М. Хантемиров, Л.А. Горланова // Археология, этнография и антропология Евразии. – 2002. – № 9. – С. 2-5.
147. Шмакин, А.Б. Климатические характеристики снежного покрова Северной Евразии и их изменения в последние десятилетия / А.Б. Шмакин // Лёд и снег. – 2010. – № 1. – С. 43-58.
148. Щербаков, Ю.А. Влияние экспозиции на ландшафты / Ю.А. Щербаков / Учен. зап. Перм. ун-та. – 1970. – Вып. 240. – С. 3-100.
149. Экофизиологический отклик хвойных из высокоширотных и высокогорных районов Евразии на стратосферные извержения вулканов / О.В. Чуракова (Сидорова), М.В. Фонти, А.В. Кирдянов [и др.] // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. – 2020. – Т. 13. – №. 1. – С. 5-24
150. Экстремальные климатические события в Республике Тыва по дендрохронологическим данным / В.В. Баринов, В.С. Мыглан, А.В. Тайник [et.al.] // Сиб. экол. журн. – 2015. – Т. 22, № 4. – С. 507-517.
151. Экстремальные климатические события на Ямале за последние 4100 лет по дендрохронологическим данным / Р.М. Хантемиров, Л.А. Горланова, А.Ю. Сурков, С.Г. Шиятов // Известия РАН. Серия географическая. – 2011. – № 2. – С. 89-102.
152. Этапы развития криогенного оползания на Югорском полуострове и Ямале / М.О. Лейбман, А. И. Кизяков, И. Б. Арчегова [и др.] // Криосфера Земли. – 2000. – Т. 4, № 4. – С. 67-75.
153. Якутия / под ред. С.С. Коржуева. – М.: Наука, 1965. – 464 с.
154. A 1,400-year tree-ring record of summer temperatures in Fennoscandia / K.R. Briffa, T.S.

- Bartholin, D. Eckstein [et al.] // *Nature*. – 1990. – № 346. – P. 434-439.
155. A 4500-Year Tree-Ring Record of Extreme Climatic Events on the Yamal Peninsula / R. Hantemirov, L. Gorlanova, V. Bessonova, [et al.] // *Forests*. – 2023. – Vol. 14. – №. 3. – P. 574.
156. A 12,000 year record of explosive volcanism in the Siple Dome Ice Core, West Antarctica / A.V. Kurbatov, G.A. Zielinski, N.W. Dunbar [et al.] // *J. of Geophysical Res. Atmospheres*. – 2006. – Vol. 111, no. D12. – P. 27.
157. A 7400-year tree-ring chronology in northern Swedish Lapland: natural climatic variability expressed on annual to millennial timescales / H. Grudd, K.R. Briffa, W. Karlén [ et al.] // *The Holocene*. – 2002. – Vol. 12, no. 6. – P. 657-665.
158. A comparison of tree-ring records and glacier variations over the past 700 years, northeastern Tibetan Plateau / X. Gou, F. Chen, M. Yang [et al.] // *Annals of Glaciology*. – 2006. – Vol. 43. – P. 86-90.
159. A Euro-Mediterranean tree-ring reconstruction of the winter NAO index since 91 CE / E.R. Cook, Y. Kushnir, J.E. Smerdon [et al.] // *Climate Dynamics*. – 2019. –Vol. 53, no. 3. – P. 1567-1580.
160. A global database of Holocene paleotemperature records / D. Kaufman, N. McKay, C. Routson [et al.] // *Scientific data*. – 2020. – Vol. 7, no. 1. – P. 1-34.
161. A millennium-long ‘Blue Ring’ chronology from the Spanish Pyrenees reveals severe ephemeral summer cooling after volcanic eruptions / A. Piermattei, A. Crivellaro, P.J. Krusic [et al.] // *Environmental Res. Letters*. – 2020. – Vol. 15, no. 12. – P. 124016.
162. A new bipolar ice core record of volcanism from WAIS Divide and NEEM and implications for climate forcing of the last 2000 years / M. Sigl, J.R. McConnell, L. Layman [et al.] // *J. of Geophysical Res.* – 2013. – Vol. 118. – P. 1151-1169.
163. A tree-ring based reconstruction of the Atlantic Multidecadal Oscillation since 1567 AD / S.T. Gray, L.J. Graumlich, J.L. Betancourt [et al.] // *Geophysical Res. Letters*. – 2004. – Vol. 31, no. 12. – L12205.
164. Agafonov, L.I. The influence of the lower Ob river runoff on radial growth of trees / L.I. Agafonov, M.A. Gurskaya // *Contemporary Problems of Ecology*. – 2013. –Vol. 6, no. 7. – P. 779-787.
165. Angiel, P.J. Lichenometric ages of the little ice age moraines on king George island and of the last volcanic activity on Penguin Island (West Antarctica) / P.J. Angiel, M. Dąbski // *Geografiska Annaler. Ser. A, Physical Geography*. – 2012. – Vol. 94, no. 3. – P. 395-412.
166. Ansari, A.Q. Leaf temperature / A.Q. Ansari, W.E. Loomis // *American J. of Botany*. – 1959. – Vol. 46, no. 10. – P. 713-717.
167. Antonova, G.F. Effects of environmental factors on wood formation in larch (*Larix*

- sibirica Ldb.) stems / G.F. Antonova, V.V. Stasova // *Trees*. – 1997. – Vol. 11, no. 8. – P. 462-468.
168. Application of eccentric growth of trees as a tool for landslide analyses: The example of *Picea abies* Karst. in the Carpathian and Sudeten Mountains (Central Europe) / M. Wistuba, I. Malik, H. Gärtner [et al.] // *Catena*. – 2013. – Vol. 111. – P. 41-55.
169. Arctic amplification: A rapid response to radiative forcing / M. Previdi, T.P. Janoski, G. Chiodo [et al.] // *Geophys. Res. Lett.* – 2020. – Vol. 47, no.17. – P. e2020GL089933.
170. Astrade, L. Tree-ring response of *Populus tremula* L. and *Quercus robur* L. to recent spring floods of the Saône River, France / L. Astrade, Y. Bégin // *Ecoscience*. – 1997. – Vol. 4, no. 2. – P. 232-239.
171. Augspurger, C. K. Frost damage and cascading negative effects on *Aesculus glabra* / C.K. Augspurger // *Plant Ecology*. – 2011. – Vol. 212. – P. 1193-1203.
172. Augspurger, C.K. Reconstructing patterns of temperature, phenology, and frost damage over 124 years: spring damage risk is increasing / C.K. Augspurger // *Ecology*. – 2013. – Vol. 94, no. 1. – P. 41-50.
173. Baltensweiler, W. Tracing the influence of larch-bud-moth insect outbreaks and weather conditions larch tree-ring growth in Engadine (Switzerland) / W. Baltensweiler, U.M. Weber, P. Cherubini // *Oikos*. – 2008. – Vol. 117, no. 2. – P. 161-172.
174. Bamber, R.K. A general theory for the origin of growth stresses in reaction wood: how trees stay upright / R. K. Bamber // *IAWA J.* – 2001. – Vol. 22, no. 3. – P. 205-212.
175. Bannan, M.W. Vertical resin ducts in the secondary wood of the Abietineae / M.W. Bannan // *The New Phytologist*. – 1936. – Vol. 35. – P. 11-46.
176. Barber, V. Reduced growth of Alaska white spruce in the twentieth century from temperature-induced drought stress / V. Barber, G Juday, B. Finney // *Nature*. – 2000. – Vol. 405. – P. 668–672.
177. Barnston, A.G. Classification, seasonality and persistence of low-frequency atmospheric circulation patterns / A.G. Barnston, R.E. Livezey // *Monthly weather review*. – 1987. – Vol. 115, no. 6. – P. 1083-1126.
178. Bigras, F.J. Conifer frost hardiness / F.J. Bigras, S.J. Colombo. – Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2001. – 612 p.
179. Block, J. The limiting factors at the upper and lower forest limits in the mountain woodland steppe of northwest Mongolia / J. Block, U. Treter // *International Conference Tree Rings and People / Swiss Federal Res. Inst. WSL*. – Birmensdorf; Davos, 2001. – P. 250-251.
180. Bräuning, A. Tree-ring evidence of ‘Little Ice Age’ glacier advances in southern Tibet / A. Bräuning // *The Holocene*. – 2006. – Vol. 16, no. 3. – P. 369-380.

181. Brüchert, F. The effect of wind exposure on the tree aerial architecture and biomechanics of Sitka spruce (*Picea sitchensis*, Pinaceae) / F. Brüchert, B. Gardiner // *American J. of Botany*. – 2006. – Vol. 93, no. 10. – P. 1512-1521.
182. Brunstein, F.G. Climatic significance of the bristlecone pine latewood frost ring record at Almagre mountain, Colorado, USA / F.G. Brunstein // *Arctic Alpine Res.* – 1996. – Vol. 28, no. 1. – P. 65-76.
183. Butler, D.R. Dendrogeomorphology and high-magnitude snow avalanches: a review and case study / D. R. Butler, C.F. Sawyer // *Natural Hazards and Earth System Sciences*. – 2008. – Vol. 8, no. 2. – P. 303-309.
184. Camarero, J.J. Plastic bimodal xylogenesis in conifers from continental Mediterranean climates / J.J. Camarero, J.M. Olano, A.Parras // *New Phytologist*. – 2010. – Vol. 185, no. 2. – P. 471-480.
185. Can microsite effects explain divergent growth in treeline Scots pine? / J. Lange, R. Cruz-García, M. Gurskaya [et al.] // *TRACE - Tree Rings in Archaeology, Climatology and Ecology: Proc. of the Dendrosymposium, 2015 May 20th-23rd 2015, Sevilla, Spain, Scientific Technical Rep. 16/04*. – Potsdam: GFZ German Res. Centre for Geosciences, 2016. – Vol. 14. – P. 93-101.
186. Cannell, M.G.R. Analysis of risks of frost damage to forest trees in Britain / M.G.R. Cannell // *Crop Physiology of Forest Trees* / Eds. P.M.A. Tigerstedt [et al.]. – Helsinki: Univ. Press, 1985. – P. 153-166.
187. Carlquist, S. Conifer tracheids resolve conflicting structural requirements: data, hypotheses, questions / S. Carlquist // *J. of the Botanical Res. Inst. of Texas*. – 2017. – Vol. 11, no. 1. – P. 123-141
188. Carracedo, J. C. The 1730–1736 eruption of Lanzarote, Canary Islands /C.J. Carracedo // *Landscapes and landforms of Spain* /Eds. F. Gutiérrez, M. Gutiérrez. – Dordrecht: Springer, 2014. – P. 273-288.
189. Carrara, P.E. The determination of snow avalanche frequency through tree-ring analysis and historical records at Ophir, Colorado / P.E. Carrara // *Geological Society of America Bul.* – 1979. – Vol. 90, no. 8. – P. 773-780.
190. Carrer, M. Age-dependent tree-ring growth responses to climate in *Larix decidua* and *Pinus cembra* / M. Carrer, P. Urbinati // *Ecology*. – 2004. – Vol. 85, no. 3. – P. 730-740.
191. Catalog of the historically active volcanoes of Alaska: U.S. Geological Survey Open-File Report 98-0582 / eds. T.P. Miller, R.G. McGimsey, D.H. Richter, [et al.] – United States Department of the Interior, United States Geological Survey, 1998. – 104 p.
192. Changes in tracheid and ray traits in fire scars of North American conifers and their ecophysiological implications / E. Arbellay, M. Stoffel, E.K. Sutherland [et al.] // *Annals of*



Botany. – 2014. – Vol. 114. – P. 223-232.

193. Chano, V. Transcriptomic analysis of wound xylem formation in *Pinus canariensis* / V. Chano, C. Collada, A. Soto // BMC Plant Biology. – 2017. – Vol. 17, no. 1. – P. 1-16.
194. Chilling and forcing temperatures interact to predict the onset of wood formation in Northern Hemisphere conifers / N. Delpierre, S. Lireux, F. Hartig [et al.] // Global Change Biology. – 2019. – Vol. 25. – P. 1089-1105.
195. Chong, J. Metabolism and roles of stilbenes in plants / J. Chong, A. Poutaraud, P. Hugueney // Plant science. – 2009. – Vol. 177, no. 3. – P. 143-155.
196. Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica / J.R. Petit, J. Jouzel, D. Raynaud [et al.] // Nature. – 1999. – Vol. 399. – P. 429-436.
197. Climate change and the permafrost carbon feedback / E.A. G. Schuur, A.D. McGuire, P. Schädel, G. Grosse [et al.] // Nature. – 2015. – Vol. 520, no. 7546. – P. 171-179.
198. Climate effects on inter-and intra-annual larch stemwood anomalies in the Mongolian forest-steppe / M. Khishigjargal, P. Dulamsuren, H.H. Leuschner [et al.] // Acta Oecologica. – 2014. – Vol. 55. – P. 113-121.
199. Climate extremes and the carbon cycle / M. Reichstein, M. Bahn, P. Ciais [et al.] // Nature. – 2013. – Vol. 500, no. 7462. – P. 287-295.
200. Climate gradients explain changes in plant community composition of the forest understory: an extrapolation after climate warming / S. Van Der Veken, B. Bossuyt, M. Hermy // Belgian J. of Botany. – 2004. – Vol. 137, no. 1. – P. 55-69.
201. 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 [et al.] // Frontiers of Plant Science. – 2018. – Vol. 9, Art. 1597.
202. Climate response to large, high-latitude and low-latitude volcanic eruptions in the Community Climate System Model / D. P. Schneider, C. M. Ammann, B.L. Otto-Bliesner [et al.] // J. of Geophysical Res. – 2009. – Vol. 114. – D15101.
203. Climate signal age effects – evidence from young and old trees in the Swiss Engadin / J. Esper, R. Niederer, P. Bebi [et al.] // Forest Ecology and Management. – 2008. – Vol. 255. – P. 3783– 3789.
204. Climate, tree-ring, and glacial fluctuations in the Rio Frias Valley, Rio Negro, Argentina / R. Villalba, J.P. Leiva, S. Rubulls [et al.] // Arctic and Alpine Res. – 1990. – Vol. 22, no. 3. – P. 215-232.
205. Climatic control of intra-and inter-annual wood-formation dynamics of Scots pine in northern Finland / J.W. Seo, D. Eckstein, R. Jalkanen [et al.] // Environmental and Experimental Botany. – 2011. – Vol. 72, no. 3. – P. 422-431.

206. Cohen, J. Snow cover and climate / J. Cohen // *Weather*. – 1994. – Vol. 49. – P. 345-348.
207. Cold decade (AD 1810–1819) caused by Tambora (1815) and another (1809) stratospheric volcanic eruption / J. Cole-Dai, D. Ferris, A. Lanciki [et al.] // *Geophysical Res. Letters*. – 2009. – Vol. 36. – no. 22. – L22703.
208. Comparing methods to analyse anatomical features of tree rings with and without intra-annual density fluctuations (IADFs) / V. De Micco, G. Battipaglia, P. Cherubini [et al.] // *Dendrochronologia*. – 2014. – Vol. 32, no. 1. – P. 1-6.
209. Conifers in cold environments synchronize maximum growth rate of tree-ring formation with day length / S. Rossi, A. Deslauriers, T. Anfodillo [et al.] // *New Phytologist*. – 2006. – Vol. 170. – P. 301-310.
210. Continuously missing outer rings in woody plants at their distributional margins / M. Wilmking, M. Hallinger, R. Van Bogaert [et al.] // *Dendrochronologia*. – 2012. – Vol. 30, no. 3. – P. 213-222.
211. Cook, E.R. A reconstruction of the North Atlantic Oscillation using tree-ring chronologies from North America and Europe / E.R. Cook, R.D. D'Arrigo, K.R. Briffa // *The Holocene*. – 1998. – Vol. 8, no. 1. – P. 9-17.
212. Cook, E.R. *Methods of dendrochronology: applications in the environmental sciences* / E.R. Cook, L.A. Kairiukstis. – [S. l.]: Springer Science & Business Media, 2013. – 394 p.
213. Critical temperatures for xylogenesis in conifers of cold climates / S. Rossi, A. Deslauriers, J. Gričar [et al.] // *Global Ecology and Biogeography*. – 2008. – Vol. 17. – P. 696-707.
214. Crowther, T.W. Mapping tree density at a global scale / T.W. Crowther, H.B. Glick, K.R. Covey [et al.] // *Nature*. – 2015. – Vol. 525. – P. 201–205.
215. Cuny, H.E. Xylogenesis: coniferous trees of temperate forests are listening to the climate tale during the growing season but only remember the last words! / H.E. Cuny, P.B.K. Rathgeber // *Plant Physiology*. – 2016. – Vol. 171. – P. 306-317.
216. Current Siberian heating is unprecedented during the past seven millennia / R.M. Hantemirov, C. Corona, S. Guillet [et al.] // *Nature communications*. – 2022. – Vol. 13, no. 1. – P. 1-8.
217. D'Arrigo, R. Volcanic cooling signal in tree ring temperature records for the past millennium / R. D'Arrigo, R. Wilson, K.J. Anchukaitis // *J. of Geophysical Res.* – 2013. – Vol. 118. – P. – 9000-9010.
218. D'Arrigo, R. Impact of volcanic forcing on tropical temperatures during the past four centuries / R. D'Arrigo, R. Wilson, A. Tudhope // *Nature Geoscience*. – 2009. – Vol. 2. – P.51-56.

219. D'Arrigo, R., Northern North American tree-ring evidence for regional temperature changes after major volcanic events / R. D'Arrigo, G. Jacoby // *Climate Change*. – 1999. Vol. 41. – P. 1-15.
220. D'Arrigo, R.D. Tree-ring width and maximum latewood density at the North American tree line: parameters of climatic change / R.D. D'Arrigo, G.P. Jacoby, R.M. Free // *Canadian J. of Forest Res.* – 1992. – Vol. 22, no. 9. – P. 1290-1296.
221. Dai, J. Ice core evidence for an explosive tropical eruption six years preceding Tambora / J. Dai, E. Mosley-Thompson, L. Thompson // *J. of Geophysical Res.* – 1991. – Vol. 96. – P. 17361-17366.
222. Day, W.R. The influence of certain accessory factors on frost injury to forest trees / W.R. Day, T.R. Peace // *Forestry* – 1937. – Vol. 11. – P. 3-29.
223. De Geer, G. Geochronologie der letzten 12000 Jahre / G. De Geer // *Geologische Rundschau*. – 1912. – Vol. 3. – P. 457-471.
224. Delwaide, A. Spatiotemporal distribution of light rings in subarctic black spruce, Quebec / A. Delwaide, L. Filion, S. Payette // *Canadian J. of Forest Res.* – 1991. – Vol. 21, no. 12. – P. 1828-1832.
225. Denne, M.P. Definition of latewood according to Mork (1928) / M.P. Denne // *IAWA J.* – 1989. – Vol. 10, no. 1. – P. 59-62.
226. Deslauriers, A. Cellular phenology of annual ring formation of *Abies balsamea* in the Quebec boreal forest (Canada) / A. Deslauriers, H. Morin, Y. Begin // *Canadian J. of Forest Res.* – 2003. – Vol. 33, no. 2. – P. 190-200.
227. Dietrichson, J. The geographic variation of spring- frost resistance and grow cessation Norway Spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) / J. Dietrichson // *Meddelelser fra Det Norske Skogforsøksvesen*. – 1969. – Vol. 27, no. 1. – P. 91 – 106.
228. Discrete versus continuous analysis of anatomical and  $\delta^{13}\text{C}$  variability in tree rings with intra-annual density fluctuations / V. De Micco, G. Battipaglia, W.A. Brand [et al.] // *Trees*. – 2012. – Vol. 26, no. 2. – P. 513-524.
229. Diversity of forest vegetation across a strong gradient of climatic continentality: Western Sayan Mountains, southern Siberia / M. Chytrý, J. Danihelka, S. Kubešová [et al.] // *Plant Ecology*. – 2008. – Vol. 196. – P. 61–83.
230. Dobbs, P.G. A false-ring pattern in larch / P.G. Dobbs // *Nature*. – 1942. – Vol. 50, no. 3804. – P. 377.
231. Donaldson, L.A. Lignification and lignin topochemistry—an ultrastructural view // *Phytochemistry*. – 2001. – T. 57. – №. 6. – C. 859-873.
232. Donaldson, L.A. Within-tree variation in anatomical properties of compression wood in

- radiata pine / L.A. Donaldson, J. Grace, G.M. Downes // IAWA J. – 2004. – Vol. 25, no. 3. – P. 253-271.
233. Driscoll, D.M. Continentality: A basic climatic parameter re-examined / D. M. Driscoll, J. M. Y. Fong // Intern. J. of Climatology. – 1992. – Vol. 12, no. 2. – P. 185-192.
234. Duchesne, I. The ultrastructure of wood fiber surfaces as shown by a variety of microscopical methods - a review / I. Duchesne, G. Daniel // Nordic Pulp & Paper Res. J. – 1999. – Vol. 14, no. 2. – P. 129-139.
235. Dy, G. Frost hollows of the boreal forest as extreme environments for black spruce tree growth / G. Dy, S. Payette // Canadian J. of Forest Res. – 2007. – Vol. 37, no. 2. – P. 492-504.
236. Ecological interpretation of tree-ring width and intraannual density fluctuations in *Pinus sylvestris* on dry sites in the central Alps and Siberia / A. Rigling, P.O. Waldner, T. Forster [et al.] // Canadian J. of Forest Res. – 2001. – Vol. 31, no. 1. – P. 18-31.
237. Effect of initial fertilization on 34-year increment and wood properties of Norway spruce in Latvia / Ā. Jansons, R. Matisons, O. Krišāns [et al.] // Silva Fennica. – 2016. – Vol. 50, no. 1. – P. 1-8.
238. Eiche, V. Cold damage and plant mortality in experimental provenance plantations with Scots Pine in Northern Sweden / V. Eiche. – Stockholm: Skogshögskolan, 1966. – 211 p.
239. Erdtman, H. The pinosylvin-phenolic content of pine heartwood; its determination and its antiseptic action towards wood-destroying fungi / H. Erdtman, E. Rennerfelt // Svensk Papper. – 1944. – Vol. 47. – P. 45-56.
240. Esper, J. Low-frequency signals in long tree-ring chronologies for reconstructing past temperature variability / J. Esper, E.R. Cook, F.H. Schweingruber // Science. – 2002. – Vol. 295. – P. 2250-2253.
241. Estimating the onset of cambial activity in Scots pine in northern Finland by means of the heat-sum approach / J.W. Seo, D. Eckstein, R. Jalkanen [et al.] // Tree Physiology. – 2008. – Vol. 28, no. 1. – P. 105-112.
242. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003 / P. Ciais, M. Reichstein, N. Viovy [et al.] // Nature. – 2005. – Vol. 437, no. 7058. – P. 529–533.
243. Evidence for a volcanic cooling signal in a 335-year coral record from New Caledonia / T. Crowley, T. Quinn, F. Taylor [et al.] // Paleoceanography. – 1997. – Vol. 12, no. 5. – P. 633-639.
244. Exploring Holocene continentality changes in Fennoscandia using present and past tree distributions / T. A. E. B. Giesecke, A.E. Bjune, R.C. Chiverrell [et al.] // Quaternary Science Rev. – 2008. – Vol. 27, no. 13/14. – P. 1296-1308.
245. Extreme cold summers in Western Siberia derived from light rings of conifers / M.A.

