


ФАНО России

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт мониторинга климатических и экологических систем
Сибирского отделения Российской академии наук

ДОПУСТИТЬ К ПРЕДСТАВЛЕНИЮ ГЭК
Руководитель основной образовательной
программы, д.г.н, профессор


А.В. Поздняков
« 15 » 09 2017 г.

НАУЧНЫЙ ДОКЛАД

об основных результатах подготовленной научно-квалификационной работы
(диссертации)

**ВЛИЯНИЕ УСИЛЕНИЯ СОЛНЕЧНОЙ УФ-В РАДИАЦИИ НА ФОРМИРОВАНИЕ
ОЧАГОВ ДЕГРАДАЦИИ ХВОЙНЫХ ЛЕСОВ В ГОРНЫХ РАЙОНАХ ЮЖНОЙ
СИБИРИ**

по направлению подготовки высшего образования – подготовки кадров высшей
квалификации по программам аспирантуры
05.06.01 – Науки о земле

Короткова Екатерина Михайловна

Научный руководитель
член-корр. РАН, д.ф.-м.н., профессор


В.В. Зуев
« 15 » 09 2017 г.

Автор работы
аспирант


Е.М. Короткова

Томск-2017

Оглавление

ВВЕДЕНИЕ	5
ГЛАВА 1. ПРОБЛЕМА УСЫХАНИЯ ХВОЙНЫХ ЛЕСНЫХ МАССИВОВ	10
1.1 Усыхание хвойного леса на рубеже XX-XXI веков как планетарный феномен	10
1.2 Бореальные леса как элемент глобального углеродного цикла	15
1.3 УФ-В радиация как фактор ослабления хвойных древостоев	18
1.3.1 Биологическая активность УФ-В радиации	18
1.3.2 Воздействие УФ-В радиации на хвойные растения	21
1.4 Усиление УФ-В радиации в результате вулканогенного возмущения озоносферы	24
ГЛАВА 2. ИССЛЕДОВАНИЕ СВЯЗИ УФ-В РАДИАЦИИ И ОБЩЕГО СОДЕРЖАНИЯ ОЗОНА В ЗОНЕ ПРОИЗРАСТАНИЯ БОРЕАЛЬНЫХ ЛЕСОВ .	29
2.1 Атмосферный озон и УФ-В радиация	29
2.2 Сравнительный анализ рядов наблюдений ОСО и УФР над Томском	31
2.2.1 Исследование рядов наблюдений ОСО и УФР по данным различных приборов	31
2.2.2 Корреляционный анализ рядов наблюдений ОСО и УФР	33
2.3 Сравнительный анализ рядов наблюдений ОСО и УФР на станциях бореальной зоны	35
2.3.1 Многолетние нормы ОСО, УФ-В радиации и облачности	35
2.3.2 Корреляционный анализ рядов ОСО и УФР	40
2.3.3 Оценка коэффициентов радиационного усиления	43
Выводы по главе	46

ГЛАВА 3. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ОТКЛИКА ЕЛИ СИБИРСКОЙ (<i>PICEA OBOVATA</i> LEDEB.) НА ВОЗДЕЙСТВИЕ ПОВЫШЕННЫХ ДОЗ УФ-В РАДИАЦИИ	47
3.1 Обзор имеющихся экспериментальных данных	47
3.1.1 Фотосинтез, содержание хлорофилла, окислительный стресс	48
3.1.2 Покровные ткани и УФ-В-абсорбирующие соединения	51
3.2 Описание и методика проведения эксперимента	53
3.2.1 Расчет дозы УФ-В облучения	57
3.3 Результаты эксперимента	60
3.3.2 Оводненность хвои, водный режим почвы, метеопараметры	60
3.3.3 Фотосинтез и транспирация	62
3.3.4 Анатомия хвои	64
3.4 Анализ результатов эксперимента	66
Выводы по главе	70
ГЛАВА 4. РОЛЬ ИСТОЩЕНИЯ ОЗОНОВОГО СЛОЯ В МАССОВОМ УСЫХАНИИ ХВОЙНЫХ ЛЕСОВ ГОРНЫХ РАЙОНОВ ЮЖНОЙ СИБИРИ С 1990-Х ГОДОВ	71
4.1 Физико-географическая и климатическая характеристика района исследований	71
4.2 Факторы массовых усыханий хвойных древостоев в Южно-Сибирском регионе	74
4.2.1 Антропогенное воздействие	75
4.2.2 Климатические изменения	77
4.2.3 УФ-В радиация	80
4.3 Анализ поведения озоносферы над Южно-сибирским регионом	81
4.3.1 Анализ среднерегиональных показателей	81

4.3.2 Анализ регионального распределения ОСО	85
Выводы по главе.....	91
ВЫВОДЫ	92
Список использованных источников	94

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Важная роль в регуляции глобального углеродного баланса отводится лесным экосистемам. Являясь самым крупным биомом суши, экосистема бореальных лесов концентрирует в себе 550 Гт углерода, что составляет более 30% его запасов во всех наземных экосистемах (Boreal Forest Website, 2017; IPCC, 2007). В поясе произрастания бореальных лесов основной сток углекислого газа из атмосферы осуществляется в результате фотосинтетических процессов хвойных растений (Ваганов и др., 2005).

С конца XX века в лесах бореальной зоны отмечается снижение фотосинтетической активности, деградация и гибель хвойных древостоев (Бажина, 2010; Allen et al., 2010; Goetz et. al., 2005). В частности массовое очаговое усыхание темнохвойных лесов с середины 1990-х годов наблюдается в горных регионах Южной Сибири (Кузнецкий Алатау, Западный и Восточный Саяны, Хамар-Дабан) (Воронин и др., 2013; Бажина и др, 2010; Kharuk et al., 2013, Павлов, 2015). Причиной непосредственной гибели деревьев на данной территории считается развитие корневых патогенов, некрозов и бактериальных болезней на фоне снижения их устойчивости (Павлов, 2015; Воронин и др., 2013). В качестве факторов, снижающих устойчивость древостоев, зачастую рассматриваются антропогенное загрязнение и изменение климатических условий произрастания. Однако, количество антропогенных выбросов в атмосферу в 1990-е годы в связи с отрицательной динамикой экономической ситуации в РФ снизилось почти на 50% (Национальный доклад РФ о кадастре..., 2017). Тренды климатических параметров в регионах с усыханием леса в последние десятилетия показывают повышение среднегодовых температур воздуха и частично количества осадков (Ипполитов, 2008), что создает благоприятные условия для произрастания темнохвойных видов деревьев. В таком случае масштабным фактором, вызвавшим ослабление хвойных древостоев в 1990-х годах, могло стать усиление солнечной УФ-В радиации в результате истощения озонового слоя после извержения тропического вулкана Пинатубо (Филиппины, 1991 г.).

Известно, что повышенные дозы радиации УФ-В диапазона вызывают у растений многочисленные прямые и косвенные реакции, включая ухудшение метаболизма, фотосинтеза и транспирации, роста, морфогенеза и других процессов (Кузнецов и др., 2005). В случае хвойных растений, негативные последствия, вызванные воздействием УФ-В радиации, могут накапливаться в зеленой массе и проявляться в течение последующих лет (Šprtova et al., 1999). Подавляющее влияние УФ-В радиации на фотосинтез хвойных древостоев в период истощений озонового слоя подтверждается высокой отрицательной корреляцией между концентрацией углекислого газа и общим содержанием озона (ОСО) в атмосфере над лесами Сибири (Зуев и др., 2005). Несмотря на это вопрос связи наблюдающихся усыханий лесов бореальной зоны и усиления УФ-В радиации в последние десятилетия слабо отражен в научной литературе. Учитывая вышесказанное, оценка влияния усиления солнечной радиации УФ-В диапазона на формирование очагов деградации хвойных деревьев в горных районах Южной Сибири является важной и актуальной задачей современной геоэкологии.

Объект исследования: хвойные деревья, озоновый слой, УФ-В радиация.

Предмет исследования: долговременное влияние усиления солнечной УФ-В радиации на формирование очагов деградации хвойных лесов в горных районах Южной Сибири.

Цель и задачи исследований. Целью работы является оценка влияния усиления солнечной радиации УФ-В диапазона на формирование очагов деградации хвойных лесов в горных районах Южной Сибири.

Основные задачи:

1. Установить зависимость усиления потока УФ-В радиации от степени истощения озонового слоя в среднеширотном поясе бореальной зоны;
2. Оценить отклик функционального состояния хвойных древостоев на примере саженцев ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) на долговременное воздействие повышенных доз УФ-В радиации;

3. Выявить связь пространственного совпадения очагов деградации хвойного леса на территории гор Южной Сибири с зонами максимального истощения озонового слоя.

Научная новизна работы.

