

УДК 582.475:630\*422.11/.12(571.1/.5-924.81)

## ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ ЛЕТНИХ МЕСЯЦЕВ НА ФОРМИРОВАНИЕ СВЕТЛЫХ КОЛЕЦ У ЛИСТВЕННИЦЫ РОДА *LARIX* В СЕВЕРНОЙ ЛЕСОТУНДРЕ СИБИРИ

© 2019 г. М. А. Гурская<sup>а, \*</sup>

<sup>а</sup>Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

\*e-mail: mgurskaya@yandex.ru

Поступила в редакцию 20.07.2018 г.

После доработки 05.12.2018 г.

Принята к публикации 19.12.2018 г.

На севере Сибирской лесотундры выявлены температурные условия отдельных месяцев вегетационного периода, влияющие на формирование светлых колец в древесине трех видов лиственницы (сибирской, Гмелина и Каяндера). Определены пороговые температуры воздуха, ведущие к формированию светлых колец, показана тождественность значений пороговых температур у разных видов. Различия в отклике обусловлены в большей степени долготным градиентом климата, чем видовыми различиями.

**Ключевые слова:** лесотундра Сибири, лиственница, светлые кольца, температура

**DOI:** 10.1134/S0367059719040085

Температура воздуха является основным лимитирующим фактором роста деревьев в высоких широтах Сибири. Она контролирует процессы круговорота углерода в растениях — ассимиляцию в процессе фотосинтеза, депонирование в растительных клетках и диссимиляцию в процессе дыхания. Существуют пороговые температуры, при наступлении которых начинаются разные фазы у хвойных деревьев, в том числе и формирование годичных колец [1–4]. Разные фазы формирования годичного слоя прироста имеют свои оптимальные факторы внешней среды, которые могут быть специфическими для каждого вида хвойных деревьев.

У произрастающих на северном пределе распространения хвойных деревьев отмечаются кольца со слабо развитой поздней древесиной, так называемые светлые кольца (СК). Они названы так из-за светлой окраски зоны поздней древесины, которая светлее, чем у соседних годичных колец [5]. Светлая окраска связана с уменьшением количества трахеид поздней древесины [6, 7], а также с тонкими стенками поздних трахеид [7–9]. Оба типа СК могут встречаться у одного и того же вида хвойных [7]. Это обусловлено тем, что в высоких широтах относительно холодное лето (или его часть) и/или короткий вегетационный сезон часто приводят к тому, что развитие и созревание стенок поздних трахеид остаются незаконченными и в результате образуются светлые кольца [8–11].

К трахеидам СК нельзя применять индекс Морка [12], который позволяет дифференцировать клетки ранней и поздней древесины по соотношению толщины клеточных стенок и диаметра люмена. Поэтому понятия “зона поздней древесины” и “поздние трахеиды” весьма условны для СК. В целом СК имеют низкую плотность древесины и слабую лигнификацию стенок трахеид из-за снижения скорости ассимиляции и депонирования углерода.

В древесине хвойных деревьев, произрастающих на северном пределе распространения древесных растений, СК встречаются довольно часто и имеют климатическую (температурную) причину происхождения [13, 14]. У лиственницы, произрастающей в зоне южной лесотундры и северной тайги Западной Сибири, СК формируются в годы, когда температура мая и июня ниже средних многолетних на 2.2°C, а температура августа ниже на 2°C [11]. Для зоны северной лесотундры Западной, Средней и Восточной Сибири подобные оценки отсутствуют.

Цель настоящей работы — выявить температурные условия, при которых происходит образование СК колец у разных видов лиственницы, произрастающих на северном пределе распространения в Сибирской Субарктике.

Таблица 1. Характеристики метеорологических станций

| № п/п | Название станции | Широта | Долгота | Высота над ур. м., м | Период наблюдений, годы |
|-------|------------------|--------|---------|----------------------|-------------------------|
| 1     | Салехард         | 66.53° | 66.53°  | 15                   | 1882–2017               |
| 2     | Дудинка          | 69.40° | 86.17°  | 16                   | 1906–2017               |
| 3     | Волочанка        | 70.97° | 94.50°  | 37                   | 1936–2017               |
| 4     | Кюсюр            | 70.68° | 127.4°  | 36                   | 1912–2017               |
| 5     | Юбилейная        | 70.75° | 136.22° | 25                   | 1935–2017               |
| 6     | Среднеколымск    | 67.45° | 153.69° | 20                   | 1887–2017               |

### РАЙОН, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Климатические условия.** Район исследования находится в Сибирской Субарктике, в зоне северной лесотундры между 66° и 72° с.ш. и между 66° и 167° в.д. Основными климатообразующими факторами здесь являются неравномерность поступления солнечной радиации в течение года, неоднородность подстилающей поверхности в холодное и теплое время года, а также характер атмосферной циркуляции. В начале вегетационного сезона продолжительность поступления солнечной радиации достигает 24 ч в сутки. Альbedo подстилающей поверхности меняется от максимальных значений зимой (~90%) до минимальных (~10%) в начале вегетационного периода, когда она становится неоднородной. Континентальность климата увеличивается с запада на восток.

На формирование климата севера Западной Сибири влияют как поступление теплых воздушных масс из Атлантики, так и глубокое проникновение холодного арктического воздуха на континент. Влияние атлантического сектора Арктики прослеживается с Западной Сибири до р. Котуй (101° в.д.) и выражается в относительно большом количестве осадков. Восточнее р. Котуй и на севере Восточной Сибири термический режим связан больше с радиационными факторами, чем с циркуляционными. Особенностью климата здесь является высокая испаряемость снега до перехода суточной температуры через 0°C и малое количество годовых осадков.