- Gurskaya, M. Hallinger, D. Eckstein [et al.] // *Phyton*. – 2012. – Vol. 52, no. 1. – P. 101-119.
246. Fahn, A. Seasonal effects of wounding and growth substances on development of traumatic resin ducts in *Cedrus libani* / A. Fahn, E. Werker, P. Ben-Tzur // *New Phytologist*. – 1979. – Vol. 82. – P. 537-544.
247. Fisher, J.B. Occurrence of reaction wood in branches of dicotyledons and its role in tree architecture / J.B.Fisher, J.W. Stevenson // *Botanical gazette*. – 1981. – Vol. 142, no. 1. – P. 82-95.
248. Fowler, D.P. Geographic variation in eastern white pine, 7-year results in Ontario / D.P.Fowler, P. Heimburger // *Silvae Genetica*. – 1969. – Vol. 18, no. 4. – P. 123-129.
249. Frequency and variability of missing tree rings along the stems of *Pinus halepensis* and *Pinus pinea* from a semiarid site in SE Spain / K. Novak, M. De Luis, K. Čufar [et al.] // *J. of Arid Environments*. – 2011. – Vol. 75, no. 5. – P. 494-498.
250. Frequency of cool summers in interior North America over the past three centuries / M.P. Girardin, J.P. Tardif, B. Epp [et al.] // *Geophysical Res. Letters*. – 2009. – Vol. 36. – L07705.
251. Fritts, H.P. *Tree-rings and climate* / H.P. Fritts. – London; New York; San Francisco: Acad. Press, 1976. – 576 p.
252. Gao, C.C. Volcanic forcing of climate over the past 1500 years: an improved ice core-based index for climate models / C.C. Gao, A. Robock, C. Ammann // *J. of Geophysical Res.* – 2008. – Vol. 113. – D23.
253. Gärtner, H. The formation of traumatic rows of resin ducts in *Larix deciduas* and *Picea abies* (Pinaceae) as a result of wounding experiments in the dormant season / H. Gärtner, I. Heinrich // *IAWA J.* – 2009. – Vol. 30. – P. 199-215.
254. Gärtner, H. Dendrogeomorphology / H. Gärtner, I. Heinrich // *The Encyclopedia of Quaternary Sciences* / S.A Elias (ed.). – Amsterdam: Elsevier, 2013. – Vol. 2. – P. 91–103.
255. Gärtner, H. Microscopic preparation techniques for plant stem analysis / H. Gärtner, F.H. Schweingruber. – Remagen Oberwinter: Verlag Dr. Kessel, 2013. – 78 p.
256. Geiger, R. *Climate near the ground* / R. Geiger, R.H. Aron, P. Todhunter. – Oxford: Rowman and Littlefield, 2003. – 584 p.
257. George, S.S. The rarity of absent growth rings in Northern Hemisphere forests outside the American Southwest / S.S. George, T.R. Ault, M.P.A. Torbenson // *Geophysical Res. Letters*. – 2013. – Vol. 40, no. 14. – P. 3727-3731.
258. Gindl, W. Climatic significance of light rings in timberline spruce, *Picea abies*, Austrian Alps / W. Gindl // *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. – 1999. – Vol. 31, no. 3. – P. 242-246.
259. Gindl, W. Characteristics of spruce [*Picea abies* (L.) Karst] latewood formed under abnormally low temperatures / W. Gindl, M. Grabner // *Holzforschung*. – 2000. – Vol. 54. – P.

9–11.

260. Glerum, P. A frost hardiness study of six coniferous species / P. Glerum, J.L. Farrar, R.L. McLure // *The Forestry Chronicle*. – 1966. – Vol. 42, no. 1. – P. 69-75.
261. Glerum, P. Frost ring formation in the stems of some coniferous species / P. Glerum, J. L. Farrar // *Canadian J. of Botany*. – 1966. – Vol. 44, no. 7. – P. 879-886.
262. Glerum, P. Irregular anatomical features of wood as an aid in silviculture / P. Glerum // *The Forestry Chronicle*. – 1975. – Vol. 51, no. 5. – P. 185-187.
263. Global assessment of relationships between climate and tree growth / M. Wilmking, M. van der Maaten-Theunissen, E. van der Maaten [et al.] // *Global Change Biology*. – 2020. – Vol. 26, no. 6. – P. 3212-3220.
264. Glock, W.S. Cambial frost injuries and multiple growth layers at Lubbock, Texas / W.S. Glock // *Ecology*. – 1951. – Vol. 32, no. 1. – P. 28-36.
265. Grabner, M. Variation of different tree-ring parameters in samples from each terminal shoot of a Norway spruce tree / M. Grabner, R. Wimmer // *Dendrochronologia*. – 2006. – Vol. 23, no. 3. – P. 111-120.
266. Growth sensitivity to climate varies with soil moisture regime in spruce–fir forests in central British Columbia / H. Griesbauer, S.P. DeLong, B. Rogers [et al.] // *Trees*. – 2021. – Vol. 35, no. 2. – P. 649-669.
267. 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.
268. 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.
269. Gurskaya, M.A. Temperature conditions of the formation of frost damages in conifer trees in the high latitudes of Western Siberia / M.A. Gurskaya // *Biology Bul.* – 2014. – Vol. 41, no. 2. – P. 187-196.
270. Gurskaya, M.A. Extreme events in tree rings of Scotch Pine on the North of Pechora Plain: microclimatic aspects / M.A. Gurskaya, M. Wilmking // *International Scientific Conference on Dendrochronology Climate and Human History in the Mediterranean Basin*, 18-23 Oct. 2015, Antalya Turkey / Ed. by Unal Akkemi. – Antalya, 2015. – P. 174.
271. 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. – Vol. 50, no. 3. – Art. 1560.
272. Gurskaya, M.A. Identification of strong volcano eruptions by light rings in larch in the northern Siberia. / M.A. Gurskaya, I. Beil, M. Wilmking // *TRACE – 2018: Tree Rings in*

Archaeology, Climatology and Ecology: Book of Abstr., 24-27 Apr. 2018, Greifswald, Germany / [Eds.: J. Harvey et al.]. – Greifswald, 2018. – P. 129.

273. Gurskaya M.A. Formation of Frost Damage in Larch Growing in the Northern and Southern Forest–Tundra Subzones of Siberia: A Comparative Analysis / M.A. Gurskaya // Russian J. of Ecology – 2021. – Vol. 52, no. 6. – P. 556–566.

274. Hänninen, H. Climate warming and the risk of frost damage to boreal forest trees: identification of critical ecophysiological traits / H. Hänninen // Tree Physiology. – 2006. – Vol. 26. – P. 889–898.

275. Hantemirov, R.M. A continuous multimillennial ring-width chronology in Yamal, northwestern Siberia / R.M. Hantemirov, S.G. Shiyatov // Holocene. – 2002. – Vol. 12, no. 6. – P. 717-726.

276. Hantemirov, R.M. Extreme temperature events in summer in northwest Siberia since AD 742 inferred from tree rings / R.M. Hantemirov, L.A. Gorlanova, S.G. Shiyatov // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 2004. – Vol. 209, no. 1/4. – P. 155-164.

277. Harris, I. Updated high-resolution grids of monthly climatic observations - the CRU TS3.10 Dataset / I. Harris, P.D. Jones, T.J. Osborn [et al.] // Intern. J. of Climatology. – 2014. – Vol. 34. – P. 623-642.

278. Hofgaard, A. Dendroclimatic response of *Picea mariana* and *Pinus banksiana* along a latitudinal gradient in the eastern Canadian boreal forest / A. Hofgaard, J. Tardif, Y. Bergeron // Canadian J. of Forest Res. – 1999. – Vol. 29, no. 9. – P. 1333-1346.

279. Holmes, R.L. Computer-assisted quality control in tree ring dating and measurement / R.L. Holmes // Tree-Ring Bul. – 1983. – Vol. 43. – P. 69-78.

280. Holtmeier, F.K. Mountain Timberlines: Ecology, Patchiness, and Dynamics / F.K. Holtmeier. – Dordrecht: Springer Netherlands, 2009. – 384 p.

281. Hughes, M.K. Dendroclimatology / Eds. M.K. Hughes, H.F. Diaz, T.W. Swetnam. – Dordrecht: Springer, 2011. – Dordrecht: Springer, 2011. – 368 p.

282. IAWA list of microscopic features for softwood identification / H.G. Richter, D. Grosser, I. Heinz [et al.] // IAWA J. – 2004. – Vol. 25. – P. 1-70.

283. Impact of climate and CO<sub>2</sub> on a millennium-long tree-ring carbon isotope record / K.S. Treydte, D.P. Frank [et al.] // Geochimica et Cosmochimica Acta. – 2009. – Vol. 73, no. 16. – P. 4635-4647.

284. Impact of fertilization on tree-ring δ<sup>15</sup>N and δ<sup>13</sup>C in beech stands: a retrospective analysis / S. Elhani, J.M. Guehl, P. Nys [et al.] // Tree Physiology. – 2005. – Vol. 25, no. 11. – P. 1437-1446.

285. Impact of high flows of an Arctic river on ring widths of floodplain trees / D.M. Meko,

- I.P. Panyushkina, L.I. Agafonov [et al.] // *The Holocene*. – 2020. – Vol. 30, no. 6. – P. 789-798.
286. Influence of snowfall and melt timing on tree growth in subarctic Eurasia / E.A. Vaganov, M.K. Hughes [et al.] // *Nature*. – 1999. – Vol. 400, no. 6740. – P. 149-151.
287. Influence of volcanic eruptions on Northern Hemisphere summer temperature over the past 600 years / K.R. Briffa, P.D. Jones, F.H. Schweingruber [et al.] // *Nature*. – 1998. – Vol. 393, no. 6684. – P. 450-455.
288. Intra-annual density fluctuations in tree rings: how, when, where, and why? / V. De Micco, F. Campelo, M. De Luis [et al.] // *IAWA J.* – 2016. – Vol. 37, no. 2. – P. 232-259.
289. Intra-Annual Climate Anomalies in Northwestern North America Following the 1783–1784 CE Laki Eruption / J. Edwards, K.J. Anchukaitis, B. Zambri, [et al.] // *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*. – 2021. – Vol. 126, no. 3. – P. e2020JD033544.
290. IPCC, 2014: Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change / R.K. Pachauri, L.A. Meyer, V.R. Barros [et al.] / Eds. R.K. Pachauri, L.A. Meyer. – Switzerland, Geneva, IPCC, 2014. – 151 p.
291. IPCC 2018: Global Warming of 1,5°C. An IPCC special report on the impacts of global warming of 1,5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty / V. Masson-Delmotte, P. Zhai, H. O. Pörtner [et al.]. – Switzerland, 2018. – 26 p.
292. IPCC 2021. Climate change 2021: the physical science basis / V. Masson-Delmotte, P. Zhai, A. Pirani [et al.]. – Cambridge: Univ. Press, 2021. – 2391 p.
293. IPCC, 2022. Summary for Policymakers. Climate Change 2022: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change / H.-O. Pörtner, D.C. Roberts, E.S. Poloczanska [et al.]. – Cambridge: Univ. Press, 2021. – 2022. – 34 p.
294. IPCC SREX: Changes in Climate Extremes and their Impacts on the Natural Physical Environment. IPCC Special Report of working groups I and II / C.B. Field, V. Barros, T.F. Stocker [et al.]. – Cambridge: Univ. Press, 2012. – 582 p.
295. Ivkovich, M. Wood density measurement: comparison for X-ray, photometric, and morphometric methods / M. Ivkovich, M.P. Koshy // *Proceedings of the 26th Biannual Meeting of the Canadian Tree Improvement Association (CTIA/IUFRO)* / Eds. S.Y. Zhang, R. Gosselin, G. Chauret. – Quebec City, 1997. – P. 55-58.
296. Jaccard, P. Exzentrisches Dickenwachstum und anatomisch-histologische Differenzierung des Holzes / P. Jaccard // *Berichte der Schweizerische Botanische Gesellschaft*.



– 1938. – Vol. 48. – P. 491-537.

297. Jacoby, G. P. Application of tree ring analysis to paleoseismology / G.P. Jacoby // Reviews of Geophysics. – 1997. – Vol. 35, no. 2. – P. 109-124.

298. Jardon, Y. Tree-ring evidence for endemicity of the larch sawfly in North America / Y. Jardon, L. Filion, P. Cloutier // Canadian J. of Forest Res. – 1994. – Vol. 24, no. 4. – P. 742-747.

299. Jacoby, G. C. Laki eruption of 1783, tree rings, and disaster for northwest Alaska Inuit / G.C. Jacoby, K.W. Workman, R.D. D'Arrigo // Quaternary Science Reviews. – 1999. – Vol. 18, – no. 12. – P. 1365-1371.

300. Jones, P.D. Hemispheric and large-scale surface air temperature variations: an extensive revision and an update to 2001 / P.D. Jones, A. Moberg // J. of Climate. – 2003. – Vol. 16. – P. 206-223.

301. Jones, P.D. Tree ring evidence of the widespread effects of explosive volcanic eruptions / P.D. Jones, K.R. Briffa, F.H. Schweingruber // Geophysical Research Letters. – 1995. – Vol. 22, no. 11. – P. 1333-1336.

302. Jordan, D.K. Microclimate factors influencing the frequency and duration of growth season frost for subalpine plants / D.K. Jordan, W.K. Smith // Agricultural and Forest Meteorology – 1995. – Vol. 77. – P. 17-30.

303. Junge, C.E. A world-wide stratospheric aerosol layer / C.E. Junge, C.W. Chagnon, J.E. Manson // Science. – 1961. – Vol. 133. – no. 3463. – P. 1478-1479.

304. Kaennel, M. Multilingual glossary of dendrochronology / M. Kaennel, F. Schweingruber. – Birmensdorf, 1995. – 496 p.

305. Kidd, K.R. Frequency and factors of earlywood frost ring formation in jack pine (*Pinus banksiana*) across northern lower Michigan / K.R. Kidd, P.A. Copenheaver, A. Zink-Sharp // Ecoscience. – 2014. – Vol. 21, no. 2. – P. 157-167.

306. Kinetics of tracheid development explain conifer tree-ring structure / H.E. Cuny, C.B. Rathgeber, D. Frank [et al.] // New Phytologist. – 2014. – Vol. 203, no. №. 4. – P. 1231-1241

307. Kirdyanov, A.V. Tree-ring growth of Gmelin larch under contrasting local conditions in the north of Central Siberia / A.V. Kirdyanov, A.S. Prokushkin, M.A. Tabakova // Dendrochronologia. – 2013. – Vol. 31, no. 2. – P. 114-119.

308. Kaiser, K.F. The Katmai eruption of 1912 and the Alaska earthquake of 1964 as reflected in the annual rings of Sitka Spruce on Kodiak Island / K.F. Kaiser, C. Kaiser-Bernhard // Dendrochronologia. – 1987. – Vol. 5. – P. 111-125.

309. Knufinke, A. Frostringe in Lärchen (*Larix decidua* Mill.) und deren Beziehung zu Wetter und Standort / A. Knufinke. – Davos, 1998. – 112 p.

310. Knutson, D. W. Coral chronometers: seasonal growth bands in reef corals / D. W. Knutson, R. W. Buddemeier, S. V. Smith // *Science*. – 1972. – Vol. 177, no. 4045. – P. 270-272.
311. Körner, C. *Alpine Plant Life* / C. Körner. – Berlin; Heidelberg: Springer Verlag, 1999. – 343 p.
312. Körner, C. *Alpine treelines: Functional ecology of the global high elevation tree limits* / C. Körner. – Basel: Springer, 2012. – 220 p.
313. LaMarche, V.P. Frost rings in trees as records of major volcanic eruptions / V.P. LaMarche, K.K. Hirschboeck // *Nature*. – 1984. – Vol. 307, no. 5947. – P. 121-126.
314. Larson, P. R. *The vascular cambium. Development and structure* / P. R. Larson. – Berlin: Springer-Verlag, 1994. – 725 p.
315. Lenz, O. Action de la neige et du gel sur les arbres de montagne, en particulier sur leur forme et l'anatomie de la tige / O. Lenz. [S. l.], 1967. – P. 289-316. – (Mitt. Schweiz. Anstalt für das Forstl. Versuchswesen; vol. 43, no. 3).
316. Lenz, O. Methodische Probleme bei der radiographisch – densitometrischen Bestimmung der Dichte und der Jahrring breiten von Holz / O. Lenz, E. Schar, F.H. Schweingruber // *Holzforschung*. – 1976. – Vol. 30. – P. 114-123.
317. Leuning, R. Leaf temperatures during radiation frost. Pt. I. Observations / R. Leuning, K.W. Cremer // *Agricultural and Forest Meteorology*. – 1988. – Vol. 42, no. 2/3. – P. 121-133.
318. Leuning, R. Leaf temperatures during radiation frost. Pt. 2. A steady state theory / R. Leuning // *Agricultural and Forest Meteorology*. – 1988. – Vol. 42, no. 2/3. – P. 135-155.
319. Leuschner, H.H. Dendroökologische Klassifizierung und Auswertung häufig auftretender intraannueller holzanatomischer Merkmale bei Eichen und Kiefern / H.H. Leuschner, F.H. Schweingruber // *Dendrochronologia*. – 1996. – Vol. 14. – P. 273-285.
320. Liang, E. Light rings in Chinese pine (*Pinus tabulaeformis*) in semiarid areas of north China and their palaeo-climatological potential / E. Liang, D. Eckstein // *New Phytologist*. – 2006. – Vol. 171, no. 4. – P. 783-791.
321. Liang, P. Wood structure of biotically and climatically induced light rings in eastern larch (*Larix laricina*) / P. Liang, L. Filion, L. Cournoyer // *Canadian J. of Forest Res.* – 1997. – Vol. 27. – P. 1538–1547.
322. Light rings in subarctic conifers as a dendrochronological tool / L. Filion, S. Payette, L. Gauthier [et al.] // *Quaternary Res.* – 1986. – Vol. 26, no. 2. – P. 272-279.
323. Lindeberg, J. X-ray based tree ring analyses: Doctor's Dissertation / J. Lindeberg. – Umeå, 2004. – 25 c. – (Acta Univ. Agriculturae Sueciae. Silvestria; vol. 299).
324. Linderholm, H.W. Climatic influence on scots pine growth on dry and wet soils in the central Scandinavian mountains, interpreted from tree-ring widths / H.W. Linderholm // *Silva*

Fennica. – 2001. – Vol. 35, no. 4. – P. 415-424.

325. Linderholm, H.W. Tree-ring records from central Fennoscandia: the relationship between tree growth and climate along a west–east transect / H.W. Linderholm, B. Ø. Solberg, M. Lindholm // *The Holocene*. – 2003. – Vol. 13, no. 6. – P. 887–895.

326. Linking tree growth and intra-annual density fluctuations to climate in suppressed and dominant *Pinus sylvestris* L. trees in the forest-steppe of Southern Siberia / A. Arzac, M.A. Tabakova, K. Khotcinskaia [et al.] // *Dendrochronologia*. – 2021. – Vol. 67. – Art. 125842.

327. Linking tree growth rate, damage repair, and susceptibility to a genus-specific pest infestation / K.N. Boyes, K.G. Hietala-Henschell, A.P. Barton [et al.] // *J. of Forestry Res.* – 2019. – Vol. 30, no. 5. – P. 1935-1941.

328. Little Ice Age summer temperatures in western Norway from a 700-year tree-ring chronology / H.L. Svarva, T. Thun, A.J. Kirchhefer [et al.] // *The Holocene*. – 2018. – Vol. 28, no. 10. – P. 1609-1622.

329. Long-term climatic changes in the Arctic region of the Northern Hemisphere / E.A. Vaganov, K.R. Briffa [et al.] // *Doklady Earth Sci.* – 2000. – Vol. 375. – P. 1314–1317.

330. Long-term impacts of defoliator outbreaks on larch xylem structure and tree-ring biomass / D. Castagneri, A.L. Prendin, R.L. Peters [et al.] // *Frontiers in Plant Science*. – 2020. – Vol. 11. – P. 1078.

331. Lorimer, P. G. Frequency of partial and missing rings in *Acer saccharum* in relation to canopy position and growth rate / P.G. Lorimer, S.E. Dahir, M.T. Singer // *Plant Ecology*. – 1999. – Vol. 143, no. 2. – P. 189-202.

332. Low-frequency temperature variations from a northern tree ring density network / K.R. Briffa, T.J. Osborn, F.H. Schweingruber [et al.] // *J. of Geophysical Res.: Atmospheres*. – 2001. – Vol. 106, no. D3. – P. 2929-2941.

333. Matskovsky, V.V. Testing long-term summer temperature reconstruction based on maximum density chronologies obtained by reanalysis of tree-ring data sets from northernmost Sweden and Finland / V.V. Matskovsky, S. Helama // *Climate of the Past*. – 2014. – Vol. 10, no. 4. – P. 1473-1487.

334. Mass, C.F. Major volcanic eruptions and climate: A critical evaluation / C.F. Mass, D.A. Portman // *Journal of Climate*. – 1989. – Vol. 2, no. 6. – P. 566-593.

