

## Влияние климатических факторов и резервных ассимилятов на радиальный прирост и соотношение изотопов углерода в годичных кольцах хвойных и лиственных пород деревьев

М. В. БРЮХАНОВА<sup>1</sup>, Е. А. ВАГАНОВ<sup>2</sup>, К. ВИРТ<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН  
660036, Красноярск, Академгородок, 50/28  
E-mail: mbryukhanova@mail.ru

<sup>2</sup>ФГАОУ ВПО Сибирский федеральный университет  
660041, Красноярск, просп. Свободный, 79

<sup>3</sup>Max-Planck Institute for Biogeochemistry  
Box 100164, 07701, Jena, Germany

### АННОТАЦИЯ

Рассматривается динамика изотопного состава годичных колец хвойных и лиственных пород деревьев (*Picea obovata* L., *Pinus sylvestris* L., *Populus tremula* L., *Betula pubescens* Ehrh.), произрастающих в условиях резко континентального климата Средней Сибири. Показаны существенные отличия в сезонной динамике изотопов углерода внутри годичных колец разных видов (при значимой синхронности в погодичной изменчивости). Выявлены породные отличия в использовании резервных ассимилятов в формировании древесины годичных колец в начале сезона роста.

**Ключевые слова:** *Picea obovata* L., *Pinus sylvestris* L., *Populus tremula* L., *Betula pubescens* Ehrh., Средняя Сибирь, годичное кольцо, соотношение изотопов углерода, климатические факторы.

На территории Средней Сибири площадь, занимаемая лесами, составляет 87 % [1]. Их средообразующие функции по своей биосферной и экологической значимости представляют немаловажную ценность наряду с ресурсным потенциалом. Отсутствие какого-либо одного лимитирующего фактора, контролирующего физиологические процессы роста древесных растений, является основанием для применения дополнительных источников информации в изучении динамики роста лесообразующих пород данной территории. Таким

источником может служить анализ  $\delta^{13}\text{C}$  как индикатора особенностей условий роста древесных растений [2–7]. Метод масс-спектрометрии с применением лазерной абляции, позволяющий получать данные изменчивости  $\delta^{13}\text{C}$  с широким пространственным разрешением, дает возможность установить связь между особенностями формирования древесины (процессами ассимиляции, фотосинтеза, аккумуляции углеводов, скоростью и продолжительностью роста) и сезонными изменениями климатических условий [8–10].

Недавние исследования особенностей радиального роста деревьев, произрастающих в более сухих местообитаниях лесов Сред-

Брюханова Марина Викторовна  
Ваганов Евгений Александрович  
Вирт Кристиан

ней Сибири [11–12], обнаружили, что климатически обусловленная изменчивость ширины годовых колец у хвойных выражена сильнее, чем у лиственных видов, что отражает отличия в отклике на повышение влияния температуры воздуха и снижение влияния увлажнения.

В данной работе мы сосредоточили внимание на сопоставлении изменчивости радиального прироста и соотношения изотопов углерода в годовых кольцах четырех видов деревьев, произрастающих в одинаковых климатических условиях, рассмотрели, какие климатические факторы оказывают значимое влияние на изменение этих характеристик, а также провели сравнительный анализ зависимости внутрисезонных изменений изотопного состава от интенсивности использования резервных ассимилятов хвойными и лиственными видами.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследовали образцы древесины ели сибирской (*Picea obovata* L.), сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), осины обыкновенной (*Populus tremula* L.) и березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.) из подзоны средней тайги Средней Сибири (15–30 км севернее пос. Зотино Туруханского района Красноярского края, 60°75′ с. ш., 89°38′ в. д.) с западного и восточного берега р. Енисей. В соответствии с данными метеорологической станции Бор (61°45′ с. ш., 91°13′ в. д.), среднегодовая температура за период с 1936 по 1996 г. составила –3,7 °С, общее количество осадков за год –540 мм. Продолжительность вегетационного периода (количество дней со среднесуточной температурой выше 5 °С) – 147, средняя температура этого периода – 11,5 °С [13].

На территории к западу от Енисея преобладают сосновые леса (*Pinus sylvestris* L.). Они покрывают 67 % территории и имеют средний возраст более 200 лет (плотность 470 шт./га) (<http://www.bgc-jena.mpg.de/bgc-systems/projects/web-TCOS/index.html>, 05.07.2009). В лесной подстилке доминирует лишайник. 19 % территории занимают березовые леса (*Betula pubescens* E.), 13 % – заболоченные территории и небольшие озера и 1 % – темнохвойные леса (по берегам рек). Почти все сосновые леса пирогенной природы.

К востоку от Енисея преобладают темнохвойные леса: 36 % территории занимают ель и пихта (*Picea obovata* L., *Abies sibirica* L.), 28 % – сосна кедровая сибирская (*Pinus sibirica* Du Tour), 26 % – береза (*Betula pubescens* E.), 4 % – лиственница (*Larix sibirica* L.), 1,5 % – осина (*Populus tremula* L.) и 4 % – открытые участки. Как и на левом берегу, здесь преобладают зрелые лесные массивы. Лесная подстилка в основном представлена болотным мхом в темнохвойных и травой – в лиственных лесах.

