

УДК 630*561.24:582.47

ВАРИАЦИИ СТРУКТУРЫ И ИЗОТОПНОГО СОСТАВА
ГОДИЧНЫХ КОЛЕЦ ЕЛИ И СОСНЫ В ГОРАХ СЕВЕРНОЙ ИТАЛИИ*© 2007 г. Е. А. Ваганов¹, М. В. Скомаркова¹, Э.-Д. Шульце², П. Линке²¹ Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН

660036 Красноярск, Академгородок

² Институт биогеохимии Общества Макса Планка

07701 Йена, Германия

Поступила в редакцию 06.06.2006 г.

Приведены результаты дендроклиматического исследования годичных колец кедровой сосны европейской (*Pinus cembra* Pall.) и ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) с участка проекта "CarboEurope" в Италии. Установлено, что сезонная динамика $\delta^{13}\text{C}$ четко выявляет использование резервных ассимилятов в построении клеточных структур годичных колец как у сосны, так и у ели, при этом данные по сезонной динамике $\delta^{13}\text{C}$ хорошо соотносятся с данными статистических характеристик древесно-кольцевых хронологий, показывая что до 50-56% массы годичного кольца может формироваться за счет резервных ассимилятов при участии хвои прошлых лет. Отмечены особенности в сезонной динамике $\delta^{13}\text{C}$ в годичных кольцах разной ширины, которые выявляют отличия быстро растущих деревьев. Рассмотрена специфика сезонной динамики анатомической структуры и содержания $\delta^{13}\text{C}$ в годичных кольцах ели и сосны в разные по климатическим условиям годы. Обсуждаются новые возможности извлечения из изотопных кривых информации о внутрисезонных изменениях условий роста деревьев, что существенно повышает ценность изотопных измерений не только для анализа физиологических процессов, но и для выявления ведущих климатических факторов, определяющих эти процессы на разных интервалах сезона роста.

Picea abies, Pinus cembra, годичное кольцо, плотность древесины, толщина клеточной стенки, площадь люмена, соотношение изотопов углерода, климатические факторы.

Исследование изотопного состава годичных колец существенно расширяет возможности дендроклиматического анализа, поскольку соотношение изотопов в древесине (целлюлозе) отражает изменчивость климатических условий [14, 17, 18, 29] и указывает на значимое влияние использования запасающих веществ, особенно в период перехода к покою и весенней инициации ростовых процессов у древесных растений [9, 19, 23]. В измерениях соотношения изотопов на длительных древесно-кольцевых хронологиях регистрируются тренды, обусловленные глобальным изменением соотношения изотопов в атмосфере вследствие выбросов от сжигания ископаемого топлива [5, 8, 16, 25, 26]. Предложенная модель фракционирования изотопов углерода позволяет получить дополнительную информацию об особенностях скоростей ассимиляции углекислоты и устьичной проводимости как в сезонном цикле развития древесных растений, так и на более длительных интервалах времени [2, 6, 7]. Опубликованные не-

давно работы поднимают вопрос об участии резервных веществ в формировании прироста текущего года и использовании $\delta^{13}\text{C}$ в качестве индикатора такого участия [9, 23]. Решение его во многом зависит от возможностей более детального анализа динамики $\delta^{13}\text{C}$ внутри годичных колец, поскольку в большинстве предшествующих работ низкое пространственное разрешение (измерения в основном отдельно для ранней и поздней древесины) не позволяло сделать надежных оценок и выводов [15, 17, 22].

В данной работе мы сосредоточили внимание на следующих вопросах: 1) каковы закономерности сезонной динамики $\delta^{13}\text{C}$ в годичных кольцах разной ширины у двух видов, произрастающих в условиях одинакового климата; 2) как соотносится сезонная изменчивость $\delta^{13}\text{C}$ в древесине годичных колец сосны и ели с особенностями их анатомической структуры и сезонной активности роста; 3) можно ли получить доказательства значимого вклада резервных ассимилятов в формирование древесины годичного кольца текущего года; 4) какой климатический сигнал можно извлечь из сезонных измерений содержания $\delta^{13}\text{C}$ для исследованных видов хвойных в данных условиях.

*Работа выполнена при финансовой поддержке фонда Александра Гумбольдта (Research Award 2003 for E. Vaganov) и РФФИ (05-04-48069).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Исследования образцов древесины ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) и кедровой сосны европейской (*Pinus cembra* Pall.) проводились на участке проекта "CarboEurope" в Северной Италии - Ренон (46°36' с.ш., 11°28' в.д.) [1]. Насаждения представлены в основном елью европейской (85%), а также кедровой сосной европейской (12%) и лиственницей европейской (*Larix decidua* Mill.) (3%). Возраст ели достигает 180 лет (плотность 745 шт. га⁻¹, средние диаметр 16.6 см и высота 29 м). Почвы, развитые на каменистых подстилающих породах, имеют мощность 60 см и классифицируются как подзолистые.