335. Mayr, S. Xylem temperatures during winter in conifers at the alpine timberline / S. Mayr, G. Wieser, H. Bauer // *Agricultural and Forest Meteorology*. – 2006. – Vol. 137, no. 1/2. – P. 81-88.

336. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? / N. McDowell, W.T. Pockman, P.D. Allen [et al.] // *New*

Phytologist. – 2008. – Vol. 178, no. 4. – P. 719-739.

337. Meko, M.D. A record of flooding on the White River, Arkansas derived from tree-ring anatomical variability and vessel width / M.D. Meko, M.D. Therrell // *Physical Geography*. – 2020. – Vol. 41, no. 1. – P. 83-98.

338. Miller, A.E. Effects of the Novarupta (1912) eruption on forests of south-central Alaska: clues from the tree-ring record / A. E. Miller, R.L. Sherriff, E.E. Berg // *Alsk. Park Science* – 2012. – Vol. 11. – P. 74-77.

339. Missing and dark rings associated with drought in *Pinus halepensis* / K. Novak, M. De Luis, J. Gričar [et al.] // *IAWA J.* – 2016. – Vol. 37, no. 2. – P. 260-274.

340. Miyamoto, Y. Growth responses of three coexisting conifer species to climate across wide geographic and climate ranges in Yukon and British Columbia / Y. Miyamoto, H.P. Griesbauer, D.S. Green // *Forest Ecology Management*. – 2010. – Vol. 259. – P. 514–523.

341. Mon-Lin, K. Variation of anatomical structure of false ring in eastern red cedar/ K. Mon-Lin, E.A. Jr. McGinness // *Wood Science*. – 1973. – Vol. 5, no. 3. – P. 205-210.

342. Morita, M.T. Gravity sensing and signaling / M.T. Morita, M.Tasaka // *Current Opinion in Plant Biology*. – 2004. – Vol. 7. – P. 712–718.

343. Mork, E. Die Qualität des Fichtenholzes unter besonderer Rücksichtnahme auf Schleifund Papierholz / E. Mork // *Der Papier-Fabrikant*. – 1928. – Vol. 48. – P. 741-747.

344. Multicentennial ring-width chronologies of Scots pine along a north–south gradient across Finland / S.Helama, M. Lindholm, J. Meriläinen [et al.] // *Tree-Ring Res.* – 2005. – Vol. 61, no. 1. – P. 21-32

345. NAO and sea surface temperature signatures in tree-ring records from the North Atlantic sector / R.D. D'Arrigo, E.R. Cook, G.C. Jacoby [et al.] // *Quaternary Science Rev.* – 1993. – Vol. 12, no. 6. – P. 431-440.

346. Neely, D. Tree wound closure / D. Neely // *J. of Arboriculture*. – 1988. – Vol. 14, no. 6. – P. 148-152.

347. Newhall, C.A. The volcanic explosivity index (VEI): an estimate of the explosive magnitude for historical volcanism / C.A. Newhall, S. Self // *J. of Geophysical Res.* – 1982. – Vol. 87. – P. 1231-1238.

348. Niklasson, M. 600-year tree-ring fire history from Norra Kvills National Park, southern Sweden: implications for conservation strategies in the hemiboreal zone / M. Niklasson, B.A. Drakenberg // *Biological Conservation*. – 2001. – Vol. 101, no. 1. – P. 63-71.

349. Nohrstedt H.Ö. Response of coniferous forest ecosystems on mineral soils to nutrient additions: a review of Swedish experiences / H.Ö. Nohrstedt // *Scandinavian J. of Forest Res.* – 2001. – Vol. 16, no. 6. – P. 555-573.

350. Observations of a stratospheric aerosol veil from a tropical volcanic eruption in December 1808: is this the Unknown~ 1809 eruption? / A. Guevara-Murua, C.A. Williams, E. J. Hendy [et al.] // *Climate of the Past*. – 2014. – Vol. 10. – no. 5. – P. 1707-1722.
351. On the ‘divergence problem’ in northern forests: a review of the tree-ring evidence and possible causes / R. D'Arrigo, R. Wilson, B. Liepert [et al.] // *Global and Planetary Change*. – 2008. – Vol. 60, no. 3/4. – P. 289-305.
352. Öquist, G. Metabolic changes during cold acclimation and subsequent freezing and thawing / G. Öquist, P. Gardstrom, N.A. Huner // *Conifer Cold Hardiness* / Eds. F.J. Bigras, S.J. Colombo. – Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2001. – P. 137-165.
353. Organ regeneration does not require a functional stem cell niche in plants / G. Sena, X. Wang, H-Y. Liu [et al.] // *Nature*. – 2009. – Vol. 457. – P.11503.
354. Origin of the term nuées ardentes and the 1580 and 1808 eruptions on São Jorge Island, Azores /N. Wallenstein, A. Duncan, R. Coutinho, D. Chester // *J. of Volcanology and Geothermal Research*. – 2018. – Vol. 358. – P. 165-170.
355. Ortega, J.K.E. Dimensionless number is central to stress relaxation and expansive growth of the cell wall / J.K.E. Ortega // *Scientific Rep*. – 2017. – Vol. 7, no. 1. – P. 1-16.
356. Oswalt W. H. Volcanic activity and Alaskan spruce growth in AD 1783 / W.H. Oswalt // *Science*. – 1957. – Vol. 126, no. 3279. – P. 928-929.
357. Panayotov, M. Influence of ecological factors on the growth of the tree species from Pinaceae family at the Bulgarian treeline zone / M. Panayotov. – Sofia, 2007. – 190 p.
358. Panayotov, M.P. Tree ring chronology of *Pinus peuce* from the Pirin Mts and the possibilities to use it for climate analysis / M.P. Panayotov, S. Yurukov // *Phytologia Balcanica*. – 2007. – Vol. 13, no. 3. – P. 313-320.
359. Panayotov, M.P. Fingerprints of extreme climate events in *Pinus sylvestris* tree rings from Bulgaria / M.P. Panayotov, N. Zafirov, P. Cherubini // *Trees*. – 2013. – Vol. 27, no. 1. – P. 211-227.
360. Piovesan, G. Winter North Atlantic oscillation effects on the tree rings of the Italian beech (*Fagus sylvatica* L.) / G. Piovesan, B. Schirone // *Intern. J. of Biometeorology*. – 2000. – Vol. 44, no. 3. – P. 121-127.
361. Plastic response of tracheids in *Pinus pinaster* in a water-limited environment: adjusting lumen size instead of wall thickness / A. Carvalho, P. Nabais, J. Vieira [et al.] // *PLoS One*. – 2015. – Vol. 10, no. 8. – Art. e0136305.
362. Pohl, K.A. Decoupling tree-ring signatures of climate variation, fire, and insect outbreaks in Central Oregon / K.A. Pohl, K.S. Hadley, K.B. Arabas // *Tree-Ring Research*. – 2006. – Vol. 62. – P. 37-50.

363. Polge, H. Etablissement des courbes de Variation de la Densite du Bois par Exploration Densitometrique de Radiographies d, Echantillons Preleves a la Tariere sur des Arbres Vivants / H. Polge // Annales des Sciences Forestières. – 1966. – Vol. 23. – P. 1-215 p.
364. Porter, T.J. Temperature-growth divergence in white spruce forests of Old Crow Flats, Yukon Territory, and adjacent regions of northwestern North America / T.J. Porter, M.F.J. Pisaric // Global Change Biology. – 2011. – Vol. 17, no. 11. – P. 3418-3430.
365. Quantifying climate feedbacks in polar regions / H. Goosse, J.E. Kay, K.C. Armour [et al.] // Nature Communications. – 2018. – Vol. 9, no. 1. – P. 1-13.
366. Radial growth response of four dominant boreal tree species to climate along a latitudinal gradient in the eastern Canadian boreal forest / J. Huang, J.C. Tardif, Y. Bergeron [et al.] // Global Change Biology. – 2010. – Vol. 16, no. 2. – P. 711-731.
367. Radial growth variation of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) across latitudinal and altitudinal gradients in central and northern Europe / H. Mäkinen, P. Nöjd, H. P. Kahle, [et al.] // Forest Ecology and Management. – 2002. – Vol. 171, no. 3. – P. 243-259.
368. Rathgeber, P.B.K. Biological basis of tree-ring formation: a crash course / P.B.K. Rathgeber, H. Cuny [et al.] // Frontiers Plant Science. – 2016. – Vol. 7. – P. 734.
369. Raven, P.H. Biology of plants / P.H. Raven, R.F. Evert, S.E. Eichhorn. – Macmillan, 2013 – 841 p.
370. Reassessing the evidence for tree-growth and inferred temperature change during the Common Era in Yamalia, northwest Siberia / K.R. Briffa, T.M. Melvin, T.J. Osborn [et al.] // Quaternary Science Rev. – 2013. – Vol. 72. – P. 83-107.
371. Recent climate warming drives ecological change in a remote high-Arctic lake / L. Woelders, J. Lenaerts, K. Hagemans [et al.] // Scientific Rep. – 2018. – Vol. 8, no. 1. – P. 1-8.
372. Rinn, F. TSAP Time Series Analysis and Presentation. Version 3.0. Reference Manual / F. Rinn. – Heidelberg, 1996. – 262 p.
373. Robock, A. Volcanic eruptions and climate / A. Robock // Rev. of Geophysics. – 2000. – Vol. 38. – P. 191–219.
374. Rossi, S. Lengthening of the duration of xylogenesis engenders disproportionate increases in xylem production / S. Rossi, M.J. Girard, H. Morin // Global Change Biology. – 2014. – Vol. 20, no. 7. – P. 2261-2271.
375. Rozas, V. Sex-specific, age-dependent sensitivity of tree-ring growth to climate in the dioecious tree *Juniperus thurifera* / V. Rozas, L. DeSoto, J. M. Olano // New Phytologist. – 2009. – Vol. 182, no. 3. – P. 687-697.
376. Ruelland, E. How plants sense temperature / E. Ruelland, A. Zachowski // Environmental and Experimental Botany. – 2010. – Vol. 69, no. 3. – P. 225-232.

377. Ruelle, J. Morphology, anatomy and ultrastructure of reaction wood / J. Ruelle // *The Biology of Reaction Wood*. – Berlin; Heidelberg: Springer, 2014. – P. 13-35.
378. Sakai, A. Comparative study on freezing resistance of conifers with special reference to cold adaptation and its evaluative aspects / A. Sakai // *Canadian J. of Botany*. – 1983. Vol. 61. – P. 2323-2332.
379. Sakai, A. Frost survival of plants: responses and adaptation to freezing stress / A. Sakai, W. Larcher. – Berlin: Springer, 1987. – 306 p.
380. Salzer, M. Bristlecone pine tree rings and volcanic eruptions over the last 5000 yr. / M. Salzer, M. Hughes // *Quaternary Res.* – 2007. – Vol. 67. – P. 57-68.
381. Savva, Y. Sulphur deposition causes a large-scale growth decline in boreal forests in Eurasia / Y. Savva, F. Berninger // *Global Biogeochemical Cycles*. – 2010. – Vol. 24, no. 3. – Art. GB3002.
382. Schulman, E. Classification of false annual rings in Monterey pine / E. Schulman // *Tree-Ring Bull.* – 1938. – Vol. 4. – P.4-7.
383. Schulman, E. Classification of false annual rings in west Texas pines / E. Schulman // *Tree-Ring Bull.* – 1939. – Vol. 6. – P. 11-13.
384. Schweingruber, F.H. Modification of the tree-ring structure due to deformed stems and anastomosis / F.H. Schweingruber // *Wood Structure and Environment*. – Berlin; Heidelberg; New York: Springer Science & Business Media, 2007. – P. 229-235.
385. Schweingruber, F.H. *Tree Ring: Basics and Applications of Dendrochronology* / F.H. Schweingruber. – Dordrecht: Reidel. Publ., 1988. – 276 p.
386. Schweingruber, F.H. *Tree rings and environment: dendroecology* / F.H. Schweingruber. – Bern: Paul Haupt AG, 1996. – 609 p.
387. Schweingruber, F.H. Trees and wood in dendrochronology: morphological, anatomical, and tree-ring analytical characteristics of trees frequently used in dendrochronology / F.H. Schweingruber. – Berlin; Heidelberg: Springer Science & Business Media, 2012. – 402 p.
388. Scurfield, G. Reaction Wood: Its Structure and Function: Lignification may generate the force active in restoring the trunks of leaning trees to the vertical / G. Scurfield // *Science*. – 1973. – Vol. 179, no. 4074. – P. 647-655.
389. Sheppard, P.R. Relationships between ring-width variation and soil nutrient availability at the tree scale / P.R. Sheppard, P. Casals i Tortras, E. Gutiérrez Merino // *Tree-Ring Bul.* – 2001. – Vol. 57, no. 1. – P. 105-113.
390. Siberian tree-ring and stable isotope proxies as indicators of temperature and moisture changes after major stratospheric volcanic eruptions / M. V. Fonti, M. Saurer, S. Guillet [et al.] // *Climate of the Past*. – 2019. – Vol. 15. – №. 2. – C. 685-700.

391. Siebert, L. *Volcanoes of the World* / L. Siebert, T. Simkin, P. Kimberly. – Berkeley: Univ. of California Press, 2010. – 568 p.
392. Sinnott, E.W. Reaction wood and the regulation of tree form / E.W. Sinnott // *American J. of Botany*. – 1952. – Vol. 39. – P. 69-78.
393. Soil warming, carbon–nitrogen interactions, and forest carbon budgets / J.M. Melillo, S. Butler, J. Johnson, [et al.] // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2011. – Vol. 108, no. 23. – P. 9508-9512.
394. Solar and volcanic fingerprints in tree-ring chronologies over the past 2000 years / P. Breitenmoser, J. Beer, S. Brönnimann [et al.] // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. – 2012. – Vol. 313. – P. 127-139.
395. Sorauer, P. *Manual of Plant Diseases. Non-Parasitic Diseases* / P. Sorauer. –Wilkes-Barre; Penna: Record Press, 1922. – Vol. 1 (4). – 970 c.
396. Spatio-temporal maps of past avalanche events derived from tree-ring analysis: A case study in the Zermatt valley (Valais, Switzerland) / A. Favillier, S. Guillet, D. Trappmann [et al.] // *Cold Regions Science and Technology*. – 2018. – Vol. 154. – P. 9-22.
397. Spiecker, H. Liming, nitrogen and phosphorus fertilization and the annual volume increment of Norway spruce stands on long-term permanent plots in Southwestern Germany / H. Spiecker // *Fertilizer research*. – 1991. – Vol. 27, no. 1. – P. 87-93.
398. Spring arctic oscillation as a trigger of summer drought in Siberian subarctic over the past 1494 years / O.V. Churakova Sidorova, R.T. Siegwolf, M.V. Fonti [et al.] // *Scientific Rep.* – 2021. – Vol. 11, no. 1. – P. 1-10.
399. Stable isotopes in tree ring cellulose and climatic change / J. Lipp, P. Trimborn, P. Fritz, [et al.] // *Tellus B*. – 1991. – Vol. 43, no. 3. – P. 322-330.
400. Stationarity of climate-growth response is only marginally influenced by the soil moisture regime in Western Siberia / M.A. Gurskaya, J. Lange, V.V. Kukarskih [et al.] // *Dendrochronologia*. – 2021. – Vol. 69. – P. 125873.
401. Stoeckli, V.B. Tree rings as indicators of ecological processes: the influence of competition, frost and water stress on tree growth, size, and survival / V.B. Stoeckli, F.H. Schweingruber. – Basel, 1996. – 90 p.
402. Stoffel, M. 3D analysis of anatomical reactions in conifers after mechanical wounding: first qualitative insights from X-ray computed tomography / M. Stoffel, M. Klinkmüller // *Trees*. – 2013. – Vol. 27. – P. 1805–1811.
403. Stoffel, M. Dating past geomorphic processes with tangential rows of traumatic resin ducts / M. Stoffel // *Dendrochronologia*. – 2008. – Vol. 26. – P. 53-60.
404. Stoffel, M. Rockfall and snow avalanche impacts leave different anatomical signatures in



- tree rings of juvenile *Larix decidua* / M. Stoffel, M.O. Hitz // *Tree Physiology*. – 2008. – Vol. 28, no. 8. – P. 1713-1720.
405. Stoffel, M. Tree-ring analysis in natural hazards research—an overview / M. Stoffel, M. Bollschweiler // *Natural Hazards and Earth System Sciences*. – 2008. – Vol. 8, no. 2. – P. 187-202.
406. Stokes, M.A. An introduction to tree-ring dating / M.A. Stokes, T.L. Smiley. – Chicago: Univ. of Chicago, 1996. – 73 p.
407. Stothers, R.B. Volcanic dry fogs, climate cooling, and plague pandemics in Europe and the Middle East / R.B. Stothers // *Climate Change*. – 1999. – Vol. 42. – P. 713-723.
408. Swetnam, T.W. A tree-ring reconstruction of western spruce budworm history in the southern Rocky Mountains / T.W. Swetnam, A.M. Lynch // *Forest Science*. – 1989. – Vol. 35, no. 4. – P. 962-986.
409. Swetnam, T.W. Tree-ring reconstructions of fire and climate history in the Sierra Nevada and southwestern United States / T. W. Swetnam, P.H. Baisan // *Fire and climatic change in temperate ecosystems of the western Americas*. – New York: Springer, 2003. – P. 158-195.
410. Szeicz, J.M. White spruce light rings in northwestern Canada / J.M. Szeicz // *Arctic and Alpine Res.* – 1996. – Vol. 28, no. 2. – P. 184-189.
411. Tardif, J.P. Light rings as bioindicators of climate change in Interior North America / J.P. Tardif, M.P. Girardin, F. Conciatori // *Global and Planetary Change*. – 2011. – Vol. 12. – P. 134-144.
412. Tasaka, M. The endodermis and shoot gravitropism / M. Tasaka, T. Kato, H. Fukaki // *Trends in Plant Science* – 1999. – Vol. 4. – P. 103–107.
413. Temperature reconstruction in the Ob River valley based on ring widths of three coniferous tree species / M. Gurskaya, M. Hallinger, J. Singh [et al.] // *Dendrochronologia*. – 2012. – Vol. 30, no. 4. – P.302-309.
414. Temperature sensitivity of blue intensity, maximum latewood density, and ring width data of living black spruce trees in the eastern Canadian taiga / F. Wang, D. Arseneault, É. Boucher [et al.] // *Dendrochronologia*. – 2020. – Vol. 64, no. 17. – Art. 125771.
415. Testing the hypothesis of postvolcanic missing rings in temperature sensitive dendrochronological data / J. Esper, U. Buentgen, J. Luterbachern [et al.] // *Dendrochronologia*. – 2013. – Vol. 31. – P. 216-222.
416. Thordarson, T. Volcanism in Iceland in historical time: Volcano types, eruption styles and eruptive history / T. Thordarson, G. Larsen // *Journal of Geodynamics*. – 2007. – Vol. 43. – no. 1. – C. 118-152.
417. Thordarson, T. Atmospheric and environmental effects of the 1783–1784 Laki eruption:

- A review and reassessment / T. Thordarson, S. Self // *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*. – 2003. – Vol. 108. – №. D1. – C. AAC 7-1-AAC 7-29.
418. The “blue ring”: anatomy and formation hypothesis of a new tree-ring anomaly in conifers / A. Piermattei, A. Crivellaro, M. Carrer, P. Urbinati // *Trees*. – 2015. – Vol. 29, no. 2. – P. 613-620.
419. The 2007 eastern US spring freezes: Increased cold damage in a warming world? / L. Gu, P.J. Hanson, W. Mac Post [et al.] // *Bioscience*. – 2008. – № 58. – P. 253-262.
420. The biology of reaction wood / B. Gardiner, J. Barnett, P. Saranpää [et al.]. – Heidelberg: Springer Ser. in Wood Sciences, 2014. – 274 p.
421. The hydraulic architecture of conifers / U.G. Hacke, B. Lachenbruch, J. Pittermann [et al.] // *Functional and ecological xylem anatomy* / U.G. Hacke (Eds.). – Berlin; Heidelberg; New York: Springer, 2015. – P. 39– 75.
422. The importance of early summer temperature and date of snow melt for tree growth in the Siberian Subarctic / A. Kirilyanov, M. Hughes, E. Vaganov [ et al.] // *Trees*. – 2003. – Vol. 17, no. 1. – P. 61-69.
423. The physiological mechanisms behind the earlywood-to-latewood transition: a process-based modeling approach / F. Carteni, A. Deslauriers, S. Rossi [et al.] // *Frontiers Plant Science*. – 2018. – Vol. 9. – Art. 1053.
424. The response of  $\delta^{13}C$ ,  $\delta^{18}O$  and cell anatomy of *Larix gmelinii* tree rings to differing soil active layer depths / M.V. Bryukhanova, P. Fonti, A.V. Kirilyanov [et al.] // *Dendrochronologia*. – 2015. – Vol. 34. – P. 51-59.
425. Theoretical Wood Densitometry. II. Optimal X-Ray-Energy For Wood Density-Measurement / J.R. Olson, C.J. Liu, T.A. Ye. [et al.] // *Wood and Fiber Science*. – 2007. – Vol. 20, no. 2. – P. 187-196.
426. Therrell, M.D. A multi-century tree-ring record of spring flooding on the Mississippi River / M.D. Therrell, M.B. Bialecki // *J. of Hydrology*. – 2015. – Vol. 529. – P. 490-498.
427. Thompson, D.W. The Arctic Oscillation signature in the wintertime geopotential height and temperature fields / D.W. Thompson, J.M. Wallace // *Geophysical Res. Letters*. – 1998. – Vol. 25, no. 9. – P. 1297-1300.
428. Thornthwaite, C.W. An approach toward a rational classification of climate / C.W. Thornthwaite // *Geographical Rev.* – 1948. – Vol. 38, no. 1. – P. 55-94.
429. Timing and climate forcing of volcanic eruptions for the past 2,500 years / M. Sigl, M. Winstrup, J.R. McConnell [et al.] // *Nature*. – 2015. – Vol. 523. – P. 543- 548.
430. Timing of false ring formation in *Pinus halepensis* and *Arbutus unedo* in Southern Italy: outlook from an analysis of xylogenesis and tree-ring chronologies / V. De Micco, A. Balzano,