- Впервые определены значения коэффициентов радиационного усиления УФ-В радиации в среднеширотном поясе бореальной зоны за полный и вегетационный периоды;
- Впервые экспериментально показано проявление накопления негативных изменений в интенсивности фотосинтеза и транспирации однолетней и двухлетней хвои ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) при долговременном облучении повышенными дозами УФ-В радиации;
- Впервые показано, что очаги усыхания хвойного леса в горах Южной Сибири находятся в зоне многолетнего дефицита ОСО и испытывают на себе отрицательное влияние повышенных доз УФ-В радиации.

Теоретическая и практическая значимость. Результаты работы:

- Расширяют представления о причинах современного усыхания хвойных лесов бореальной зоны;
- Дают возможность оценки превышения потоков биологически активной УФ-В радиации при истощениях озонового слоя;
- Могут использоваться для анализа биосферных процессов, прогноза состояния хвойной растительности и потоков углерода в бореальной зоне.

Исходные данные и методы исследования. В работе использовались общедоступные данные реанализа метеопараметров ERA Interim, полей озона TEMIS (Tropospheric Emission Monitoring Internet Service), всемирной наблюдательной сети за озоном и УФ радиацией WOUDC (World Ozone and Ultraviolet Radiation Data Centre), российской озонметрической сети, геофизической обсерватории ИМКЭС СО РАН, наблюдательной сети Росгидромета. При решении поставленных задач использовались методы экспериментальных исследований и численного анализа. Обработка данных и анализ временных рядов проводились в пакетах MS Excel, Origin, Surfer.

Положения, выносимые на защиту.

1. Полученные значения коэффициентов радиационного усиления позволяют определять изменения потока УФ-В радиации в средних широтах бореальной зоны при отсутствии радиометрических наблюдений по данным измерений ОСО в полный и вегетационный период.
2. Двухлетнее воздействие доз УФ-В радиации, соответствующих 20%-ному дефициту ОСО, на саженцы ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) вызывает угнетение фотосинтеза и транспирации на 38,8% и 53,5% соответственно. При этом негативные изменения фотосинтеза и транспирации проявляются не только для хвои текущего, но и последующего поколения.
3. Формирование очагов усыхания хвойного леса на территории гор Южной Сибири с середины 1990-х годов происходило под воздействием усиления УФ-В радиации в пределах зоны максимального дефицита ОСО. Снижение ОСО в отдельные месяцы достигало 12%, что соответствует увеличению уровня приземной УФ-В радиации диапазона 300-310 нм на 36-72%.

Достоверность результатов диссертационной работы определяется статистической обеспеченностью исследуемых временных рядов, использованием апробированных статистических методов обработки данных.

Апробация работы. Основные положения и результаты исследований доложены на конференциях молодых ученых ИМКЭС СО РАН (Томск, 2015, 2016), 19-й международной школе-конференции молодых ученых «Состав атмосферы. Атмосферное электричество. Климатические процессы» (Туапсе, 2015), XXI международном симпозиуме «Оптика атмосферы и океана. Физика атмосферы» (Томск, 2015), XXII рабочей группе «Аэрозоли Сибири» (Томск, 2015), VI Всероссийской конференции молодых ученых «Материаловедение, технологии и экология в третьем тысячелетии» (Томск, 2016), IV Всероссийской конференции молодых ученых (с международным участием) «Биоразнообразие: глобальные и региональные процессы» (Улан-Удэ, 2016), Международной конференции и школе молодых ученых по измерениям, моделированию и

информационным системам для изучения окружающей среды: «ENVIROMIS-2016» (Томск, 2016), XXIII рабочей группе «Аэрозоли Сибири» (Томск, 2016).

Личное участие автора. Автором проведен анализ литературных источников, осуществлен поиск и проведена обработка данных спутниковых и наземных наблюдений, организованы экспериментальные наблюдения и выполнены основные расчеты; совместно с соавторами статей, лежащих в основе диссертации, произведен анализ полученных результатов.

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 9 работ, из них 3 публикации в изданиях, рекомендованных ВАК, 6 – материалы конференций.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 4 глав, выводов и списка использованной литературы. Текст работы изложен на 113 страницах, иллюстрирован 11 таблицами и 38 рисунками. Список использованной литературы содержит 163 источника, из которых 85 работ на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает благодарность к.ф.-м.н. В.В. Герасимову и к.ф.-м.н. Е.С. Савельевой за поддержку и конструктивные замечания, к.ф.-м.н. С.Л. Бондаренко за оригинальные идеи и полезную информацию, В.Л. Правдину и Ю.В. Зуеву за консультации и организацию приборного обеспечения в части экспериментальной работы, к.ф.-м.н. В.А. Павлинскому за помощь в проведении эксперимента и автоматизацию работы с данными, к.б.н. О.Г. Бендер за консультации в области физиологии растений и совместную экспериментальную работу. Особую благодарность за постоянную поддержку, ценные советы, рекомендации и доброжелательное отношение, а также за значительный вклад в создание данной работы автор выражает к.ф.-м.н. Н.Е. Зуевой и научному руководителю члену-корреспонденту РАН, д.ф.-м.н., профессору В.В. Зуеву.

ГЛАВА 1. ПРОБЛЕМА УСЫХАНИЯ ХВОЙНЫХ ЛЕСНЫХ МАССИВОВ

1.1 Усыхание хвойного леса на рубеже XX-XXI веков как планетарный феномен

Лесные экосистемы занимают около 30 % поверхности суши (Bonan, 2008), из них третья часть или 16.6 млн. км² является бореальными (Boreal Forest Website, 2017). Бореальные леса (рис. 1.1) произрастают к югу от Северного полярного круга в суровых климатических условиях, для которых характерны длинные холодные зимы и значительная амплитуда температур воздуха в течение года; считается, что границы пояса бореальных лесов проходят по июльским изотермам +13°C и +18°C (Страхов и др., 2001). Обширные пространства бореальные леса занимают в России, Канаде и Северной Европе. Российская тайга, располагающаяся на площади около 12 млн. км², является одним из крупнейших биомов в мире (Boreal Forest Website, 2017), при этом около 42 % всех бореальных лесов планеты расположено в Сибири (Соколов, 1997). Несмотря на то, что породный состав бореальных лесов включает значительное количество лиственных пород, преобладающими лесными породами в бореальной зоне, как Евразии, так и Северной Америки являются хвойные (Крюссман, 1986).

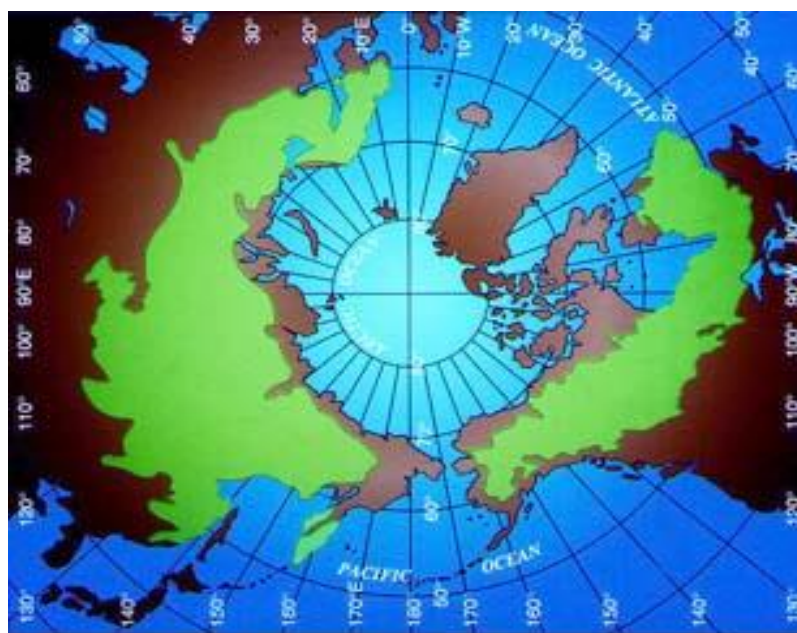


Рисунок 1.1. Ареал распространения бореальных лесов (Hare et al., 1972)

Бореальные леса имеют существенное экологическое и социально-экономическое значение, а также аккумулируют значительную часть мирового запаса углерода (Павлов, 2003), однако отмечается, что в настоящее время леса планеты становятся более уязвимыми к всевозможным негативным природным воздействиям. Усыхание лесов (рис. 1.2), спровоцированное изменяющимися климатическими условиями, в последние десятилетия регистрируется во многих регионах (Allen et al., 2010; Kurz et al., 2008; Van Mantgem et al., 2009). Ожидается, что изменения в режиме температуры и осадков, массовое распространение насекомых-вредителей и патогенов, а также экстремальные климатические явления, приведут к увеличению случаев масштабной гибели лесов в будущем (Allen et al., 2010; Adams et al., 2009, Hicke et al., 2012).