Вегетационный сезон короткий, его длительность не превышает 2.5 мес., осадки приурочены к теплой половине года: за июль–август выпадает до 50% годовой нормы. Спорадические заморозки возможны в течение всего вегетационного периода. Почвы глеевые и глеево-подзолистые, распространена вечная мерзлота, глубина сезонного протаивания уменьшается с 3 м на западе до 1.5 м на востоке Сибирской Субарктики. Глубина оттаивания почвы в июле под пологом лиственничных лесов и редколесий варьирует от 15 до 75 см, а средняя месячная температура почвы в июле на глубине 20 см не превышает 4.0–8.0°C [15–17].

**Выбор метеорологических станций.** Для проведения исследования были выбраны 6 метеорологических станций (Салехард, Дудинка, Волочанка, Кюсюр, Юбилейная и Среднеколымск), расположенных невысоко над уровнем моря, не в горах, в пределах северной границы распространения хвойных деревьев и охватывающих западный и восточный пределы распространения разных видов лиственницы (табл. 1). Выбранные станции формируют меридиональный профиль протяженностью 4000 км (рис. 1). На каждой из них были проанализированы средние месячные и суточные температуры за период май–сентябрь. Начало и окончание вегетационного сезона рассматривали по двум значениям температуры – устойчивый переход средней суточной температуры через 5 и 8°C [18]. Метеостанции 1 и 6 находились на 100 км южнее от тест-полигонов, для них выполнен перерасчет данных по температуре с использованием данных по гридам Climate Explorer, CRUTEM 4.1 [19].

**Сбор и обработка материала.** Основными видами, образующими северный предел распространения древесной растительности в высоких широтах Сибири, являются лиственницы сибирская (*L. sibirica* Ledeb.), Гмелина (*L. gmelinii* (Rupr.) Rupr.) и Каяндера (*L. cajanderi* Mayr). С каждого вида лиственницы было собрано по 15–25 шт. боровых образцов (кernов) на высоте ствола 1.3 м на шести тест-полигонах, находящихся на расстоянии 300–1100 км друг от друга, формируя меридиональный профиль, расположенный в северной лесотундре (табл. 2). Образцы брали в двух местообитаниях: одно расположено в западной, а второе – в восточной частях ареала каждого вида [20]. Во избежание межвидовой гибридизации лиственницы на границах ареалов восточный тест-полигон *L. sibirica* находился в 100 км от границы ареала с *L. gmelinii*, а западный тест-полигон *L. gmelinii* – в 200 км от западной границы ареала *L. sibirica*. Восточная и западная границы ареалов *gmelini* и *cajanderi* разделены Верхоянским хребтом. Выбранные местообитания имеют нормальный режим увлажнения почвы. Вечная мерзлота

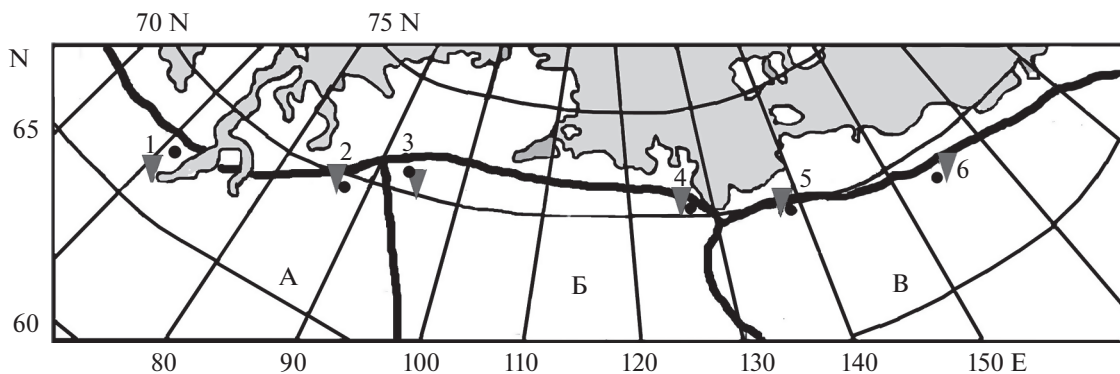


Рис. 1. Карта-схема сбора образцов: ▼ — используемые метеорологические станции, ● — точка сбора образцов. А, Б, В — ареалы лиственниц *L. sibirica*, *L. gmelinii* и *L. cajanderi* соответственно.

присутствует, но летом почва оттаивает не менее чем на 60–80 см.

В лаборатории поверхность кернов была тщательно зачищена, образцы перекрестно датированы с использованием программ TSAP [21] и COFESHA [22], чтобы установить точный год образования СК. Длина полученных хронологий колеблется от 85 до 690 лет, составляя в среднем 450 лет. В последующем анализе использован только период, обеспеченный данными наблюдений метеорологических станций и представленными образцами лиственницы, а именно 1936–1990 гг.

Для каждого тест-полигона рассчитана доля СК в зависимости от общего числа колец выборки в каждый календарный год и на этой основе построены хронологии встречаемости СК. В дальнейшем анализе использованы годы, когда формируются светлые кольца более чем у одного образца.

Данные о средней месячной температуре шести метеорологических станций использованы для однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA), чтобы выявить различия по средней месячной температуре между группами лет, когда формируются СК и без них у разных видов лиственницы, и установить корреляционную связь между хронологиями СК и средней месячной температурой воздуха.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Климатические условия вегетационного периода по данным метеорологических станций.** Среди станций, формирующих меридиональный профиль, две, а именно метеостанции Салехард и Среднеколымск, находятся недалеко от Полярного круга (на удалении до 150 км), а остальные станции располагаются от 300 до 400 км севернее Полярного круга. Температура июня на станции Салехард составляет 8.2°C, а на станции Среднеколымск 11.3°C. Средняя температура июня повышается вдоль профиля с запада на восток постепенно, так как увеличивается континентальность климата. В районе Среднеколымска наблюдается резкий скачок температуры июня. В направлении с запада на восток температура июля понижается, немного повышаясь в районе Среднеколымска из-за относительно более южного расположения станции. Температура августа слабо меняется вдоль профиля, постепенно понижаясь в восточном направлении (рис. 2).

