

УДК 630*561.24:630*228.5

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СТРУКТУРЫ ГОДИЧНЫХ КОЛЕЦ У ЛИСТВЕННИЦЫ ГМЕЛИНА НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ ЛЕСА (ПОЛУОСТРОВ ТАЙМЫР)

В. В. Фахрутдинова¹, В. Е. Бенькова², А. В. Шашкин²

¹ Западно-Сибирское отделение Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН – филиал ФИЦ КНЦ СО РАН
630082, Новосибирск, ул. Жуковского, 100/1

² Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН – Обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50/28

E-mail: v.simanko@gmail.com, benkova@yandex.ru, shashkin@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 28.10.2015 г.

Исследована динамика радиального роста и анатомических показателей строения стволовой древесины лиственницы Гмелина, произрастающей в лесотундровом экотоне (70°52'53" с. ш., 102°58'26" в. д.). Исследования проводили на двух пробных площадях: непосредственно на границе с тундрой (303 м над ур. м.) и на расстоянии 1700 м от границы, в глубине древостоя (71 м над ур. м.). У 10 деревьев, имеющих примерно одинаковые диаметр на высоте груди и высоту, измерены ширина годичных колец, образованных с 1964 по 2009 г., в каждом кольце — количество и радиальные размеры ранних и поздних трахеид и толщина их стенок, радиальные размеры ранней и поздней древесины; рассчитаны размеры люменов трахеид. Выявлено, что «пограничные» деревья лиственницы, произрастающие непосредственно на границе с тундрой, отличаются от деревьев в глубине древостоя более широкими годичными кольцами, их кольца содержат меньшую долю поздней древесины и большее количество ранних трахеид со сравнительно крупными люменами. С помощью коэффициентов чувствительности, представленных в виде контурных диаграмм, показано, что анатомическое строение годичных колец у «пограничных» деревьев характеризуется большей чувствительностью к изменению условий внешней среды, причем строение поздней зоны отличается особенно высокой чувствительностью. Установлено, что у «пограничных» деревьев в отличие от деревьев в глубине древостоя изменчивость анатомических показателей древесины, связанная с вариабельностью климатических факторов, превышает индивидуальную изменчивость, связанную, главным образом, с неодинаковыми локальными условиями роста каждого дерева и генетически обусловленными различиями между деревьями. Показано, что ширина годичных колец, ширина ранней и поздней древесины в годичных кольцах, а также количество трахеид в зонах отличаются от остальных показателей высокой чувствительностью, а толщина клеточных стенок и радиальный размер люменов – низкой, поэтому не могут служить надежными индикаторами изменения внешних факторов.

Ключевые слова: северная граница леса, годичные кольца, ранняя и поздняя древесина, клеточные характеристики, коэффициенты чувствительности, климатические факторы.

DOI: 10.15372/SJFS20170207

ВВЕДЕНИЕ

Среди множества факторов, определяющих равновесие в лесных экосистемах Заполярья, самым важным является абсолютное доминирование видов лиственницы (Поздняков, 1975; Абаймов и др., 1997), обладающей высокой

биологической устойчивостью и отчетливо выраженной способностью к расширению своего ареала даже там, где климатические условия наиболее суровы. Глобальное потепление климата, начавшееся в начале XX в., стало причиной смещения в тундру северной границы леса, которая на всей территории Азиатской России

© Фахрутдинова В. В., Бенькова В. Е., Шашкин А. В., 2017

и Северного Урала (Шиятов, 2009; Kirilyanov et al., 2012 и др.) формируется представителями видов лиственницы, а в Центральной Сибири – лиственницей Гмелина *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. Скорость смещения определяется условиями, в которых растут и выживают деревья непосредственно на границе с тундрой.

Меж- и внутривидовая, а также внутривидовая изменчивость лиственницы высока. У границ, разделяющих ареалы видов лиственницы, происходит интенсивная миграция генетического материала от вида к виду, оказывающая большое влияние на меж- и внутривидовую изменчивость, которая проявляется как в морфологических признаках, так и в эколого-физиологических свойствах (Коропачинский, Милютин, 2011). При исследовании соседних популяций лиственницы сибирской установлено, что меж- и внутривидовые различия определялись в основном экологическими условиями произрастания, в то же время однозначная связь с географической широтой и высотой над уровнем моря не выявлена (Барченков и др., 2012). Высокая экологическая пластичность и репродуктивная изоляция вызывают существенную морфологическую изменчивость популяции лиственницы лишь на периферии ее ареала (Коропачинский, Милютин, 2011). В связи с этим граничные условия произрастания не могут не сказываться на селекции, степени генетической неоднородности и разнообразии морфологических признаков «пограничных» деревьев.