Рисунок 1.2. Усыхающий хвойный лес в Красноярском крае

Явление деградации хвойных лесов Северного полушария известно с XIX века, однако, к настоящему моменту оно приобрело повсеместный и перманентный характер (Жигунов, 2007). Процесс деградации в основном характеризуется массовым очаговым усыханием лесных массивов в разных

точках Земного шара. Очаги усыхания сильно варьируются по площади и могут охватывать довольно обширные пространства – от нескольких до сотен гектар. Подобные процессы отмечаются в горных и равнинных областях России, Канады и Северной Европы. При этом, причины данного явления остаются не до конца проясненными, и единой точки зрения на проблему в научном сообществе не существует (Павлов и др., 2009). В качестве возможных причин усыхания рассматриваются изменения климата, неблагоприятные условия произрастания (химический состав почв, их заболоченность и пр.), возрастной состав древостоя, повреждение насекомыми, грибными болезнями, вирусами, бактериями, антропогенное загрязнение среды (различные эмиссии, повышенная кислотность атмосферных осадков) и всевозможные их комбинации (Бажина, 2010).

Увеличение площадей усыхания хвойных лесов с конца XX века получило массовое распространение по всей бореальной зоне. В восточной Европе рост площадей насаждений, пораженных корневой губкой, стволовыми вредителями, гнилями и опенком с конца 1990-х годов отмечается в Польше, Венгрии и Словакии (Sierota, 1998; Koltay, 1998; Leontovyc̆ et al., 2006). Усыхание древостоев, связывающееся с изменением климата, наблюдается на территории Итальянских, Австрийских и Швейцарских Альп (Bigler et al., 2006; Vacchiano et al., 2012; Schuster et al., 2013; Lévesque, 2013), в Литве, Латвии (Архипова, 2013; Василяускас, 2013), Норвегии (Solberg, 2004), Украине (Усцкий, 2013) и Беларуси (Сазонов и др., 2013; Сарнацкий, 2012; Kharuk et al., 2015).

Усыхание хвойных лесов в Северной Америке также распространено на огромных территориях. С 1997-го года расширение ареалов обитания насекомых-вредителей привело к гибели значительного количества хвойных деревьев на территории Аляски и Канады (Raffa et al., 2008; Bentz et al., 2009). К середине 2000-х годов усыханием оказалось охвачено более 1 млн. га хвойного леса на Аляске (Berg et al., 2006), более 10 млн. га сосновых лесов в Британской Колумбии, Саскачеване и Альберте (Kurz et al., 2008; Hogg et al., 2008).

Масштабное усыхание ельников с 1997-го года отмечается на севере европейской части России (Жигунов, 2007; Сурина, 2011, 2012). На территории

Архангельской области площади, охваченные усыханием, к 2011-му году по оценкам лесопатологов достигли до 7,5 млн. га (Маслова и др., 2011). Рассеянные очаги усыхания ели встречаются также на территориях Ленинградской, Новгородской, Псковской, Вологодской областей, в Карелии (Жигунов, 2007).

Деградация хвойных лесов, вызванная засухой, перестойностью, поражением гнилями и грибными болезнями, отмечается на Дальнем Востоке на территории хребта Сихотэ-Алинь, (Власенко, 2005; Манько и др., 1995, 1998, 2001). Гибель лесов в конце 1990-х–начале 2000-х годов в результате деятельности стволовых вредителей отмечается в Якутии (Аверенский, 2011) и Томской области (Кривец и др., 2011). В районе озера Байкал (Воинков и др., 2011; Калихман, 2011), на территории Кузнецкого Алатау (Бажина и др., 2013), Западного и Восточного Саянов (Бажина, 2010; Павлов, 2009, 2015) также наблюдаются массовые очаги усыхания.

Только в 2015 году на территории России погибло 328,1 тыс. га лесных насаждений. Большая часть погибших насаждений – 46% – расположена в Сибирском федеральном округе, на долю Дальневосточного, Северо-Западного и Центрального федеральных округов приходится 18%, 13% и 10% погибших древостоев соответственно. Доля гибели хвойных лесных насаждений при этом составляет порядка 80% от общего числа погибших древостоев (МППриЭ РФ, 2016).

Динамика гибели лесов имеет определенную цикличность, связанную с 11-тилетними циклами солнечной активности (Козин, 2013; Российский центр защиты леса, 2015) и периодичностью влияния на леса комплекса отрицательных факторов, однако, не смотря на это, рост площадей усохших насаждений имеет стабильный характер (Жигунов, 2007). Так, по данным ФБУ «Российский центр защиты леса» площадь ежегодного усыхания лесных насаждений в России в 1986-1995 гг. в среднем составляла 279 тыс. га, а в 1996-2008 гг. увеличилась более чем на 30% и составила 421 тыс. га. Как показано на рис. 1.3, площадь погибших насаждений с 1989 по 2014 г. в среднем имеет тенденцию к увеличению, при этом

до 1996-го года она не проявляется, а в периоды 1997-2005 гг. и 2006-2014 гг. имеет выраженный положительный характер.

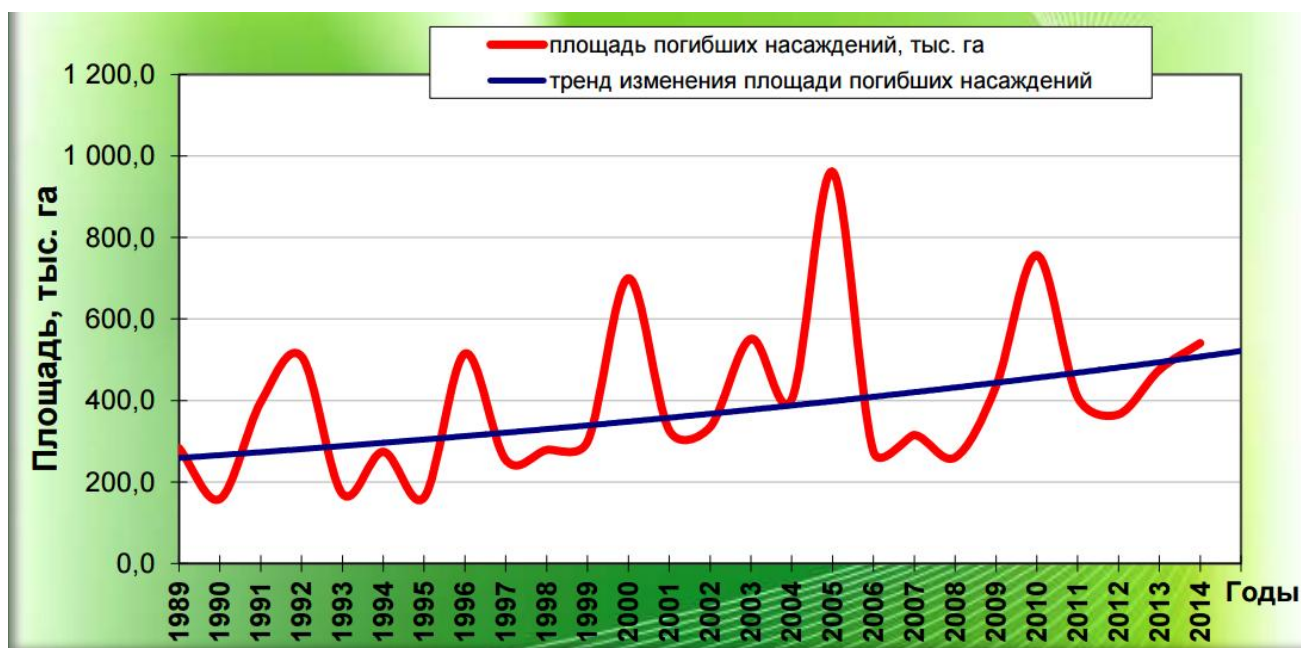


Рисунок 1.3. Гибель лесных насаждений российской Федерации за 1989-2014 гг. (Российский центр защиты леса, 2015)

Глобальная динамика температуры и количества атмосферных осадков в поясе произрастания бореальных лесов в теплый период года показывает, что наряду с ростом температуры повышается и количество осадков. Это указывает на то, что климат бореальной зоны в целом не становится более засушливым в последние десятилетия. Тем не менее, более мягкий климат способствует расширению ареалов насекомых-вредителей и создает благоприятные условия для развития корневых патогенов (Ясюкевич и др., 2010; Павлов, 2015). Насекомые и патогенные организмы, как правило, не способны самостоятельно вызывать гибель растения и являются лишь ослабляющими агентами. Однако, если растение уже ослаблено в результате воздействия других экосистемных стрессоров, заселение его паразитами может привести к гибели (Черпаков, 2011).