Согласно наблюдениям метеостанций, средняя температура июня–августа по данным станций Салехард и Среднеколымск составляет 11.1 и 11.2°C, а на остальных станциях около 9.7°C. Средние температуры всего профиля составляют в июне 7.5°C, в июле – 12.9°C, в августе – 9.4°C, а средняя температура трех летних месяцев – 10.2°C.

Таблица 2. Характеристики тест-полигонов: L.s. — *Larix sibirica*, L.g. — *L. gmelinii*, L.c. — *L. cajanderi*

| № полигона | Широта | Долгота | Высота над ур. м., м | Вид  | Начальный год | Длина хронологии, лет | Число кернов |
|------------|--------|---------|----------------------|------|---------------|-----------------------|--------------|
| 1          | 67°33′ | 67°32′  | 35                   | L.s. | 1890          | 120                   | 25           |
| 2          | 69°23′ | 86°13′  | 20                   | L.s. | 1925          | 85                    | 21           |
| 3          | 71°20′ | 93°50′  | 70                   | L.g. | 1540          | 451                   | 24           |
| 4          | 71°06′ | 127°17′ | 70                   | L.g. | 1425          | 567                   | 15           |
| 5          | 70°15′ | 138°10′ | 80                   | L.c. | 1301          | 691                   | 12           |
| 6          | 69°17′ | 154°46′ | 50                   | L.c. | 1412          | 580                   | 14           |

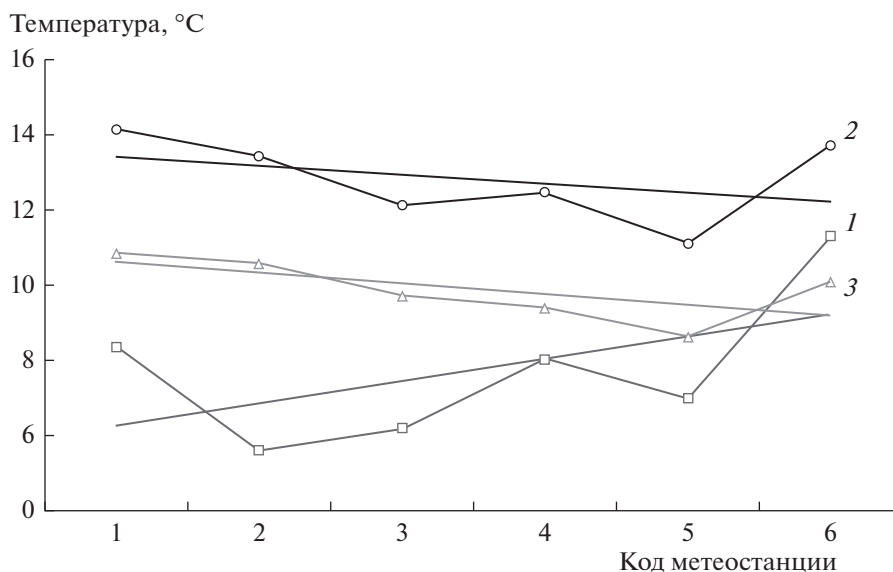


Рис. 2. Динамика температуры июня–августа на метеостанциях: 1 – июнь, 2 – июль, 3 – август.

Выявлены различия по датам начала вегетационного сезона. Раньше всего переход суточной температуры через 0, 5 и 8°C происходит на расположенных южнее станциях Салехард и Среднеколымск. Наиболее поздно переход через эти пороговые температуры наблюдается по данным станции Дудинка, несмотря на то, что она расположена несколько южнее остальных трех станций. Для станций, расположенных в западной части ареала лиственниц (3 и 5) на 70° с.ш., характерно смещение начала вегетации на более поздние сроки по сравнению с восточными (4 и 6) (рис. 3).

Сроки понижения температуры в конце вегетации до 5 и 8°C неоднородны. Наиболее долго теплый период длится на станциях, расположенных в Западной Сибири, особенно это заметно при переходе температуры через порог 5°C. На остальных станциях переход температуры через 5 и 8°C происходит примерно в одни и те же сроки, несмотря на более южное или более восточное положение станций.

Общая длительность периода с температурами выше 5°C составляет 103 дня на станции Салехард, 108 дней – на станции Среднеколымск, на остальных станциях – 89–90 дней. Основные различия по длине вегетационного сезона обусловлены переходом через пороговые температуры в июне.

Средняя месячная температура воздуха за период 1936–1990 гг. на двух метеорологических станциях (Салехард и Среднеколымск) оказалась существенно выше, чем на соответствующих тест-полигонах, расположенных севернее: температуры июня, июля и августа на метеостанции

Салехард выше на 2.3, 2.1, 1.9°C соответственно, а по данным метеостанции Среднеколымск июнь–август теплее на 1.1, 1.0 и 0.7°C соответственно.

**Хронологии СК.** Количество лет, когда образовались СК в лиственнице, варьирует от 9 до 27 за рассматриваемый период. Частота формирования СК на профиле различается в разные климатические периоды (рис. 4).

У всех изученных видов лиственниц формируются СК с разной степенью выраженности. Одни СК имеют тонкостенные трахеиды поздней древесины, соответствующие по форме и положению зоне поздней древесины. Ширина зоны поздней древесины у таких СК составляет от 20 до 35% от общей ширины годичного кольца, что соответствует ширине зоны поздней древесины, характерной для каждого рассматриваемого вида лиственницы [23]. Другой тип выявленных СК представляет собой кольца с очень узкой зоной хорошо сформированной поздней древесины, когда ширина зоны поздней древесины составляет менее 15% от ширины годичного кольца [7] (рис. 5).