В экстремальных условиях произрастания на северной границе леса соотношение основных функций (транспортной, запасающей и механической), которые выполняет ксилема ствола дерева, может изменяться в результате адаптивных перестроек. Очевидно, что повышение эффективности выполнения одной функции за счет другой в определенных случаях может оказать негативное влияние на рост и выживание деревьев (Гамалей, 2011). Соотношение функций отражается на анатомической структуре ксилемы (Zimmermann, 1983). Однако вопросы изменчивости анатомических характеристик древесины ствола у представителей видов лиственницы на северной границе ареалов, несмотря на свою значимость, остаются недостаточно изученными.

Цель работы – оценить влияние условий, формирующихся на границе лес–тундра, на динамику роста и погодичную изменчивость анатомических показателей стволовой древесины лиственницы Гмелина.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на территории Котуйской возвышенности (юго-восточная часть п-ова Таймыр, 70°52'5" с. ш., 102°58'26" в. д.). Здесь резко континентальный климат, субарктический термический режим, сплошное распространение многолетней мерзлоты. Средняя температура января – 29.6 °С, июля + 12.5 °С, среднегодовая температура – 13 °С. За год выпадает в среднем 247 мм осадков. Вегетационный период длится 60–65 дней (Норин, 1978). Древостои на 100 % состоят из лиственницы Гмелина *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. (Абаимов и др., 1997). У подножия склонов в долине р. Котуй произрастают сомкнутые материнские древостои, потомство которых, продвигаясь вверх, постепенно заселяло тундру.

На северо-северо-восточном склоне г. Одихинча (уклон 4°–7°) в 2008 г. заложили пробные площади: ПП1 — в верхней части склона, непосредственно на границе с тундрой (303 м над ур. м.) и ПП3 — в нижней части склона на расстоянии 1700 м от ПП1 (71 м над ур. м.). На ПП1 растительное сообщество представлено лиственничным редколесьем кустарниково-кустарничково-моховым, средний возраст деревьев 100 лет. Мощность сезонно-талого слоя почвы на конец июля составила 90 см, а слоя сосредоточения основной массы корней лиственницы – 10 см. В пределах 10-сантиметрового слоя температура уменьшалась с глубиной с 13.5 до 8 °С, а влажность – с 38 до 30 %. На ПП3 произрастает редкостойный лиственничный лес осоково-хвощово-моховой, средний возраст деревьев 190 лет. На конец июля мощность сезонно-талого слоя почвы составила 68 см, а слоя сосредоточения основной массы корней лиственницы – 22 см. В пределах последнего температура уменьшалась с глубиной с 7 до 4 °С и влажность – с 56 до 48 % (более детальное описание почв приведено в статье В. Е. Беньковой и др. (2012)).

Для проведения сравнительного ксилотомического анализа на каждой ПП выбрали 5 деревьев лиственницы одного класса возраста с приблизительно одинаковыми морфометрическими показателями. Выбранные деревья на ПП1 и ПП3 по средним значениям высоты (6.98 и 6.64 м соответственно) и диаметра на высоте груди (8.7 и 7.8 см) заметно не различались. Со стволов деревьев на указанной высоте, равной 1/4 высоты ствола, взяли спилы. На спилах измерили ширину годичных колец (*TRW*); изме-

рения проводили на измерительном комплексе LINTAB v3.0 с пакетом программного обеспечения TSAP v3 (Rinn, 1996) с точностью 0.01 мм.

Из спилов изготовили поперечные микро-срезы древесины, которые включали в себя годовичные кольца, образованные в последние 45 лет жизни дерева (1964–2008 гг.). На установке компьютерного анализа изображений (Image Analysis System, Karl Zeiss, Jena с программным обеспечением AxioVision 4.8.2) в каждом годовичном кольце по пяти радиальным рядам измерили радиальные размеры ранних и поздних трахеид (d_e и d_l) и толщину их стенок (w_e и w_l), а также ширину ранней (EW) и поздней (LW) древесины, количество ранних и поздних трахеид (N_e и N_l). Размер люмена ранней и поздней трахеиды (l_e и l_l) рассчитывали как разность между ее радиальным размером и двойной толщиной стенки. Результаты измерений клеточных параметров, полученные в каждом ряду, нормировали к среднему количеству трахеид в кольце и затем усредняли (Ваганов и др., 1985; Ваганов, Шашкин, 2000). Разделение клеток в годовичных кольцах на ранние и поздние проводилось по критерию Морка (Denne, 1988): клетками поздней древесины считали те, у которых двойная толщина стенки больше или равна радиальному размеру люмена.