Исследовались 5 деревьев ели и 5 деревьев сосны. Образцы древесины взяты из стволов деревьев приростным буровом на уровне груди. Анализ образцов на содержание $\delta^{13}\text{C}$ проводился в Институте биогеохимии Макса Планка (Йена, Германия) с помощью метода сканирования годичных колец, используя лазерную абляцию и масс-спектрометрию [23]. Соотношение изотопов углерода $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ рассчитывалось, согласно Ж. Фаркуару с соавт. [6], как $\delta^{13}\text{C} = (R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}} - 1) \times 1000$, где R_{sample} и R_{standard} - отношение изотопов $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ образца и международного стандарта Pee Vienna Dee Belemnite (VPDB) [18]. Для 10 (по 5 для каждого вида деревьев) образцов измерены профили содержания изотопа в последних годичных кольцах (1985-2003 гг.). Шаг измерения 0.2 мм. Поскольку ширина годичных колец существенно различается, то профили содержания изотопа в разных кольцах имеют разное число первичных измерений.

На рис. 1 приведен пример измерений изотопных характеристик годичного кольца ели. Содержание стабильного изотопа углерода для данного годичного кольца несколько растет до переходной зоны, а затем снижается в поздней древесине. Анатомические измерения параметров годичных колец проведены в соответствии с методикой, описанной ранее [1].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Содержание стабильного изотопа углерода значительно варьирует в древесных образцах годичных колец как одного года, так и между раз-

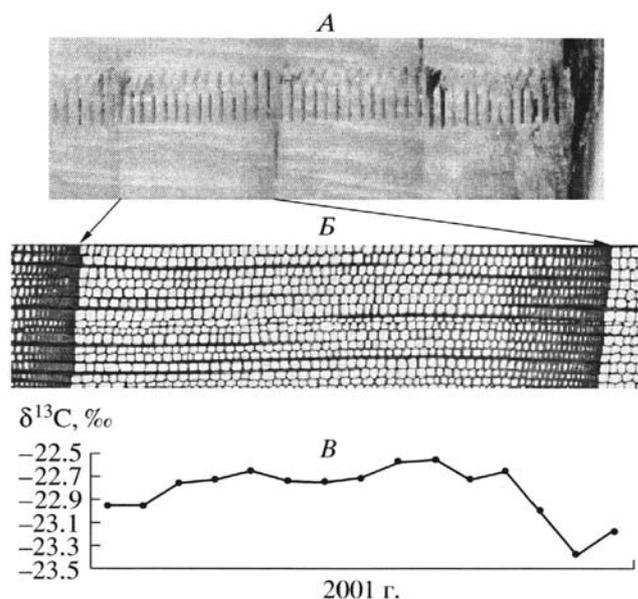


Рис. 1. Пример изотопных измерений (B) внутри годичного кольца ели (A, B) (*Picea abies*, образец 7).

ными годами. В таблице сгруппированы значения содержания $\delta^{13}\text{C}$ в годичных кольцах разной ширины с выбранными нами градациями (узкие до 1.10 мм, средние 1.10-1.70 мм, широкие 1.70-2.20 мм, и очень широкие больше 2.20 мм). Значимых различий в содержании стабильного изотопа в годичных кольцах ели разной ширины не отмечено за исключением очень широких колец, но эти результаты ограничены малой выборкой (2 кольца). Для сосны можно отметить значимое увеличение содержания изотопа в годичных кольцах средней ширины по сравнению с узкими и широкими кольцами.

Длительные изменения содержания $\delta^{13}\text{C}$ в годичных кольцах сосны и ели представлены средними данными для 3 деревьев каждого вида (рис. 2). Ход кривых выявляет общие тенденции: уменьшение до конца 1990-х годов и возрастание в последующий период. При этом содержание $\delta^{13}\text{C}$ в годичных кольцах ели выше, чем в годичных кольцах сосны (в среднем на 1‰).

Поскольку содержание изотопа в годичных кольцах значительно варьирует, то при сравнении его сезонной динамики с сезонными измене-

Средние среднеквадратичные вариации содержания $\delta^{13}\text{C}$ в годичных кольцах сосны и ели разной ширины

Ширина годичного кольца, мм	Число годичных колец	Ель $\delta^{13}\text{C} \pm \sigma$	Число годичных колец	Сосна $\delta^{13}\text{C} \pm \sigma$
<1.10	5	-23.74 ± 0.81	43	-24.63 ± 0.70
1.10-1.70	25	-23.94 ± 0.65	14	-23.88 ± 0.85
1.70-2.20	9	-23.64 ± 0.96	6	-24.81 ± 0.55
>2.20	2	-25.37 ± 0.48	-	-

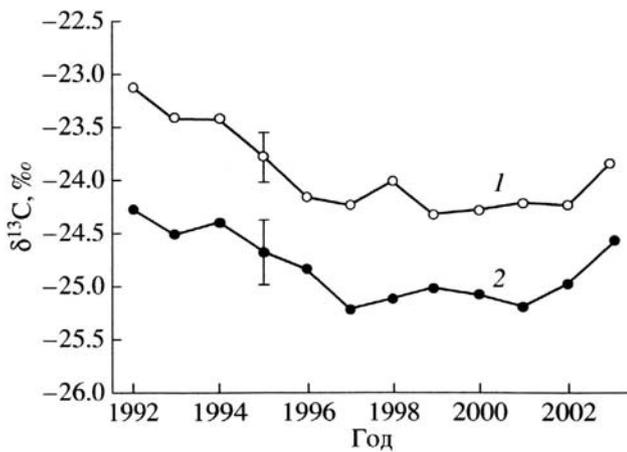


Рис. 2. Динамика годичной изменчивости $\delta^{13}\text{C}$ в годовых кольцах *P. abies* (1) и *P. cembra* (2) за период 1992-2003 гг.