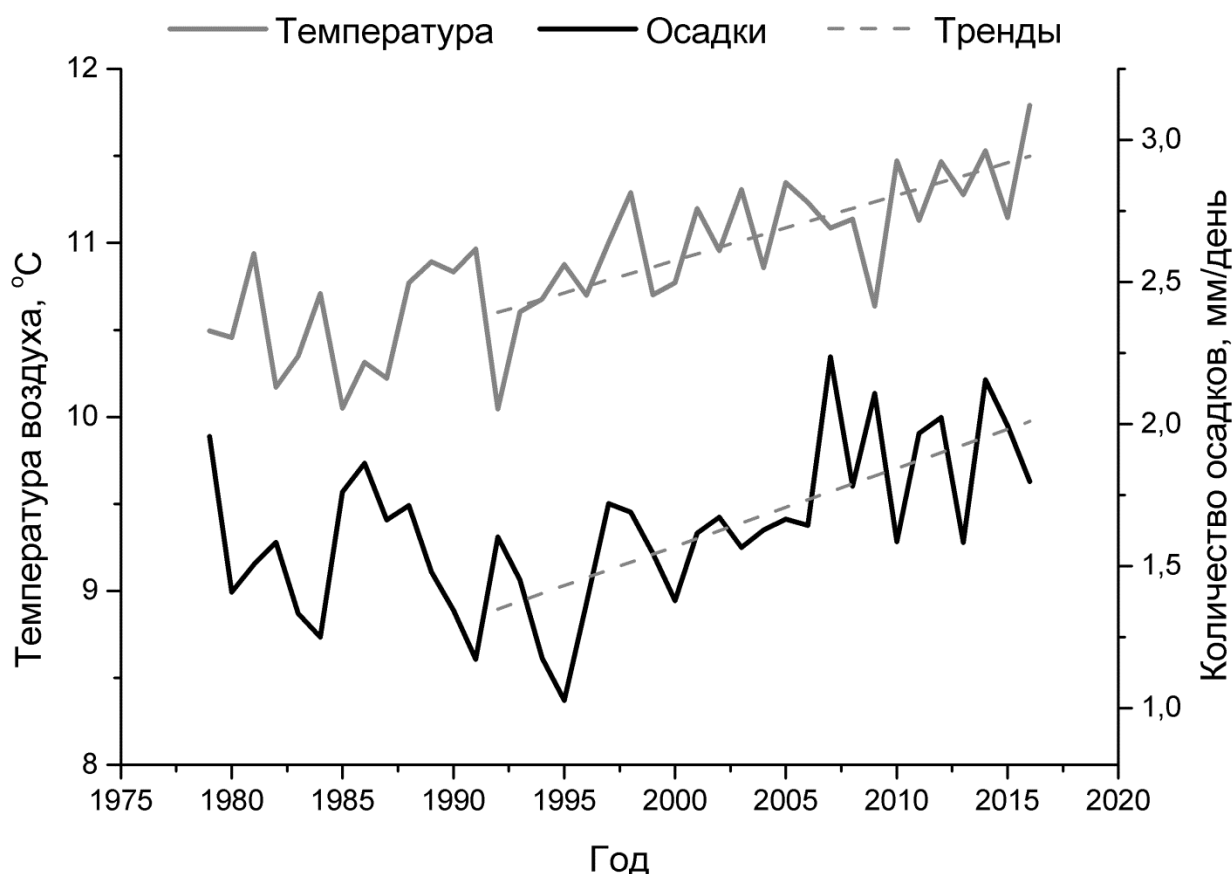


Рисунок 1.4. Динамика температуры и осадков в теплый сезон (май-август) в широтном поясе бореальных лесов (50-65°с.ш.) (по данным ERA Interim)

1.2 Бореальные леса как элемент глобального углеродного цикла

Углеродный цикл оказывает значительное влияние на функционирование и регуляцию жизни на Земле, а также играет ключевую роль в формировании климата, контролируя концентрацию углекислого газа в атмосфере. Углекислый газ вносит существенный вклад в парниковый эффект, а его устойчивое количество в атмосфере определяет стабильные средние температуры в глобальном масштабе. Однако, за последнее столетие концентрация CO_2 в атмосфере увеличилась примерно на 30% относительно ее естественного фонового уровня, и по прогнозам в ближайшем будущем рост будет только усиливаться (University of New Hampshire: Globe Carbon Cycle, 2017). Считается, что проблема глобального изменения климата и повышения температур

поверхности суши и океана связана с усилением парникового эффекта за счет увеличения концентраций углекислого газа в атмосфере.

Основные потоки углерода протекают через мировой океан и наземные экосистемы и в естественных условиях являются сбалансированными. Однако в результате интенсивной антропогенной деятельности – сжигания ископаемого топлива, рубок и сведения лесов – поступления CO_2 в атмосферу увеличиваются, и баланс между поглощением и выделением углекислого газа нарушается (рис. 1.5). Таким образом, в атмосфере происходит накопление CO_2 , которое не может быть скомпенсировано за счет его естественного стока. Около половины антропогенных выбросов углекислого газа поглощается океаном и наземными экосистемами (Schimel et al., 1995), однако, поглощающая способность экосистем зависит от климатических условий (Sarmiento et al., 1998; Cao et al., 1998). Прогнозируется, что дальнейшее увеличение концентрации углекислого газа в атмосфере способно привести к значительным изменениям климата (Houghton et al., 1996), в результате которых океан и наземные экосистемы могут из стоков углерода превратиться в его источники (Cox et al., 2000).

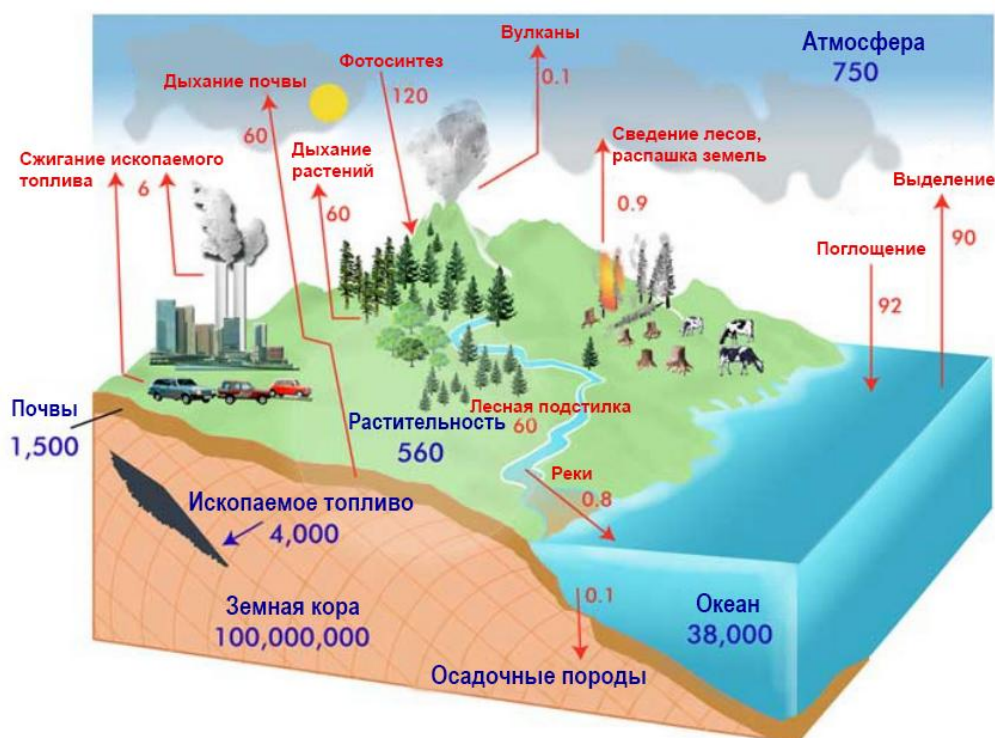


Рисунок 1.5. Глобальный углеродный цикл (University of New Hampshire: Globe Carbon Cycle, 2017)

Растительные экосистемы в условиях постоянного поступления дополнительного CO_2 в атмосферу имеют особо важное значение, поскольку они способны ассимилировать углерод из атмосферы в результате процесса фотосинтеза для производства собственных органических веществ. Значительная часть углерода депонируется растительной биомассой, откладывается в запас или служит для построения клеточных структур (Зуев, 2008). Количество углерода, депонированного в экосистеме бореальных лесов, больше, чем в любых других наземных экосистемах; «с учетом площади бореальные леса депонируют в 2 раза больше углерода, чем тропические» (Олссон, 2012). Согласно оценкам МГЭИК в почве и растительности бореальных лесов сконцентрировано 550 Гт углерода, что составляет более 30% его запаса во всех наземных экосистемах (IPCC, 2007).