Для оценки «отклика» анатомической структуры годовичных колец на воздействие изменяющихся условий внешней среды по стандартной методике (Fritts, 1976) вычисляли коэффициенты чувствительности (абсолютную величину удвоенной разности двух последовательных значений анатомических показателей, деленную на сумму этих значений) для всех упомянутых анатомических показателей во временном интервале 1964–2008 гг.

Для выделения климатического сигнала, содержащегося в погодичной изменчивости характеристик радиального прироста и клеточной структуры годовичных колец, индивидуальные хронологии этих характеристик индексировали по стандартной методике с использованием программы ARSTAN (Fritts, 1976; Cook, Kairiukstis, 1990).

Для характеристики разброса (различий) в ответной реакции деревьев на влияние одних и тех же климатических факторов, связанного с неодинаковыми локальными условиями роста каждого дерева и генетически обусловленными различиями между деревьями, использовали понятие «индивидуальная изменчивость», которое предложено в работе Ю. В. Саввы с соавт. (2003). Для оценки коэффициента индивидуальной изменчивости (K_i) неиндексированные хронологии анатомических параметров усредняли для всех исследованных деревьев на ПП. Эти средние хронологии использовали как нормирующие для каждого дерева. Стандартное отклонение индексированных таким способом хронологий определили как коэффициент индивидуальной изменчивости K_i (Савва и др., 2003). Для оценки погодичной изменчивости какого-либо параметра структуры годовичных колец, связанной в основном с влиянием климатических факторов (K_w), определяли стандартное отклонение индексированной хронологии этого параметра, но индексацию проводили принятым в дендрохронологии способом (Fritts, 1976; Cook, Kairiukstis, 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Деревья лиственницы, произрастающие на границе с тундрой (ПП1), отличаются от деревьев в глубине древостоя (ПП3) почти по всем ксилотомическим характеристикам годовичных колец, за исключением средней толщины стенок ранних трахеид (w_e) (табл. 1). У пограничных деревьев на ПП1 ширина годовичных колец (TRW) и средний радиальный размер трахеид (d) больше, стенки поздних трахеид (w_l) толще, годовичные кольца содержат меньшую долю поздней древесины (LW/TRW), большее количество ранних трахеид (N_e) в ряду, ранние трахеиды имеют сравнительно крупные люмены (l_e).

Индексированные хронологии ширины годовичных колец деревьев на ПП1 и ПП3 имеют, как следует из рис. 1, А, высокую погодичную вариабельность, что характерно для высоких широт (Ваганов, Шашкин, 2000). Хронологии

Таблица 1. Средние анатомические характеристики годовичных колец, образованных в 1964–2008 гг. у деревьев лиственницы Гмелина на границе с тундрой (ПП1) и в глубине древостоя (ПП3)

ПП	TRW, мкм	N, шт.	d, мкм	w	l_e	l_l	w_e	w_l	N_e	N_l	EW, мкм	LW/TRW, %
				мкм						шт.		
ПП1	919.0	30	30.6	3.8	30.0	5.6	3.1	4.7	22	8	775.3	15.8
ПП3	109.2	5	24.7	3.6	26.2	3.4	3.1	3.6	3	2	86.5	22.2