- K. Čufar [et al.] // *Frontiers in Plant Science*. – 2016. – Vol. 7. – Art. 705.
431. Tree ring-based reconstruction of the long-term influence of wildfires on permafrost active layer dynamics in Central Siberia / A.A. Knorre, A.V. Kirilyanov, A.S. Prokushkin [et al.] // *Science of the Total Environment*. – 2019. – Vol. 652. – P. 314-319.
432. Tree-life history prior to death: two fungal root pathogens affect tree-ring growth differently / P. Cherubini, G. Fontana, D. Rigling [et al.] // *J. of Ecology*. – 2002. – Vol. 90, no. 5. – P. 839-850.
433. Tree-ring proxies of larch bud moth defoliation: latewood width and blue intensity are more precise than tree-ring width / E. Arbellay, I. Jarvis, R. D. Chavardès [et al.] // *Tree Physiology*. – 2018. – Vol. 38, no. 8. – P. 1237-1245.
434. Tree-ring reconstruction of snow avalanche activity: Does avalanche path selection matter? / G. de Bouchard d'Aubeterre, A. Favillier, R. Mainieri [et al.] // *Science of the Total Environment*. – 2019. – Vol. 684. – P. 496-508.
435. Tree-ring reconstructions of temperature and sea-level pressure variability associated with the warm-season Arctic Oscillation since AD 1650 / R.D. D'Arrigo, E.R. Cook, M.E. Mann, G.C. Jacoby // *Geophysical Res. Letters*. – 2003. – Vol. 30, no. 11. – Art. 1549.
436. Tree-ring stable isotopes for regional discharge reconstruction in eastern Labrador and teleconnection with the Arctic Oscillation / L. Dinis, C. Bégin, M.M. Savard // *Climate Dynamics*. – 2019. – Vol. 53, no. 5. – P. 3625-3640.
437. Tree-ring variables as proxy-climate indicators: problems with low-frequency signals / K.R. Briffa, P.D. Jones, F.H. Schweingruber [et al.] // *Climatic variations and forcing mechanisms of the last 2000 years*. – Berlin; Heidelberg: Springer, 1996. – P. 9-41.
438. Tree-ring width and density data around the Northern Hemisphere: Part 1, local and regional climate signals / K.R. Briffa, T.J. Osborn, F.H. Schweingruber [et al.] // *The Holocene*. – 2002a. – Vol. 12, no. 6. – P. 737-757.
439. Tree-ring width and density data around the Northern Hemisphere: Part 2, spatio-temporal variability and associated climate patterns / K.R. Briffa, T.J. Osborn, F.H. Schweingruber [et al.] // *The Holocene*. – 2002b. – Vol. 12, no. 6. – P. 759-789.
440. Tree-ring-reconstructed summer temperatures from northwestern North America during the last nine centuries / K.J. Anchukaitis, R.D. D'Arrigo, L. Andreu-Hayles [et al.] // *J. of Climate*. – 2013. – Vol. 26, no. 10. – P. 3001-3012.
441. Trends and uncertainties in Siberian indicators of 20th century warming / J. Esper, D. Frank, U. Büntgen [et al.] // *Global Change Biology*. – 2010. – Vol. 16, no. 1. – P. 386-398.
442. Vaganov, E.A. Growth dynamics of conifer tree rings: images of past and future environments / E.A. Vaganov, M.K. Hughes, A.V. Shashkin. – Berlin; Heidelberg: Springer

Verlag, 2006. – 358 p.

443. Vaganov, E.A. Tree rings and volcanic cooling / E.A. Vaganov, R.J.S Wilson // *Nature Geoscience*. – 2012. – Vol. 5. – P. 836-837.
444. Valinger, E. Effects of thinning and nitrogen fertilization on growth of Scots pine trees: total annual biomass increment, needle efficiency, and aboveground allocation of biomass increment / E. Valinger // *Canadian J. of Forest Res.* – 1993. – Vol. 23, no. 8. – P. 1639-1644.
445. Van der Werf, G.W. The impact of the 2003 summer drought on the intra-annual growth pattern of beech (*Fagus sylvatica* L.) and oak (*Quercus robur* L.) on a dry site in the Netherlands / G.W. Van der Werf, U.G. ass-Klaassen, G.M. J. Mohren // *Dendrochronologia*. – 2007. – Vol. 25, no. 2. – P. 103-112.
446. Variations of vessel diameter and  $\delta^{13}\text{C}$  in false rings of *Arbutus unedo* L. reflect different environmental conditions / G. Battipaglia, V. De Micco, W.A. Brand [et al.] // *New Phytologist*. – 2010. – Vol. 188, no. 4. – P. 1099-1112.
447. Venn, K. Studies on a particular dieback of terminal shoots of *Pinus sylvestris* L. / K. Venn // *Meddelelser fra Det Norske Skogforsøksvesen*. – 1970. – Vol. 27. – P. 510-536.
448. Villalba, R. A tree-ring record of dry spring-wet summer events in the forest-steppe ecotone, northern Patagonia, Argentina / R. Villalba, T.T. Veblen // *Tree Rings, Environment and Humanity*. – 1996. – Vol. 107. – P. 107-116.
449. Visualizing individual tree differences in tree-ring studies / M. Trouillier, M. der Maaten-Theunissen, J.E. Harvey [et al.] // *Forests*. – 2018. – Vol. 9, no. 4. – C. 216.
450. Vitas, A. Climatically induced light rings of European larch (*Larix decidua* Mill.) in Lithuania / A. Vitas // *Trees*. – 2018. – Vol. 32, no. 3. – P. 791-800.
451. Waito, J. Frost rings and white earlywood rings in *Picea mariana* trees from the boreal plains, central Canada / J. Waito, F. Conciatori, J.P. Tardif // *IAWA J.* – 2013. – Vol. 34, no. 1. – P. 71-87.
452. Walker, G.T. Correlation in seasonal variation of weather. VIII: A preliminary study of world weather / G.T. Walker // *Memoirs of India Meteorological Department, 1923* – Vol. 24. – P. 75-131.
453. Walker, G.T. World weather V. / G.T. Walker, E.W. Bliss // *Memoirs of the Royal Meteorological Society* . – 1932. – Vol. 4. – P. 53-84.
454. Wang, L. A quantitative definition of light rings in black spruce (*Picea mariana*) at the Arctic treeline in northern Quebec, Canada / L. Wang, S. Payette Y. Bégin // *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. – 2000. – Vol. 32. – P. 324-330.
455. Wang, L. Relationships between anatomical and densitometric characteristics of black spruce and summer temperature at tree line in northern Quebec / L. Wang, S. Payette, Y. Bégin //

Canadian J. of Forest Res. – 2002. – Vol. 32, no. 3. – P. 477-486.

456. Wardrop, A.B. The nature of reaction wood. IV. Variations in cell wall organization of tension wood fibres. /A.B. Wardrop, H.E. Dadswell //Australian j. of Botany. – 1955. – Vol. 3, no. 2. – P. 177-189.

457. Wertz, E.L. Vessel anomalies in *Quercus macrocarpa* tree rings associated with recent floods along the Red River of the North, United States / E.L. Wertz, S. St. George, J.D. Zeleznik // Water Resources Res. – 2013. – Vol. 49, no. 1. – P. 630-634.

458. Wilson, B.F. Differentiation of cambial derivatives: proposed terminology / B.F. Wilson, T.J. Wodzicki, R. Zahner // Forest Science. – 1966. – Vol. 12. – P. 438-440.

459. Wilson B.F. The growing tree / B. F. Wilson. – Amherst: The Univ. of Massachusetts Press, 1970. – 152 p.

460. Wilson, B.F. Reaction wood: induction and mechanical action / B. F. Wilson, R. R. Archer // Annual Rev. of Plant Physiology. – 1977. – Vol. 28, no. 1. – P. 23-43.

461. Wimmer, R. A comparison of tree-ring features in *Picea abies* as correlated with climate / R. Wimmer, M. Grabner // IAWA J. – 2000. – Vol. 21, no. 4. – P. 403-416.

462. Woody biomass production lags stem-girth increase by over one month in coniferous forests / H.E. Cuny, P.B.K. Rathgeber, D.Frank [et al.] // Nature Plants – 2015. – Vol. 1. – Art. 15160.

463. Wound-induced traumatic resin duct development in stems of Norway spruce (Pinaceae): Anatomy and cytochemical traits / N.E. Nagy, V.R. Franceschi, H. Solheim [et al.] // American J. of Botany. – 2000. – Vol. 87. – P. 302-313.

464. Yamaguchi, D.K. Relationship of temperature and light ring formation at subarctic treeline and implications for climate reconstruction / D.K. Yamaguchi, L. Filion, M. Savage // Quaternary Res. – 1993. Vol. 39, no. 2. –P. 256-262.

465. Yamaguchi, D.K. Tree-ring evidence for 1842–1843 eruptive activity at the Goat Rocks dome, Mount St. Helens, Washington / D.K. Yamaguchi, D.B. Lawrence // Bulletin of Volcanology. – 1993. – Vol. 55. – P. 264-272.

466. Zajączkowska, U. Regeneration of Scots pine stem after wounding / U. Zajączkowska // IAWA J. – 2014. – Vol. 35, no. 3. – P. 270-280.

467. Zeng, Q. Effects of age and size on xylem phenology in two conifers of northwestern China / Q. Zeng, S. Rossi, B. Yang // Frontiers in Plant Science. – 2018. – Vol.8. – Art. 2264.

468. Zielinski G.A. Stratospheric loading and optical depth estimates of explosive volcanism over the last 2100 years derived from the Greenland Ice Sheet Project 2 ice core / G.A. Zielinski // J. Geophys. Res. – 1995. – V. 100, no. D10. – P. 20937–20955.

469. Zobel, B.J. Wood variation: its causes and control / B.J. Zobel, and J.P. van Buijtenen. –

New York: Springer Verlag, 1989. – 363 p.

470. Zolitschka, B. Varved lake sediments // Encyclopedia of Quaternary Science / Eds. S. Elias, C. Mosk. – Amsterdam: Elsevier, 2007. – P. 3105-3114.

Всероссийский научно-исследовательский институт гидрометеорологической информации – Мировой центр данных [Сайт]. – URL: <http://meteo.ru>

Global Volcanism program [Сайт]. – URL <https://volcano.si.edu>

NASA POWER [Сайт]. – URL: <https://power.larc.nasa.gov>

The KNMI Climate Explorer [Сайт]. – URL: <https://climexp.knmi.nl>

ПРИЛОЖЕНИЯ

## ПРИЛОЖЕНИЕ А

## Справки о внедрении результатов диссертационной работы



**Уральский  
федеральный  
университет**

имени первого Президента  
России Б.Н.Ельцина

Министерство науки и высшего образования Российской Федерации  
Федеральное государственное автономное образовательное  
учреждение высшего образования «Уральский федеральный  
университет имени первого Президента России Б.Н.Ельцина» (УрФУ)

ул. Мира 19, г. Екатеринбург, Россия, 620002  
тел. +7 (343) 375-45-07; 375-46-09, 375-97-78 (факс)  
e-mail: rector@urfu.ru; s.t.knyazev@urfu.ru

Утверждаю  
Директор по образовательной деятельности  
ФГАОУ ВО Уральский федеральный университет  
имени первого Президента России Б.Н.Ельцина  
С.Т. Князев

2023 г.



## АКТ ВНЕДРЕНИЯ

в учебный процесс Уральского федерального университета имени первого Президента России Б.Н.Ельцина результатов диссертационного исследования Гурской Марины Анатольевны на тему «Экологические закономерности формирования аномальных клеточных структур годичных колец хвойных деревьев (*Pinaceae Lindley* Сосновые) на северном и верхнем пределах распространения в Евразии» на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальностям: 1.5.15. Экология (биологические науки), 1.5.9. Ботаника (биологические науки).

Мы, нижеподписавшиеся, комиссия в составе: председателя комиссии – директора института естественных наук и математики УрФУ С.А.Рогожина, членов комиссии – директора департамента наук о Земле и космосе, к.б.н. Радченко Т.А., директора департамента биологии и фундаментальной медицины, к.б.н. Улитко М.В. *удостоверяем*, что результаты научно-исследовательской диссертационной работы Гурской Марины Анатольевны на тему «Экологические закономерности формирования аномальных клеточных структур годичных колец хвойных деревьев (*Pinaceae Lindley* Сосновые) на северном и верхнем пределах распространения в Евразии»: типы аномальных клеточных структур годичных колец; частота их встречаемости и закономерности распределения в пределах ствола у разных видов хвойных деревьев; влияние экстремальных значений факторов окружающей среды на формирование и пространственно-временное распределение светлых и морозобойных колец; возможности реконструкций неблагоприятных природных и погодно-климатических событий внедрены в учебный процесс Уральского федерального университета им. Первого президента России Б.Н. Ельцина при изучении дисциплин учебного плана направления 05.03.06 Экология и природопользование: «Оценка состояния растительности», «Общая экология», «Экологический мониторинг».

Председатель комиссии:

Директор института естественных наук и математики УрФУ

С.А.Рогожин

Члены комиссии:

Директор департамента наук о Земле и космосе, к.б.н.

Т.А. Радченко

Директор департамента биологии и фундаментальной медицины, к.б.н.

М.В. Улитко





Министерство науки и высшего образования  
Российской Федерации  
Федеральное государственное бюджетное  
образовательное учреждение высшего образования  
**«Уральский государственный  
лесотехнический университет»**  
(УГЛТУ)

Сибирский тракт, д. 37, г. Екатеринбург, 620100  
тел. (343) 221-21-00; тел./факс (343) 221-21-28  
e-mail: [general@m.usfeu.ru](mailto:general@m.usfeu.ru); <http://usfeu.ru>  
ОКПО 02069243, ОГРН 1026605426814  
ИНН/КПП 6662000973/668501001

23.05.2023 № 05-11/07

на № \_\_\_\_\_ от \_\_\_\_\_.20\_\_

### СПРАВКА

о внедрении в учебный процесс результатов диссертационного исследования Гурской Марины Анатольевны на тему **«Экологические закономерности формирования аномальных клеточных структур годовых колец хвойных деревьев (Pinaceae Lindley – Сосновые) на северном и верхнем пределах распространения в Евразии»** на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальностям: 1.5.15. – Экология (биологические науки), 1.5.9. – Ботаника (биологические науки).

Следующие результаты научно-исследовательской диссертационной работы Гурской Марины Анатольевны на тему **«Экологические закономерности формирования аномальных клеточных структур годовых колец хвойных деревьев (Pinaceae Lindley – Сосновые) на северном и верхнем пределах распространения в Евразии»**: типология аномальных клеточных структур годовых колец; влияние факторов окружающей среды на их формирование; возможности реконструкций неблагоприятных природных и погодно-климатических событий – внедрены в учебный процесс ФГБОУ ВО «Уральский государственный лесотехнический университет» при изучении таких дисциплин как Дендрология, Экология, Экологическая дендрохронология, Экологический мониторинг, Лесная фитопатология.

Проректор по образовательной  
деятельности УГЛТУ  
канд. с-х. наук, доцент



Ю.Н. Безгина

**Фотоиллюстрации контрастных по режиму увлажнения  
местообитаний**



Столбец А – Усинск, столбец Б – Печора

Рисунок Б.1 – Сосняки на сухих и влажных местообитаниях на Печорская низменность  
(район исследования 1)





Лиственница сибирская (1), ель сибирская (2) и кедр (сосна сибирская) (3) на сухих (А) и влажных (Б) местообитаниях

Рисунок Б.2 – Смешанный лес в восточном секторе Западной Сибири (район исследования 3)

### Список использованной литературы для анализа частоты встречаемости терминов

1. Баринов, В.В. Экстремальные климатические события в Центральном Алтае за последние 1500 лет по данным древесно-кольцевой хронологии Jelo / В.В. Баринов, В.С. Мыглан, А.В. Тайник // Изв. РАН. Сер. геогр. – 2017. – № 1. – Р. 91-102.
2. Ванин, С.И. Лесная фитопатология / С.И. Ванин. – М.; Л.: Гослесбумиздат, 1955. – 417 с.
3. Влияние ветровой нагрузки на образование пороков в растущих деревьях / О.И. Григорьева, И.В. Григорьев, А.Б. Давтян [и др.] // Системы. Методы. Технологии. – 2021. – № 2. – С. 63-69.
4. Гурская, М.А. Влияние атмосферной циркуляции на формирование светлых колец в древесине лиственницы в Сибирской Субарктике / М.А. Гурская // Журн. СФУ. Биология. – 2022. – № 2. – С. 167–182.
5. 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.
6. Гурская, М.А. Использование светлых колец лиственницы для оценки индекса вулканической активности / М.А. Гурская // Геофиз. процессы и биосфера. – 2017. – Т. 16, 1. – С. 23-41.
7. Гурская, М.А. Распределение морозобойных колец в древесине хвойных деревьев / М.А. Гурская, С.Г. Шиятов // Экология. – 2006. – № 1. – С.9-15.
8. 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 // Журн. СФУ. Биология. – 2011. – № 4. – С. 338-354.
9. 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 // Ботан. журн. – 2013. – Т. 98, № 8. – С. 103-120.
10. Гурская, М.А. Формирование морозобойных повреждений у хвойных деревьев в различные климатические периоды на Полярном Урале / М.А. Гурская // Изв. РАН. Сер. геогр. – 2018. – № 6. – С.70-80.
11. Гурская, М.А. Хронологии светлых колец лиственницы на севере сибирской лесотундры: отражение степени континентальности климата / М.А. Гурская // Изв. РАН. Сер. Геогр. – 2021. – № 1. – С. 84-96.
12. Кучеров, С.Е. Реконструкция массовых размножений непарного шелкопряда на Зилаирском плато на основе анализа радиального прироста дуба черешчатого / С.Е. Кучеров // Журн. СФУ. Биология. – 2011. – Т. 4, № 4. – С. 405-415.
13. Москалева, С.А. Влияние заморозков на формирование древесины ели после высокоинтенсивных рубок ухода в березово-еловых насаждениях / С.А. Москалева, Л.Е. Крыжановская, Т.В. Белова // Материалы Отчетной, годич. сес. по итогам науч.-исслед. работ за 1984 год. – Архангельск, 1985. – С. 74–75.

14. Нилов, В.Н. О действии заморозков на подрост ели / В.Н. Нилов, В.Г. Чертовской // Экология. – 1975. – № 4. – С. 47–52.
15. Нилов, В.Н. О повреждении заморозками камбия древесных интродуцентов в Архангельске / В.Н. Нилов // Бюл. Гл. ботан. сада. – 1979. – Вып. 114. – С. 50–57.
16. Хантемиров, Р.М. Патологические структуры в годичных кольцах можжевельника сибирского (*Juniperus sibirica* Burgsd.) и их использование для реконструкции экстремальных климатических событий / Р.М. Хантемиров, Л.А. Горланова, Р.Г. Шиятов // Экология. – 2000. – № 3. – Р. 185-192.
17. Экстремальные климатические события в Республике Тыва по дендрохронологическим данным / В.В. Баринов, В.С. Мыглан, А.В. Тайник [et al.] // Сиб. экол. журн. – 2015. – Т. 22, № 4. – С. 507-517.
18. Экстремальные климатические события на Ямале за последние 4100 лет по дендрохронологическим данным / Р.М. Хантемиров, Л.А. Горланова, А.Ю. Сурков, С.Г. Шиятов // Известия РАН. Серия географическая. – 2011. – № 2. – С. 89-102.
19. A 4500-Year Tree-Ring Record of Extreme Climatic Events on the Yamal Peninsula / R. Hantemirov, L. Gorlanova, V. Bessonova, [et al.] // Forests. – 2023. – Vol. 14. – №. 3. – P. 574.
20. A millennium-long ‘Blue Ring’ chronology from the Spanish Pyrenees reveals severe ephemeral summer cooling after volcanic eruptions / A. Piermattei, A. Crivellaro, P.J. Krusic [et al.] // Environmental Res. Letters. – 2020. – Vol. 15, no. 12. – P. 124016.
21. Augspurger, C. K. Frost damage and cascading negative effects on *Aesculus glabra* / C.K. Augspurger // Plant Ecology. – 2011. – Vol. 212. – P. 1193-1203.
22. Augspurger, C.K. Reconstructing patterns of temperature, phenology, and frost damage over 124 years: spring damage risk is increasing / C.K. Augspurger // Ecology. – 2013. – Vol. 94, no. 1. – P. 41-50.
23. Bannan, M.W. Vertical resin ducts in the secondary wood of the Abietineae / M.W. Bannan // The New Phytologist. – 1936. – Vol. 35. – P. 11-46.
24. Block, J. The limiting factors at the upper and lower forest limits in the mountain woodland steppe of northwest Mongolia / J. Block, U. Treter // International Conference Tree Rings and People / Swiss Federal Res. Inst. WSL. – Birmensdorf; Davos, 2001. – P. 250-251.
25. Brunstein, F.G. Climatic significance of the bristlecone pine latewood frost ring record at Almagre mountain, Colorado, USA / F.G. Brunstein // Arctic Alpine Res. – 1996. – Vol. 28, no. 1. – P. 65-76.
26. Cannell, M.G.R. Analysis of risks of frost damage to forest trees in Britain / M.G.R. Cannell // Crop Physiology of Forest Trees / Eds. P.M.A. Tigerstedt [et al.]. – Helsinki: Univ. Press, 1985. – P. 153-166.
27. Climate effects on inter-and intra-annual larch stemwood anomalies in the Mongolian forest-steppe / M. Khishigjargal, P. Dulamsuren, H.H. Leuschner [ et al.] // Acta Oecologica. – 2014. – Vol. 55. – P. 113-121.
28. Comparing methods to analyse anatomical features of tree rings with and without intra-annual density fluctuations (IADFs) / V. De Micco, G. Battipaglia, P. Cherubini [et al.] // Dendrochronologia. – 2014. – Vol. 32, no. 1. – P. 1-6.
29. Continuously missing outer rings in woody plants at their distributional margins / M. Wilmking, M. Hallinger, R. Van Bogaert [et al.] // Dendrochronologia. – 2012. – Vol. 30, no. 3. – P. 213-222.