У *L. sibirica* за общий период 1936–1990 гг. чаще всего формируются СК с тонкостенными трахеидами и широкой зоной поздней древесины: на тест-полигоне 1 – 100% лет, на тест-полигоне 2 – 93%. У *L. gmelinii* годы от общего числа лет с СК с широкой зоной тонкостенных поздних трахеид на тест-полигонах 3 и 4 составили 60 и 33% лет. У *L. cajanderii* таких лет еще меньше: на тест-полигонах 5 и 6 выявлено 33 и 18% лет соответственно, а для остальных лет характерны СК с тонкой зоной поздней древесины. За рассматриваемый период иногда встречаются СК с настолько невыраженной поздней древесиной, что требуется пере-

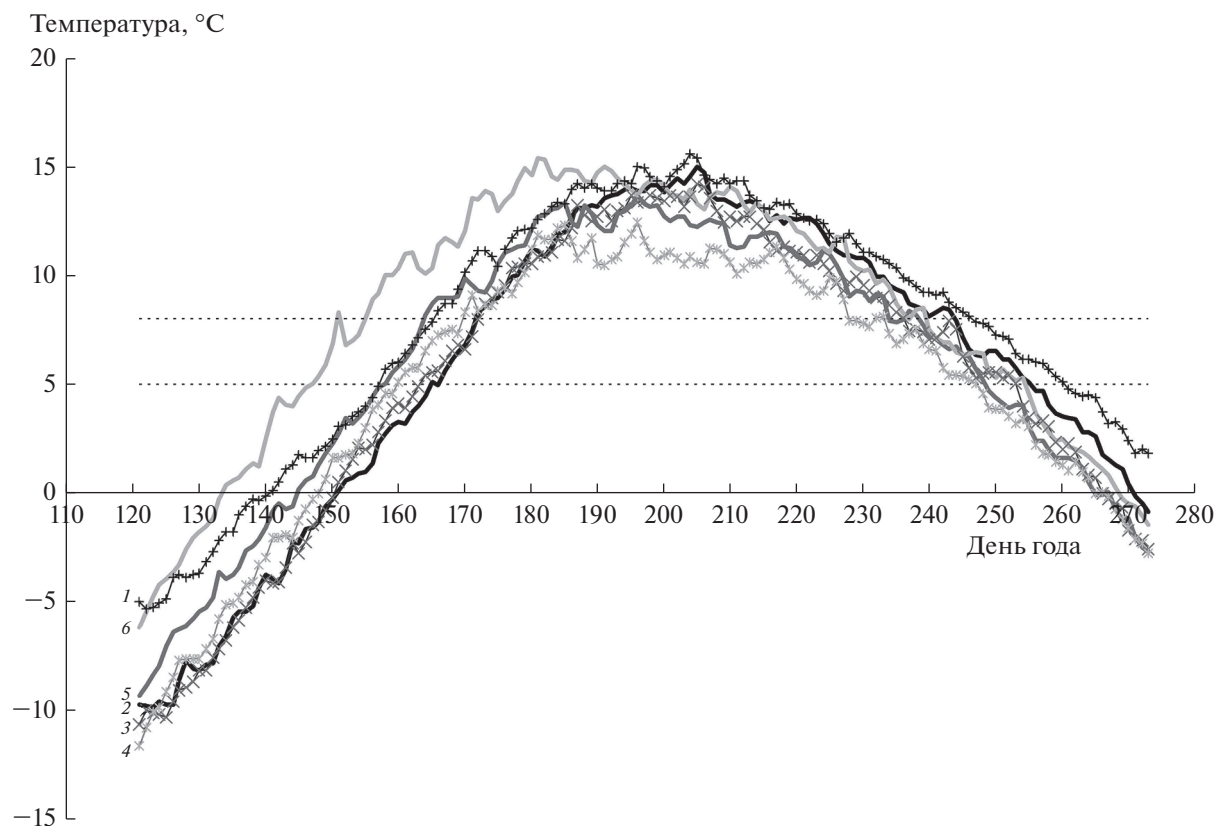


Рис. 3. Динамика температуры с мая по сентябрь (121–273-й день года) на метеостанциях: номера кривых 1–6 соответствуют номерам станций табл. 1; горизонтальные линии — переход температуры через 5 и 8°C.

крестная датировка индивидуальных серий для их выявления. Но такие кольца единичны: они были выявлены в 1984 г. у *L. cajanderii* (тест-полигон 5) и в 1989 г. — у *L. gmelinii* (тест-полигон 3) в Средней Сибири.

**Климатический сигнал СК у разных видов лиственницы.** Корреляционный анализ показал, что существуют связи между количеством СК и средней температурой воздуха отдельных летних месяцев. Однако для каждого вида отмечены специфические особенности. Для лиственницы сибирской характерны значимые связи с температурами мая и августа, а в западной части ареала еще и с июлем. Лиственница Гмелина на западном пределе распространения имеет связи с июнем и августом, а на восточном пределе ареала — с июнем и июлем. Хронологии по лиственнице Каяндера показывают корреляцию со средней температурой июня, а на восточном пределе ареала — еще и июля. Таким образом, выраженный сигнал температуры августа выявлен у хронологий, расположенных до плато Путорана, а температуры июня отмечен у лиственницы (Гмелина и Каяндера), произрастающей за плато Путорана (табл. 3).

Сравнение средних значений температуры летних месяцев и их дисперсий выявило значи-

мые различия. Формирование СК у лиственницы сибирской происходит, когда средняя температура августа опускается ниже 9.5°C, а выше 9.7°C уже происходит полное формирование поздней древесины. Отмечены различия до 1.5°C в температуре августа между годами при наличии СК и без них. Июнь является холодным месяцем года в районе произрастания л. сибирской — даже в годы без СК температура июня не превышает 6°C, а июль достаточно теплый месяц на территории произрастания этого вида. Различий по температуре июня и июля не выявлено, за исключением июля на метеостанции Дудинка (см. табл. 4).

Лиственница Гмелина формирует СК, когда температура июня ниже 4°C на западном и ниже 6°C — на восточном пределе ареала, а средняя температура июля не выше 11°C. Температуры августа не имеют однозначного влияния: температура ниже 7.7°C ведет к формированию СК в западной части ареала, а температура ниже 8.6°C на востоке ареала не влияет на формирование СК.