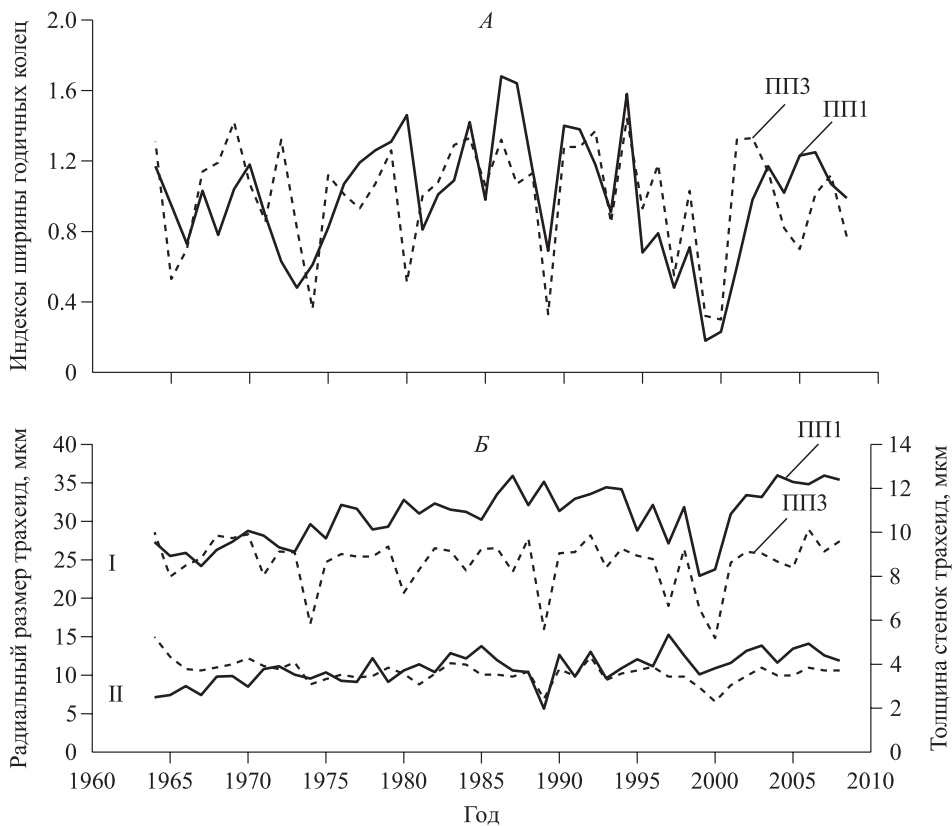


Рис. 1. Хронологии ксилотомических характеристик годичных колец лиственницы Гмелина на ПП1 и ПП3 (1964–2008 гг.). *А* – индексированные хронологии ширины годичных колец; *Б* – хронологии радиального размера (I) и толщины стенок трахеид (II).

синхронны: значение коэффициента корреляции $r = 0.54$ достоверное, но относительно невысокое. Очевидно, что климатический сигнал, заключенный в хронологиях, по-разному модифицируется влиянием различающихся условий произрастания на ПП. В хронологиях выделяется период высокой синхронности радиального роста деревьев – с 1980 по 2004 г. (см. рис. 1, *А*), предположительно связанный с усилением влияния внешнего лимитирующего рост фактора, общего для обеих ПП (например, температуры воздуха или осадков).

Клеточные хронологии у деревьев на ПП1 и ПП3 (рис. 1, *Б*) отличаются меньшей синхронностью по сравнению с индексированными хронологиями ширины годичных колец (см. рис. 1, *А*). Очевидно, что радиальный размер и толщина стенок трахеид зависят от локальных условий роста в большей мере, чем радиальный прирост. Только в экстремально холодные годы (1999 и 2000 по данным метеостанции «Хатанга») у деревьев, произрастающих на границе и в глубине древостоя, изменения клеточных параметров (как и ширина годичных колец) отли-

чаются высокой синхронностью, что связано с усиленным воздействием температурного фактора на рост и формирование клеточной структуры годичных колец.

Сравнительный анализ вариабельности ксилотомических характеристик у деревьев лиственницы на ПП1 и ПП3 под воздействием погодно изменяющихся внешних условий проводили по коэффициентам чувствительности (см. раздел Материалы и методы), изменение которых с 1964 по 2008 г. представлено в виде контурных диаграмм (рис. 2), показывающих, что чувствительность к воздействию изменяющихся погодных условий у ксилотомических показателей неодинакова и меняется на протяжении исследуемого периода. Из рис. 2 следует также, что анатомическое строение годичных колец у деревьев на ПП3 (*Б*) в целом менее чувствительно к изменению внешних условий, чем у деревьев на ПП1 (*А*). «Пограничные» деревья на ПП1 реагировали на изменяющиеся условия (через существенное изменение ксилотомических показателей) в течение всего рассматриваемого периода, в то же время деревья на ПП3