30. Day, W.R. The influence of certain accessory factors on frost injury to forest trees / W.R. Day, T.R. Peace // *Forestry* – 1937. – Vol. 11. – P. 3-29.
31. Delwaide, A. Spatiotemporal distribution of light rings in subarctic black spruce, Quebec / A. Delwaide, L. Filion, S. Payette // *Canadian J. of Forest Res.* – 1991. – Vol. 21, no. 12. – P. 1828-1832.
32. Dietrichson, J. The geographic variation of spring- frost resistance and grow cessation Norway Spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) / J. Dietrichson // *Meddelelser fra Det Norske Skogforsøksvesen.* – 1969. – Vol .27, no. 1. – P. 91 – 106.
33. Dobbs, P.G. A false-ring pattern in larch / P.G. Dobbs // *Nature.* – 1942. – Vol. 50, no. 3804. – P. 377.
34. Donaldson, L.A. Within-tree variation in anatomical properties of compression wood in radiata pine / L.A. Donaldson, J. Grace, G.M. Downes // *IAWA J.* – 2004. – Vol. 25, no. 3. – P. 253-271.
35. Dy, G. Frost hollows of the boreal forest as extreme environments for black spruce tree growth / G. Dy, S. Payette // *Canadian J. of Forest Res.* – 2007. – Vol. 37, no. 2. – P. 492-504.
36. Ecological interpretation of tree-ring width and intraannual density fluctuations in *Pinus sylvestris* on dry sites in the central Alps and Siberia / A. Rigling, P.O. Waldner, T. Forster [et al.] // *Canadian J. of Forest Res.* – 2001. – Vol. 31, no. 1. – P. 18-31.
37. Extreme cold summers in Western Siberia derived from light rings of conifers / M.A. Gurskaya, M. Hallinger, D. Eckstein [et al.] // *Phyton.* – 2012. – Vol. 52, no. 1. – P. 101-119.
38. Fahn, A. Seasonal effects of wounding and growth substances on development of traumatic resin ducts in *Cedrus libani* / A. Fahn, E. Werker, P. Ben-Tzur // *New Phytologist.* – 1979. – Vol. 82. – P. 537-544.
39. Fisher, J.B. Occurrence of reaction wood in branches of dicotyledons and its role in tree architecture / J.B.Fisher, J.W. Stevenson // *Botanical gazette.* – 1981. – Vol. 142, no. 1. – P. 82-95.
40. Gärtner, H. The formation of traumatic rows of resin ducts in *Larix deciduas* and *Picea abies* (Pinaceae) as a result of wounding experiments in the dormant season / H. Gärtner, I. Heinrich // *IAWA J.* – 2009. – Vol. 30. – P. 199-215.
41. George, S.S. The rarity of absent growth rings in Northern Hemisphere forests outside the American Southwest / S.S. George, T.R. Ault, M.P.A. Torbenson // *Geophysical Res. Letters.* – 2013. – Vol. 40, no. 14. – P. 3727-3731.
42. Gindl, W. Characteristics of spruce [*Picea abies* (L.) Karst] latewood formed under abnormally low temperatures / W. Gindl, M. Grabner // *Holzforschung.* – 2000. – Vol. 54. – P. 9–11.
43. Gindl, W. Climatic significance of light rings in timberline spruce, *Picea abies*, Austrian Alps / W. Gindl // *Arctic, Antarctic, and Alpine Research.* – 1999. – Vol. 31, no. 3. – P. 242-246.
44. Glerum, P. Frost ring formation in the stems of some coniferous species / P. Glerum, J. L. Farrar // *Canadian J. of Botany.* – 1966. – Vol. 44, no. 7. – P. 879-886.
45. Glerum, P. Irregular anatomical features of wood as an aid in silviculture / P. Glerum // *The Forestry Chronicle.* – 1975. – Vol. 51, no. 5. – P. 185-187.
46. Glock, W.S. Cambial frost injuries and multiple growth layers at Lubbock, Texas / W.S. Glock // *Ecology.* – 1951. – Vol. 32, no. 1. – P. 28-36.

47. Gurskaya M.A. Formation of frost damage in larch growing in the northern and southern forest-tundra subzones of Siberia: A Comparative Analysis / M.A. Gurskaya // Russian J. of Ecology – 2021. – Vol. 52, no. 6. – P. 556–566.
48. 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. – Vol. 50, no. 3. – Art. 1560.
49. Gurskaya, M.A. Identification of strong volcano eruptions by light rings in larch in the northern Siberia. / M.A. Gurskaya, I. Beil, M. Wilmking // TRACE – 2018: Tree Rings in Archaeology, Climatology and Ecology: Book of Abstr., 24-27 Apr. 2018, Greifswald, Germany / [Eds.: J. Harvey et al.]. – Greifswald, 2018. – P. 129.
50. Gurskaya, M.A. Temperature conditions of the formation of frost damages in conifer trees in the high latitudes of Western Siberia / M.A. Gurskaya // *Biology Bul.* – 2014. – Vol. 41, no. 2. – P. 187-196.
51. Hänninen, H. Climate warming and the risk of frost damage to boreal forest trees: identification of critical ecophysiological traits / H. Hänninen // *Tree Physiology*. – 2006. – Vol. 26. – P. 889–898.
52. Intra-annual density fluctuations in tree rings: how, when, where, and why? / V. De Micco, F. Campelo, M. De Luis [et al.] // *IAWA J.* – 2016. – Vol. 37, no. 2. – P. 232-259.
53. Jardon, Y. Tree-ring evidence for endemicity of the larch sawfly in North America / Y. Jardon, L. Filion, P. Cloutier // *Canadian J. of Forest Res.* – 1994. – Vol. 24, no. 4. – P. 742-747.
54. Knufinke, A. Frostringe in Lärchen (*Larix decidua* Mill.) und deren Beziehung zu Wetter und Standort / A. Knufinke. – Davos, 1998. – 112 p.
55. LaMarche, V.P. Frost rings in trees as records of major volcanic eruptions / V.P. LaMarche, K.K. Hirschboeck // *Nature*. – 1984. – Vol. 307, no. 5947. – P. 121-126.
56. Lenz, O. Action de la neige et du gel sur les arbres de montagne, en particulier sur leur forme et l'anatomie de la tige / O. Lenz. [S. 1.], 1967. – P. 289-316. – (Mitt. Schweiz. Anstalt für das Forstl. Versuchswesen; vol. 43, no. 3).
57. Leuschner, H.H. Dendroökologische Klassifizierung und Auswertung häufig auftretender intraannueller holzanatomischer Merkmale bei Eichen und Kiefern / H.H. Leuschner, F.H. Schweingruber // *Dendrochronologia*. – 1996. – Vol. 14. – P. 273-285.
58. Liang, E. Light rings in Chinese pine (*Pinus tabulaeformis*) in semiarid areas of north China and their palaeo-climatological potential / E. Liang, D. Eckstein // *New Phytologist*. – 2006. – Vol. 171, no. 4. – P. 783-791.
59. Liang, P. Wood structure of biotically and climatically induced light rings in eastern larch (*Larix laricina*) / P. Liang, L. Filion, L. Cournoyer // *Canadian J. of Forest Res.* – 1997. – Vol. 27. – P. 1538–1547.
60. Light rings in subarctic conifers as a dendrochronological tool / L. Filion, S. Payette, L. Gauthier [et al.] // *Quaternary Res.* – 1986. – Vol. 26, no. 2. – P. 272-279.
61. Linking tree growth and intra-annual density fluctuations to climate in suppressed and dominant *Pinus sylvestris* L. trees in the forest-steppe of Southern Siberia / A. Arzac, M.A. Tabakova, K. Khotcinskaia [et al.] // *Dendrochronologia*. – 2021. – Vol. 67. – Art. 125842.
62. Linking tree growth rate, damage repair, and susceptibility to a genus-specific pest infestation / K.N. Boyes, K.G. Hietala-Henschell, A.P. Barton [et al.] // *J. of Forestry Res.* – 2019. – Vol. 30, no. 5. – P. 1935-1941.

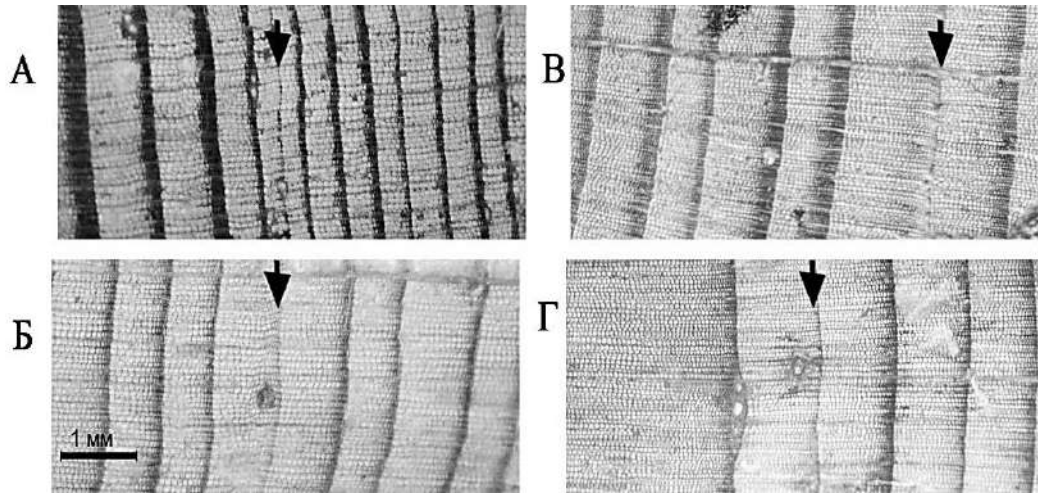
63. Long-term impacts of defoliator outbreaks on larch xylem structure and tree-ring biomass / D. Castagneri, A.L. Prendin, R.L. Peters [et al.] // *Frontiers in Plant Science*. – 2020. – Vol. 11. – P. 1078.
64. Lorimer, P. G. Frequency of partial and missing rings in *Acer saccharum* in relation to canopy position and growth rate / P.G. Lorimer, S.E. Dahir, M.T. Singer // *Plant Ecology*. – 1999. – Vol. 143, no. 2. – P. 189-202.
65. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? / N. McDowell, W.T. Pockman, P.D. Allen [et al.] // *New Phytologist*. – 2008. – Vol. 178, no. 4. – P. 719-739.
66. Meko, M.D. A record of flooding on the White River, Arkansas derived from tree-ring anatomical variability and vessel width / M.D. Meko, M.D. Therrell // *Physical Geography*. – 2020. – Vol. 41, no. 1. – P. 83-98.
67. Missing and dark rings associated with drought in *Pinus halepensis* / K. Novak, M. De Luis, J. Gričar [et al.] // *IAWA J.* – 2016. – Vol. 37, no. 2. – P. 260-274.
68. Mon-Lin, K. Variation of anatomical structure of false ring in eastern red cedar/ K. Mon-Lin, E.A. Jr. McGinness // *Wood Science*. – 1973. – Vol. 5, no. 3. – P. 205-210.
69. Neely, D. Tree wound closure / D. Neely // *J. of Arboriculture*. – 1988. – Vol. 14, no. 6. – P. 148-152.
70. Panayotov, M.P. Fingerprints of extreme climate events in *Pinus sylvestris* tree rings from Bulgaria / M.P. Panayotov, N. Zafirov, P. Cherubini // *Trees*. – 2013. – Vol. 27, no. 1. – P. 211-227.
71. Pohl, K.A. Decoupling tree-ring signatures of climate variation, fire, and insect outbreaks in Central Oregon / K.A. Pohl, K.S. Hadley, K.B. Arabas // *Tree-Ring Research*. – 2006. – Vol. 62. – P. 37-50.
72. Ruelle, J. Morphology, anatomy and ultrastructure of reaction wood / J. Ruelle // *The Biology of Reaction Wood*. – Berlin; Heidelberg: Springer, 2014. – P. 13-35.
73. Sakai, A. Comparative study on freezing resistance of conifers with special reference to cold adaptation and its evaluative aspects / A. Sakai // *Canadian J. of Botany*. – 1983. Vol. 61. – P. 2323-2332.
74. Sakai, A. Frost survival of plants: responses and adaptation to freezing stress / A. Sakai, W. Larcher. – Berlin: Springer, 1987. – 306 p.
75. Schulman, E. Classification of false annual rings in Monterey pine / E. Schulman // *Tree-Ring Bull.* – 1938. –Vol. 4. – P.4-7.
76. Schulman, E. Classification of false annual rings in west Texas pines / E. Schulman // *Tree-Ring Bull.* – 1939. –Vol. 6. – P. 11-13.
77. Schweingruber, F.H. Trees and wood in dendrochronology: morphological, anatomical, and tree-ring analytical characteristics of trees frequently used in dendrochronology / F.H. Schweingruber. – Berlin; Heidelberg: Springer Science & Business Media, 2012. – 402 p.
78. Scurfield, G. Reaction Wood: Its Structure and Function: Lignification may generate the force active in restoring the trunks of leaning trees to the vertical / G. Scurfield // *Science*. – 1973. – Vol. 179, no. 4074. – P. 647-655.
79. Sinnott, E.W. Reaction wood and the regulation of tree form / E.W. Sinnott // *American J. of Botany*. – 1952. –Vol. 39. – P. 69-78.



80. Sorauer, P. Manual of Plant Diseases. Non-Parasitic Diseases / P. Sorauer. –Wilkes-Barre; Penna: Record Press, 1922. – Vol. 1 (4). – 970 c.
81. Stoeckli, V.B. Tree rings as indicators of ecological processes: the influence of competition, frost and water stress on tree growth, size, and survival / V.B. Stoeckli, F.H. Schweingruber. – Basel, 1996. – 90 p.
82. Stoffel, M. 3D analysis of anatomical reactions in conifers after mechanical wounding: first qualitative insights from X-ray computed tomography / M. Stoffel, M. Klinkmüller // *Trees*. – 2013. – Vol. 27. – P. 1805–1811.
83. Stoffel, M. Dating past geomorphic processes with tangential rows of traumatic resin ducts / M. Stoffel // *Dendrochronologia*. – 2008. – Vol. 26. – P. 53-60.
84. Stoffel, M. Rockfall and snow avalanche impacts leave different anatomical signatures in tree rings of juvenile *Larix decidua* / M. Stoffel, M.O. Hitz // *Tree Physiology*. – 2008. – Vol. 28, no. 8. – P. 1713-1720.
85. Szeicz, J.M. White spruce light rings in northwestern Canada / J.M. Szeicz // *Arctic and Alpine Res.* – 1996. – Vol. 28, no. 2. – P. 184-189.
86. Tardif, J.P. Light rings as bioindicators of climate change in Interior North America / J.P. Tardif, M.P. Girardin, F. Conciatori // *Global and Planetary Change*. – 2011. – Vol. 12. – P. 134-144.
87. Temperature sensitivity of blue intensity, maximum latewood density, and ring width data of living black spruce trees in the eastern Canadian taiga / F. Wang, D. Arseneault, É. Boucher [et al.] // *Dendrochronologia*. – 2020. – Vol. 64, no. 17. – Art. 125771.
88. Testing the hypothesis of postvolcanic missing rings in temperature sensitive dendrochronological data / J. Esper, U. Buentgen, J. Luterbachern [et al.] // *Dendrochronologia*. – 2013. – Vol. 31. – P. 216-222.
89. The “blue ring”: anatomy and formation hypothesis of a new tree-ring anomaly in conifers / A. Piermattei, A. Crivellaro, M. Carrer, P. Urbinati // *Trees*. – 2015. – Vol. 29, no. 2. – P. 613-620.
90. The 2007 eastern US spring freezes: Increased cold damage in a warming world? / L. Gu, P.J. Hanson, W. Mac Post [et al.] // *Bioscience*. – 2008. – № 58. – P. 253-262.
91. The biology of reaction wood / B. Gardiner, J. Barnett, P. Saranpää [et al.]. – Heidelberg: Springer Ser. in Wood Sciences, 2014. – 274 p.
92. The hydraulic architecture of conifers / U.G. Hacke, B. Lachenbruch, J. Pittermann [et al.] // *Functional and ecological xylem anatomy* / U.G. Hacke (Eds.). – Berlin; Heidelberg; New York: Springer, 2015. – P. 39– 75.
93. Timing of false ring formation in *Pinus halepensis* and *Arbutus unedo* in Southern Italy: outlook from an analysis of xylogenesis and tree-ring chronologies / V. De Micco, A. Balzano, K. Čufar [et al.] // *Frontiers in Plant Science*. – 2016. – Vol. 7. – Art. 705.
94. Van der Werf, G.W. The impact of the 2003 summer drought on the intra-annual growth pattern of beech (*Fagus sylvatica* L.) and oak (*Quercus robur* L.) on a dry site in the Netherlands / G.W. Van der Werf, U.G. ass-Klaassen, G.M. J. Mohren // *Dendrochronologia*. – 2007. – Vol. 25, no. 2. – P. 103-112.
95. Vitas, A. Climatically induced light rings of European larch (*Larix decidua* Mill.) in Lithuania / A. Vitas // *Trees*. – 2018. – Vol. 32, no. 3. – P. 791-800.

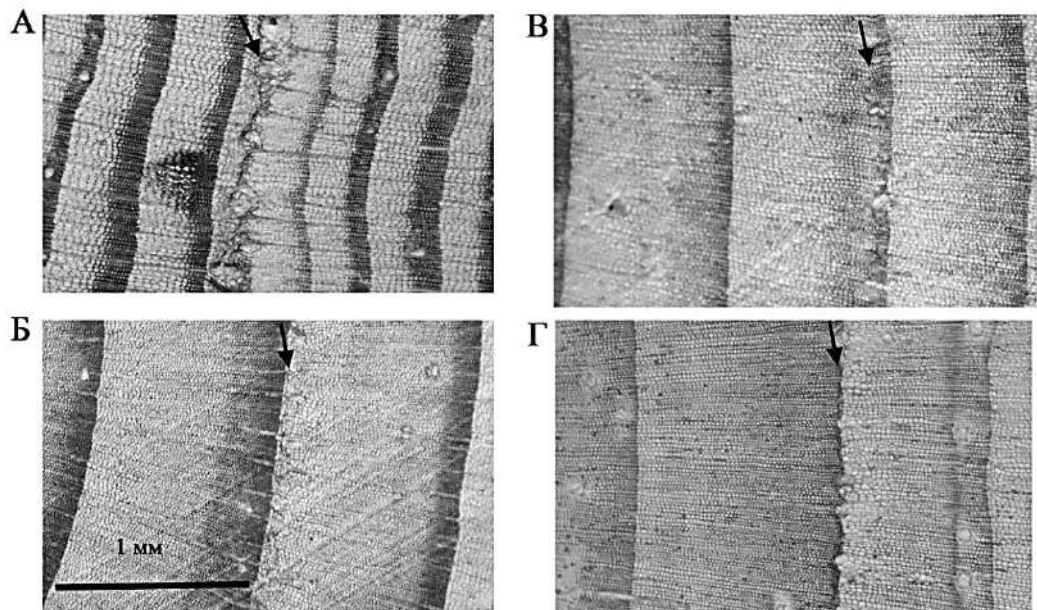
96. Waito, J. Frost rings and white earlywood rings in *Picea mariana* trees from the boreal plains, central Canada / J. Waito, F. Conciatori, J.P. Tardif // IAWA J. – 2013. – Vol. 34, no. 1. – P. 71-87.
97. Wang, L. A quantitative definition of light rings in black spruce (*Picea mariana*) at the Arctic treeline in northern Quebec, Canada / L. Wang, S. Payette Y. Bégin // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. – 2000. – Vol. 32. – P. 324-330.
98. Wang, L. Relationships between anatomical and densitometric characteristics of black spruce and summer temperature at tree line in northern Quebec / L. Wang, S. Payette, Y. Bégin // Canadian J. of Forest Res. – 2002. – Vol. 32, no. 3. – P. 477-486.
99. Wardrop, A.B. The nature of reaction wood. IV. Variations in cell wall organization of tension wood fibres. /A.B. Wardrop, H.E. Dadswell //Australian j. of Botany. – 1955. – Vol. 3, no. 2. – P. 177-189.
100. Wertz, E.L. Vessel anomalies in *Quercus macrocarpa* tree rings associated with recent floods along the Red River of the North, United States / E.L. Wertz, S. St. George, J.D. Zeleznik // Water Resources Res. – 2013. – Vol. 49, no. 1. – P. 630-634.
101. Wilson, B.F. Reaction wood: induction and mechanical action / B. F. Wilson, R. R. Archer // Annual Rev. of Plant Physiology. – 1977. – Vol. 28, no. 1. – P. 23-43.
102. Wimmer, R. A comparison of tree-ring features in *Picea abies* as correlated with climate / R. Wimmer, M. Grabner // IAWA J. – 2000. – Vol. 21, no. 4. – P. 403-416.
103. Wound-induced traumatic resin duct development in stems of Norway spruce (Pinaceae): Anatomy and cytochemical traits / N.E. Nagy, V.R. Franceschi, H. Solheim [et al.] // American J. of Botany. – 2000. – Vol. 87. – P. 302-313.
104. Yamaguchi, D.K. Relationship of temperature and light ring formation at subarctic treeline and implications for climate reconstruction / D.K. Yamaguchi, L. Filion, M. Savage // Quaternary Res. – 1993. Vol. 39, no. 2. –P. 256-262.
105. Zajączkowska, U. Regeneration of Scots pine stem after wounding / U. Zajączkowska // IAWA J. – 2014. – Vol. 35, no. 3. – P. 270-280.
106. Zobel, B.J. Wood variation: its causes and control / B.J. Zobel, and J.P. van Buijtenen. – New York: Springer Verlag, 1989. – 363 p.