Образцы древесины взяты из стволов деревьев приростным буровом на высоте 1,3 м. Для построения хронологий по ширине годовых колец образцы взяты у 12 деревьев каждой породы, для хронологий и внутрисезонного изменения соотношения изотопов углерода исследованных деревьев было меньше: по 6 – ели, осины и березы и 10 – сосны. Измерения ширины годовых колец проведены в соответствии с общепринятой методикой на полуавтоматической установке LINTAB-3 [14–16]. Измерение  $\delta^{13}\text{C}$  проведено в Институте биогеохимии Макса Планка (Йена, Германия) с помощью метода сканирования годовых колец, с использованием лазерной абляции и масс-спектрометрии [8] (рис. 1). Соотношение изотопов углерода  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  рассчитывалось согласно ранее опубликованной работе [17] как  $\delta^{13}\text{C} = (R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}} - 1)1000, \text{‰}$ , где  $R_{\text{sample}}$  и  $R_{\text{standard}}$  – отношение изотопов  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  образца и международный стандарт Pee Vienna Dee Belemnite (VPDB). Данные  $\delta^{13}\text{C}$  получены для следующих периодов: *Picea obovata* L. – с 1996 по 2006 г., *Pinus sylvestris* L. – с 1980 по 2004 г., *Populus tremula* L. и *Betula pubescens* Ehrh. – с 1980 по 2006 г. Шаг измерения – 100 мкм. Поскольку ширина годовых колец существенно различается, профили  $\delta^{13}\text{C}$  в разных кольцах имеют разное число первичных измерений. Для сравнительного анализа профилей они нормированы к единому числу измерений (10) [18, 19].

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Дендроклиматический анализ древесно-кольцевых хронологий показал, что климатически обусловленная изменчивость ширины годовых колец у хвойных (*Picea obovata*

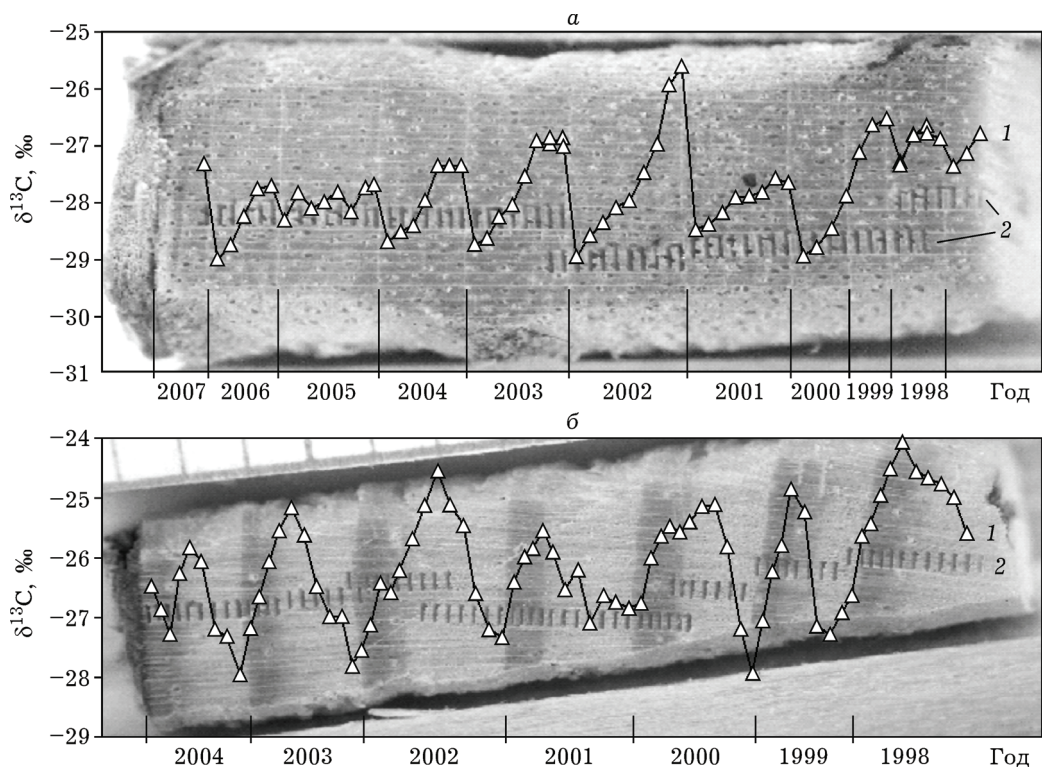


Рис. 1. Керны исследуемых видов с выжигами после проведения лазерной абляции. 1 – изменение соотношения изотопов углерода, 2 – лазерные выжиги; а – *Betula pubescens* Ehrh., образец 5; б – *Pinus sylvestris* L., образец 22