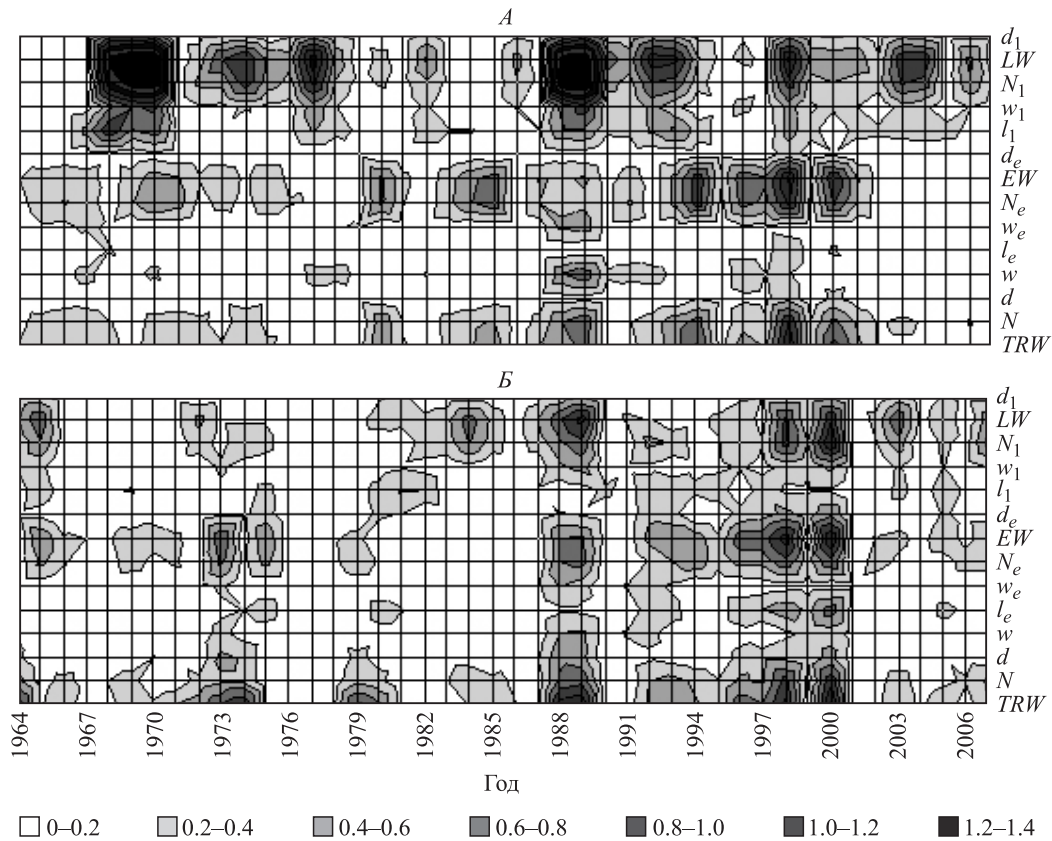


Рис. 2. Контурные диаграммы коэффициентов чувствительности анатомических показателей годичных колец лиственницы Гмелина на ПП1 (А) и ПП3 (Б). Большой коэффициент чувствительности обозначен более темным цветом.

в глубине древостоя – только с конца 1980-х гг. Можно предположить, что резкое потепление климата, зафиксированное в высоких широтах с 80-х гг. (Наурызбаев и др., 2003), явилось причиной повышенной изменчивости ксилотомического строения стволов деревьев в лесотундровых лиственничниках.

При сравнении коэффициентов чувствительности анатомических показателей (см. рис. 2) выявлено, что ширина годичных колец, ширина ранней и поздней древесины и количество ранних и поздних трахеид (в радиальном ряду в кольце) отличаются высокой изменчивостью при изменении внешних факторов, а толщина клеточных стенок и радиальный размер люменов – низкой, поэтому последние не могут служить надежными индикаторами изменения внешней среды. Повышенной чувствительностью у деревьев на ПП1 отличается строение поздней древесины (коэффициенты чувствительности достигают значения 1.95).

Изменчивость анатомических показателей обуславливается разными причинами, и четко разделить вклад каждой из них довольно сложно (Яценко-Хмелевский, 1954). Подход, пред-

ложенный в работе Ю. В. Саввы и др. (2003), позволяет оценить изменчивость показателей, связанную с неодинаковыми локальными условиями роста каждого дерева и генетически обусловленными различиями между деревьями (так называемую «индивидуальную изменчивость») и вызванную, главным образом, климатическими факторами, и определить их относительный вклад. Искомые коэффициенты изменчивости K_i и K_w и их соотношения, рассчитанные для исследованных показателей анатомической структуры древесины деревьев лиственницы на ПП1 и ПП3, приведены в табл. 2.