### Типы аномальных клеточных структур в годичных кольцах хвойных деревьев



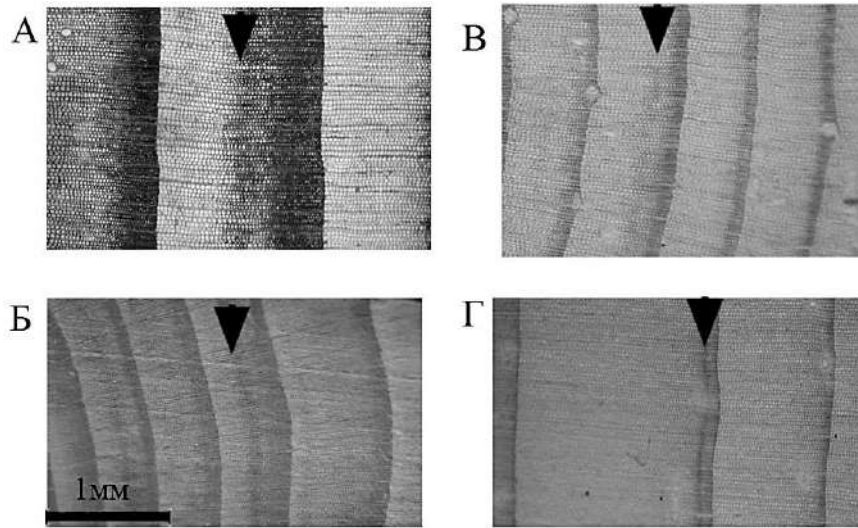
А – лиственница, Б – ель, В – сосна, Г – кедр

Рисунок Г.1 – Светлые кольца



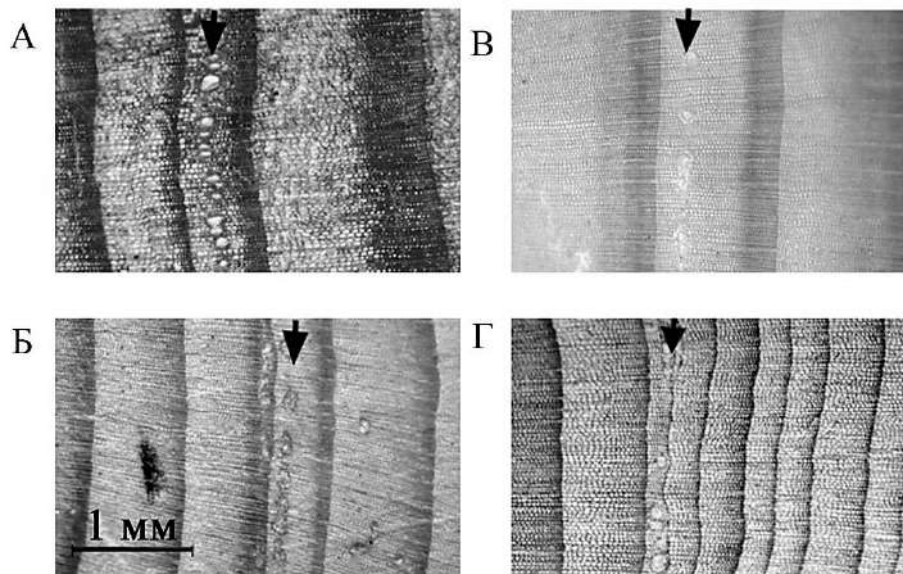
А – лиственница, Б – ель, В – сосна, Г – кедр

Рисунок Г.2 – Морозобойные кольца



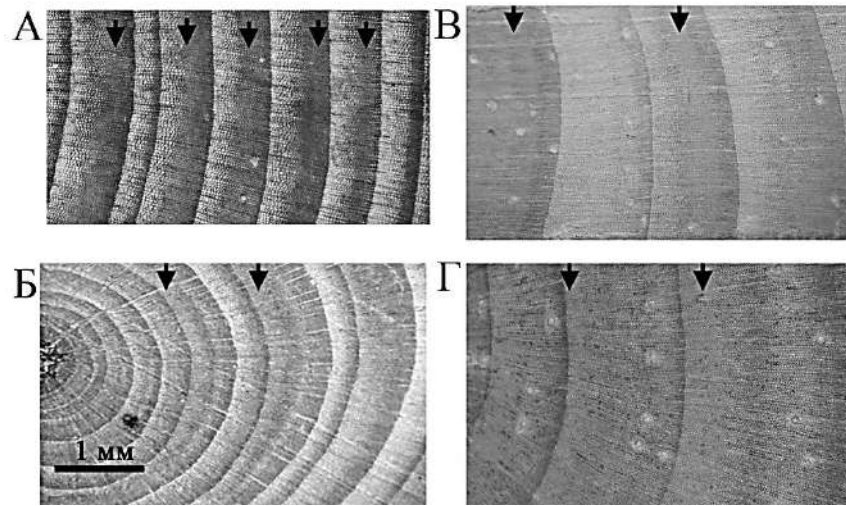
А – лиственница, Б – ель, В – сосна, Г – кедр

Рисунок Г.3 – Флуктуации плотности



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

Рисунок Г.4 – Цепочки патологических смоляных ходов



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

Рисунок Г.5 – Кренивая древесина

## ПРИЛОЖЕНИЕ Д

## Хронологии светлых колец

Таблица Д.1 – Хронологии светлых годовичных колец сосны.

годы	1	2	3	4	17	18	19	20	годы	1	2	3	4	17	18	19	20	годы	1	2	3	4	17	18	19	20
1730	xx	xx	xx	xx	xx			xx	xx	1775			xx	xx					1820							
1731	xx	xx	xx	xx	xx			xx	xx	1776			xx	xx					1821							
1732	xx	xx	xx	xx	xx			xx	xx	1777			xx	xx					1822							
1733	xx	xx	xx	xx	xx			xx	xx	1778			xx	xx					1823							
1734	xx	xx	xx	xx	xx			xx	xx	1779			xx						1824							
1735	xx	xx	xx	xx	xx			xx	xx	1780			xx						1825							
1736	xx	xx	xx	xx	xx			xx	xx	1781			xx						1826							
1737	xx	xx	xx	xx	xx			xx	xx	1782			xx						1827							
1738	xx		xx	xx	xx			xx		1783			xx						1828							
1739	xx		xx	xx	xx			xx		1784			xx						1829							
1740	xx		xx	xx	xx			xx		1785			xx						1830							
1741	xx		xx	xx	xx			xx		1786			xx						1831							
1742			xx	xx	xx			xx		1787			xx						1832							
1743			xx	xx	xx			xx		1788			xx						1833							
1744			xx	xx	xx			xx		1789			xx						1834							
1745			xx	xx	xx			xx		1790			xx						1835							
1746			xx	xx	xx			xx		1791			xx						1836							
1747			xx	xx	xx			xx		1792			xx						1837							
1748			xx	xx	xx			xx		1793			xx						1838							
1749			xx	xx	xx			xx		1794			xx						1839							
1750			xx	xx	xx			xx		1795			xx						1840							
1751			xx	xx	xx			xx		1796			xx						1841							
1752			xx	xx	xx			xx		1797			xx						1842							
1753			xx	xx	xx			xx		1798			xx						1843							
1754			xx	xx	xx			xx		1799			xx						1844							
1755			xx	xx	xx			xx		1800			xx						1845							
1756			xx	xx	xx			xx		1801			xx						1846							
1757			xx	xx	xx			xx		1802			xx						1847							
1758			xx	xx	xx			xx		1803			xx						1848							
1759			xx	xx	xx			xx		1804			xx						1849							
1760			xx	xx				xx		1805			xx						1850							
1761			xx	xx				xx		1806			xx						1851							
1762			xx	xx				xx		1807			xx						1852							
1763			xx	xx				xx		1808			xx						1853							
1764			xx	xx				xx		1809			xx						1854							
1765			xx	xx				xx		1810			xx						1855							
1766			xx	xx				xx		1811			xx						1856							
1767			xx	xx				xx		1812			xx						1857							
1768			xx	xx				xx		1813			xx						1858							
1769			xx	xx				xx		1814			xx						1859							
1770			xx	xx				xx		1815			xx						1860							
1771			xx	xx				xx		1816			xx						1861							
1772			xx	xx				xx		1817			xx						1862							
1773			xx	xx				xx		1818			xx						1863							
1774			xx	xx				xx		1819			xx						1864							

годы	1	2	3	4	17	18	19	20	годы	1	2	3	4	17	18	19	20	годы	1	2	3	4	17	18	19	20
1865									1915									1965								
1866									1916									1966								
1867									1917									1967								
1868									1918									1968								
1869									1919									1969								
1870									1920									1970								
1871									1921									1971								
1872									1922									1972								
1873									1923									1973								
1874									1924									1974								
1875									1925									1975								
1876									1926									1976								
1877									1927									1977								
1878									1928									1978								
1879									1929									1979								
1880									1930									1980								
1881									1931									1981								
1882									1932									1982								
1883									1933									1983								
1884									1934									1984								
1885									1935									1985								
1886									1936									1986								
1887									1937									1987								
1888									1938									1988								
1889									1939									1989								
1890									1940									1990								
1891									1941									1991								
1892									1942									1992								
1893									1943									1993								
1894									1944									1994								
1895									1945									1995								
1896									1946									1996								
1897									1947									1997								
1898									1948									1998								
1899									1949									1999								
1900									1950									2000								
1901									1951									2001								
1902									1952									2002								
1903									1953									2003								
1904									1954									2004								
1905									1955									2005								
1906									1956									2006								
1907									1957									2007								
1908									1958									2008								
1909									1959									2009								
1910									1960									2010								
1911									1961									2011								
1912									1962									2012								
1913									1963									2013								
1914									1964									2014								

Примечание – Районы исследования 1 и 3. Номера столбцов – код хронологии.

«xx» – данные отсутствуют. Оттенки серого означают

0-15% 15-30% 30-50% 50-80% 80-100% поврежденных колес























Годы	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	
2000		xx	xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx
2001		xx	xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx
2002		xx	xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx
2003		xx	xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx
2004		xx	xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx
2005		xx	xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx
2006		xx	xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx
2007		xx	xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx
2008		xx	xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx
2009		xx	xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx
2010	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx

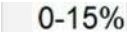
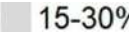



Примечание – Район исследования 4. Номера столбцов – код хронологии. «xx» – нет данных. Оттенки серого означают  0-15%  15-30%  30-50%  50-80%  80-100% поврежденных колец

Таблица Д.3 – Хронологии светлых колец годичных колец у деревьев р. *Larix*, произрастающих на южном профиле в Сибирской Субарктике.

Годы	5	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65
1550	xx	xx	xx		xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx	xx	xx		xx	
1551	xx	xx	xx		xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx	xx	xx		xx	
1552	xx	xx	xx		xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx	xx	xx		xx	
1553	xx	xx	xx		xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx	xx	xx		xx	
1554	xx	xx	xx		xx	xx		xx	xx	xx		■		xx		xx	xx	xx		xx	■
1555	xx	xx	xx		xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx	xx	xx		xx	■
1556	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx	xx	xx		xx	
1557	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx	xx	xx		xx	■
1558	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx	xx	xx		xx	
1559	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx	xx	xx		xx	■
1560	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx	■
1561	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx	
1562	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx	
1563	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx		■		xx		xx		xx		xx	■
1564	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx	■
1565	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx	
1566	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx	
1567	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx	■
1568	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx	■
1569	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx	
1570	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx	
1571	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx	■	xx		xx		xx	■
1572	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx	■
1573	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx	
1574	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx	
1575	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx	
1576	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx	
1577	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx		■		xx		xx		xx		xx	■
1578	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx	
1579	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx	
1580	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx	
1581	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx	
1582	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx	
1583	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx	
1584	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx	■
1585	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx	
1586	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx		■		xx		xx		xx		xx	
1587	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx	
1588	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx	
1589	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx		■		xx		xx		xx		xx	
1590	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx		■		xx		xx		xx		xx	
1591	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx		■		xx		xx		xx		xx	■
1592	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx	
1593	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx	
1594	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx	■
1595	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx	
1596	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx	
1597	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx	
1598	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx	
1599	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx	

Годы	5	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	
1600	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1601	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1602	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1603	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1604	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1605	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1606	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1607	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1608	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1609	xx	xx			xx	xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1610	xx	xx				xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1611	xx	xx				xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1612	xx	xx				xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1613	xx	xx				xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1614	xx	xx				xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1615	xx	xx				xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1616	xx	xx				xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1617	xx	xx				xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1618	xx	xx				xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1619	xx	xx				xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1620	xx	xx				xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1621	xx	xx				xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1622	xx	xx				xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1623	xx	xx				xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1624	xx	xx				xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1625	xx	xx				xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1626	xx	xx				xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1627	xx	xx				xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1628	xx	xx				xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1629	xx	xx				xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1630	xx	xx				xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1631	xx	xx				xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1632	xx	xx				xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1633	xx	xx				xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1634	xx	xx				xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1635	xx	xx				xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1636	xx	xx				xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1637	xx	xx				xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1638	xx	xx				xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1639	xx	xx				xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1640	xx	xx				xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1641	xx	xx				xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1642	xx	xx				xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1643	xx	xx				xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1644	xx	xx				xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1645	xx	xx				xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1646	xx	xx				xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1647	xx	xx				xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1648	xx	xx				xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		
1649	xx	xx				xx		xx	xx	xx				xx		xx		xx		xx		

Годы	5	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	
1650	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx				xx		
1651	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1652	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1653	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1654	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1655	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1656	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1657	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1658	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1659	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1660	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1661	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1662	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1663	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1664	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1665	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1666	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1667	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1668	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1669	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1670	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1671	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1672	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1673	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1674	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1675	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1676	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1677	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1678	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1679	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1680	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1681	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1682	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1683	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1684	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1685	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1686	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1687	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1688	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1689	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1690	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1691	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1692	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1693	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1694	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1695	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1696	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1697	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1698	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	
1699	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx	



ГОДЫ	5	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65
1700	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx
1701	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx
1702	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx
1703	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx
1704	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx
1705	xx	xx				xx		xx	xx					xx		xx					xx
1706	xx	xx				xx		xx	xx							xx					xx
1707	xx	xx				xx		xx	xx							xx					xx
1708	xx	xx				xx		xx	xx							xx					xx
1709	xx	xx				xx		xx	xx							xx					xx
1710	xx	xx				xx		xx	xx							xx					xx
1711	xx	xx				xx		xx	xx							xx					xx
1712	xx	xx				xx		xx	xx							xx					xx
1713	xx	xx				xx		xx	xx							xx					xx
1714	xx	xx				xx		xx	xx							xx					xx
1715	xx	xx				xx		xx	xx							xx					xx
1716	xx	xx				xx		xx	xx							xx					xx
1717	xx	xx				xx		xx	xx							xx					xx
1718	xx	xx				xx		xx	xx							xx					xx
1719	xx	xx				xx		xx	xx							xx					xx
1720	xx	xx				xx		xx	xx							xx					xx
1721	xx	xx				xx		xx	xx							xx					xx
1722	xx	xx				xx		xx	xx							xx					xx
1723	xx	xx				xx		xx	xx							xx					xx
1724	xx	xx				xx		xx	xx							xx					xx
1725	xx	xx				xx		xx	xx							xx					xx
1726	xx	xx				xx		xx	xx							xx					xx
1727	xx	xx				xx		xx	xx							xx					xx
1728	xx	xx				xx		xx	xx							xx					xx
1729	xx	xx				xx		xx	xx							xx					xx
1730	xx	xx				xx		xx	xx							xx					xx
1731	xx	xx				xx		xx	xx							xx					xx
1732	xx	xx				xx		xx	xx							xx					xx
1733	xx	xx				xx		xx	xx							xx					xx
1734	xx	xx				xx		xx	xx							xx					xx
1735	xx	xx				xx		xx	xx							xx					xx
1736	xx	xx				xx		xx	xx							xx					xx
1737	xx	xx				xx		xx	xx							xx					xx
1738	xx	xx				xx		xx	xx							xx					xx
1739	xx	xx				xx		xx	xx							xx					xx
1740	xx	xx				xx		xx	xx							xx					xx
1741	xx	xx				xx		xx	xx							xx					xx
1742	xx	xx				xx		xx	xx							xx					xx
1743	xx	xx				xx		xx	xx							xx					xx
1744	xx	xx				xx		xx	xx							xx					xx
1745	xx	xx				xx		xx	xx							xx					xx
1746	xx	xx				xx		xx	xx							xx					xx
1747	xx	xx				xx		xx	xx							xx					xx
1748	xx	xx				xx		xx	xx							xx					xx
1749	xx	xx				xx		xx	xx							xx					xx

ГОДЫ	5	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	
1750	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1751	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1752	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1753	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1754	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1755	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1756	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1757	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1758	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1759	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1760	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1761	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1762	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1763	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1764	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1765	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1766	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1767	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1768	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1769	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1770	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1771	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1772	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1773	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1774	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1775	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1776	xx	xx				xx		17	xx							xx					xx	
1777	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1778	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1779	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1780	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1781	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1782	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1783	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1784	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1785	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1786	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1787	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1788	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1789	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1790	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1791	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1792	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1793	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1794	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1795	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1796	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1797	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1798	xx	xx				xx			xx							xx					xx	
1799	xx	xx				xx			xx							xx					xx	












Годы	5	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65
2000	xx	xx	xx	xx	xx		xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx
2001	xx	xx	xx	xx	xx		xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx
2002	xx	xx	xx	xx	xx		xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx
2003	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx
2004	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx
2005	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx
2006	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx
2007	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx
2008	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx
2009	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx
2010	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx

Примечание – Район исследования 4. Номера столбцов – код хронологии. «xx» – нет данных. Оттенки серого означают  0-15% 15-30% 30-50% 50-80% 80-100% поврежденных колец



Годы	68	69	70	7	11	14	21	22	Годы	68	69	70	7	11	14	21	22
1947									1980								
1948									1981								
1949									1982								
1950									1983								
1951									1984								
1952									1985								
1953									1986								
1954									1987								
1955									1988								
1956									1989								
1957									1990								
1958									1991								
1959									1992								
1960									1993								
1961									1994								
1962									1995								
1963									1996								
1964									1997								
1965									1998								
1966									1999								
1967									2000								
1968									2001				xx	xx	xx		
1969									2002				xx	xx	xx		
1970									2003				xx	xx	xx		
1971									2004				xx	xx	xx		
1972									2005				xx	xx	xx		
1973									2006				xx	xx	xx		
1974									2007				xx	xx	xx		
1975									2008				xx	xx	xx		
1976									2009				xx	xx	xx		
1977									2010				xx	xx	xx		
1978									2011				xx	xx	xx		
1979									2012				xx	xx	xx		
									2013				xx	xx	xx		
									2014				xx	xx	xx		
									2015				xx	xx	xx		

Примечание – Районы исследования 2, 3, 5 разделены вертикальными линиями.

Оттенки серого означают 0-15% 15-30% 30-50% 50-80% 80-100%

поврежденных колец

Таблица Д.5 – Хронологии светлых годичных колец ели сибирской.

Год	69	70	71	6	8	12	15	23	24	Год	69	70	71	6	8	12	15	23	24	Год	69	70	71	6	8	12	15	23	24	Год	69	70	71	6	8	12	15	23	24
1850	x	x	x	x						1905											1960																		
1851	x	x	x	x						1906											1961																		
1852	x	x	x	x						1907											1962																		
1853	x	x	x	x						1908											1963																		
1854	x	x	x	x						1909											1964																		
1855	x	x	x	x						1910											1965																		
1856	x	x	x	x						1911											1966																		
1857	x	x	x	x						1912											1967																		
1858	x	x	x	x						1913											1968																		
1859	x	x	x	x						1914											1969																		
1860	x	x	x	x						1915											1970																		
1861	x	x	x	x						1916											1971																		
1862	x	x	x	x						1917											1972																		
1863	x	x	x	x						1918											1973																		
1864	x	x	x	x						1919											1974																		
1865	x	x	x	x						1920											1975																		
1866	x	x	x	x						1921											1976																		
1867	x	x	x	x						1922											1977																		
1868	x	x	x	x						1923											1978																		
1869	x	x	x	x						1924											1979																		
1870	x									1925											1980																		
1871	x									1926											1981																		
1872	x									1927											1982																		
1873	x									1928											1983																		
1874	x									1929											1984																		
1875	x									1930											1985																		
1876	x									1931											1986																		
1877	x									1932											1987																		
1878	x									1933											1988																		
1879	x									1934											1989																		
1880	x									1935											1990																		
1881										1936											1991																		
1882										1937											1992																		
1883										1938											1993																		
1884										1939											1994																		
1885										1940											1995																		
1886										1941											1996																		
1887										1942											1997																		
1888										1943											1998																		
1889										1944											1999																		
1890										1945											2000																		
1891										1946											2001																		
1892										1947											2002																		
1893										1948											2003																		
1894										1949											2004																		
1895										1950											2005																		
1896										1951											2006																		
1897										1952											2007																		
1898										1953											2008																		
1899										1954											2009																		
1900										1955											2010																		
1901										1956											2011																		
1902										1957											2012																		
1903										1958											2013																		
1904										1959											2014																		

Примечание – Районы исследования 3 и 5. Номера столбцов – код хронологии. Вертикальной линией отделены хронологии на Полярном Урале. «x» – данные отсутствуют. 0-15% 15-30% 30-50% 50-80% 80-100%



Таблица Д.6 – Хронологии светлых годичных колец кедр.