ниями структуры годичных колец была использована следующая процедура: измерения содержания изотопа внутри каждого годичного кольца выражены в отклонениях от среднего значения для данного годичного кольца и нормированы по их положению в годичном кольце (по аналогии с нормировкой анатомических измерений). Такое преобразование позволило устранить составляющую вариабельности как связанную с отдельным деревом, так и вариабельность в длительных изменениях содержания изотопа, и сосредоточиться на закономерностях сезонной динамики $\delta^{13}\text{C}$ внутри годичных колец разной ширины у исследуемых видов.

Из всех измеренных и рассчитанных анатомических характеристик сезонная динамика площади люмена представляет наибольший интерес для сопоставления с сезонными вариациями $\delta^{13}\text{C}$, поскольку люмен обеспечивает восходящий поток воды и минеральных элементов, что косвенно свидетельствует о потребностях ассимилирующих органов в обеспечении компонентов фотосинтеза и транспирации, т.е. тех двух основных процессов, которые влияют на фракционирование изотопа. Кроме того, расчеты показывают, что площадь люмена высоко коррелирует с радиальным размером клеток ($R = 0.98$), а площадь клеточной стенки - с толщиной клеточной стенки ($R = 0.75$).

Рассмотрим, как сезонные изменения площади люмена в годичных кольцах сосны и ели разной ширины соотносятся с сезонными изменениями $\delta^{13}\text{C}$ (рис. 3). Площадь люмена внутри годичных колец изменяется закономерно: максимальных значений достигает в первой четверти годичного кольца, затем уменьшается к его границе, при этом максимальные значения для годичных колец разных лет роста у сосны составили 956-1058 мкм², у

ели - 1063-1225 мкм². В среднем размеры люмена у ели выше, чем у сосны, отражая как потребности исследуемых видов в водопотреблении, так и интенсивность процессов фотосинтеза и транспирации. Сезонные изменения $\delta^{13}\text{C}$ внутри годичных колец сосны и ели гораздо сложнее. В годичных кольцах сосны в начале сезона содержание $\delta^{13}\text{C}$ имеет наименьшие значения, затем неуклонно повышается. При этом в узких кольцах такое повышение наблюдается практически до внешней границы кольца, в средних кольцах в зоне поздней древесины наблюдается некоторое понижение, а в широких кольцах это снижение содержания $\delta^{13}\text{C}$ после достижения максимума отмечается примерно с середины годичного кольца. Сходный характер изменений содержания $\delta^{13}\text{C}$ наблюдается и в годичных кольцах ели, однако заметно выделяются широкие кольца, в которых участок подъема содержания изотопа очень короткий (в самом начале годичного прироста), а затем содержание постоянно уменьшается к границе годичного кольца (завершению сезона роста). Необходимо отметить одну характерную особенность сезонных вариаций изотопа в годичных кольцах сосны - начальные величины при формировании первых клеток ранней древесины годичного кольца значимо ниже, чем в период окончания роста при формировании последних клеток поздней древесины. Только для самых широких годичных колец наблюдается их сближение. Поскольку шкалы приведенных графиков одинаковы, то можно заметить и некоторое смещение максимума сезонной динамики $\delta^{13}\text{C}$ в более раннюю зону годичного кольца при увеличении его ширины.

Для рассмотрения того, как влияют климатические особенности тех или иных лет на сезонную динамику содержания $\delta^{13}\text{C}$, рассмотрим графики на рис. 4, где приведены усредненные для соответствующих календарных лет сезонные изменения $\delta^{13}\text{C}$ и площади люмена в средних и широких годичных кольцах (в соответствии с классификацией, изложенной ранее). Сезонная динамика площади люмена показывает отличия для разных лет. Так, у ели в 1999, 2001 и 2003 гг. больше клеток поздней древесины, у сосны большая по величине зона поздней древесины наблюдается в 2001 и 2002 гг. В годичных кольцах ели в 2001 и 2002 гг. скорость уменьшения площади люмена в ранней древесине заметно меньше, чем в других трех годичных кольцах. Для сезонной динамики $\delta^{13}\text{C}$ в каждый из рассмотренных пяти лет роста при общей тенденции, отмеченной выше, характерны специфические особенности. Так, наименьшая амплитуда изменений $\delta^{13}\text{C}$ внутри годичных колец у ели отмечается в 2000 г., в 2002 и 2003 гг. подъем $\delta^{13}\text{C}$ в ранней древесине круче, чем в 1999 и 2001 гг. В 1999-2002 гг. в годичных кольцах ели четко выражено снижение в содер-