Температура июня ниже 7.3°C способствует формированию СК у лиственницы Каяндера на восточном пределе ареала, а на западном пределе отмечены более низкие температуры июня в годы образования СК (около 5°C), но, скорее всего,

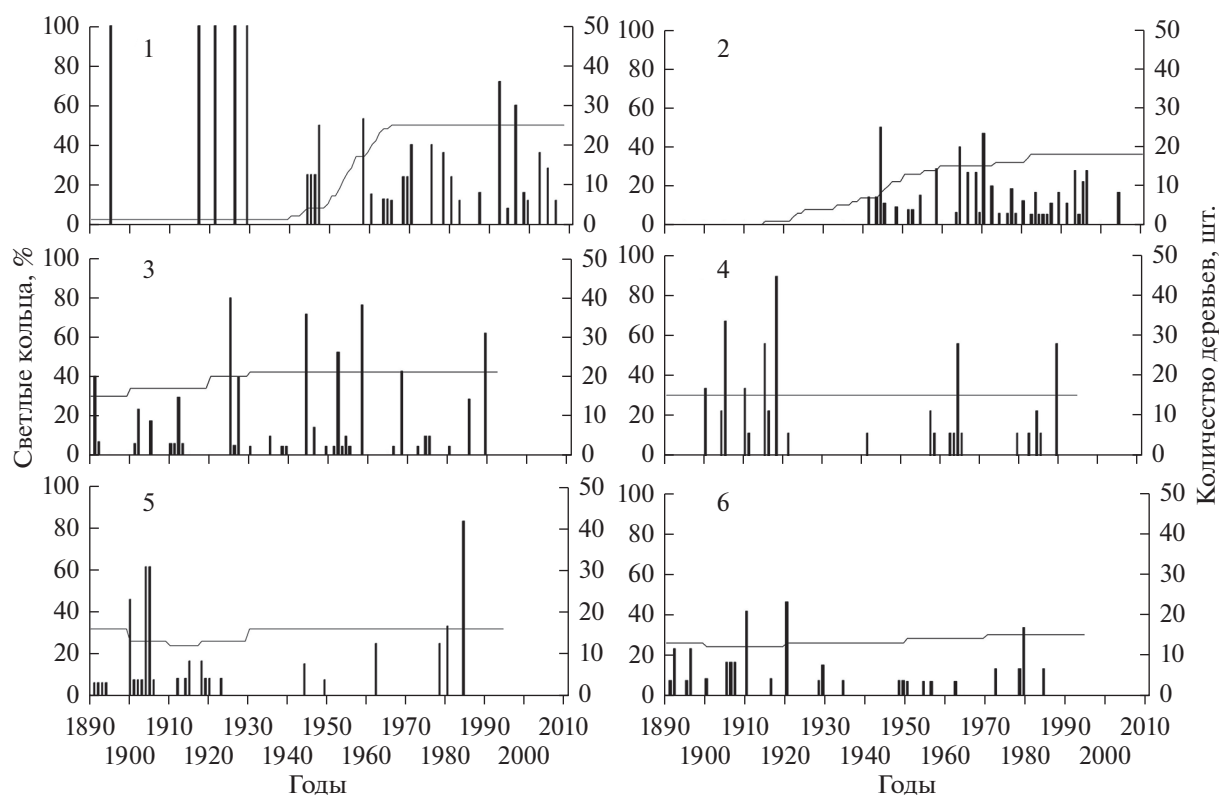


Рис. 4. Хронологии СК: столбики — доля светлых колец от общего числа колец в отдельный год; линия — количество образцов; номера 1–6 соответствуют рис. 1.

процессы формирования СК начинаются при температуре ниже  $7.3^{\circ}\text{C}$ . По температурам июля и августа различий не выявлено.

Разность между температурой июня в годы при наличии СК и без них увеличивается с запада на восток, по температуре июля не меняется и уменьшается в августе независимо от видовой принадлежности.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Внутренние факторы, влияющие на формирование трахеид, важны в оптимальных и субопти-