Годы	9	13	16	25	26	Годы	9	13	16	25	26	Годы	9	13	16	25	26	Годы	9	13	16	25	26	Годы	9	13	16	25	26
1700	xx	xx	xx	xx	xx	1760				xx	xx	1820			xx	xx		1880						1940					
1701	xx	xx	xx	xx	xx	1761	■			xx	xx	1821			xx	xx		1881						1941					
1702	xx	xx	xx	xx	xx	1762				xx	xx	1822			xx	xx		1882	■					1942				■	
1703	xx	xx	xx	xx	xx	1763				xx	xx	1823			xx	xx		1883		■				1943					■
1704	xx	xx	xx	xx	xx	1764				xx	xx	1824			xx	xx		1884	■		■			1944				■	
1705	xx	xx	xx	xx	xx	1765				xx	xx	1825			xx	xx		1885			■			1945					
1706	xx	xx	xx	xx	xx	1766	■			xx	xx	1826			xx	xx		1886				■		1946					
1707						1767				xx	xx	1827			xx	xx		1887					■	1947				■	
1708	■					1768				xx	xx	1828			xx	xx		1888				■		1948				■	
1709						1769				xx	xx	1829			xx	xx		1889						1949					
1710						1770				xx	xx	1830			xx	xx		1890						1950					
1711						1771				xx	xx	1831			xx	xx		1891		■				1951					
1712						1772	■			xx	xx	1832			xx	xx		1892						1952					■
1713						1773				xx	xx	1833			xx	xx		1893						1953					
1714						1774				xx	xx	1834			xx	xx		1894						1954					
1715						1775				xx	xx	1835			xx	xx		1895			■			1955					
1716	■					1776				xx	xx	1836			xx			1896				■		1956					
1717						1777				xx	xx	1837			xx			1897						1957					
1718						1778				xx	xx	1838			xx			1898						1958				■	
1719						1779				xx	xx	1839			xx			1899						1959					
1720						1780				xx	xx	1840			xx			1900						1960					
1721						1781				xx	xx	1841			xx			1901						1961				■	
1722						1782				xx	xx	1842			xx			1902						1962				■	■
1723						1783	■			xx	xx	1843			xx			1903						1963					
1724						1784				xx	xx	1844			xx			1904						1964			■		
1725						1785				xx	xx	1845			xx			1905						1965					
1726						1786				xx	xx	1846			xx			1906						1966					
1727						1787				xx	xx	1847			xx			1907						1967					
1728						1788				xx	xx	1848			xx			1908						1968					■
1729						1789				xx	xx	1849			xx			1909						1969				■	■
1730	■					1790				xx	xx	1850			xx			1910						1970				■	■
1731						1791				xx	xx	1851			xx			1911						1971					
1732						1792				xx	xx	1852			xx			1912						1972			■		
1733						1793				xx	xx	1853			xx			1913			■			1973					
1734						1794				xx	xx	1854			xx			1914						1974					
1735						1795				xx	xx	1855			xx			1915						1975					
1736						1796				xx	xx	1856			xx			1916						1976					
1737						1797				xx	xx	1857			xx			1917						1977					
1738						1798				xx	xx	1858			xx			1918						1978				■	■
1739						1799				xx	xx	1859			xx			1919						1979					
1740						1800				xx	xx	1860			xx			1920						1980					■
1741						1801				xx	xx	1861			xx			1921						1981				■	
1742						1802				xx	xx	1862			xx			1922						1982					
1743						1803				xx	xx	1863			xx			1923				■		1983					
1744						1804				xx	xx	1864			xx			1924						1984					
1745						1805				xx	xx	1865			xx			1925						1985					
1746						1806				xx	xx	1866						1926						1986				■	
1747						1807				xx	xx	1867						1927						1987					
1748						1808				xx	xx	1868						1928						1988					
1749						1809				xx	xx	1869						1929						1989					
1750						1810				xx	xx	1870						1930						1990					
1751						1811				xx		1871						1931						1991					
1752						1812				xx		1872						1932						1992					
1753						1813				xx		1873						1933						1993					
1754						1814				xx		1874						1934						1994					
1755						1815				xx		1875						1935						1995					
1756						1816				xx		1876						1936						1996					
1757						1817				xx		1877						1937						1997				■	
1758						1818				xx		1878						1938						1998					
1759						1819				xx		1879						1939						1999					

Примечание – Районы исследования 2 и 3. Номера столбцов – код хронологии.

«xx» – нет данных. ■ 0-15% ■ 15-30% ■ 30-50% ■ 50-80% ■ 80-100%



## ПРИЛОЖЕНИЕ Ж

## Хронологии морозобойных повреждений

Таблица Ж.1 – Хронологии морозобойных повреждений годичных колец лиственницы

Годы	66		67		5		46		31		53		60		Годы	66		67		5		46		31		53		60		
	РД	ПД	РД	ПД	РД	ПД	РД	ПД	РД	ПД	РД	ПД	РД	ПД		РД	ПД	РД	ПД	РД	ПД	РД	ПД	РД	ПД	РД	ПД	РД	ПД	
1800	xx	xx			xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx		1848			xx	xx					xx	xx	xx	xx			
1801	xx	xx			xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	■	1849			xx	xx			■		xx	xx	xx	xx	■		
1802	xx	xx			xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	■	1850			xx	xx					xx	xx	xx	xx			
1803	xx	xx			xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	■	1851			xx	xx					xx	xx	xx	xx			
1804	xx	xx			xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	■	1852							■		xx	xx	xx	xx			
1805	xx	xx			xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	■	1853									xx	xx	xx	xx			
1806					xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	■	1854							■		xx	xx	xx	xx	■		
1807					xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	■	1855									xx	xx	xx	xx	■		
1808					xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	■	1856								■		xx	xx	xx	xx	■	
1809					xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	■	1857								■		xx	xx	xx	xx	■	
1810		xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	■	1858									xx	xx	xx	xx			
1811		xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	■	1859							■		xx	xx	xx	xx	■		
1812		xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	■	1860									xx	xx	xx	xx	■		
1813		xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	■	1861									xx	xx	xx	xx	■		
1814		xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	■	1862								■		xx	xx	xx	xx	■	
1815		xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	■	1863							■		xx	xx	xx	xx	■		
1816		xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	■	1864							■		xx	xx	xx	xx	■		
1817		xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	■	1865									xx	xx	xx	xx	■		
1818		xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	■	1866									xx	xx	xx	xx	■		
1819		xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	■	1867							■		xx	xx	xx	xx	■		
1820		xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	■	1868									xx	xx	xx	xx	■		
1821		xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	■	1869							■		xx	xx	xx	xx	■		
1822		xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	■	1870									xx	xx	xx	xx	■		
1823		xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	■	1871								■		xx	xx	xx	xx	■	
1824		xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	■	1872							■		■	xx	xx	xx	xx	■	
1825		xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	■	1873								■		xx	xx	xx	xx	■	
1826		xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	■	1874									xx	xx	xx	xx			
1827		xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	■	1875									xx	xx	xx	xx			
1828		xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	■	1876									xx	xx	xx	xx			
1829		xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	■	1877									xx	xx	xx	xx	■		
1830		xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	■	1878									xx	xx	xx	xx	■		
1831		xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	■	1879									xx	xx	xx	xx	■		
1832		xx	xx		xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	■	1880									xx	xx	xx	xx	■		
1833		xx	xx											■	1881									xx	xx	xx	xx	■		
1834		xx	xx											■	1882									xx	xx	xx	xx	■		
1835	xx	xx	xx	xx										■	1883									xx	xx	xx	xx			
1836	xx	xx	xx	xx										■	1884									xx	xx	xx	xx			
1837	xx	xx	xx	xx										■	1885									xx	xx	xx	xx			
1838	xx	xx	xx	xx										■	1886									xx	xx	xx	xx	■		
1839	xx	xx	xx	xx										■	1887									xx	xx	xx	xx			
1840	xx	xx	xx	xx										■	1888									xx	xx	xx	xx			
1841	xx	xx	xx	xx										■	1889									xx	xx	xx	xx			
1842	xx	xx	xx	xx										■	1890									xx	xx	xx	xx			
1843	xx	xx	xx	xx										■	1891									xx	xx	xx	xx	■		
1844	xx	xx	xx	xx										■	1892									xx	xx	xx	xx	■		
1845	xx	xx	xx	xx										■	1893									xx	xx	xx	xx	■		
1846	xx	xx	xx	xx										■	1894									xx	xx	xx	xx	■		
1847	xx	xx	xx	xx										■	1895									xx	xx	xx	xx	■		



Годы	66		67		5		46		31		53		60	
	РД	ПД	РД	ПД	РД	ПД	РД	ПД	РД	ПД	РД	ПД	РД	ПД
1990														
1991														
1992														
1993														
1994														
1995														
1996														
1997														
1998														
1999														
2000					xx	xx	xx	xx						
2001					xx	xx	xx	xx						
2002					xx	xx	xx	xx						
2003					xx	xx	xx	xx						
2004					xx	xx	xx	xx						
2005					xx	xx	xx	xx						
2006					xx	xx	xx	xx						
2007					xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx
2008					xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx
2009					xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx
2010	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx

Примечание – Районы исследования 4 и 5. Номера столбцов – код хронологии. Хронологии с кодом 66 и 67 получены по образцам с Полярного Урала; 5, 31, 46 – по образцам из Западной Сибири; 53 – по образцам из Средней Сибири, 60 по образцам Северо-востока Сибири. «xx» – данные отсутствуют. Оттенки серого цвета означают



Таблица Ж.2 – Хронологии морозобойных повреждений годичных колец ели сибирской

Годы	69		70		6		10		Годы	69		70		6		10		Годы	69		70		6		10	
	РД	ПД	РД	ПД	РД	ПД	РД	ПД		РД	ПД	РД	ПД	РД	ПД	РД	ПД		РД	ПД	РД	ПД	РД	ПД	РД	ПД
1880	xx	xx	xx	xx					1926									1971								
1881	xx	xx	xx	xx					1927									1972								
1882	xx	xx	xx	xx					1928									1973								
1883	xx	xx	xx	xx					1929									1974								
1884	xx	xx	xx	xx					1930									1975								
1885	xx	xx	xx	xx					1931									1976								
1886	xx	xx	xx	xx					1932									1977								
1887	xx	xx	xx	xx					1933									1978								
1888	xx	xx	xx	xx					1934									1979								
1889	xx	xx							1935									1980								
1890	xx	xx							1936									1981								
1891	xx	xx							1937									1982								
1892	xx	xx							1938									1983								
1893	xx	xx							1939									1984								
1894	xx	xx							1940									1985								
1895	xx	xx							1941									1986								
1896	xx	xx							1942									1987								
1897	xx	xx							1943									1988								
1898	xx	xx							1944									1989								
1899	xx	xx							1945									1990								
1900									1946									1991								
1901									1947									1992								
1902									1948									1993								
1903									1949									1994								
1904									1950									1995								
1905									1951									1996								
1906									1952									1997								
1907									1953									1998								
1908									1954									1999								
1909									1955									2000								
1910									1956									2001					xx	xx		
1911									1957									2002					xx	xx		
1912									1958									2003					xx	xx		
1913									1959									2004					xx	xx		
1914									1960									2005					xx	xx	xx	xx
1915									1961									2006					xx	xx	xx	xx
1916									1962									2007					xx	xx	xx	xx
1917									1963									2008					xx	xx	xx	xx
1918									1964									2009					xx	xx	xx	xx
1919									1965									2010					xx	xx	xx	xx
1920									1966									2011					xx	xx	xx	xx
1921									1967									2012					xx	xx	xx	xx
1922									1968									2013					xx	xx	xx	xx
1923									1969									2014					xx	xx	xx	xx
1924									1970									2015	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx
1925																										

Примечание – Районы исследования 2 и 5. Номера столбцов – код хронологии. Вертикальной линией отделены хронологии на Полярном Урале (код 69 и 70). «xx» – данные отсутствуют. Цветовой код: оттенки серого означают

 <5 5-10% 10-20% 20-30% 30-50% >50% поврежденных колец



Годы	СВ1		СВ2		СВ3		ЮЗ1	ЮЗ2	ЮЗ3	Годы	СВ1		СВ2		СВ3		ЮЗ1	ЮЗ2	ЮЗ3
	РД	ПД	РД	ПД	РД	ПД					РД	ПД	РД	ПД	РД	ПД			
1980										1999									
1981										2000									
1982										2001									
1983										2002									
1984										2003									
1985										2004									
1986										2005	xx	xx	xx	xx	xx	xx			
1987										2006	xx	xx	xx	xx	xx	xx			
1988										2007	xx	xx	xx	xx	xx	xx			
1989										2008	xx	xx	xx	xx	xx	xx			
1990										2009	xx	xx	xx	xx	xx	xx			
1991										2010	xx	xx	xx	xx	xx	xx			
1992										2011	xx	xx	xx	xx	xx	xx			
1993										2012	xx	xx	xx	xx	xx	xx			
1994										2013	xx	xx	xx	xx	xx	xx			
1995										2014	xx	xx	xx	xx	xx	xx			
1996										2015	xx	xx	xx	xx	xx	xx			
1997										2016	xx	xx	xx	xx	xx	xx			
1998										2017	xx	xx	xx	xx	xx	xx			

Примечание – Район исследования 6. Номера столбцов – код хронологии.

Вертикальной пунктирной линией отделены хронологии на склонах северо-восточной (СВ) экспозиции (слева в таблице) и юго-западной (ЮЗ) экспозиции (справа в таблице). 1-3 – высотные уровни «xx» – данные отсутствуют. Цветовой код: оттенки серого означают



## ПРИЛОЖЕНИЕ К

## Положение морозобойного повреждения в пределах годичного кольца ели на Южном Урале

Таблица К.1 – Годы с морозобойными повреждениями колец ели на массиве Иремель

Годы	Зона кольца	СВ			ЮЗ			Годы	Зона кольца	СВ			ЮЗ			Годы	Зона кольца	СВ			ЮЗ								
		72	73	74	75	76	77			72	73	74	75	76	77			72	73	74	75	76	77						
2016	К1	x	x	x				2007	К1	x	x	x				1997	К1						1992	К1					
2016	К2	x	x	x				2007	К2	x	x	x				1997	К2						1992	К2					
2016	К3	x	x	x				2007	К3	x	x	x				1997	К3						1992	К3					
2016	К4	x	x	x				2007	К4	x	x	x				1997	К4						1992	К4					
2014	К1	x	x	x				2004	К1							1996	К1						1989	К1					
2014	К2	x	x	x				2004	К2							1996	К2						1989	К2					
2014	К3	x	x	x				2004	К3							1996	К3						1989	К3					
2014	К4	x	x	x				2004	К4							1996	К4						1989	К4					
2012	К1	x	x	x				2001	К1							1995	К1						1988	К1					
2012	К2	x	x	x				2001	К2							1995	К2						1988	К2					
2012	К3	x	x	x				2001	К3							1995	К3						1988	К3					
2012	К4	x	x	x				2001	К4							1995	К4						1988	К4					
2010	К1	x	x	x				1999	К1							1994	К1						1987	К1					
2010	К2	x	x	x				1999	К2							1994	К2						1987	К2					
2010	К3	x	x	x				1999	К3							1994	К3						1987	К3					
2010	К4	x	x	x				1999	К4							1994	К4						1987	К4					
2008	К1	x	x	x				1998	К1							1993	К1						1986	К1					
2008	К2	x	x	x				1998	К2							1993	К2						1986	К2					
2008	К3	x	x	x				1998	К3							1993	К3						1986	К3					
2008	К4	x	x	x				1998	К4							1993	К4						1986	К4					

Продолжение Таблицы К.1

Годы	Зона кольца	СВ		ЮЗ		Годы	Зона кольца	СВ		ЮЗ		Годы	Зона кольца	СВ		ЮЗ							
		72	73	74	75			76	77	72	73			74	75	76	77	72	73	74	75	76	77
1985	К1					1978	К1					1969	К1					1962	К1				
1985	К2					1978	К2					1969	К2					1962	К2				
1985	К3					1978	К3					1969	К3					1962	К3				
1985	К4					1978	К4					1969	К4					1962	К4				
1984	К1					1977	К1					1968	К1					1961	К1				
1984	К2					1977	К2					1968	К2					1961	К2				
1984	К3					1977	К3					1968	К3					1961	К3				
1984	К4					1977	К4					1968	К4					1961	К4				
1983	К1					1975	К1					1967	К1					1960	К1				
1983	К2					1975	К2					1967	К2					1960	К2				
1983	К3					1975	К3					1967	К3					1960	К3				
1983	К4					1975	К4					1967	К4					1960	К4				
1982	К1					1974	К1					1966	К1					1959	К1				
1982	К2					1974	К2					1966	К2					1959	К2				
1982	К3					1974	К3					1966	К3					1959	К3				
1982	К4					1974	К4					1966	К4					1959	К4				
1981	К1					1973	К1					1965	К1					1958	К1				
1981	К2					1973	К2					1965	К2					1958	К2				
1981	К3					1973	К3					1965	К3					1958	К3				
1981	К4					1973	К4					1965	К4					1958	К4				
1980	К1					1972	К1					1964	К1					1957	К1				
1980	К2					1972	К2					1964	К2					1957	К2				
1980	К3					1972	К3					1964	К3					1957	К3				
1980	К4					1972	К4					1964	К4					1957	К4				
1979	К1					1970	К1					1963	К1					1956	К1				
1979	К2					1970	К2					1963	К2					1956	К2				
1979	К3					1970	К3					1963	К3					1956	К3				
1979	К4					1970	К4					1963	К4					1956	К4				



Продолжение Таблицы К.1

Годы	Зона кольца	СВ		ЮЗ		Годы	Зона кольца	СВ		ЮЗ		Годы	Зона кольца	СВ		ЮЗ	
		72	73	74	75			76	77	72	73			74	75	76	77
1955	К1					1948	К1					1941	К1				
1955	К2					1948	К2					1941	К2				
1955	К3					1948	К3					1941	К3				
1955	К4					1948	К4					1941	К4				
1954	К1					1947	К1					1940	К1				
1954	К2					1947	К2					1940	К2				
1954	К3					1947	К3					1940	К3				
1954	К4					1947	К4					1940	К4				
1953	К1					1946	К1					1939	К1				
1953	К2					1946	К2					1939	К2				
1953	К3					1946	К3					1939	К3				
1953	К4					1946	К4					1939	К4				
1952	К1					1945	К1					1938	К1				
1952	К2					1945	К2					1938	К2				
1952	К3					1945	К3					1938	К3				
1952	К4					1945	К4					1938	К4				
1951	К1					1944	К1					1937	К1				
1951	К2					1944	К2					1937	К2				
1951	К3					1944	К3					1937	К3				
1951	К4					1944	К4					1937	К4				
1950	К1					1943	К1					1936	К1				
1950	К2					1943	К2					1936	К2				
1950	К3					1943	К3					1936	К3				
1950	К4					1943	К4					1936	К4				
1949	К1					1942	К1					1935	К1				
1949	К2					1942	К2					1935	К2				
1949	К3					1942	К3					1935	К3				
1949	К4					1942	К4					1935	К4				

Продолжение Таблицы К.1

Годы	Зона кольца	СВ			ЮЗ			Годы	Зона кольца	СВ			ЮЗ			Годы	Зона кольца	СВ			ЮЗ									
		72	73	74	75	76	77			72	73	74	75	76	77			72	73	74	75	76	77	72	73	74	75	76	77	
1925	К1				x			1921	К1				x			1916	К1	x			x			1910	К1	x			x	x
1925	К2				x			1921	К2				x			1916	К2	x			x			1910	К2	x			x	x
1925	К3				x			1921	К3				x			1916	К3	x			x			1910	К3	x			x	x
1925	К4				x			1921	К4				x			1916	К4	x			x			1910	К4	x			x	x
1924	К1				x			1920	К1				x			1914	К1	x			x			1909	К1	x			x	x
1924	К2				x			1920	К2				x			1914	К2	x			x			1909	К2	x			x	x
1924	К3				x			1920	К3				x			1914	К3	x			x			1909	К3	x			x	x
1924	К4				x			1920	К4	x			x			1914	К4	x			x			1909	К4	x			x	x
1923	К1				x			1919	К1	x			x			1913	К1	x			x			1905	К1	x			x	x
1923	К2				x			1919	К2	x			x			1913	К2	x			x			1905	К2	x			x	x
1923	К3				x			1919	К3	x			x			1913	К3	x			x			1905	К3	x			x	x
1923	К4				x			1919	К4	x			x			1913	К4	x			x			1905	К4	x			x	x
1922	К1				x			1918	К1	x			x			1912	К1	x			x			1901	К1	x			x	x
1922	К2				x			1918	К2	x			x			1912	К2	x			x			1901	К1	x			x	x
1922	К3				x			1918	К3	x			x			1912	К3	x			x			1901	К1	x			x	x
1922	К4				x			1918	К4	x			x			1912	К4	x			x			1901	К1	x			x	x


Примечание – Район исследования 6. Номера столбцов – код хронологии. СВ – северо-восточный склон, ЮЗ – юго западный. «x» – данные отсутствуют. Цветовой код: оттенки серого означают  поврежденных колец

Таблица К.2 – Годы с морозобойными повреждениями колец ели на горе Дальний Таганай

Годы	Зона кольца	СЗ		Ю		Годы	Зона кольца	СЗ		Ю		Годы	Зона кольца	СЗ		Ю	
		80	81	78	79			80	81	78	79			80	81	78	79
2014	K1	x	x		x	1999	K1	x				1983	K1		x	x	
2014	K2	x	x		x	1999	K2	x				1983	K2		x	x	
2014	K3	x	x		x	1999	K3	x				1983	K3		x	x	
2014	K4	x	x		x	1999	K4	x				1983	K4		x	x	
2012	K1	x	x		x	1995	K1		x			1982	K1		x	x	
2012	K2	x	x		x	1995	K2		x			1982	K2		x	x	
2012	K3	x	x		x	1995	K3	x				1982	K3		x	x	
2012	K4	x	x		x	1995	K4	x				1982	K4		x	x	
2011	K1	x	x			1994	K1	x				1980	K1		x	x	
2011	K2	x	x			1994	K2	x				1980	K2		x	x	
2011	K3	x	x			1994	K3	x				1980	K3		x	x	
2011	K4	x	x			1994	K4	x				1980	K4		x	x	
2010	K1	x	x			1992	K1		x			1979	K1			x	
2010	K2	x	x			1992	K2	x				1979	K2			x	
2010	K3	x	x			1992	K3	x				1979	K3			x	
2010	K4	x	x			1992	K4	x				1979	K4			x	
2008	K1	x	x			1991	K1	x				1978	K1			x	
2008	K2	x	x			1991	K2	x				1978	K2			x	
2008	K3	x	x			1991	K3	x				1978	K3			x	
2008	K4	x	x			1991	K4	x				1978	K4			x	
2007	K1	x	x			1987	K1		x			1972	K1			x	
2007	K2	x	x			1987	K2	x				1972	K2			x	
2007	K3	x	x			1987	K3	x				1972	K3			x	
2007	K4	x	x			1987	K4	x				1972	K4			x	
2001	K1	x	x			1984	K1	x				1970	K1			x	
2001	K2	x	x			1984	K2	x				1970	K2			x	
2001	K3	x	x			1984	K3	x				1970	K3			x	
2001	K4	x	x			1984	K4	x				1970	K4			x	

Годы	Зона кольца	СЗ		Ю		Годы	Зона кольца	СЗ		Ю		Годы	Зона кольца	СЗ		Ю		Годы	Зона кольца	СЗ		Ю	
		80	81	78	79			80	81	78	79			80	81	78	79			80	81	78	79
1957	К1			x		1938	К1			x		1925	К1			x	x	1871	К1	x		x	x
1957	К2			x		1938	К2			x		1925	К2			x	x	1871	К2	x		x	x
1957	К3			x		1938	К3			x		1925	К3			x	x	1871	К3	x		x	x
1957	К4			x		1938	К4			x		1925	К4			x	x	1871	К4	x		x	x
1956	К1			x		1936	К1			x		1920	К1			x	x	1855	К1	x		x	x
1956	К2			x		1936	К2			x		1920	К2			x	x	1855	К2	x		x	x
1956	К3			x		1936	К3			x		1920	К3			x	x	1855	К3	x		x	x
1956	К4			x		1936	К4			x		1920	К4			x	x	1855	К4	x		x	x
1952	К1			x		1935	К1			x		1916	К1			x	x	1853	К1	x		x	x
1952	К2			x		1935	К2			x		1916	К2			x	x	1853	К2	x		x	x
1952	К3			x		1935	К3			x		1916	К3			x	x	1853	К3	x		x	x
1952	К4			x		1935	К4			x		1916	К4			x	x	1853	К4	x		x	x
1949	К1			x		1933	К1			x		1910	К1	x		x	x	1852	К1	x		x	x
1949	К2			x		1933	К2			x		1910	К2	x		x	x	1852	К2	x		x	x
1949	К3			x		1933	К3			x		1910	К3	x		x	x	1852	К3	x		x	x
1949	К4			x		1933	К4			x		1910	К4	x		x	x	1852	К4	x		x	x
1947	К1			x		1932	К1			x	x	1897	К1	x		x	x	1848	К1	x		x	x
1947	К2			x		1932	К2			x	x	1897	К2	x		x	x	1848	К2	x		x	x
1947	К3			x		1932	К3			x	x	1897	К3	x		x	x	1848	К3	x		x	x
1947	К4			x		1932	К4			x	x	1897	К4	x		x	x	1848	К4	x		x	x
1944	К1			x		1931	К1			x	x	1881	К1	x		x	x	1845	К1	x		x	x
1944	К2			x		1931	К2			x	x	1881	К2	x		x	x	1845	К2	x		x	x
1944	К3			x		1931	К3			x	x	1881	К3	x		x	x	1845	К3	x		x	x
1944	К4			x		1931	К4			x	x	1881	К4	x		x	x	1845	К4	x		x	x
1943	К1			x		1927	К1			x	x	1879	К1	x		x	x	1842	К1	x		x	x
1943	К2			x		1927	К2			x	x	1879	К2	x		x	x	1842	К2	x		x	x
1943	К3			x		1927	К3			x	x	1879	К3	x		x	x	1842	К3	x		x	x
1943	К4			x		1927	К4			x	x	1879	К4	x		x	x	1842	К4	x		x	x

Примечание – Район исследования 6. Номера столбцов – код хронологии. СЗ – северо-западная экспозиция, Ю – южная экспозиция.