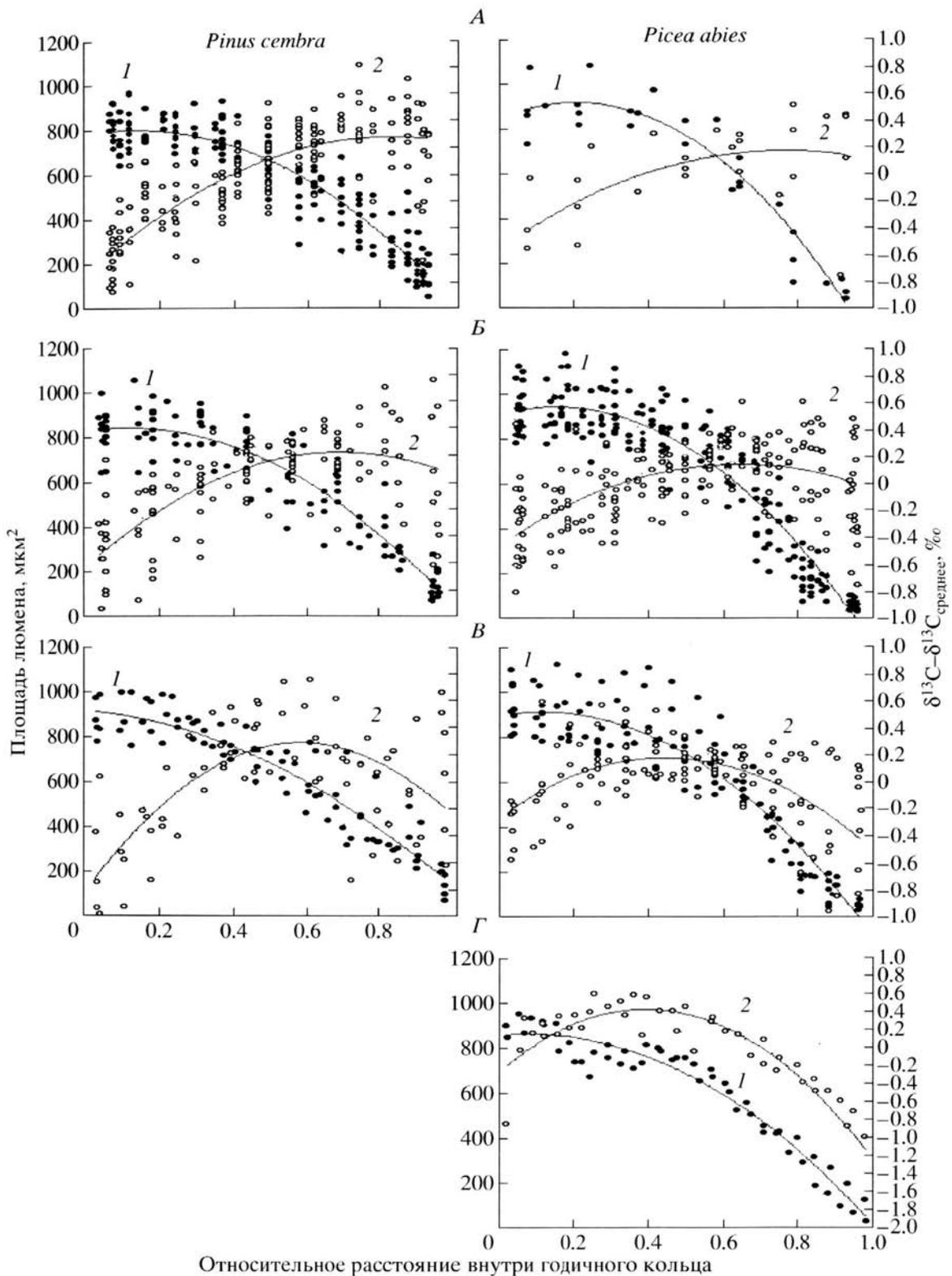


Рис. 3. Профили площади люмена (1) и кривые содержания $\delta^{13}C$ (2) внутри годичных колец сосны и ели: А - узкие кольца (<1.10 мм), Б - средние кольца (1.10-1.70 мм), В - широкие кольца (1.70-2.20 мм), Г - очень широкие кольца (>2.20 мм).