Деревья на ПП1 и ПП3 различаются по коэффициентам изменчивости анатомических показателей K_i и K_w . Все коэффициенты K_i у деревьев, произрастающих на ПП1, меньше, чем соответствующие значения K_i у деревьев на ПП3. Коэффициенты K_w для девяти (TRW , N , N_e , EW , l_p , w_p , N_p , LW , d_i) из четырнадцати исследованных параметров годичных колец у деревьев на ПП1 имеют более высокие значения, чем у деревьев на ПП3, для параметров ранней древесины l_e , d_e и w_e они заметно меньше, а для параметра w примерно одинаковы. Наиболее существенно

Таблица 2. Коэффициенты изменчивости анатомических показателей годичных колец K_i и K_w у лиственницы Гмелина на ПП1 и ПП3

Анатомический показатель		K_i		K_w		K_i / K_w	
		ПП1	ПП3	ПП1	ПП3	ПП1	ПП3
Годичное кольцо	TRW	0.259	0.366	0.344	0.317	0.754	1.156
	N	0.238	0.273	0.305	0.235	0.782	1.160
	d	0.093	0.148	0.092	0.128	1.013	1.161
	w	0.109	0.140	0.160	0.159	0.683	0.883
Ранняя древесина	l_e	0.100	0.231	0.100	0.148	1.002	1.561
	w_e	0.095	0.157	0.111	0.115	0.859	1.365
	N_e	0.224	0.313	0.365	0.281	0.615	1.115
	EW	0.227	0.367	0.363	0.282	0.626	1.302
	d_e	0.089	0.198	0.085	0.129	1.048	1.533
Поздняя древесина	l_i	0.232	0.335	0.318	0.170	0.729	1.969
	w_i	0.172	0.243	0.281	0.161	0.613	1.511
	N_i	0.396	0.394	0.557	0.181	0.711	2.179
	LW	0.376	0.463	0.640	0.302	0.588	1.534
	d_i	0.211	0.253	0.276	0.111	0.766	2.277

различаются коэффициенты изменчивости K_w , рассчитанные для параметров поздней древесины: у деревьев на ПП1 они в 1.6–3.0 раза выше. Можно заключить, что у деревьев на ПП1 формирование клеточной структуры ранней древесины зависит от погодных условий в меньшей степени, а клеточной структуры поздней древесины – в большей, чем у деревьев на ПП3.

Отношение K_i/K_w для большинства анатомических параметров у деревьев на ПП1 меньше единицы. Исключение составляют клеточные параметры ранней древесины d_e и l_e и зависящий от них средний по кольцу радиальный размер трахеид d . У деревьев на ПП3, наоборот, отношение K_i/K_w для большинства анатомических параметров больше единицы, исключение составляет только средняя по кольцу толщина клеточной стенки w . Поэтому можно утверждать, что изменчивость анатомических показателей стволовой древесины у «пограничных» деревьев лиственницы определяется в основном погодными условиями, а у деревьев в глубине древостоя – разнообразием локальных условий роста каждого дерева и генетически обусловленными различиями.

При сравнении анатомических показателей ранней и поздней древесины по коэффициенту K_i выявлено, что относительно слабой индивидуальной изменчивостью характеризуются радиальный размер и толщина стенки ранних трахеид, а сильной – количество поздних трахеид в радиальном ряду и ширина поздней древесины, и это свойственно деревьям на обеих ПП.

В то же время между ПП проявилось некоторое различие по коэффициенту K_w : на ПП1 относительно слабой изменчивостью, связанной с изменением погодных условий, характеризуются радиальный размер, размер люмена и толщина стенок ранних трахеид, а у деревьев на ПП3 – радиальный размер ранних и поздних трахеид и толщина стенок ранних трахеид. Самыми чувствительными к изменению погодных условий анатомическими параметрами строения стволовой древесины у «пограничных» деревьев на ПП1 оказались ширина поздней древесины и количество составляющих ее клеток, а у деревьев в глубине древостоя на ПП3 – ширина годичных колец и поздней древесины.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Условия произрастания деревьев лиственницы Гмелина непосредственно на границе с тундрой и в глубине древостоя заметно различаются. В ходе предыдущих исследований (Бенькова и др., 2012) показано, что на границе с тундрой сформировались сравнительно благоприятные условия роста, обусловленные в основном лучшими гидротермическими свойствами почвы, обеспечивающими высокую интенсивность радиального роста, лучшие биометрические показатели «пограничных» деревьев и отличительные ксилотомические свойства стволовой древесины. Годичные кольца имеют более широкую раннюю (водопроводящую) зону, состоящую из сравнительно широкополостных