L., *Pinus sylvestris* L.) в резко континентальном климате Средней Сибири выражена довольно сильно ([12] и рис. 2, А), особенно влияет на радиальный прирост исследуемых видов температура июня. Но если повышение температуры июня положительно влияет на радиальный прирост деревьев ели, то у сосны ширина годичного кольца в годы с жарким июнем уменьшается. Увеличение количества осадков июня и июля положительно влияет на радиальный прирост сосны. Лиственные виды (*Betula pubescens* Ehrh. и *Populus tremula* L.) более чувствительны к влажности по сравнению с хвойными. При этом значимых для изменения прироста климатических факторов для березы наибольшее число: увеличение осадков мая отрицательно влияет на прирост, увеличение осадков июня и июля, а также температуры июня – положительно. Анализ климатических откликов в изотопном составе годичных колец показал, что значимых климатических факторов, влияющих на погодичную изменчивость изотопного состава годичных колец сосны и двух лиственных пород, – меньше (рис. 2,

Б). Так, для осины высокие температуры июня облегчают изотопный состав, а увеличение осадков в июне – наоборот. В то же время увеличение осадков в июле и августе содействует увеличению более легкого изотопа углерода. Аналогичную тенденцию влияния осадков можно проследить и в климатических откликах соотношения изотопов углерода у березы и сосны, но коэффициенты корреляции оказались незначимыми.

Сравнение погодичных изменений соотношения изотопов углерода исследуемых видов показало их заметную синхронность (рис. 3). Коэффициенты корреляции между  $\delta^{13}\text{C}$  для деревьев сосны, березы и осины – от 0,43 до 0,64,  $p < 0,05$ , что свидетельствует о значительной общности климатических факторов, влияющих на соотношение изотопов углерода в течение сезона роста у разных видов в данных условиях произрастания. В таблице приведены средние значения  $\delta^{13}\text{C}$  для годичных колец, из которых следует, что наиболее тяжелая по изотопному составу древесина ели сибирской, а наименее тяжелая – рассеянно-сосудистая древесина осины.

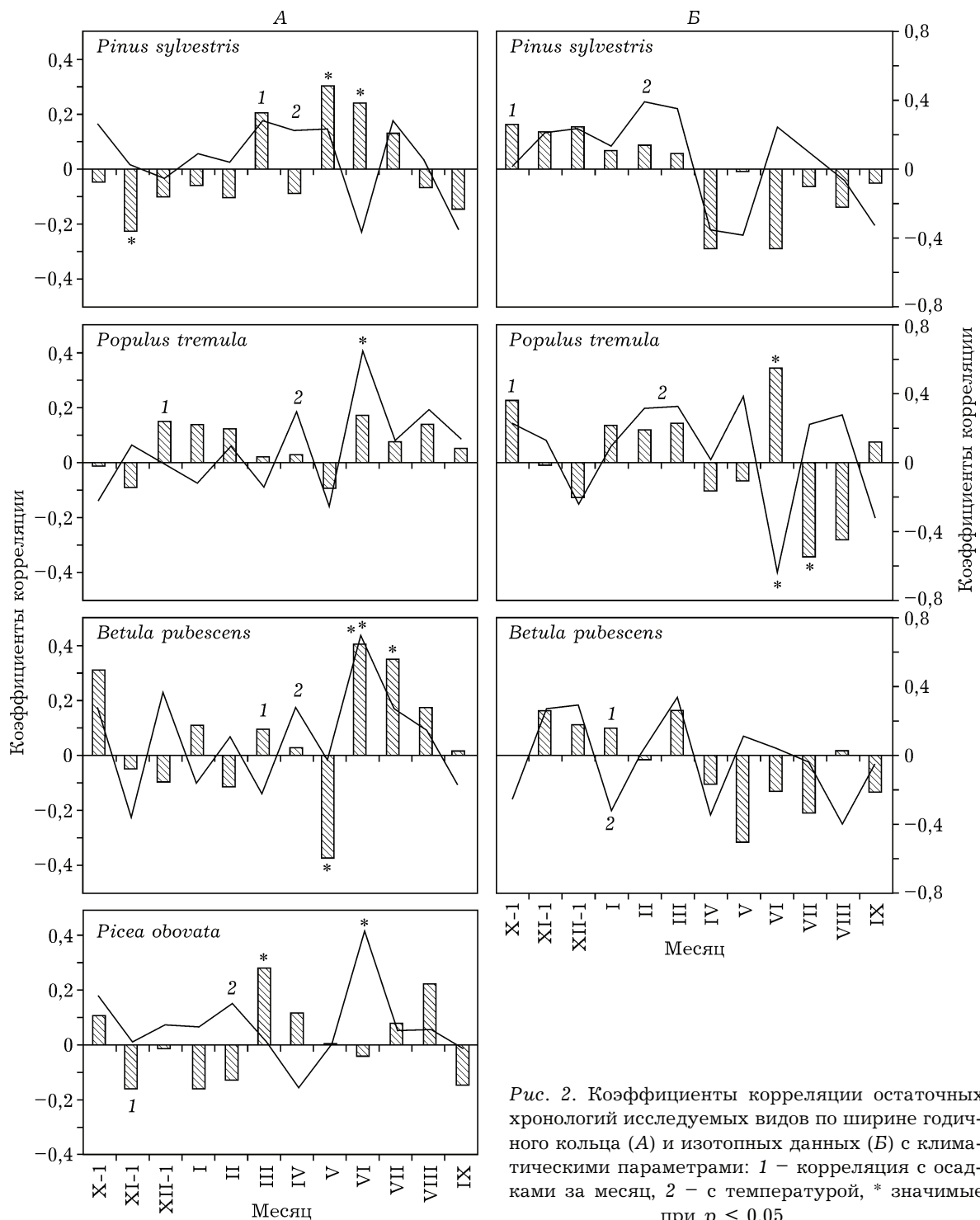


Рис. 2. Коэффициенты корреляции остаточных хронологий исследуемых видов по ширине годичного кольца (А) и изотопных данных (Б) с климатическими параметрами: 1 – корреляция с осадками за месяц, 2 – с температурой, \* значимые при  $p < 0,05$