Экосистемные и климатические изменения могут приводить к нарушению механизмов функционирования хвойных древостоев и тем самым оказывать негативное влияние на углеродный баланс бореальной зоны. Так, например, снижение фотосинтеза древостоев приводит к недопоглощению CO_2 из атмосферы, а их гибель – к дополнительной эмиссии. По некоторым оценкам усыхающее 100-170-летнее темнохвойное насаждение в ближайшие 30 лет может выделить в атмосферу до 100 т/га углерода (Таранков и др., 2006). Таким образом, еградация хвойных древостоев в результате пожаров, засух, болезней, массового размножения насекомых вредителей и воздействия ряда других экосистемных стрессоров способна привести к дополнительному накоплению углекислого газа в атмосфере Земли, что, безусловно, будет сказываться на интенсивности потепления (Олссон, 2013), а поскольку важнейшим экологическим фактором, определяющим существование бореальных лесов, является климат, потепление может привести к значительному изменению структуры и целостности всей экосистемы.

В поясе произрастания бореальных лесов основной сток углекислого газа из атмосферы осуществляется в результате фотосинтетических процессов хвойных растений в теплый период года (Ваганов и др., 2005). По результатам исследований Зуева и др. (2005) приземная концентрация углекислого газа в

атмосфере над таежными лесами Южной Сибири в значительной степени определяется общим содержанием озона (ОСО). Соответствие низких уровней ОСО высоким концентрациям CO_2 (рис. 1.6а) и высокая отрицательная корреляция между индексами ОСО и CO_2 (рис. 1.6б) указывают на снижение фотосинтетической активности хвойных древостоев в периоды истощений озонового слоя. Это объясняется физиологическим откликом растений на повышение уровня приземной УФ-В радиации, основным модулятором которой в средних и высоких широтах является озоновый слой. В результате повышения уровня УФ-В радиации снижается интенсивность фотосинтеза хвойных растений и усиливается интенсивность дыхания. Совокупность этих процессов вызывает увеличение концентрации CO_2 в атмосфере над лесами (Зуев и др., 2005).

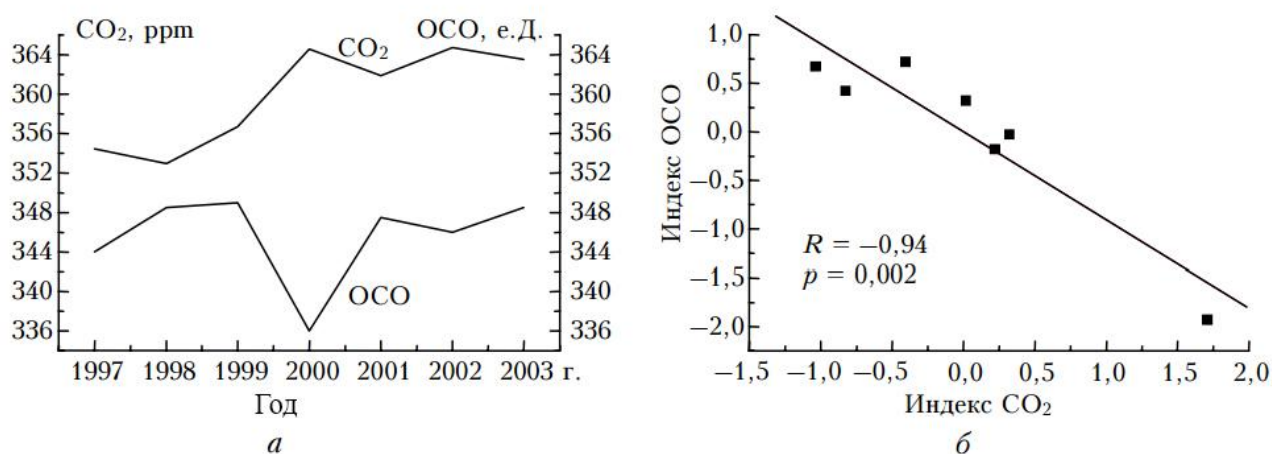


Рисунок 1.6. а) Динамика усредненных за июнь-июль значений CO_2 и ОСО на высоте 1,5 км; б) корреляция индексов ОСО и CO_2 на высоте 1,5 км (Зуев и др., 2005)

1.3 УФ-В радиация как фактор ослабления хвойных древостоев

1.3.1 Биологическая активность УФ-В радиации

В последние десятилетия в связи с наблюдающимся во многих точках планеты истощением атмосферного озонового слоя актуальна проблема влияния на живые организмы биологически активной ультрафиолетовой солнечной радиации. Установлено, что максимальный биологический отклик растений на

воздействие ультрафиолета проявляется в УФ-В области спектра (диапазон длин волн 280-320 нм). Количество приходящей к поверхности Земли радиации в этом диапазоне длин волн незначительно по сравнению с количеством более длинноволновой радиации (рис. 1.7), однако, подобное излучение может оказывать более существенное воздействие на живые организмы. Биологическая активность УФ-В радиации объясняется тем, что из всей области оптического диапазона солнечной радиации, достигающей поверхности Земли, она имеет наиболее высокую энергию кванта. «Захват высокоэнергетичного кванта молекулой может привести к ее возбуждению вплоть до ионизации и диссоциации» (Зуев, 2008; Кошелев и др., 2004).

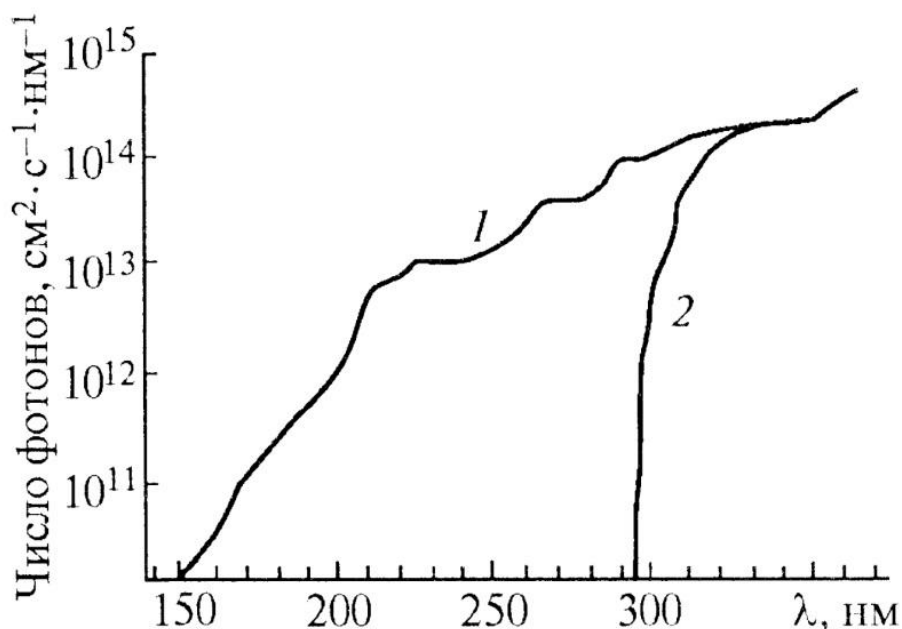


Рисунок 1.7. Приток фотонов на верхней границе атмосферы (1) и у поверхности Земли (2) (Enhalt, 1994)

Растительные и животные белки и нуклеиновые кислоты, а в частности, основные генетические структуры клетки – ДНК и РНК – являются наиболее уязвимыми элементами, подверженными воздействию УФ-В радиации, поскольку спектр их поглощения захватывает УФ-В диапазон длин волн. При поглощении клеточными белками фотонов УФ-В диапазона отмечаются их структурные повреждения, что вызывает нарушения метаболических и физиологических

процессов. Результатом фотохимических повреждений нуклеиновых кислот могут являться разнообразные мутации, а также всевозможные физиологические изменения клеток и организмов, вплоть до их гибели (Конев и др., 1974). Проникновение УФ-В радиации в ткани растений непосредственно влияет на работу фотосинтетического аппарата (ФСА), оказывая негативное воздействие на основные протеины фотосистемы и приводя, таким образом, к его полной инактивации (Биоиндикация стратосферного озона, 2006).

Увеличение уровня приземной УФ-В радиации так же может спровоцировать дополнительную генерацию тропосферного озона в циклах окисления выделяемых растениями в вегетационный период веществ – терпенов и терпеноидов. Проникая через устьица листьев и хвои, озон растворяется в тонком слое воды, окружающем клеточные стенки, образуя при этом свободные радикалы, которые поступают в межклеточное пространство и начинают активно вступать в химические реакции, направленные на деградацию ФСА. Озон так же, как и УФ-В радиация вызывает окислительный стресс у растений, уменьшение ассимиляции углерода влияет на интенсивность дыхания и приводит к изменению метаболизма клеток (Зуев и др., 2007; Chappelka et al., 1998; Samuelson et al., 2001).

Спектр биологически активного действия (рис. 1.8) представляет собой наиболее деструктивный для биомолекул диапазон длин волн, зависящий от чувствительности биологического объекта $B(\lambda)$ к радиационному воздействию и уровню мгновенного спектрального излучения $F(\lambda)$. Спектр биологически активного действия представляет из себя произведение функций $B(\lambda)$ и $F(\lambda)$ (Зуева, 2008; Madronich et al., 1997).