трахеид, которые способны транспортировать большее количество воды. «Пограничные» деревья заметно отличаются и высокой изменчивостью клеточных показателей годичных колец, причем изменчивость, обусловленная влиянием климатических факторов, у них существенно выше, чем у деревьев в глубине древостоя. В то же время изменчивость показателей, связанная с генетической неоднородностью, неоднородностью почвенной поверхности и высокой мозаичностью мохово-лишайникового покрова, которые определяют высокую мозаичность гидротермических свойств почвы (Бенькова и др., 2014), у деревьев в глубине древостоя гораздо выше.

Благоприятные гидротермические почвенные условия на границе с тундрой обусловили тот факт, что у «пограничных» деревьев формирование клеточной структуры ранней древесины зависит от погодных условий в меньшей степени, а поздней – в большей, чем у деревьев в глубине древостоя. Действительно, у последних раньше, чем у «пограничных» деревьев, создаются условия для начала вегетационного периода (это показали предыдущие исследования В. Е. Беньковой и др. (2012)). В связи с высокой влажностью и из-за мощного мохового покрова оттаивание, последующий прогрев деятельного слоя почвы и почвенной влаги идут гораздо медленнее и, очевидно, должны испытывать (как и процесс сокодвижения от корней к кроне) сравнительно сильную зависимость от изменчивости климатических факторов. Строение ранней древесины, адаптированное к особенностям процесса сокодвижения, также проявляет значительную вариабельность в связи с изменчивостью климатических факторов. Между тем на границе с тундрой, где моховой покров развит слабо, деятельный слой почвы быстро прогревается и в течение всего сезона имеет более высокую температуру, почва оттаивает на большую глубину, к корням поступает более теплая вода, состоящая в основном из дождевых осадков (Бенькова и др., 2012), и все это оказывает стабилизирующее влияние на процесс стволового сокодвижения, в связи с чем клеточная структура ранней древесины в меньшей степени зависит от изменчивости климатических факторов. В то же время процесс формирования поздней древесины, протекающий во второй половине относительно короткого сезона радиального роста в годичных кольцах «пограничных» деревьев, сравнительно сильно зависит от погодных условий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абаимов А. П., Бондарев А. И., Зырянова О. А., Шитова С. А. Леса Красноярского Заполярья. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1997. 208 с.
- Барченков А. П., Милютин Л. И., Жамъянсурен С. Морфологическая изменчивость генеративных органов лиственницы сибирской // Хвойные бореальной зоны. 2012. Т. XXX. № 1–2. С. 16–20.
- Бенькова В. Е., Шашкин А. В., Наурызбаев М. М., Прокушкин А. С., Симанько В. В. Значение микроэкологических условий для роста лиственницы Гмелина в экотоне верхней границы леса на полуострове Таймыр // Лесоведение. 2012. № 4. С. 73–84.
- Бенькова В. Е., Зырянова О. А., Шашкин А. В., Бенькова А. В., Собачкин Д. С., Симанько В. В., Зырянов В. И. Влияние пространственной мозаичности мохово-лишайникового покрова на радиальный рост лиственницы Гмелина (Центральная Эвенкия) // Лесоведение. 2014. № 4. С. 41–49.
- Ваганов Е. А., Шашкин А. В., Свидерская И. В., Высоцкая Л. Г. Гистометрический анализ роста древесных растений. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1985. 104 с.
- Ваганов Е. А., Шашкин А. В. Рост и структура годичных колец хвойных. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2000. 232 с.
- Гамалей Ю. В. Криофиты Евразии: происхождение и структурно-функциональная специфика // Ботан. журн. 2011. Т. 96. № 12. С. 1521–1546.
- Коропачинский И. Ю., Милютин Л. И. Ботанико-географические и лесоводственные аспекты интрогрессивной гибридизации лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) и лиственницы Каяндера (*L. cajanderi* Mair) // Сиб. экол. журн. 2011. № 2. С. 225–238.
- Наурызбаев М. М., Ваганов Е. А., Сидорова О. В. Изменчивость приземной температуры воздуха на севере Евразии по данным тысячелетних древесно-кольцевых хронологий // Криосфера Земли. 2003. Т. VII. № 2. С. 84–91.
- Норин Б. Н. (ред.) Ары-Мас. Природные условия, флора и растительность. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1978. 190 с.
- Поздняков Л. К. Даурская лиственница. М.: Наука, 1975. 312 с.
- Савва Ю. В., Ваганов Е. А., Милютин Л. И. Изменчивость структуры годичных колец в географических культурах сосны Красноярской лесостепи // География и природ. ресурсы. 2003. № 2. С. 78–82.