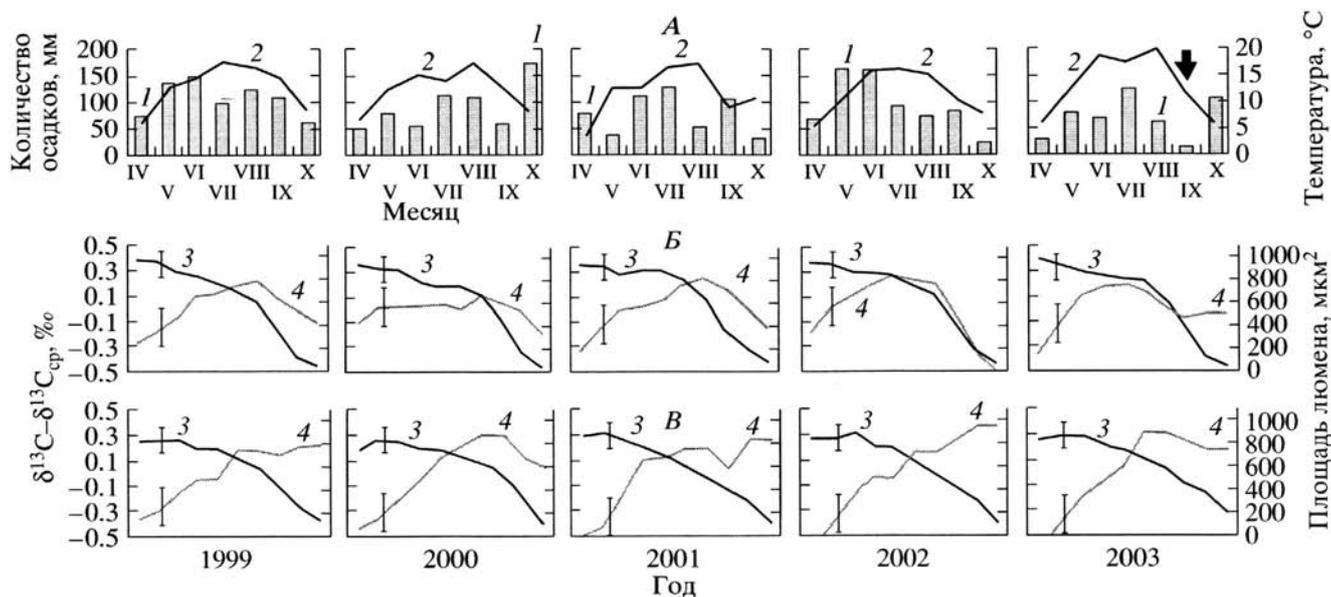


Рис. 4. Обобщенные профили площади люмена (3) и содержания $\delta^{13}\text{C}$ (4) внутри годовичных колец ели (Б) и сосны (В) и сезонное распределение осадков (1) и температуры (2) за период 1999 - 2003 гг.

жании $\delta^{13}\text{C}$ в конце годовичного кольца (в поздней древесине), в 2003 г. снижение, начавшееся в середине кольца, сменяется даже некоторым повышением в поздней древесине. У сосны относительное снижение содержания $\delta^{13}\text{C}$ в поздней древесине четко отмечается только в 2000 и 2003 гг. В годовичных кольцах 2001 г. наиболее быстрое нарастание $\delta^{13}\text{C}$ в начале годовичного кольца по сравнению с другими годами роста у сосны. Качественное сравнение сезонных кривых $\delta^{13}\text{C}$ в годовичных кольцах ели показывает сходство с сезонным ходом температуры в соответствующие годы. Расхождение отмечается только для второй половины 2003 г., когда на климадиограмме реально отмечается сухой интервал (показан стрелкой), вероятно, совпадающий по времени с формированием завершающих годовичное кольцо клеток поздней древесины.

Отметим важную особенность приведенных кривых в последовательности 5 лет, отличающую сезонную динамику $\delta^{13}\text{C}$ в годовичных кольцах ели и сосны. Так, начальный уровень $\delta^{13}\text{C}$ в каждый последующий год у ели практически совпадает с уровнем $\delta^{13}\text{C}$, достигнутым в завершающей годовичное кольцо части поздней древесины. В годовичных кольцах сосны начальный уровень значительно ниже, чем достигнутый к концу годовичного кольца предшествующего года роста, т.е. наблюдается скачок в содержании $\delta^{13}\text{C}$ при переходе от одного годовичного кольца к последующему в сторону уменьшения $\delta^{13}\text{C}$. Такой скачок устойчив во времени и в среднем составляет 0.6-0.8‰.

Согласно существующей модели фракционирования изотопов в процессе диффузии и фото-

синтеза при малых изменениях внешней концентрации стабильного изотопа в атмосфере, содержание его в древесине при использовании на построение биомассы клеток фотоассимилятов текущего года пропорционально $A g^{-1}$ (где A - скорость ассимиляции, g - устьичная проводимость) [7, 12, 20]. В исследуемых условиях, оптимальных по увлажнению во всяком случае в начале сезона, скорость ассимиляции достигает максимальных величин, поэтому можно ожидать, что именно она определяет изменение в содержании изотопа в формирующихся клетках годовичного кольца, а содержание изотопа должно быть максимальным в ранней древесине. Именно такая схема реализуется в годовичных кольцах листопадных видов в годы, оптимальные по увлажнению [9, 24]. Для листопадных видов характерно максимальное использование фотоассимилятов текущего года на формирование древесины годовичного кольца. Во второй половине сезона, параллельно уменьшению скорости ассимиляции может изменяться и устьичная проводимость, особенно в засушливый период, что приводит к повышению концентрации $\delta^{13}\text{C}$ в поздней древесине годовичных колец [28].