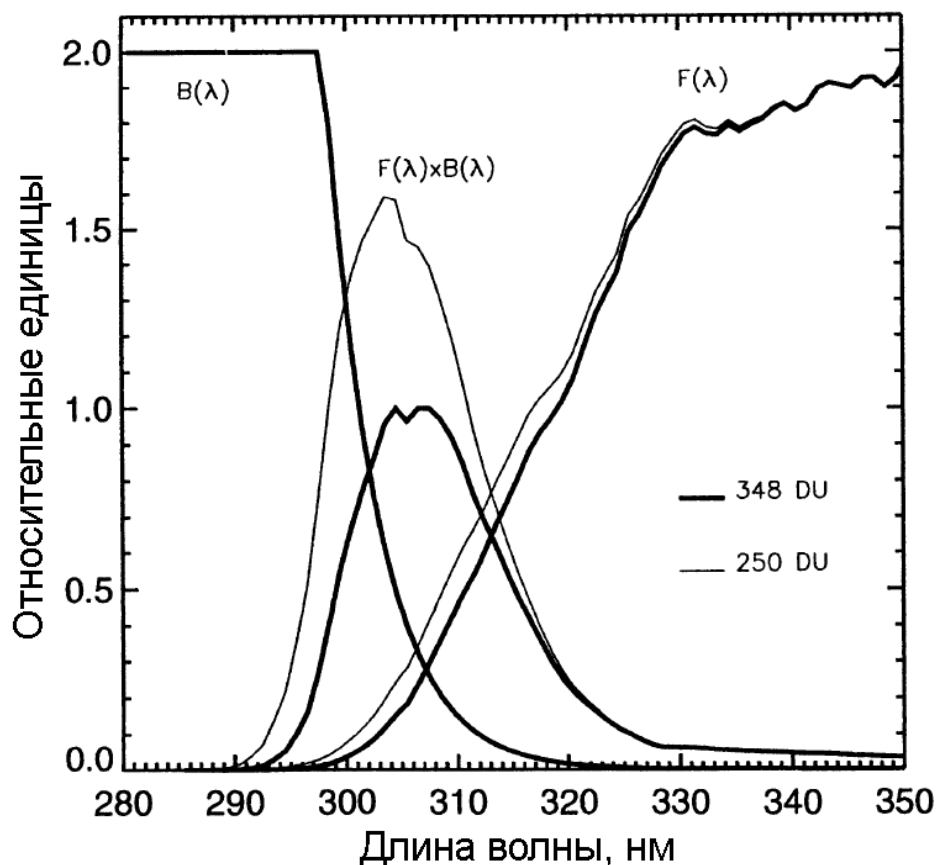


Рисунок 1.8. Спектр биологически активного действия (Madronich et al., 1997)

Для большинства живых организмов на Земле наиболее деструктивным является диапазон длин волн в пределах 300-310 нм. Это связано с тем, что количество фотонов более коротковолнового диапазона, обладающих большей энергией, в тропосфере ничтожно мало в результате поглощения атмосферным кислородом и озоном, а энергии фотонов более длинноволновой части УФ-В диапазона не могут вызвать серьезных повреждений биологических молекул (Зуева, 2008).

1.3.2 Воздействие УФ-В радиации на хвойные растения

Высшие растения отвечают на повышение интенсивности УФ-В радиации уменьшением площади листовой поверхности, нарушением корреляции между ростом надземных и подземных органов, появлением некрозов на листьях,

снижением сухой и сырой масс, угнетением развития генеративных органов. Отмечаются нарушения в работе ФСА, причиной чего являются снижение активности фотосинтетических ферментов, содержания каротиноидов и хлорофилла, а также изменение структуры хлоропластов и устьичной проводимости для углекислого газа и водяного пара. (Кузнецов и др., 2005)

Под воздействием УФ-В радиации растения активируют адаптивные и регуляторные механизмы, такие как снижение транспирации, синтез защитных пигментов (флавоноиды, фенилпропаноиды, антоцианы), витаминов, полиаминов и кутикулярных восков (Стржижовский и др., 1991). УФ-В радиация стимулирует рост толщины эпидермиса, в результате увеличивается оптическая длина пути для излучения (Greenberg et al., 1996). Слой кутикулярного воска способствует сохранению запасов влаги в листьях и хвое (Laakso et al., 1998). Флавоноиды и другие УФ-В-абсорбирующие соединения поглощают значительную долю проникающей в ткани растения радиации (Кузнецов и др., 2005). Полиамины, витамины, пигменты и органические осмолиты снижают уровень индуцируемых при окислительном стрессе активных форм кислорода, т.е. обеспечивают антиоксидантный эффект (Зуев и др., 2007).

Воздействие УФ-В радиации на хвойные растения в отличие от лиственных, может иметь более серьезные последствия, ввиду многолетнего характера существования хвои. Изменения, произошедшие в результате облучения ультрафиолетом, могут накапливаться в зеленой массе хвойных растений на протяжении нескольких сезонов (Šprtová et al., 1999).

Хвойные бореальные леса произрастают в суровых климатических условиях, где снежный покров и низкая температура воздуха в зимний период года являются необходимым условием их существования. Весной, когда радиационный фон повышается, а снег все еще продолжает лежать, хвойные деревья испытывают на себе воздействие не только падающей, но и отраженной в результате высокого альбедо покрытой снегом поверхности, солнечной радиации. Поэтому, считается, что хвоя взрослого дерева довольно хорошо защищена от вредного воздействия УФ-В радиации (Laakso et al., 1998). Однако наиболее

высокие дозы УФ-В наблюдаются не ранней весной, а летом, в период образования новой хвои и активной вегетации. Исследования развития гистологических элементов хвои на примере проростков сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) показали, что на начальных стадиях онтогенеза кутикулярный и гиподермальный покровы у хвоинок отсутствуют полностью, однако по достижении проростком 4-месячного возраста хвоинки приобретают черты сходства с хвоей взрослого растения, а кутикула, эпидерма и гиподерма становятся хорошо развитыми (Исаева и др., 2005). Таким образом, покровные ткани молодой хвои не способны обеспечить растению эффективную защиту от жесткого ультрафиолетового излучения.

Исследования отклика фотосинтетического аппарата саженцев ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) на воздействие УФ-В радиации показали, что к кратковременному воздействию в границах естественного синоптического периода (порядка 7 дней) ФСА ели толерантен. Однако, результатом экспозиции в течение 15 суток, что соответствует среднему времени жизни блокирующего антициклона, формирование которого сопровождается понижением ОСО, стал выраженный спад содержания фотосинтетических пигментов и интенсивности фотосинтеза, наблюдалось увеличение интенсивности дыхания и замедление роста хвои. Аномальное по продолжительности воздействие (до 3 недель) привело к серьезным необратимым нарушениям структуры и функционального состояния фотосинтетического аппарата экспериментальной группы растений (Зуев и др., 2010). Повторяемость блокирующих антициклонов невелика и составляет около одного процента, однако, аномальное понижение ОСО относительно многолетней нормы может происходить при вулканогенных возмущениях стратосферы (Зуев, 2000).

1.4 Усиление УФ-В радиации в результате вулканогенного возмущения озоносферы

С начала регулярных спутниковых наблюдений (1979 год) отмечается, что приход солнечной УФ-В радиации к земной поверхности увеличился на всех широтах, помимо экваториальной зоны. В частности наибольшее его увеличение за период с 1979 по 2008 год наблюдается в южном полушарии на 50 ю.ш. и составляет 23% - на длине волны 305 нм и 10% - на длине волны 310 нм. В северном полушарии на широте 50 с.ш. изменения составили и 9% и 4% в сторону повышения соответственно (Herman, 2010).

Усиление УФ-В радиации связано с наблюдающимся с последней четверти XX века истощением стратосферного озонового слоя (Зуев, 2004). Одним из ключевых факторов, оказывающих влияние на концентрацию озона в стратосфере, является взрывной вулканизм. Известно, что при плинианских извержениях вулканов с высотой выброса, превышающей высоту тропопаузы, в стратосферу попадает вулканогенный аэрозоль. На частицах аэрозоля протекают реакции, приводящие к разрушению озона (Зуев и др., 2007).

Объем выброшенного в результате извержения в атмосферу материала оценивается с помощью показателя VEI (Volcanic Explosivity Index), варьирующегося от 0 (объем выброса $\leq 10^{-5}$ км³) до 8 (объем выброса свыше 1000 км³). Считается, что вулканогенный аэрозоль попадает в стратосферу при извержениях, имеющих $VEI \geq 4$. Однако, разрушение стратосферного озона возможно так же в результате извержений, характеризующихся $VEI = 3$, в случаях, когда высота выброса превышает высоту тропопаузы. Крупные извержения вулканов тропического пояса, как правило, вызывают всплеск аэрозольного содержания как в Северном, так и в Южном полушариях, в результате чего наблюдается глобальная депрессия озоносферы. Извержения вулканов средних широт в основном проявляются в пределах соответствующего полушария, а извержения вулканов высоких широт приводят к разрушению стратосферного озона в полярных областях (Савельева, 2014).