- Шиятов С. Г. Динамика древесной и кустарниковой растительности в горах Полярного Урала под влиянием современных изменений климата. Екатеринбург: УрО РАН, 2009. 216 с.
- Яценко-Хмелевский А. А. Основы и методы анатомического исследования древесины. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 337 с.
- Cook E., Kairiukstis L. A. (Eds.) Methods of dendrochronology. Application in environmental sciences. Dordrecht; Boston; London: Kluwer Acad. Publ., 1990. 394 p.
- Denne M. P. Definition of latewood according to Mork (1928) // IAWA Bulletin n.s. 1988. V. 10 (1). P. 59–62.
- Fritts H. C. Tree-Rings and Climate. London; New York; San Francisco: Acad. Press, 1976. 576 p.
- Kirdyanov A. V., Knorre A. A., Fedotova E. V., Naurzbaev M. M., Hagedorn F., Rigling A., Vaganov E. A., Moiseev P. A. 20th century tree-line advance and vegetation changes along an altitudinal transect in the Putorana Mountains, northern Siberia // Boreas. 2012. V. 41. P. 56–67.
- Rinn F. Tsap v3.6 reference manual: computer program for tree-ring analysis and presentation. Heidelberg, Germany, 1996. 263 p.
- Zimmermann M. H. Xylem structure and the ascent of sap. Berlin; Heidelberg; New York: Springer-Verlag, 1983. 143 p.

VARIABILITY OF THE TREE-RINGS STRUCTURE OF GMELIN'S LARCH AT NORTHERN TREE LINE (PENINSULA OF TAYMYR)

V. V. Fakhruddinova¹, V. E. Benkova², A. V. Shashkin²

¹ West-Siberian Branch of V. N. Sukachev Institute of Forest, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
Zukovsky str., 100/1, Novosibirsk, 630082 Russian Federation

² Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
Solitary Unit V. N. Sukachev Institute of Forest, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
Akademgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation

E-mail: v.simanko@gmail.com, benkova@yandex.ru, shashkin@ksc.krasn.ru

The study of tree-ring cell structure changes as the result of tree adaptation to varying environmental conditions becomes increasingly important to predict future vegetation shifts under projected climate changes. The estimate of intrapopulation annual variability of wood anatomy characteristics is particularly informative. It helps to divide the contribution of different ecological factors to total features dispersion. In this work, a comparative analysis of individual and climatic variability of tree ring structure characteristics of Gmelin's larch *Larix gmelinii* (Rupr.) growth within northernmost forest was carried out. The trees from forest-tundra boundary has greater radial growth intensity, forms the bigger conductive zone in rings with wider mean lumen area in comparison with trees from closed forest. This result can be explained by adaptive features and height ecological xylem plasticity of larch. The tree rings structure of larch from boundary with tundra is determined by largely current weather conditions. Is because these ones evince high adaptive plasticity on the level of xylem structure. The xylem reflects joint changes of climate factors and local ecological conditions. The trees from closed forest are characterized by larger individual variability. The local conditions in oldest forest (for example, bad hydrothermal soil conditions) inhibit the radial growth and sensitivity to environmental factors. In this case, the trees on individual level are tended to save the normal functioning of water-transport system. The significant differences in ratio individual to climate variability of tree ring structure characteristics can be caused by the different in the level of ecological habitat heterogeneity or the different in the level genetic within-population heterogeneity.

Keywords: northern tree line, tree rings, summer- and latewood, cell characteristics, sensitivity coefficients, climatic factors.

How to cite: Fakhruddinova V. V., Benkova V. E., Shashkin A. V. Variability of the tree-rings structure of Gmelin's larch at northern tree line (peninsula of Taymyr) // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Siberian Journal of Forest Science). 2017. N. 2: 62–69 (in Russian with English abstract).