ны. Наибольший погодичный диапазон изменчивости соотношения изотопов углерода в годичных кольцах у разных деревьев одного вида характерен для *Betula pubescens* (до 6 ‰), для *Populus tremula* и *Pinus sylvestris* составляет 5, а для *Picea obovata* – 3 ‰, что

в целом согласуется с данными климатических откликов, поскольку наиболее изменчива и чувствительна по сравнению с другими породами береза.

Корреляция между изменчивостью прироста и изотопного состава у всех исследуемых

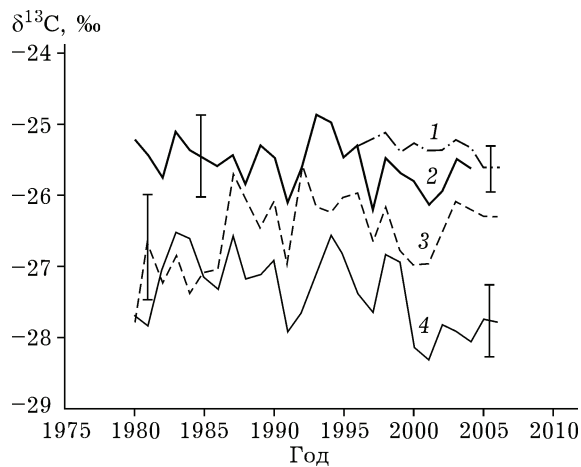


Рис. 3. Среднегодовое изменение соотношения изотопов углерода в годичных кольцах ели (1), сосны (2), осины (3) и березы (4)

видов незначима и отрицательна (для березы  $-0,35$ , для осины  $-0,39$ , для сосны  $-0,21$ ), что, вероятнее всего, связано с разной сезонной динамикой клеточного роста годичных колец и использованием запасных и текущих ассимилятов.

В качестве типичных примеров рассмотрим два года: 1989 с дефицитом увлажнения в первой половине сезона и 1991 с оптимальным увлажнением. На климатодиаграммах Госсена-Валтера для этих лет показаны различия в перераспределении осадков и сходных сезонных изменений температуры воздуха (рис. 4): во-первых, “утяжеление” в соотношении изотопов углерода в год с сухой первой половиной сезона, во-вторых, сезонная динамика сохраняет характерные для каж-