На рис. 1.9 представлена динамика ОСО в широтном поясе 60°с.ш.-60°ю.ш. и крупные извержения тропических вулканов, список которых приведен в табл. 1.1.

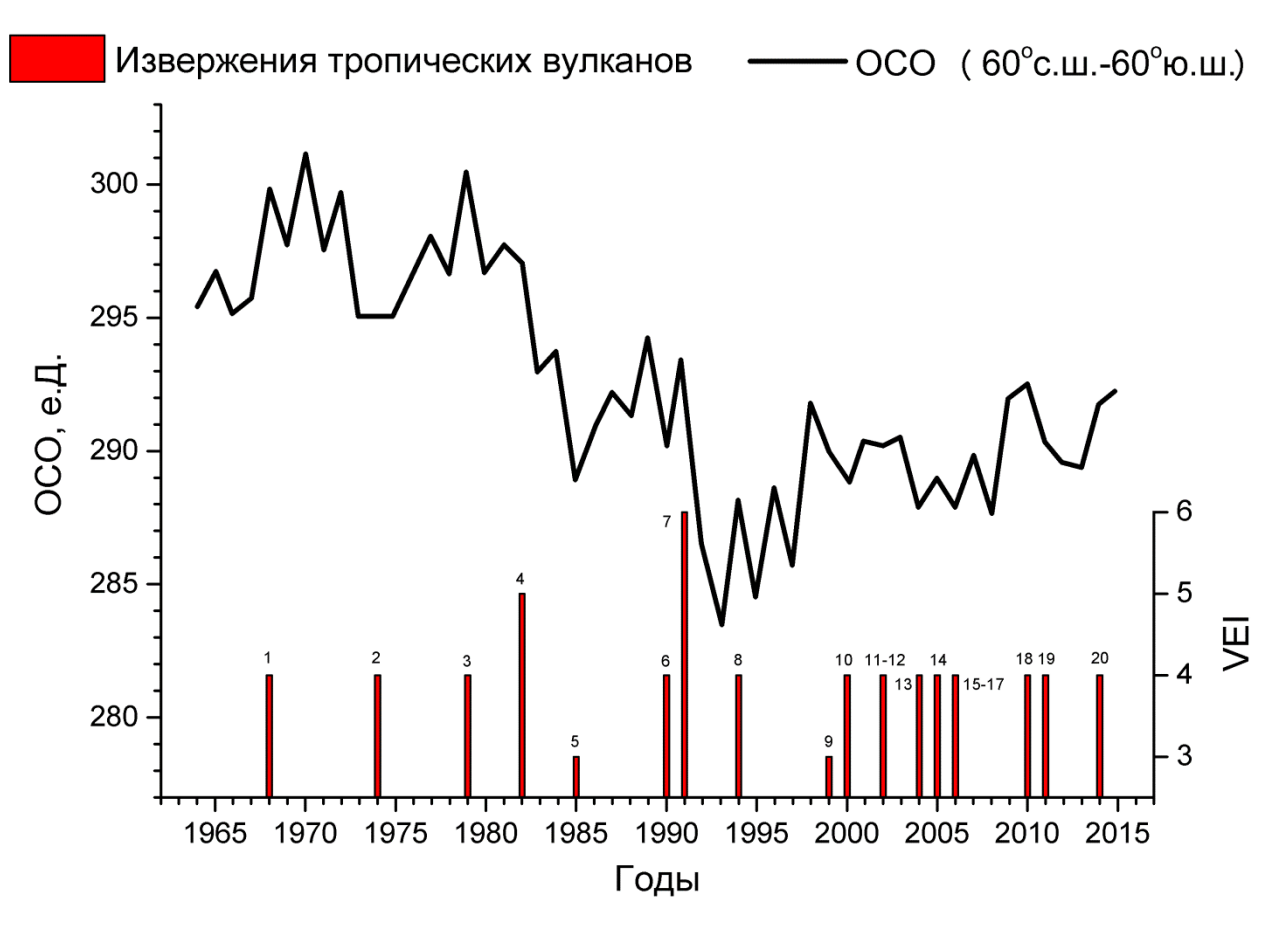


Рисунок 1.9. Динамика озоносферы в широтном поясе 60°с.ш. – 60°ю.ш. (по данным WOUDC) и плинианские извержения тропических вулканов.

Видно, что наблюдавшаяся после извержения вулкана Эль-Чичон (1982, VEI = 5) глобальная депрессия озоносферы была усилена в результате извержения вулкана Пинатубо (1991, VEI = 6). При этом высокая частота вулканических извержений VEI = 4 в период 1999-2014 гг. дает основание предполагать, что восстановления озоносферы до фоновых уровней не наблюдается вследствие постоянного присутствия в стратосфере вулканогенного аэрозоля.

Таблица 1.1. Список плинианских извержений тропических вулканов 1968-2014 гг.

N	Год (месяц) извержения	Вулкан	Координаты	VEI	Высота выброса, км
1	1968 (6)	Фернандина	-0,37 / -91,55	4	
2	1974 (10)	Фуэго	14,47 / -90,88	4	24
3	1979 (4)	Суфриер Хилс	13.33°с.ш./ 61.18°з.д	4	18
4	1982 (3, 4)	Эль Чичон	17.36°с.ш./ 93.23°з.д.	5	30
5	1985 (11)	Невадо дель Руис	4.89°с.ш./ 75.32°з.д.	3	31
6	1990 (2)	Келут	7.93°ю.ш./ 112.31°в.д.	4	20
7	1991 (6)	Пинатубо	15.13°с.ш./ 120.35°в.д.	6	40
8	1994 (9)	Рабаул	4.27°ю.ш./ 152.20°в.д.	4	18
9	1999 (10)	Гуагуа Пичинча	0.17° ю.ш./ 78.60° з.д.	3	20
10	2000 (9)	Улаун	5.05° ю.ш./ 151.33° в.д.	4	17,3
11	2002 (9)	Руанг	2.30°с.ш./ 125.37°в.д.	4	18
12	2002 (11)	Ревентадор	0.077° ю.ш./ 77.656° з.д.	4	20,5
13	2004 (11)	Манам	4.08°ю.ш./ 145.04°в.д.	4	18
14	2005 (1)	Манам	4.08°ю.ш./ 145.04°в.д.	4	20
15	2006 (2)	Манам	4.08°ю.ш./ 145.04°в.д.	4	19
16	2006 (5)	Суфриер Хилс	13.33°с.ш./ 61.18°з.д	4	17
17	2006 (10)	Рабаул	4.27°ю.ш./ 152.20°в.д.	4	18
18	2010 (11)	Мерапи	7.54°ю.ш./ 110.44°в.д.	4	18,3
19	2011 (6)	Набро	13.37°с.ш./ 41.70°в.д.	4	13,7
20	2014 (2)	Келут	7.9°ю.ш., 112.3°в.д.	4	17

Динамика озоносферы в зоне бореальных лесов (широтный пояс 50-65° с.ш.) так же характеризуется выраженным спадом ОСО с 1979 года (рис. 1.10а). Минимума ОСО достигает в 1993-м году, после извержения вулкана Пинатубо, резкий подъем в 1998-м году обусловлен сильным явлением Эль-Ниньо, а

дальнейший устойчивый спад – присутствием в стратосфере вулканогенного аэрозоля вследствие высокой частоты плинианских извержений вулканов (рис. 1.10б). Усиление УФ-В радиации, связанное с наблюдающимся падением ОСО, могло привести к снижению устойчивости хвойных растений к неблагоприятным факторам внешней среды.