«x» – данные отсутствуют. <5 5-10% 10-20% 20-30% 30-50% >50%

## ПРИЛОЖЕНИЕ Л

**Список лет со светлыми и морозобойными кольцами сосны на севере  
Печорской низменности**

Таблица Л.1 – Встречаемость светлых колец у сосны, произрастающей на Печорской низменности в контрастных по режиму увлажнения местообитаниях

Годы	1	2	3	4	Годы	1	2	3	4	Годы	1	2	3	4
1748	+++	++	x		1842	+++		++	+++	1925	++	+	+	++
1753	++	+	x		1843			+++	+	1926	+++	+	++	++
1755		+	x		1847			+++		1929	+++		++	
1757	++		x		1855	+++		+++	+	1933	++		++	
1768	++	++			1856	+++		+++		1939	+++	++	++	
1772		+			1857	+++	+	+++	++	1944		+++		+
1783	+++	+++	++	+++	1858	+		+	+	1947	++	++	+++	++
1792	+	+	+++		1862	+++	+++	+++	+++	1949	++	+		+
1793			+++		1863	+++				1952			++	+
1797	+++	+++	+++	++	1864			++	++	1955	+		+	
1798			+++		1865	+		++		1958	++	+	++	+
1801	+		+		1871	+++		++		1962			++	++
1806	+	+	+		1872	+++	+++	+++	++	1965		+	+	++
1809	+++				1874				+++	1968	+++	+	++	
1810		+		+	1882			++		1969	+++	+++	+++	+++
1811	+++				1883			+++	++	1972			++	
1814			+++		1884	+++	+	+++	+++	1975	+	+++	++	
1816	+++	+++	+	+	1891	+++	+	+++	+++	1978	++	+++	+++	+++
1817	+++	+++	+		1895			+	+	1986	+++	++	+++	+++
1818	+++	+++	+		1899	+++		+++		1992	+++	+++	+++	+++
1828	+++	++	+	+	1912	+++	++	+++	+++	2002	+++	+++	+++	+++
1831	+++	+	+	+	1914	+++	+++	+++	+++	2006	+		+	
1832	+++	++	+	+	1917				++	2007	+	++	+++	+++
1837	+++	+	+		1918		+	+	+					
1839		+++	+		1922				++					

Примечание – Количество светлых колец: «+++» – более 50%, «++» – 20-50%, «+» – менее 20% от общего числа колец в отдельный год, x – нет данных. Серым цветом выделены общие годы для всей территории Печорской низменности. Жирным шрифтом – светлые кольца формируются на всех сухих местообитаниях, курсивом – светлые кольца на влажных местообитаниях. 1, 3 – хронологии на сухих местообитаниях 2,4 – хронологии на влажных местообитаниях

Таблица Л.2 – Формирование морозобойных повреждений в ранней (РД) и поздней (ПД) древесине у сосны, произрастающей на Печорской низменности.

Годы	1		2		3		4	
	РД	ПД	РД	ПД	РД	ПД	РД	ПД
1755			+					
1773	+		+					
1776		+						
1779	+							
1786					+			
1803	+						+	
1806	+							
1809					+			
1812	+							
1814	+							
1855	+		+				+	
1862					+			
1872						+		
1892					+		+	
1901							+	
1915							+	
1920	+				+			
1922		+						
1923	+							

Примечание – Жирным шрифтом выделены годы с сильными извержениями вулканов.

Серым цветом выделены годы со светлыми кольцами 1-4 - номера хронологий.

## ПРИЛОЖЕНИЕ М

**Даты извержения вулканов, их VEI и образование светлых колец за период с 1550 по 1992 гг.**

Таблица М.1 – Даты извержения вулканов, их VEI и образование светлых колец за период с 1550 по 1992 гг.

Год	Код вулкана	Название	Широта	Долгота	Год извержения	VEI	СК, %	Место, %						
1550	252080	WITORI <sup>3</sup>	-5.58	150.52	1550	4								
1553							++	+++						
1554							++	+						
1555							++	+						
1556							+	++						
1557							+++	++++						
1558							+	+						
1560							312090	ANIAK CHAK	56.88	-158.17	1560 ± 50	4+	+	+++
1561														
1563													382090	AGUA DE PAU
1564	+	+												
1567	++	+++												
1568	+	+												
1570	352006	CAYAMBE	0.03	-77.99	1570	4	+++	++++						
1572							++	++++						
1573							+	+						
1574							+	++						
1577							++	+						
1578							+	+						
1579							++	++++						
1550							252080	WITORI <sup>3</sup>	-5.58	150.52	1550	4		
1553	++	+++												
1554	++	+												
1555	++	+												
1556	+	++												
1557	+++	++++												
1558	+	+												
1560	312090	ANIAK CHAK	56.88	-158.17	1560 ± 50	4+							+	+++
1561														
1563													382090	AGUA DE PAU
1564	+	+												
1567	++	+++												
1568	+	+												
1570	352006	CAYAMBE	0.03	-77.99	1570	4	+++	++++						
1572							++	++++						
1573							+	+						
1574							+	++						
1577							++	+						
1578							+	+						
1579							++	++++						
1580							255011	BILLY MITCHELL <sup>2</sup>	-6.09	155.23	1580 ± 20	6	++	++++
1581	341040	COLIMA <sup>2</sup>	19.514	-103.62	1581, 10 Янв	4							+	+
1582							+	++						
1583							++	++						
1584							++	++						
1585							+	++						
1586							263280	KELUT	-7.93	112.31	1586	5	+	+
1587													+++	+++
1588													++	+
1589	++	++++												
1590	+	++												
1591	++	+												
1592	+	+												
1593	263340	RAUNG	-8.125	114.042	1593	5	++	+						
1594							++	+++						
1595							++	++						
1596							+	+++						
1597	372070	HEKLA	63.98	-19.7	1597, 3 Янв	4	+	+						







Год	Код вулкана	Название	Широта	Долгота	Год извержения	VEI	СК, %	Место, %
1748							+	+
1749	273070	TAAL	14	120.99	1749, 11 Авг?	4	+	+
1750	300050	KSUDACH	51.8	157.5	1750 (?)	4	++++	
1751							++++	+++
1752							+	+
1753							++	+
1754	273070	TAAL	14	120.99	1754, 28 Ноя	4	++	+
1755	372030	KATLA	63.63	-19.05	1755, 17 Окт	5?	++	++
1756							+	+
1757							++	+
1758							++	+
1759	341060	MICHOACAN-GUANAJUATO	19.85	-101.75	1759, 29 Сен	4	+++	+
1760							++	+
1762	357040	PLANCHON-PETEROA	-35.24	-70.57	1762, 3 Дек	4	++	++
1763	284040	MIYAKE-JIMA	34.07	139.53	1763, 17 Авг	4	++	++
1764	341060	MICHOACAN-GUANAJUATO	19.85	-101.75	1764	4	++	+++
1765							++	++
1766	372070	HEKLA	63.98	-19.7	1766, 5 Апр	4	+	+
1767							+	+
1768	352050	COTOPAXI	-0.677	-78.43	1768, 4 Апр	4	++	+
1769	285030	USU	42.54	140.84	1769, 23 Янв	4	++	+++
1770							+	+
1772							++	+++
1773							+++	+
1775							++	+
1776							+	++
1777							++	+
1778	290250	RAIKOKE	48.29	153.25	1778	4+		
1779	282080	SAKURA-JIMA	31.58	130.65	1779, 8 Ноя	4	+++	+++
1780							+++	+++
1781							+	+
1782							++	+
1783	373010	GRIMSVOTN <sup>2</sup>	64.42	-17.33	1783, 8 Июнь	4+	+++	++++
1786							+	++
1787	211060	ETNA	37.73	15	1787, 18 Июл	4	+	+
1788							++	+
1790	332010	KILAUEA	19.42	-155.28	1790, Ноя	4	++	++
1791							++	+
1792							++	+
1793	341110	SAN MARTIN	18.57	-95.2	1793, 2 Мар	4	++	++
1794							+++	++
1795	311340	WESTDAHL	54.52	-164.65	1795	4	+++	++
1796							+++	++
1797							++	+++
1798							++	+
1799							++	++
1800	321050	ST. HELENS	46.2	-122.18	1800, 15 Янв ± 120 дней	5		
1801							++	++
1802							+	+
1804							++	+
1805							+	+
1806							+++	+
1807							+	+
1808							+	+
1809							+++	++
1810							+	+
1811							++	+
1812	360150	SOUFRIERE ST. VINCENT	13.33	-61.18	1812, 27 Апр	4	++	++
1813	282030	SUWANOSE-JIMA	29.63	129.72	1813	4	+++	+
1814	273030	MAYON	13.25	123.68	1814, 1 Фев	4		
1815	264040	TAMBORA	-8.25	118	1815, 10 Апр	7	++	++

Год	Код вулкана	Название	Широта	Долгота	Год извержения	VEI	СК, %	Место, %
1816							+++	++
1817							+++	+++
1818	341040	COLIMA	19.51	-103.62	1818, 15 Фев	4	+++	++
1819							++	+
1820							++	+
1821							++	++
1822	285030	USU	42.54	140.84	1822, 12 Мар	4	+++	++
1823	263140	GALUNGGUNG	-7.25	108.05	1822, 8 Окт	5	++	++
1824							++	++
1825	311370	ISANOTSKI	54.77	-163.7	1825, 10 Мар	4	+++	++
1826							++	++
1827	300100	AVACHINSKY	53.25	158.83	1827, 27 Июнь	4	+	++
1828							++	+
1829							++	+
1831							+	+
1832							++	++
1833							++	++
1834							++	++
1835	140401	COSIGUINA	12.58	-87.34	1835, 20 Янв	5	++	+
1836							+	++
1837							+++	++
1839							++	+
1841							+++	++
1843							++	+
1844							+	+
1845	372070	HEKLA	63.98	-19.7	1845, 2 Сен	4	++	+
1846							++	+
1847							++	++
1848							++	++
1849							++	++
1851							+	+
1852							+++	+
1853	285030	USU	42.54	140.84	1853, 22 Апр	4	++	+
1854	300270	SHIVELUCH	56.65	161.36	1854, 18 Фев	5	+	+
1855							++	+
1856	283230	KOMAGA-TAKE	39.76	140.8	1856, 25 Сен	4	+	+
1857							++	++
1860	372030	KATLA	63.63	-19.05	1860, 8 Май	4	++	+
1861							++	+
1862							++	++
1863							+++	++
1864							++	+
1866							+++	++
1867							+++	++
1868							+++	+
1869							+++	+
1870							++	+
1872	263250	MERAPI <sup>2</sup>	-7.54	110.44	1872, 15 Апр	4	+++	+
1874	373010	GRIMSVOTN	64.42	-17.33	1873, 8 Янв	4	++	+
1875	373060	ASKJA	65.03	-16.75	1875, 29 Мар	5	+++	++
1876							++	+
1877	352050	СОТОРАХИ	-0.677	-78.43	1877, 26 Июнь	4		
1879							++	+
1881							++	++
1882							++	+
1883	262000	KRAKATAU <sup>2</sup>	6.102	105.423	1883, 27 Авг	6	++	+
1884							+++	++
1885							+++	++++
1886	241050	ОКАТАИНА <sup>2</sup>	-38.11	176.5	1886, 10 Июнь	5	++++	+++
1887							++	++
1888	283160	BANDAI	37.59	140.07	1888, 15 Июль	4	++	+

Год	Код вулкана	Название	Широта	Долгота	Год извержения	VEI	СК, %	Место, %
1889	282030	SUWANOSE-JIMA	29.63	129.72	1889, 2 Окт	4		
1890	341040	COLIMA	19.51	-103.62	1890, 16 Фев	4		
1891							+++	++
1892							++	++
1893	358020	CALBUCO	-41.32	-72.61	1893, 10 Янв	4	++	+
1896							++	++
1898							++	+
1899	351070	DONA JUANA	1.47	-76.91	1899, 13 Янв	4	++	+
1900							++	++
1901							+	+
1902	342030	SANTA MARIA <sup>3</sup>	14.75	91.55	1902, 24 Окт	6	++	+
1903	373010	GRIMSVOTN	64.42	-17.33	1903, 28 Май	4	++	+
1904	252130	LOLOBAU	-4.92	151.15	1904, 9 Авг	4+	+++	+
1905							+++	++++
1906							+	+
1907	300050	KSUDACH	51.8	157.53	1907, 28 Мар	5	+	+
1909							++	+
1910							+++	++
1911	252130	LOLOBAU	-4.92	151.15	1911	4		
1912	312180	NOVARUPTA	58.2	-155.15	1912, 6 Июн	6	++++	++
1913	341040	COLIMA	19.51	-103.62	1913, 17 Янв	5?	++	+
1914	282080	SAKURA-JIMA	31.58	130.65	1914, 12 Янв	4	++	+
1915							++	++
1916							++	++
1917	284160	AGRIGAN	18.77	145.67	1917, 9 Апр	4	++	+
1918	372030	KATLA <sup>2</sup>	63.63	-19.05	1918, 12 Окт	4+	+++	++
1919	263280	KELUT	-7.93	112.3	1919, 19 Май	4	++	+
1920							+++	++
1921							++	+
1924	290250	RAIKOKE	48.29	153.25	1924, 15 Фев	4	+	+
1925							++++	++
1926	300100	AVACHINSKY	53.25	158.83	1926, 5 Апр	4	++	+
1927							+++	+
1929	283230	KOMAGA-TAKE	39.76	140.8	1929, 17 Июн	4	+	+
1930							+	+
1931	300260	KLIUCHEVSKOI <sup>2</sup>	56.05	160.64	1931, 25 Мар	4		
1932	342090	FUEGO	14.47	-90.88	1932, 21 Янв	4		
1933	290300	KHARIMKOTAN <sup>2</sup>	49.11	154.5	1933, 8 Янв	5	+	+
1934							++	+
1936							++	+
1937							+	+
1943	341060	MICHOACAN-GUANAJUATO	19.85	-101.75	1943, 20 Фев	4	+	+
1944							+++	++
1945	300100	AVACHINSKY	53.25	158.83	1945, 25 Фев	4	++	+
1946	290240	SARYCHEV PEAK	48.09	153.2	1946, 9 Нов	4	++	+
1947	372070	HEKLA	63.98	-19.7	1947, 29 Мар	4	+++	+
1949							+	+
1950							+	+
1951	257040	AMBRYM <sup>3</sup>	-16.25	168.12	1951	4+	++	+
1952	255020	BAGANA	-6.14	155.19	1952, 29 Янв	4	+++	+
1954							+	+
1955	313040	SPURR	61.3	-152.25	1953, 9 Июл	4		
1956	357140	CARRAN-LOS VENADOS	-40.3	-72.06	1955, 27 Июл	4		
1957	300250	BEZYMIANNY	55.97	160.58	1956, 30 Мар	5	++	+
1958							+++	++
1962							++	++
1963	264020	AGUNG <sup>2</sup>	-8.34	115.5	1963, 17 Мар	5	+	+
1964	300270	SHIVELUCH	56.65	161.36	1964, 12 Ноя	4+	++	+
1965	273070	TAAL	14	120.99	1965, 28 Сен	4	+	+
1966	263280	KELUT <sup>2</sup>	-7.93	112.3	1966, 26 Апр	4	++	+
1968	353010	FERNANDINA	-0.37	-91.55	1968, 11 Июн	4	++	++

Год	Код вулкана	Название	Широта	Долгота	Год извержения	VEI	СК, %	Место, %
1969							++	+
1970							+++	++
1971							+	+
1972							++	+
1973	290030	TIATIA	44.35	146.25	1973, 14 Июл	4		
1974	342090	FUEGO	14.47	-90.88	1974, 17 Окт	4		
1975	300240	TOLBACHIK	55.83	160.33	1975, 6 Июл	4+	+++	+
1976	313010	AUGUSTINE	59.36	-153.43	1976, 22 Янв?	4	+	+
1977							+	+
1978							++	++
1979							+++	+
1980	321050	ST. HELENS <sup>2</sup>	46.2	-122.18	1980, 18 Мая	5	++	+
1981	290390	ALAIID <sup>2</sup>	50.86	155.55	1981, 30 Апр	4		
1982							++	+
1983	341120	CHICHON, EL <sup>3</sup>	17.36	-93.22	1982, 3 Апр	5	+	+
1984							+++	++
1985						4	++	+
1986	266010	COLO	0.17	121.6	1983, 23 Июл	4	+	+
1987	290360	CHIKURACHKI	50.32	155.46	1986, 20 Ноя	4	+	+
1989							+++	++
1990							++	+
1991	273083	PINATUBO	15.13	120.35	1991, 15 Июнь	6		
1992							+++	++++

Примечание – Используются общепринятые английские названия вулканов. Надстрочный индекс – количество извержений с  $VEI \geq 4$  в этот год. «СК» – доля светлых колец в обобщенной точечной хронологии. «Место» – доля местообитаний со светлыми кольцами в древесине хвойных деревьев. «+»: 0–20%; «++»: 20–40%; «+++»: 40–60%; «++++»: 60–100% СК в обобщенной точечной хронологии. «+» 10–40%; «++»: 40–60%; «+++»: 60–80% , «++++»: 80–100% СК в пространственной хронологии

Таблица М.2 – Годы с множественными извержениями вулканов с  $VEI \geq 4$ 

Год	Код вулкана	Название	Широта	Долгота	Год извержения	VEI
1550	372030	KATLA	63.63	-19.05	1550	4
1550	300140	MALY SEMYACHIK	54.135	159.674	1550	4
1580	372030	KATLA	63.63	-19.05	1580, 11 Авг	4
1581	342090	FUEGO	14.473	-90.88	1581, 5 Дек	4
1600	282030	SUWANOSE-JIMA	29.638	129.714	1600	4+
1630	242030	RAOUL ISLAND	-29.27	-177.92	1630±50	4
1640	357110	LLAIMA	-38.69	-71.73	1640, Фев	4
1660	372030	KATLA	63.63	-19.05	1660, 3 Ноя	4
1720	242030	RAOUL ISLAND	-29.27	-177.92	1720±50	4
1783	283110	ASAMA	36.4	138.53	1783, 3 Авг	4
1872	290290	SINARKA	48.87	154.17	1872	4
1883	313010	AUGUSTINE	59.36	-153.43	1883, 6 Окт	4
1886	352080	TUNGURAHUA	-1.47	-78.44	1886, 11 Янв	4
1902	360120	PELEE	14.81	-61.17	1902, 2 Мая	4
1902	360120	PELEE	14.81	-61.17	1902, 8 Мая	4
1918	352080	TUNGURAHUA	-1.47	-78.44	1918, 5 Апр	4
1919	251020	MANAM	-4.08	145.03	1919, 11 Авг	4
1931	312090	ANIACHAK	56.88	-158.16	1931, 1 Мая	4
1933	261270	SUOH	-5.25	104.26	1933, 10 Июл	4
1951	253010	LAMINGTON	-8.95	148.15	1951, 21 Янв	4
1951	263280	KELUT	-7.93	112.3	1951, 31 Авг	4
1964	264020	AGUNG	-8.34	115.51	1963, 16 Май	4
1966	267040	AWU	3.67	125.5	1966, 12 Авг	4
1980	284170	PAGAN	18.13	145.8	1981, 15 Май	4
1982	341120	CHICHON, EL	17.36	-93.22	1982, 28 Мар	4+
1982	263140	GALUNGGUNG	-7.25	108.05	1982, 17 Май	4