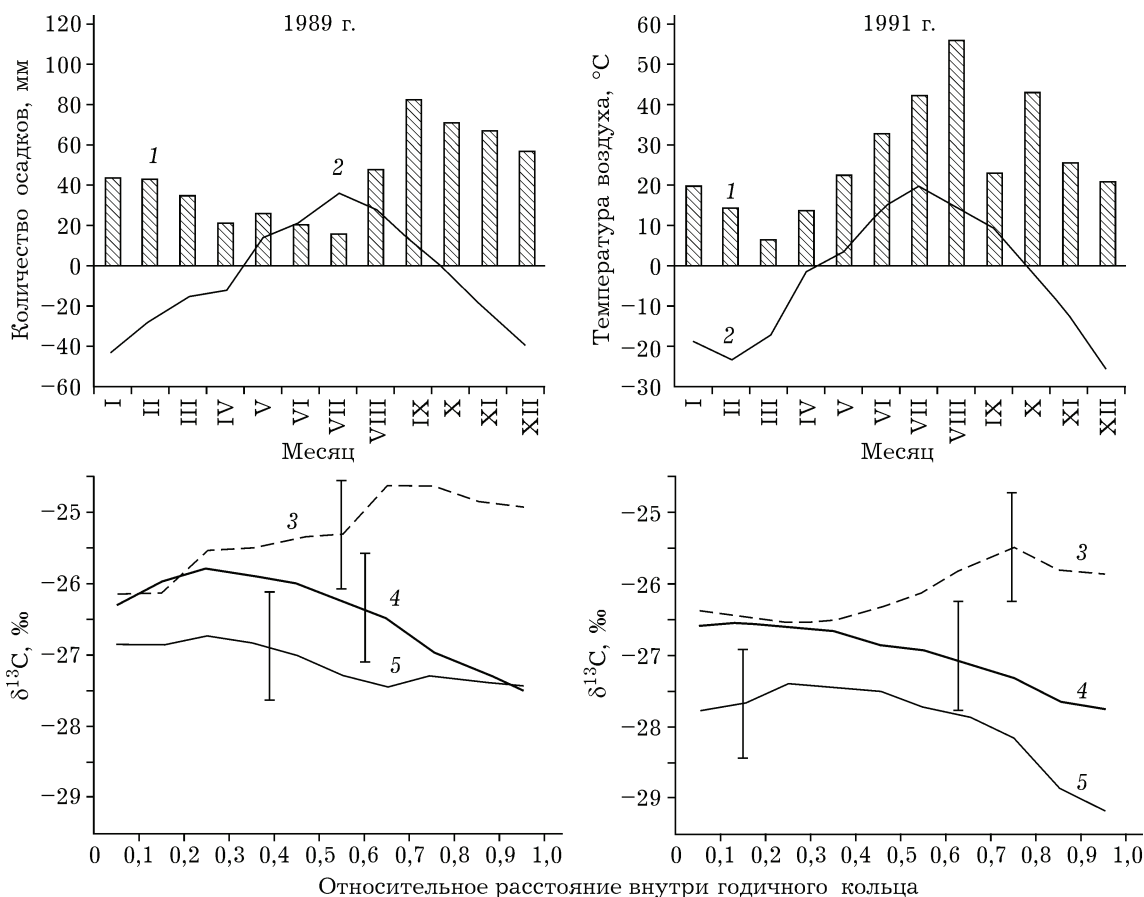


Рис. 4. Климатодиаграммы Госсена – Валтера: 1 – количество осадков, 2 – температура воздуха и сезонные изменения  $\delta^{13}\text{C}$  в годичных кольцах исследуемых видов: 3 – сосна, 4 – осина, 5 – береза в 1989 и 1991 гг.

**Средние среднеквадратичные вариации  $\delta^{13}\text{C}$   
в годичных кольцах исследуемых видов**

| Вид                           | Количество<br>годовых<br>колец | $\delta^{13}\text{C} \pm \sigma$ |
|-------------------------------|--------------------------------|----------------------------------|
| <i>Pinus sylvestris</i> L.    | 138                            | $-25,60 \pm 0,95$                |
| <i>Picea obovata</i> L.       | 48                             | $-25,38 \pm 0,54$                |
| <i>Populus tremula</i> L.     | 142                            | $-26,41 \pm 1,12$                |
| <i>Betula pubescens</i> Ehrh. | 157                            | $-27,34 \pm 0,97$                |

дой породы особенности, в-третьих, абсолютные различия в соотношении изотопов между породами сохраняются: более высокий – для сосны, средний – для осины и наименьший – для березы.

Многочисленные данные по использованию резервных ассимилятов в формировании древесины годичных колец в начале сезона роста [4, 20–22] подтверждаются высокими значениями коэффициентов корреляции между соотношением изотопов углерода в последних клетках поздней древесины годичного кольца предшествующего года и первых клетках ранней древесины последующего годичного кольца [9]. Сопоставление таких данных для четырех исследуемых видов показало, что степень соответствия высказанной гипотезе

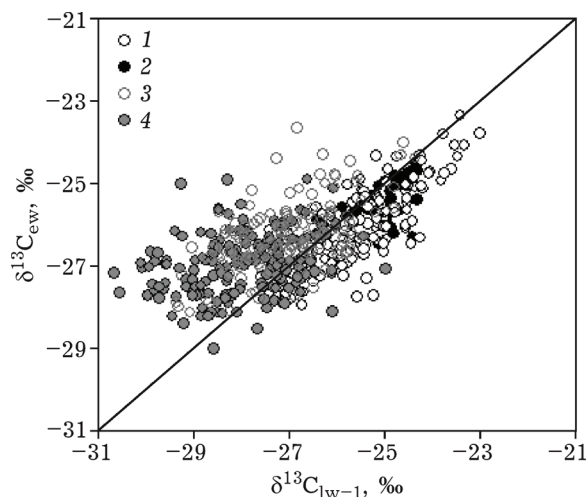


Рис. 5. Зависимость соотношения изотопов углерода в ранней древесине ( $\delta^{13}\text{C}_{\text{ew}}$ ) от соотношения изотопов углерода в поздней древесине предыдущего годичного кольца ( $\delta^{13}\text{C}_{\text{lw-1}}$ ) у сосны (1), ели (2), осины (3) и березы (4).

1 -  $r^2 = 0,61$ ;  $y = -6,60 + 0,76 \cdot x$ ; 2 -  $r^2 = 0,44$ ,  $y = -10,26 + 0,60 \cdot x$ ; 3 -  $r^2 = 0,32$ ,  $y = -13,81 + 0,45 \cdot x$ ; 4 -  $r^2 = 0,09$ ,  $y = -21,24 + 0,20 \cdot x$

тезе существенно зависит от исследуемой породы (рис. 5). Линии регрессии, рассчитанные для каждого отдельного вида, показывают четкие различия в отклонениях от линии регрессии с коэффициентом единица: сосна – 0,76; ель – 0,60; осина – 0,45; береза – 0,20. Отметим, что такая последовательность хорошо коррелирует со средними значениями соотношения изотопов в годичных кольцах соответствующих пород.