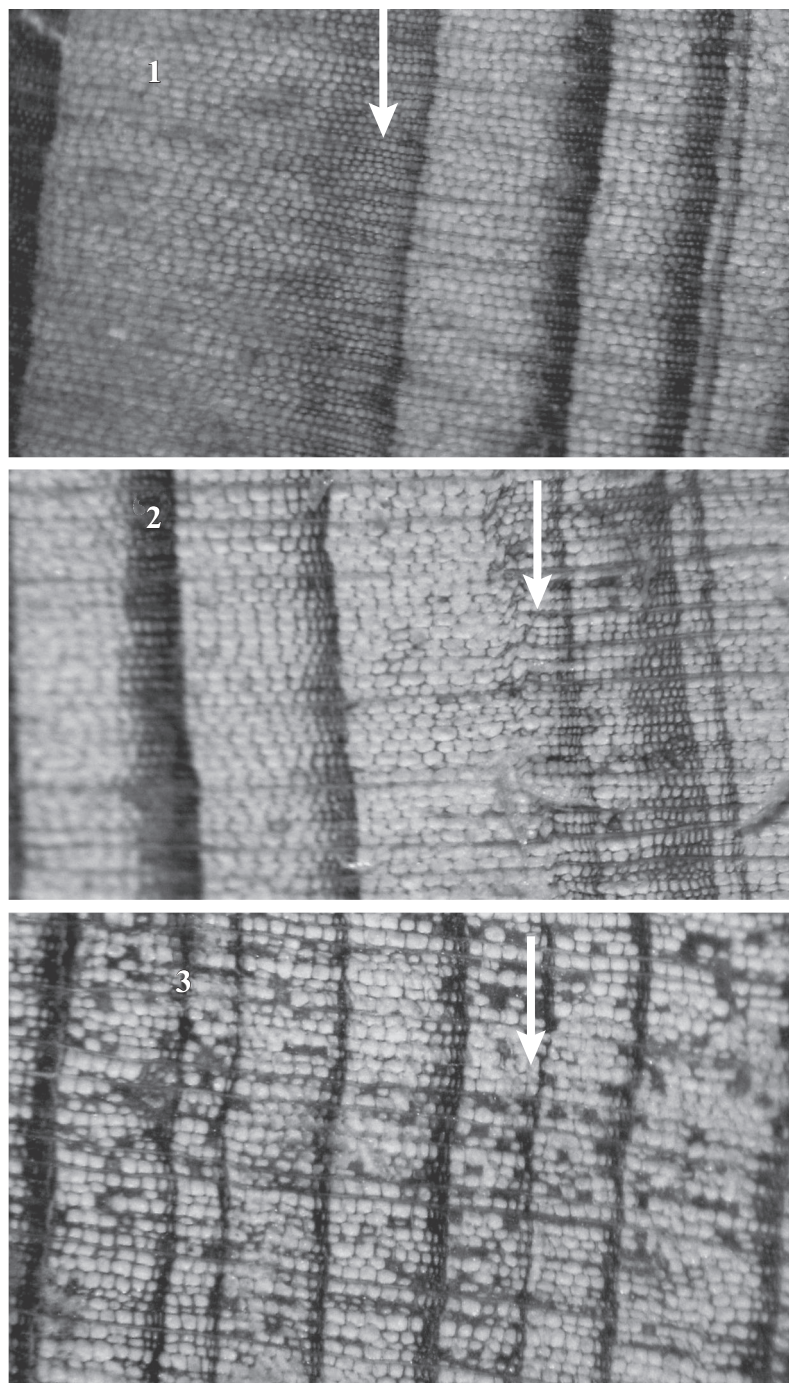
мальных условиях произрастания, а в экстремальных климатических условиях Сибирской Субарктики формирование трахеид существенно зависит от внешних факторов, а именно от температуры окружающей среды.

Поздняя древесина наиболее чувствительна к климатическим изменениям, что проявляется в анатомических характеристиках годичных колец [1–3, 24]. СК представляют собой кольца с экстремальным вариантом формирования зоны поздней древесины, когда поздние трахеиды формируются в меньшем количестве, чем это характерно для вида, или зона поздней древесины со-

Таблица 3. Корреляция между долей светлых колец и средней температурой воздуха

| № полигона | Окт <sub>п</sub> | Ноя <sub>п</sub> | Дек <sub>п</sub> | Янв  | Фев   | Мар   | Апр   | Май          | Июн          | Июл          | Авг          | Сен          |
|------------|------------------|------------------|------------------|------|-------|-------|-------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| 1          | –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        |
| 2          | 0.21             | 0.17             | 0.02             | 0.09 | 0.14  | 0.02  | –0.17 | <b>–0.26</b> | –0.23        | –0.10        | <b>–0.29</b> | 0.21         |
| 3          | 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        |
| 4          | –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        |
| 5          | –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> |
| 6          | –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        |

Примечание. Полу жирным выделены значимые коэффициенты корреляции при  $p < 0.05$ , серым — значимые коэффициенты корреляции июня, июля и августа; (Окт<sub>п</sub>) — месяцы предыдущего года.



**Рис. 5.** Светлые кольца у лиственницы: 1 – *Larix sibirica*, 2 – *L. gmelini*, 3 – *L. cayanderi*; стрелка указывает на позднюю древесину светлого кольца. Увеличение  $\times 32$ .

стоит из тонкостенных трахеид. Оба варианта строения СК можно встретить у изученных трех видов даже в один и тот же год, но существуют различия в частоте их формирования. Так как оба типа СК встречаются повсеместно у лиственниц, то различия в частоте их формирования связаны больше с климатическими условиями района исследования, чем с видовыми.

Рост и дифференциация трахеид у лиственницы происходят по одному сценарию. В начале вегетации при достижении пороговых температур камбиальные клетки начинают активно делиться, образуя материнские клетки ксилемы, которые тут же переходят в фазу растяжения, формируя незрелые трахеиды. Фаза роста растяжением приурочена к первой половине вегетационного сезо-

**Таблица 4.** Различия средних значений температуры июня–августа в годы с/без СК и рассчитанные по градам значения (~)

| № полигона | Июнь            |            |          |                | Июль            |             |          |                | Август          |            |          |                |
|------------|-----------------|------------|----------|----------------|-----------------|-------------|----------|----------------|-----------------|------------|----------|----------------|
|            | температура, °С |            |          | <i>p-level</i> | температура, °С |             |          | <i>p-level</i> | температура, °С |            |          | <i>p-level</i> |
|            | без СК          | СК         | разность |                | без СК          | СК          | разность |                | без СК          | СК         | разность |                |
| 1          | ~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      | *              |
| 2          | 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      | *              |
| 3          | 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      | *              |
| 4          | 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      | —              |
| 5          | 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      | —              |
| 6          | ~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. Уровни значимости (*p-level*): \*  $p < 0.05$ ; \*\*  $p < 0.01$ ; \*\*\*  $p < 0.001$ ; (—) недостоверные различия.

на. Из-за повышения температуры в июле камбиальная активность замедляется [1, 3]. Процессы растяжения клеток останавливаются или замедляются под влиянием внешнего фактора (вследствие низкой или очень высокой температуры, недостатка или переизбытка влаги наступает физиологическая засуха), в результате формируются клетки, по форме напоминающие позднюю древесину, которые в дальнейшем созревают в трахеиды поздней древесины [25]. В результате отложения вторичной клеточной стенки происходят процессы созревания трахеид, которые могут быть лимитированы как климатическими переменными, так и доступностью субстрата ( $H_2O$ ,  $CO_2$ ).