Однако динамика сезонного изменения $\delta^{13}\text{C}$ в годовичных кольцах в нашем исследовании свидетельствует, что для ели и сосны реализуется иная схема, вероятно, определяемая максимальным использованием резервных веществ в построении клеточных структур древесины. На первом этапе формирования годовичного кольца содержание $\delta^{13}\text{C}$ в клетках ранней древесины возрастает от минимальных значений до максимальных (в диапазоне около 1‰) в сочетании с максимальными

значениями площади люмена - максимальными величинами водопотребления. Очевидно, что в данных условиях это происходит во время оптимального сочетания тепла и влаги и максимальной скорости ассимиляции. Если бы в формировании клеточных структур древесины максимально использовались ассимилянты текущего года, то характер изменения $\delta^{13}\text{C}$ должен повторять таковой, наблюдаемый в годичных кольцах листопадных пород таких, как бук или тополь [9]. Но в случае использования резервных веществ ассимилянты текущего года постепенно увеличивают свое участие в формировании древесины, а резервные вещества - уменьшают, что и соответствует наблюдаемой динамике возрастания $\delta^{13}\text{C}$ в первой половине годичного кольца. При практическом переходе на ассимилянты текущего года содержание $\delta^{13}\text{C}$ начинает уменьшаться в соответствии с падением скорости ассимиляции и изменением устьичной проводимости во второй половине сезона. Достижение максимума содержания $\delta^{13}\text{C}$ приблизительно на середине годичного кольца в годичных кольцах сосны и ели замечательным образом коррелирует со статистическими данными хронологий ширины годичных колец, в которых автокорреляция объясняет 50-56% изменчивости радиального прироста. Необходимо отметить, что у быстрорастущих деревьев (с шириной годичного кольца более 2.20 мм) подъем кривой $\delta^{13}\text{C}$ происходит очень быстро, т.е. относительный запас резервных веществ, используемых на построение клеточных структур формирующегося годичного кольца, гораздо меньше, чем у медленно растущих. В ряде предшествующих работ четко показано, что существует практически линейная связь между содержанием $\delta^{13}\text{C}$ и высотой расположения листьев (хвои), при этом нижние листья имеют меньшие значения концентрации $\delta^{13}\text{C}$ вследствие поглощения углекислоты из почвы с пониженной концентрацией $\delta^{13}\text{C}$ и более высоких величин фракционирования изотопа листовой нижней ярусов дерева [3, 4, 9, 21]. Поскольку резервные ассимилянты могут быть только продуктами хвои прошлых лет (и в большей степени хвои предыдущего года), то низкое стартовое содержание $\delta^{13}\text{C}$ в начале роста при формировании первых клеток ранней древесины добавляет доказательств о преимущественном использовании резервов в первой половине роста годичных колец у ели и сосны.

Другая особенность сезонной динамики - различия в содержании $\delta^{13}\text{C}$ в завершающей части годичного кольца - в последних клетках поздней древесины у узких и широких колец. Для узких колец характерен более высокий уровень содержания $\delta^{13}\text{C}$ в последних клетках поздней древесины, чем в широких, в которых уровень на конец сезона практически соответствует уровню на начало сезона. К сожалению, использованное раз-

решение при сканировании для измерений изотопа (0.2 мм) не позволяет однозначно судить об этом как факте, поскольку может быть в самых последних клетках поздней древесины узких годичных колец содержание изотопа достигает уровня, характерного для более широких колец.

Даже ограниченный исследованный материал выявил, что: 1) наблюдаются многолетние вариации содержания $\delta^{13}\text{C}$ в годичных кольцах сосны и ели в данных условиях, которые достаточно синхронны между собой; 2) содержание изотопа в годичных кольцах сосны постоянно (примерно на 1‰) меньше, чем в годичных кольцах ели. Подобные данные приводят и Д. Хемминг с соавт. [10] на основании хронологий по содержанию изотопа $\delta^{13}\text{C}$ в годичных кольцах сосны с одной стороны, дуба и бука - с другой. Ими показано, что содержание $\delta^{13}\text{C}$ в годичных кольцах сосны на столетнем интервале измерений устойчиво ниже (на 2.5‰), чем в годичных кольцах бука и дуба; длительные изменения содержания изотопа не обусловлены климатическими факторами, а по предположению авторов связаны с внутренними особенностями видов, тогда как высокочастотные колебания зависят от температуры второй половины сезона роста [10]. По нашим данным, различия в многолетних вариациях изотопа $\delta^{13}\text{C}$ в годичных кольцах сосны и ели меньше, чем в случае с листопадными видами, и могут определяться также внутренними особенностями, например, морфологией хвои и частотой и анатомией устьиц [11, 13]. Например установлено, что увеличение концентрации углекислоты на 30% в период межледниковья сочеталось с уменьшением плотности устьиц у хвои *Pinus flexilis* на 17% и уменьшением содержания $\delta^{13}\text{C}$ на 1.5‰ [27]. Вероятно, определенный вклад в длительную изменчивость содержания $\delta^{13}\text{C}$ вносит длительная изменчивость в ширине годичных колец (см. результаты в таблице), поскольку даже на коротком интервале (1992-2003 гг.) хронологии по ширине годичных колец показывают положительные корреляции с длительными изменениями $\delta^{13}\text{C}$ ($R = 0.78$, $p < 0.05$ - для сосны и $R = 0.34$, $p < 0.05$ - для ели). Косвенно о существенных различиях в водопотреблении в первой половине сезона роста свидетельствуют и различия в площади люмена ранних трахеид - у ели выше (на 15%), чем у сосны.