Существенные различия в погодичной динамике радиального прироста исследуемых видов древесных растений связаны, с одной стороны, с особенностями мест произрастания, а с другой – с видовыми особенностями сезонного роста деревьев и их отклика на климатические факторы.

Сосна занимает на исследуемой территории наиболее сухие места произрастания, для которых характерны песчаные почвы с глубокими слоями плотных глин [23–25]. Майские осадки, т. е. приход влаги перед самым началом сезона, увеличивают влагосодержание и способствуют быстрому росту деревьев в первую половину сезона [26]. Сосна в данных условиях формирует до 60–65 % годичного прироста в течение июня [26–28]. По той же причине высокая температура в июне подавляет прирост, особенно в сезоны с недостаточным влагосодержанием на начало сезона. Данный характер изменения радиального прироста можно наблюдать, например, в 1991 и 1992 гг. Небольшое количество осадков в начале сезона роста 1991 г. было определяющим фактором в снижении скорости роста деревьев. Некоторое повышение осадков в июне не компенсировало их отсутствия до этого периода, и радиальный прирост сосны в этом году был низким. Несмотря на засушливый период в июле 1992 г., количество осадков, выпавшее в мае–июне, было достаточным для интенсивного роста. Засушливые периоды в 1981 г. (июнь, август) и в 1983 г. (июнь) также не оказали значимого влияния на радиальный прирост сосны.

Осина и береза в данном районе исследования занимают места понижений в рельефе, исходно более влажные, чем те, которые занимает сосна. Для лиственных видов важны температурные условия в ключевой месяц сезона (июнь), и отклик на повышенные температуры в этом месяце у этих видов положи-

тельный. Потребности лиственных пород во влагозапасах почвы для роста, как правило, существенно выше, чем хвойных [29], поэтому истощение влагозапасов в период наиболее активного роста приводит к замедлению (и прекращению) радиального прироста осины и березы. Данные изменения можно было наблюдать во все годы с выраженным периодом засухи (1981, 1983, 1989, 1992 гг).

Исследованные образцы деревьев ели взяты из места произрастания, отличающегося в первую очередь по почвенным характеристикам. Это влажное местообитание с дерново-подзолистыми почвами и близким залеганием грунтовых вод. Температурный фактор для таких условий наиболее значим. Можно предполагать, что в сезонном цикле развития влагоемкость почвы в летние месяцы редко бывает ниже критического уровня, чтобы оказать значимое влияние на формирование годичного прироста. При всех различиях условий изменения ширины годичного кольца для общего периода с 1996 по 2004 г. схожи с изменением радиального роста сосны ( $R = 0,79$ ).

Значимая синхронность в погодичных изменениях изотопного состава годичных колец сосны и двух лиственных пород сочетается с существенными различиями в сезонном изменении изотопного состава (см. рис. 3 и 4). Можно полагать, что на сезонную динамику изотопного состава влияют в большей степени внутренние факторы, к которым в первую очередь нужно отнести сезонное развитие листового аппарата и вклад запасенных и текущих ассимилятов. Развитие листового аппарата осины отличается от березы (у последней более равномерный по сезону прирост листовой, что отражается на распределении сосудов в формирующейся древесине), а рост хвои сосны совпадает с активным формированием ранней древесины [26, 30]. Аналогичный осине сезонный ход изменения соотношения изотопов ранее отмечен для бука, который имеет и сходную динамику развития листовой [9, 20]. У сосны соотношение изотопов достигает максимальных значений в зоне активного формирования поздней древесины, при максимальных величинах отложения древесинного вещества в клетках [31]. Абсолютные различия в сезонной динамике соотношения изотопов (наиболее легкий у березы, наиболее тяжелый у сосны) должны быть связаны с раз-

личиями в размерах устьиц, а не с их плотностью (дискриминация определяется диффузией – размером пор, а не их числом) [32].

На роль запасенных ассимилятов в формировании как сезонной, так и погодичной динамики соотношения изотопов указывают данные рис. 5 с рассчитанными коэффициентами линий регрессии. Можно полагать, что источниками запасенных и быстро реализуемых в начале сезона ассимилятов у сосны выступают как хвоя предшествующих лет, так и древесная паренхима, поэтому связь между изотопным составом последних клеток поздней древесины и первых клеток ранней древесины наиболее близка к 1,0. Немного меньше такая связь характерна для ели (коэффициент регрессии 0,60). Еще менее выражена, но не менее значима такая связь для годичных колец осины. Как показали исследования В. И. Харука, осина имеет достаточный запас (до 25 %) внелистного хлорофилла (тонкие и средние ветви), который может быть источником углеводов еще до развития листовой текущего года [33]. И только для березы нельзя указать (кроме паренхимы) другой источник запасенных углеводов, поэтому связь между изотопным составом поздней древесины предшествующего года и ранней последующего становится незначимой, поскольку основным источником углеводов для построения древесины уже в начале сезона выступают ассимиляты текущего года.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сочетание разных подходов к исследованию роста древесных колец – анализ изменчивости радиального прироста и анатомических особенностей годичных колец, сезонной и погодичной динамики соотношения стабильных изотопов углерода – позволяет комплексно и более детально рассмотреть влияние как внутренних (особенностей сезонной динамики листового аппарата, формирования устьичной сети, использования резервных или запасенных углеводов), так и внешних (климатических, эдафических) факторов на сезонную активность древесных растений. Выявляются породные особенности деревьев, которые отражаются в сезонной и погодичной динамике изотопного состава и при-