У лиственницы сибирской большинство СК характеризуется широкой зоной поздней древесины и тонкостенными трахеидами. Следовательно, трахеиды прошли все фазы роста и дифференциации клеток, а процессы запасаания углерода, формирования вторичной клеточной стенки и созревания трахеид останавливаются под влиянием низкой температуры конца вегетационного сезона. Это обусловлено затяжным теплым периодом в конце вегетации в Западной Сибири по сравнению со Средней и Восточной Сибирью. В июне средняя температура воздуха в Западной Сибири остается ниже пороговых значений, ведущих к инициации камбиального деления (ниже  $8^{\circ}C$ ), поэтому корреляции между температурой июня и СК не выявлены, а понижение температуры июня на  $0.8$ – $1.5^{\circ}C$  не влияет на процессы созревания поздних трахеид. Известно, что температура июля влияет на формирование ширины годичного кольца [26], а на формирование СК не оказывает существенного влияния, так как больших различий по температуре июля в годы, когда формируются СК и без них, не выявлено. Понижение температуры августа на  $1^{\circ}C$ , при условии достижения порогового значения  $9.5^{\circ}C$ , ведет к замедлению процессов созревания клеточной стенки у лиственницы сибирской и формированию СК.

У лиственницы Гмелина наблюдается сигнал всех трех изученных месяцев в СК. Это связано с разнообразием условий окружающей среды в Средней Сибири. Западная часть ареала этого вида (западные и северо-западные склоны плато Путорана) находится под влиянием воздушных масс, поступающих с Атлантики, и поэтому характер циркуляции воздушных масс близок к западно-сибирской модели: относительно холодный июнь и относительно теплый август [16]. В результате формируются СК с тонкостенной поздней древесиной, но в то же время встречаются кольца с очень узкой зоной поздней древесины или даже совсем без нее. Восточная часть ареала, расположенная за Анабарским плато, характеризуется резко континентальным климатом, и здесь больше температура июня, а не июля влияет на годичный прирост [26] и анатомическое строение кольца. Температура августа становится настолько низкой, что ее влияние на отложение вторичных клеточных стенок становится статистически несущественным, хотя в целом отмечается, что средняя месячная температура воздуха в годы, когда формируются СК, ниже средних многолетних значений лет с полностью сформированными годичными кольцами.

Несмотря на многочисленные свидетельства того, что в основном температуры конца вегетационного сезона (августа) влияют на формирование СК [8, 9, 14, 27], для лиственницы Каяндера выявлено, что на процессы формирования СК существенно влияет первая половина вегетационного периода. Это связано со смещением основных фаз формирования годичного кольца на июнь. При продвижении на восток увеличивается также теснота связи между шириной годичного кольца и температурой июня, а с температурой июля связь убывает [26]. Средние температуры июня становятся выше  $8^{\circ}C$ , следовательно, камбиальная активность достаточно высока в этот месяц. Холодный июнь будет тормозить процес-

сы деления клеток и их рост растяжением. В результате будет образовано небольшое количество поздних трахеид и зона поздней древесины окажется очень узкой. В августе низкая температура воздуха несущественно влияет на формирование вторичной клеточной стенки, все основные процессы созревания происходят в июле. Однако не исключается, что при продвижении на юг в зону южной лесотундры в Восточной Сибири на формирование СК окажут влияние температуры августа вследствие увеличения продолжительности вегетационного сезона.

Во всех рассмотренных случаях формирования СК у разных видов лиственницы температура июля выше 10°C статистически не различается в годы при наличии СК в древесине и без них. В этот период формируется ширина годичного кольца.

Термическая регуляция процессов в начале вегетации, а именно роста хвои и побегов, может опосредованно влиять на формирование поздних трахеид, а именно на толщину клеточных стенок через цикл запасаания углерода. Известно, что фотосинтез может идти при низких и отрицательных температурах, следовательно, поступление CO<sub>2</sub> не лимитируется в течение вегетации, тогда как транспорт ассимилятов, метаболизм углерода на местах и, как следствие, рост побегов в длину и формирование молодой хвои в большей степени зависят от температуры [27, 29]. Кроме того, при формировании СК важна не только средняя месячная температура, но и характер динамики температуры в течение месяца и ее понижение до критических значений, а также наступление поздних весенних, летних и ранних осенних заморозков.

Таким образом, в течение вегетационного периода существует несколько периодов с пороговыми температурами, ведущими к формированию СК. Для нормального протекания процессов формирования зоны поздней древесины и вызревания поздних трахеид у лиственницы независимо от видового происхождения необходимо, чтобы средние температуры июня были выше 6°C, а августа — выше 9.5°C. Температуры ниже этих пороговых значений ведут к изменению числа трахеид и толщины клеточной стенки поздней древесины. При снижении температуры воздуха до пороговых значений у хвойных деревьев останавливаются процессы биосинтеза компонентов клеточной стенки, и эти пороговые значения температуры важнее для созревания трахеид, чем похолодание на 1.5–2.5°C и больше.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

У трех видов лиственницы, произрастающих на северном пределе распространения в Сибирской Субарктике, в светлых кольцах содержится температурный сигнал июня–августа. Темпера-

турный отклик различен у трех видов — наблюдается постепенное смещение климатического сигнала в СК с августа на июнь с продвижением на восток.

В древесине лиственницы, произрастающей на территории северной лесотундры в Сибирской Субарктике, СК формируются при температуре ниже определенных пороговых значений. Температура воздуха, влияющая на процессы синтеза и депонирования полисахаридов, а также формирования клеточной стенки поздних трахеид у лиственниц разных видов, скорее, близка по своим значениям и находится в районе 6°C в июне и 8–9.5°C в августе.