То, что сезонная динамика $\delta^{13}\text{C}$ имеет особенности для отдельных календарных лет, дополняет результаты, представленные на рис. 3. Качественное соответствие этой динамики в годичных кольцах ели сезонному ходу температуры показывает, что при совместном использовании резервных ассимилянтов и ассимилянтов текущего года на построение древесины продукция ассимилянтов текущего года коррелирует с ходом температуры, поскольку деревья растут в условиях, практически не лимитированных увлажнением. По-

этому особенность сезонного поведения $\delta^{13}\text{C}$ внутри годовичных колец ели определяется главным образом сезонными изменениями ассимилятов текущего года, динамика которых зависит от температуры (вероятно, через скорость ассимиляции), тогда как резерв представляет более или менее постоянную исходную величину.

Ход температуры, вероятно, отражается и на особенностях сезонной динамики $\delta^{13}\text{C}$ в годовичных кольцах сосны, но не так очевидно, как у ели. Можно предполагать, что причина этого в большем участии резервов и ассимилятов хвои прошлых лет. На справедливость такого предположения указывает наличие "скачка" в содержании $\delta^{13}\text{C}$ между последовательными годовичными кольцами у сосны, причиной которого в отличие от годовичных колец ели может являться большее участие резервов и ассимилятов более старой хвои, имеющих низкое содержание $\delta^{13}\text{C}$. Отсутствие такого "скачка" при переходе от поздней древесины предшествующего годовичного кольца к ранней последующего у ели можно отнести к большему использованию резервных ассимилятов хвои второго (предшествующего) года по сравнению с резервными ассимилятами хвои более старшего возраста. Большее использование резервов сосной может быть причиной и отмеченных различий в длительных изменениях $\delta^{13}\text{C}$ в древесине сосны и ели.

Заключение. Сезонная динамика $\delta^{13}\text{C}$ четко выявляет использование резервных ассимилятов в построении клеточных структур годовичных колец как у сосны, так и у ели. При этом данные по сезонной динамике $\delta^{13}\text{C}$ хорошо соотносятся с данными статистических характеристик древесно-кольцевых хронологий, показывая, что до 50-56% массы годовичного кольца может формироваться за счет резервных ассимилятов при участии хвои прошлых лет. Отмечены особенности в сезонной динамике $\delta^{13}\text{C}$ в годовичных кольцах разной ширины, которые выявляют отличия быстро растущих деревьев. Важным результатом является специфика сезонной динамики анатомической структуры и содержания $\delta^{13}\text{C}$ в годовичных кольцах ели и сосны в разные по климатическим условиям годы, что свидетельствует о возможности извлечения из изотопных кривых информации о внутрисезонных изменениях условий роста деревьев. Это существенно повышает ценность изотопных измерений не только для анализа напряженности физиологических процессов, но и выявления ведущих климатических факторов, определяющих эту напряженность на разных интервалах сезона роста.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ваганов Е.А., Скомаркова М.В., Шульце Э.-Д., Линке П. Влияние климатических факторов на прирост и плотность древесины годовичных колец ели и сосны в горах Северной Италии // Лесоведение. 2007. № 2. С. 37-44.
2. Brugnoli E., Farquhar G.D. Photosynthetic fractionation of carbon isotopes // Advances in Photosynthesis: Physiology and Metabolism / Eds. Leegood R.C. et al. Kluwer: Kluwer Acad. Publ., 2000. V. 9. P. 399-434.
3. Buchmann N., Ehleringer J.R. CO₂ concentration profiles, and carbon and oxygen isotopes in C-3, and C-4 crop canopies // Agr. Forest Meteorology. 1998. V. 89. P. 45-58.
4. Buchmann N., Hinkley T.M., Ehleringer J.R. Carbon isotope dynamics in *Abies amabilis* stands in the Cascades // Can. J. For. Res. 1998. V. 28. P. 808-819.
5. De Silva M.P. ¹³Carbon-isotope decrease in annual-rings of twentieth - century trees. // Zeitschrift fur Naturforschung C (J. BioSciences). V. 34. 1979. P. 644-646.
6. Farquhar G.D., Ehleringer J.R., Hubik K.J. Carbon isotope discrimination and photosynthesis // Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1989. V. 40. P. 503-537.
7. Francey R.J., Farquhar G.D. An explanation of C-13 / C-12 variations in tree rings // Nature. 1982. V. 297. P. 28-31.
8. Freyer H.D., Belacy N. ¹³C/¹²C Records in northern hemispheric trees during the past 500 years - Anthropogenic impact and climatic superpositions // J. Geophys. Res. 1983. V. 88. P. 6844-6852.
9. Helle G., Schleser G.H. Beyond CO₂-fixation by Rubisco - an interpretation of ¹³C/¹²C variations in tree rings from novel intra-seasonal studies on broad-leaf trees // Plant Cell Env. 2004. V. 27. P. 367-380.
10. Hemming D.L., Switsur V.R., Waterhouse J.S., Heaton T.H.E., Carter A.H.C. Climate variation and the stable carbon isotope composition in tree ring cellulose: an intercomparison of *Quercus robur*, *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris* // Tellus. Ser. B. 1998. V. 50. P. 25-33.
11. Hultine K.R., Marshall J.D. A comparison of three methods for determining the stomatal density of pine needles // J. Exp. Bot. 2001. V. 52 (355). P. 369-373.
12. Kagawa A., Naito D., Sugimoto A., Maximov T.C. Effects of spatial and temporal variability in soil moisture on widths and $\delta^{13}\text{C}$ values of eastern Siberian tree rings // J. Geophys. Res. 2003. V. 108. P. 1-8.
13. Kouwenberg L.L.R., McElwain J.C., Kurschner W.M., Wagner F., Beerling D.J., Mayle F.E., Visscher H. Stomatal frequency adjustment of four conifer species to historical changes in atmospheric CO₂ // Amer. J. Bot. 2003. V. 90(4). P. 610-619.
14. Leavitt S.W. Environmental information from ¹³C/¹²C ratios of wood // Geophys. Monographs. 1993. V. 78. P. 325-331.
15. Leavitt S.W. Prospects for reconstruction of seasonal environment from tree-ring $\delta^{13}\text{C}$: baseline findings from the Great Lakes area, USA // Chem. Geology. 2002. V. 191. P. 47-58.
16. Leavitt S.W., Long A. An atmospheric ¹³C/¹²C reconstruction generated through removal of climate effects from tree ring ¹³C/¹²C measurements // Tellus. Ser. B. 1985. V. 35. P. 92-102.
17. McCarroll D., Loader N.J. Stable isotopes in tree rings // Quatern. Sci. Rev. 2004. V. 23. P. 771-801.