роста годичных колец, а также степень участия запасенных ассимилятов в формировании прироста и химического состава древесины текущего года роста. Нет сомнения, что такой подход – одно из перспективных направлений развития дендроклиматологии.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекты 08-04-00296, 09-05-00900) и проектов АВЦП 2.1.1/6131 и НШ-65610.2010.4

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Пармузин Ю. П. Средняя Сибирь. М.: Мысль, 1964. 309 с.
2. Barber V. A., Juday G. P., Finney B. P. Reduced growth of Alaskan white spruce in the twentieth century from temperature-induced drought stress // Nature. 2000. Vol. 405. P. 668–673.
3. McCarroll D., Loader N. J. Stable isotopes in tree rings // Quatern. Sci. Rev. 2004. Vol. 23. P. 771–801.
4. Kagawa A., Sugimoto A., Maximov T. C. Seasonal course of translocation, storage and remobilization of  $^{13}\text{CO}_2$  pulse-labelling photoassimilate in naturally growing *Larix gmelini* saplings // New Phytologist. 2006. Vol. 171. P. 793–804.
5. Roig F. A., Siegwolf R., Boninsegna J. A. Stable oxygen isotopes ( $\text{d}^{18}\text{O}$ ) in *Austrocedrus chilensis* tree rings reflect climate variability in northwestern Patagonia, Argentina // Int. J. Biometeorol. 2006. Vol. 51. P. 97–105.
6. Wagner R., Insinna P. A., Gotz B., Junge S., Boettger T.  $^{13}\text{C}$  discriminations of *Pinus sylvestris* vs. *Pinus ponderosa* at a dry site in Brandenburg (Eastern Germany): 100-year growth comparison // Isotopes in Environmental and Health Studies. 2007. Vol. 43, N 2. P. 117–128.
7. Sidorova O. V., Siegwolf R. T. W., Saurer M., Naurzbaev M. M., Shashkin A. V., Vaganov E. A. Spatial patterns of climatic changes in the Eurasian north reflected in Siberian larch tree-ring parameters and stable isotopes // Global Change Biology. 2009. doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.02008.x.
8. Schulze B., Wirth C., Linke P., Brand W. A., Kuhlmann I., Horna de Zimmermann V., Schulze E.-D. Laser-Ablation-Combustion-GC-IRMS – A new method for online analysis of intra-annual variation of  $\delta^{13}\text{C}$  in tree ring // Tree Physiol. 2004. Vol. 24. P. 1193–1201.
9. Skomarkova M. V., Vaganov E. A., Mund M., Knohl A., Linke P., Boerner A., Schulze E.-D. Inter-annual and seasonal variability of radial growth, wood density and carbon isotope ratios  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  in tree rings of beech (*Fagus sylvatica*) growing in Germany and Italy // Trees. 2006. Vol. 20, N 5. P. 571–586.
10. Vaganov E. A., Schulze E.-D., Skomarkova M. V., Knohl A., Brand W., Roscher C. Intra-annual variability of anatomical structure and  $\delta^{13}\text{C}$  values within tree rings of spruce and pine in alpine, temperate and boreal Europe // Oecologia. 2009. Vol. 161. P. 729–745.
11. Кирдянов А. В., Ваганов Е. А. Разделение климатического сигнала, содержащегося в изменчивости ширины и плотности годичных колец древесины // Лесоведение. 2006. № 1. С. 71–75.
12. Скомаркова М. В., Ваганов Е. А., Вирт К., Кирдянов А. В. Климатическая обусловленность радиального прироста хвойных и лиственных пород деревьев в подзоне средней тайги Центральной Сибири // География и природные ресурсы. 2009. № 2. С. 80–85.
13. Wirth C., Schulze E.-D., Luhker B., Grigoriev S., Siry M., Harges G., Ziegler W., Backor M., Bauer G., Vygodskaya N. N. Fire and site type effects on the long-term carbon and nitrogen balance in pristine Siberian Scots pine forests // Plant and Soil. 2002. Vol. 242. P. 41–63.
14. Ваганов Е. А., Шиятов С. Г., Мазепа В. С. Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1996. 246 с.
15. Methods of Dendrochronology. Application in Environmental Sciences / eds. E. R. Cook et al. Dordrecht, Boston, London: Kluwer Acad. Publ., 1990. 394 p.
16. Rinn F. LINTAB 5. Tree-ring measurement station. Heidelberg: Electronic Brochure, 2004.
17. Farquhar G. D., Ehleringer J. R., Hubik K. J. Carbon isotope discrimination and photosynthesis // Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1989. Vol. 40. P. 503–537.
18. Vaganov E. A. The traheidogram method in tree-ring analysis and its application // Methods of Dendrochronology. Application in Environmental Sciences / eds. E. R. Cook et al. Dordrecht, Boston, London: Kluwer Acad. Publ., 1990. P. 63–75.
19. Sass U., Eckstein D. The variability of vessel size in beech (*Fagus sylvatica* L.) and its ecophysiological interpretation // Trees. 1995. Vol. 9. P. 247–252.
20. Helle G., Schleser G. H. Beyond  $\text{CO}_2$ -fixation by Rubisco – an interpretation of  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  variations in tree rings from novel intra-seasonal studies on broad-leaf trees // Plant Cell Env. 2004. Vol. 27. P. 367–380.
21. Jaggi M., Saurer M., Fuhrer J., Siegwolf R. The relationship between the stable carbon isotope composition of needle bulk material, starch, and tree rings in *Picea abies* // Oecologia. 2002. Vol. 131. P. 325–332.
22. Scartazza A., Mata K., Matteucci G., Yakir D., Moscatello S., Brugnoli E. Comparisons of  $\delta^{13}\text{C}$  of photosynthetic products and ecosystem respiratory  $\text{CO}_2$  and their responses to seasonal climate variability // Ibid. 2004. Vol. 140. P. 340–351.
23. Классификация почв России. М.: Почв. ин-т им. В. В. Докучаева РАСХН, 2000. 236 с.
24. Трефилова О. В. Органическое вещество почв сосняков Приенисейской Сибири // Вестник КрасГАУ. 2006. № 12. С. 95–105.
25. Wirth C., Schulze E.-D., Schulze W., von Stunzner-Karbe D., Ziegler W., Miljukowa I. M., Sogatchev A., Varlagin A. B., Panvyorov M., Grigoriev S., Kusnetzova W., Siry M., Harges G., Zimmerman K., Vygodskaya N. N. Above-ground biomass and structure of pristine Siberian Scots pine forests as controlled by competition and fire // Oecologia. 1999. Vol. 121. P. 66–80.
26. Vaganov E. A., Hughes M. K., Shashkin A. V. Growth Dynamics of Conifer Tree Rings: Images of Past and Future Environments. Berlin – Heidelberg: Springer, 2006. 354 p.
27. Арбатская М. К., Ваганов Е. А. Многолетняя изменчивость частоты пожаров и прироста сосны в сред-