Для каждого вида лиственницы характерны специфические климатические условия вегетационного периода, что ведет к формированию СК разных типов. У лиственницы сибирской формирование СК происходит под влиянием низкой температуры августа, у лиственницы Гмелина в западной части ареала — также под влиянием температуры августа, а в восточной под влиянием температуры июня и июля, тогда как у лиственницы Каяндера температуры, влияющие на формирование поздней древесины, приурочены к июню. Эти видовые особенности чувствительности к температуре в разные летние месяцы формируются в результате географически обусловленных климатических различий в условиях окружающей среды в северной лесотундре в Сибирской Субарктике.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН 1201356802 и частично поддержана Комплексной программой № 0400-2014-0024.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Antonova G.F., Stasova V.V. Effects of environmental factors on wood formation in larch (*Larix sibirica* Ldb.) stems // *Trees*. 1997. V. 11. № 8. P. 462–468.
2. Deslauriers A., Morin H., Begin Y. Cellular phenology of annual ring formation of *Abies balsamea* in the Quebec boreal forest (Canada) // *Canad. J. of Forest Research*. 2003. V. 33. № 2. P. 190–200. doi.org/10.1139/x02-178
3. Vaganov E.A., Hughes M.K., Shashkin A.V. Growth dynamics of conifer tree rings: images of past and future environments // *Ecological Studies*. 2006. V. 183. 356 p.
4. Seo J.W., Eckstein D., Jalkanen R. et al. Estimating the onset of cambial activity in Scots pine in northern Finland by means of the heat-sum approach // *Tree Physiology*. 2008. V. 28. № 1. P. 105–112. doi.org/10.1093/treephys/28.1.105
5. Kaennel M., Schweingruber F.H. Multilingual glossary of dendrochronology. Bern: Haupt, 1996. 467 p.
6. Szeicz J.M. White spruce light rings in northwestern Canada // *Arctic and Alpine Research*. 1996. V. 28. № 2. P. 184–189.

7. Гурская М.А., Бенькова В.Е. Типы светлых колец у *Larix sibirica* Ledeb. и *L. gmelinii* (Rupr.) Rupr. на верхней границе леса в Урало-Сибирской Субарктике // Ботан. журн. 2013. Т. 98. № 8. С. 103–120.
8. Filion L., Payette S., Gauthier L., Boutin Y. Light rings in sub-arctic conifers as a dendrochronological tool // Quaternary Research. 1986. № 26. P. 272–279.
9. Liang C., Filion L., Cournoyer L. Wood structure of biotically and climatically induced light ring in eastern larch (*Larix laricina*) // Canad. J. of Forest Research. 1997. V. 27. № 10. P. 1538–1547.
10. Yamaguchi D.K., Filion L., Savage M. Relationship of temperature and light ring formation at subarctic treeline and implications for climate reconstruction // Quaternary Research. 1993. № 3. P. 256–262.
11. Gindl W. Climatic significance of light rings in timberline spruce, *Picea abies*, Austrian Alps // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. 1999. V. 31. № 3. P. 242–246.
12. Гурская М.А., Агафонов Л.И. Реконструкция коротких вегетационных сезонов на севере Западной Сибири по хронологиям светлых годовичных колец деревьев // Изв. РАН. Серия географ. 2013. № 1. С. 42–53.
13. Mork E. Die Qualität des Fichtenholzes unter besonderer Rücksichtnahme auf Schleifund Papierholz // Der Papier-Fabrikant. 1928. № 26. P. 741–747.
14. Girardin M.P., Tardif J.C., Epp B., Conciatori F. Frequency of cool summers in interior North America over the past three centuries // Geophysical Research Letters. 2009. № 36. P. 5–11. doi.org/10.1029/2009GL037242
15. Gurskaya M.A., Hallinger M., Eckstein D., Wilmking M. Extreme cold summers in Western Siberia derived from light rings of conifers // Phytos. 2012. V. 52. № 1. P. 101–119.
16. Западная Сибирь: Природные условия и естественные ресурсы СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 488 с.
17. Средняя Сибирь: Природные условия и естественные ресурсы СССР. М.: Наука, 1965. 480 с.
18. Якутия: Природные условия и естественные ресурсы СССР. М.: Наука, 1965. 468 с.
19. Rossi S., Deslauriers A., Gričar J. et al. Critical temperatures for xylogenesis in conifers of cold climates // Global Ecology and Biogeography. 2008. № 17. P. 696–707. doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00417.x
20. Trouet V., van Oldenborgh G.J. KNMI Climate Explorer: A web-based research tool for high-resolution paleoclimatology // Tree-Ring Research. 2013. V. 69. № 1. P. 3–13. doi.org/10.3959/1536-1098-69.1.3
21. Семерикув В.Л. Популяционная структура и молекулярная систематика видов *Larix* Mill.: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 2006. 256 с.
22. Rinn F. TSAP time series analysis and presentation. Version 3.0. Reference Manual. Heidelberg, 1996. 262 p.
23. Holmes R.L. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement // Tree-Ring Bulletin. 1983. № 43. P. 69–78.
24. Бенькова В.Е., Бенькова А.Е. Особенности строения древесины северных популяций сибирских видов лиственницы // Лесоведение. 2006. № 4. С. 28–36.
25. Бабушкина Е.А., Ваганов Е.А., Силкин П.П. Влияние климатических факторов на клеточную структуру годовичных колец хвойных, произрастающих в различных топоэкологических условиях лесостепной зоны Хакасии // Журн. СФУ. Биология. 2010. № 2. С. 159–176.
26. Антонова Г.Ф. Рост клеток хвойных. Новосибирск: Наука, 1999. 232 с.
27. Ваганов Е.А., Шиятов С.Г., Мазена В.С. Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике. Новосибирск: Наука, 1996. 246 с.
28. Wang L., Payette S., Bégin Y. A quantitative definition of light rings in black spruce (*Picea mariana*) at the arctic treeline in northern Quebec, Canada // Arctic, Antarctic and Alpine Research. 2000. № 32. P. 324–330.
29. Курсанов А.Л. Транспорт ассимилятов в растении. М.: Наука, 1976. 646 с.
30. Верзунов А.И. Влияние экологических условий на сезонный рост побегов лиственницы и сосны в Казахском мелкосопочнике // Лесоведение. 1982. № 5. С. 31–38.