18. McNulty S.G., Swank W.T. Wood delta-C-13 as a measure of annual basal area growth and soil-water stress in a pinus-strobus forest // Ecology. 1995. V. 76. P. 1581-1586.
19. Scartazza A., Mata K., Matteucci G., Yakir D., Moscatello S., Brugnoli E. Comparisons of $\delta^{13}\text{C}$ of photosynthetic products and ecosystem respiratory CO_2 and their responses to seasonal climate variability // Oecologia. 2004. V. 140. P. 340-351.
20. Scheidegger Y., Saurer M., Bahn M., Siegwolf R. Linking stable oxygen and carbon isotopes with stomatal conductance and photosynthetic capacity: a conceptual model // Oecologia. 2000. V. 125. P. 350-357.
21. Schleser G.H. $\delta^{13}\text{C}$ pattern in forest trees as an indicator of carbon transfer in trees // Ecology. 1992. V. 73. P. 1922-1925.
22. Schleser G.H., Helle G., Lucke A., Vos H. Isotope signals as climate proxies: the role of transfer functions in the study of terrestrial archives // Quatern Sci. Rev. 1999. V. 18. P. 927-943.
23. 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 Physiology. 2004. V. 24. P. 1193-1201.
24. 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 in tree rings of beech (*Fagus sylvatica*) growing in Germany and Italy // Trees. 2006. V. 20. P. 571-586.
25. Stuiver M., Burk R.L., Quay P.D. C-13 / C-12 Ratios in tree rings and the transfer of biospheric carbon to the atmosphere // J. Geophys. Res. 1984. V. 89. P. 1731-1748.
26. Tang K.L., Feng X.H., Funkhouser G. The delta C-13 of tree rings in full-bark and strip-bark bristlecone pine trees in the White Mountains of California // Glob. Change Biol. 1999. V. 5. P. 33-40.
27. Van de Water P.K., Leavitt S.W., Betancourt J.L. Trends in stomatal density and $^{13}\text{C} / ^{12}\text{C}$ ratio of *Pinus flexilis* needles during last glacial-interglacial cycle // Science. 1994. V. 264 (5156). P. 239-243.
28. Warren C.R., McGrath J.F., Adams M.A. Water availability and carbon isotope discrimination in conifers // Oecologia. 2001. V. 127. P. 476-486.
29. Wilson A.T., Grinstead W.A. $^{12}\text{C} / ^{13}\text{C}$ in cellulose and lignin as paleothermometers // Nature. 1977. V. 265. P. 133-135.

Variability of the Structure and Isotope Composition of Tree Rings in *Pinus cembra* and *Picea abies* in the Mountains of Northern Italy

E. A. Vaganov, M. V. Skomarkova, E.-D. Schulze, P. Linke

The variability of the width, anatomical structure, and $\delta^{13}\text{C}$ dynamics in *Pinus cembra* Pall and *Picea abies* (L.) Karst, tree rings (5 wood cores from 5 spruce and pine trees) were studied in northern Italy. The influence of climatic conditions on these parameters of tree rings in spruce and pine was also analyzed. The $\delta^{13}\text{C}$ was determined for 10 samples and analyzed using the Laser-Ablation-Combustion-GC-IRMS device. The seasonal dynamics of $\delta^{13}\text{C}$ indicated the reallocation and storage processes in both pine and spruce trees. The results on the seasonal dynamics of $\delta^{13}\text{C}$ well agree with the statistical characteristics of tree ring chronologies. About 50-56% of tree ring mass was formed by reserve photosynthates, and the needles of the previous years contribute greatly into this process. The comparison of seasonal changes in the anatomical parameters of tree rings (tracheid lumen area as an indicator of seasonal changes in water supply and transpiration rate) and the isotope composition revealed that increasing seasonal growth rates changed the distribution of $\delta^{13}\text{C}$ in different years. New potentialities of using isotope curves for the characterization of the seasonal changes in the conditions of tree growth are discussed. The isotope measurements may be valuable for the analysis of physiological processes and distinguishing of the leading climatic parameters that determine these processes at different stages of growth.