- ней подзоне тайги Средней Сибири // Экология. 1997. № 28 (5). С. 330–336.
28. Ваганов Е. А., Шашкин А. В. Рост и структура годичных колец хвойных. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2000. 232 с.
29. Лобжанидзе Э. Д. Камбий и формирование годичных колец древесины. Тбилиси: Изд-во АН СССР, 1961. 160 с.
30. Ваганов Е. А., Смирнов В. В., Терсков И. А. О возможности определения скорости сезонного роста ствола в толщину и изменений в водном режиме дерева по фотометрической кривой // Экология. 1975. № 2. С. 45–53.
31. Ваганов Е. А., Шашкин А. В., Сви́дерская И. В., Высоцкая Л. Г. Гистометрический анализ роста древесных растений. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1985. 100 с.
32. Bond W. J., Kavanagh K. L. Stomatal behavior of four woody species in relation to leaf-specific hydraulic conductance and threshold water potential // Tree Physiology. 1999. Vol. 19. P. 503–510.
33. Харук В. И., Терсков И. А. Внелистовые пигменты древесных растений. Новосибирск, 1982. 88 с.

## Variability of Radial Growth and $\delta^{13}\text{C}$ in Tree Rings of Deciduous and Coniferous Species in Relation to Climate and the Use of Reserve Assimilates

M. V. BRYUKHANOVA<sup>1</sup>, E. A. VAGANOV<sup>2</sup>, C. WIRTH<sup>3</sup>

<sup>1</sup>*V. N. Sukachev Institute of Forest SB RAS  
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok, 50/28  
E-mail: mbryukhanova@mail.ru*

<sup>2</sup>*FGAOU VPO Siberian Federal University  
660041, Krasnoyarsk, Svobodny ave., 79*

<sup>3</sup>*Max-Planck Institute for Biogeochemistry  
Box 100164, 07701, Jena, Germany*

We investigated the variability of tree-ring growth and  $\delta^{13}\text{C}$  variations in *Picea obovata* L., *Pinus sylvestris* L., *Populus tremula* L., *Betula pubescens* Ehrh. tree rings, and analyzed the influence of climatic variables and reserve assimilates on these parameters. The correlation of tree ring width of studied species with climatic factors for the common time series shows both temperature and precipitation influence annual variability of tree ring width. Correlation coefficients of tree ring width for all species with climatic parameters indicate that annual variability of tree growth is mainly determined by June temperature. In addition to tree-ring structure, carbon isotope data provide important detailed information about the relations between tree growth and environment. Seasonal and inter-annual dynamics  $\delta^{13}\text{C}$  has the same changes for all studied species and indicates the use of reserve assimilates. Tree ring carbon isotope composition could help to explain the assimilate redistribution process throughout the year and to determine the dependence of the radial growth on weather conditions.

**Key words:** *Picea obovata* L., *Pinus sylvestris* L., *Populus tremula* L., *Betula pubescens* Ehrh., Middle Siberia, tree ring, carbon isotope composition, climatic factors.