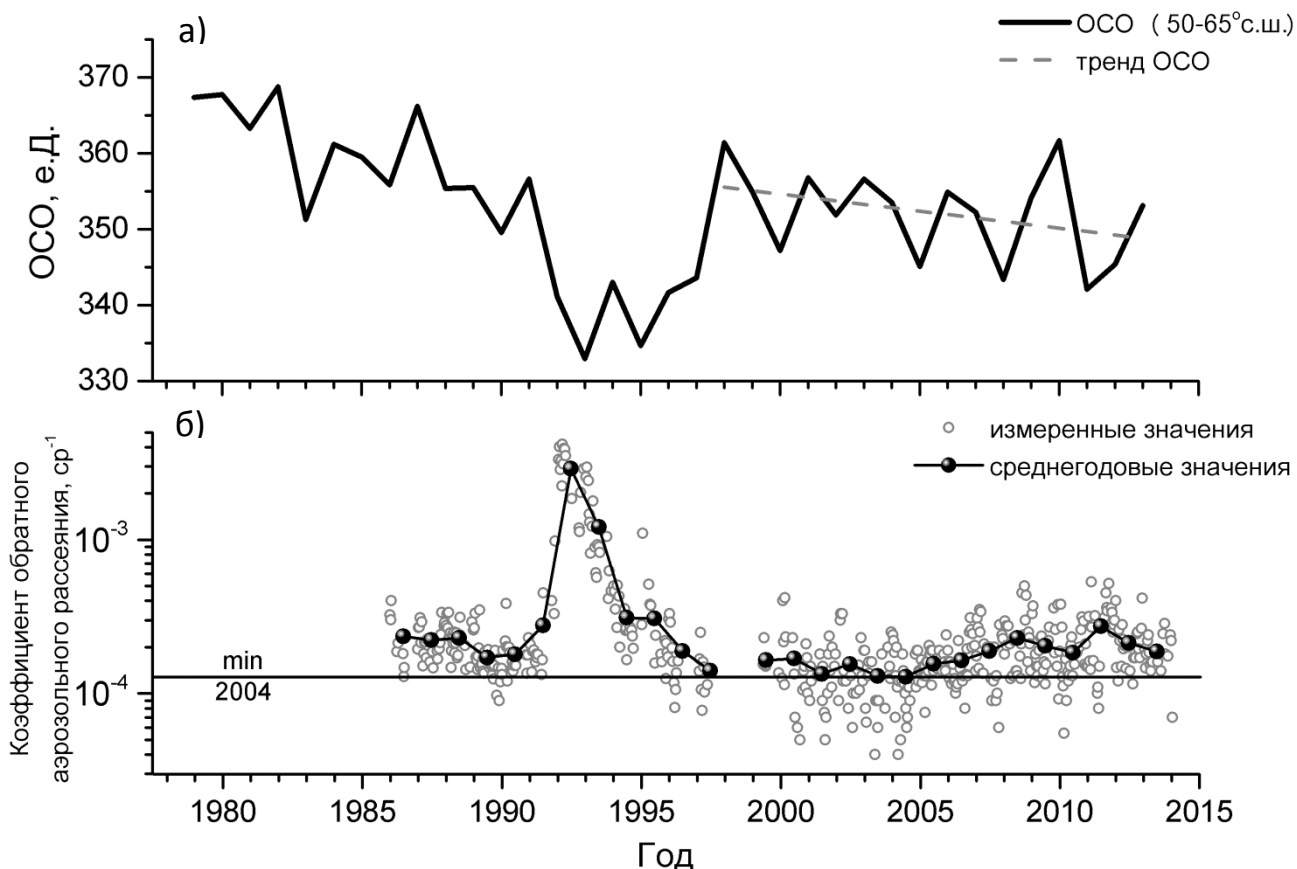


Рисунок 1.10. а) Динамика среднегодовых значений ОСО в зоне бореальных лесов (50-65°с.ш.) по данным TEMIS, Зуев и др., 2010; б) Коэффициент обратного аэрозольного рассеяния, отражающий количество аэрозоля в стратосфере над г. Томск (по данным Zuev et al., 2017).

Исследования состояния растительности Северной Америки показали, что после 1991-го года наблюдается устойчивое снижение тренда интенсивности фотосинтеза растений бореальной зоны (рис. 1.11) (Goetz et. al., 2005). «Провал» интенсивности фотосинтеза с 1991 по 1996 год связывается с последствиями извержения вулкана Пинатубо, а именно – со снижением уровня фотосинтетически активной радиации и глобальной температуры воздуха (Goetz

et. al., 1999). Однако, очевидно, что в этот период растения так же находились под воздействием повышенных доз УФ-В радиации, что дополнительно сказывалось на интенсивности фотосинтеза.

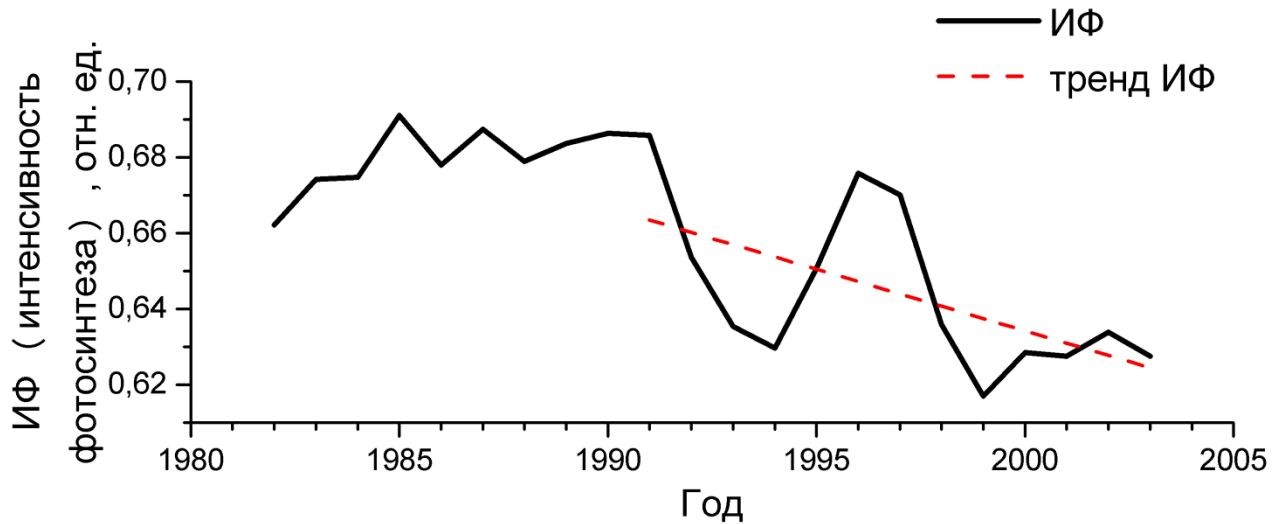


Рисунок 1.11. Динамика интенсивности фотосинтеза в зоне бореальных лесов Северной Америки в июне-августе (по данным Goetz et. al., 2005)

В целом, отрицательный тренд общего содержания озона в зоне бореальных лесов свидетельствует о повышении уровня УФ-В радиации, и как следствие, о наличии негативного влияния УФ-В радиации на фотосинтетический аппарат хвойных растений. Отрицательный тренд интенсивности фотосинтеза в бореальной зоне соответствует этому утверждению. Таким образом, можно говорить о вкладе усиления УФ-В радиации в наблюдаемую деградацию хвойных лесных массивов бореальной зоны.

ГЛАВА 2. ИССЛЕДОВАНИЕ СВЯЗИ УФ-В РАДИАЦИИ И ОБЩЕГО СОДЕРЖАНИЯ ОЗОНА В ЗОНЕ ПРОИЗРАСТАНИЯ БОРЕАЛЬНЫХ ЛЕСОВ

2.1 Атмосферный озон и УФ-В радиация

УФ излучение в атмосфере ослабляется в результате его поглощения и рассеяния атмосферными газами и аэрозолями. Интенсивность приходящей к поверхности Земли УФ радиации описывается законом Бугера (Гущин и др., 1983):

$$\ln I_{\lambda} = \ln I_{\lambda 0} - \alpha_{\lambda} X \mu + \frac{P}{P_0} \beta_{\lambda} m + \delta_{\lambda} m_1 + \sum_{i=1}^n (a_{\lambda i} \mu_{\lambda i}) \quad (2.1)$$

Где $\ln I_{\lambda 0}$ – интенсивность прямой солнечной радиации на верхней границе атмосферы, α_{λ} – коэффициент поглощения озона, X – общее содержание озона, μ – оптическая масса озона в направлении на солнце, β_{λ} – оптическая толщина релеевской атмосферы, m – оптическая масса атмосферы, P – атмосферное давление, P_0 – атмосферное давление на уровне моря, δ_{λ} – оптическая толщина атмосферного аэрозоля или коэффициент аэрозольного ослабления, m_1 – оптическая масса аэрозоля, $a_{\lambda i}$ – коэффициент поглощения i -той газообразной примесью в атмосфере, $\mu_{\lambda i}$ – оптическая масса i -той газообразной примеси в атмосфере.

Основное ослабление радиации УФ-В диапазона в атмосфере осуществляется в результате ее поглощения стратосферным озоном (озоновый слой) в полосах Хартли (200-300 нм) и Хаггинса (300-340 нм) (рис. 2.1). Облачность и альbedo поверхности так же вносят вклад в ослабление УФ-В радиации, однако, показано, что изменчивость УФ-В радиации в диапазоне длин волн ($\lambda \leq 310$) определяется колебаниями озоносферы (Зуев и др., 2006). Поэтому любое локальное нарушение целостности озонового слоя, обусловленное теми

или иными причинами, может иметь серьезные последствия для наземной биоты с точки зрения воздействия на нее УФ-В радиации диапазона длин волн 300-310 нм. Наиболее полной статистически обеспеченной характеристикой атмосферного озонового слоя служит общее содержание озона (ОСО) или суммарный озон (Зуев, 2004).

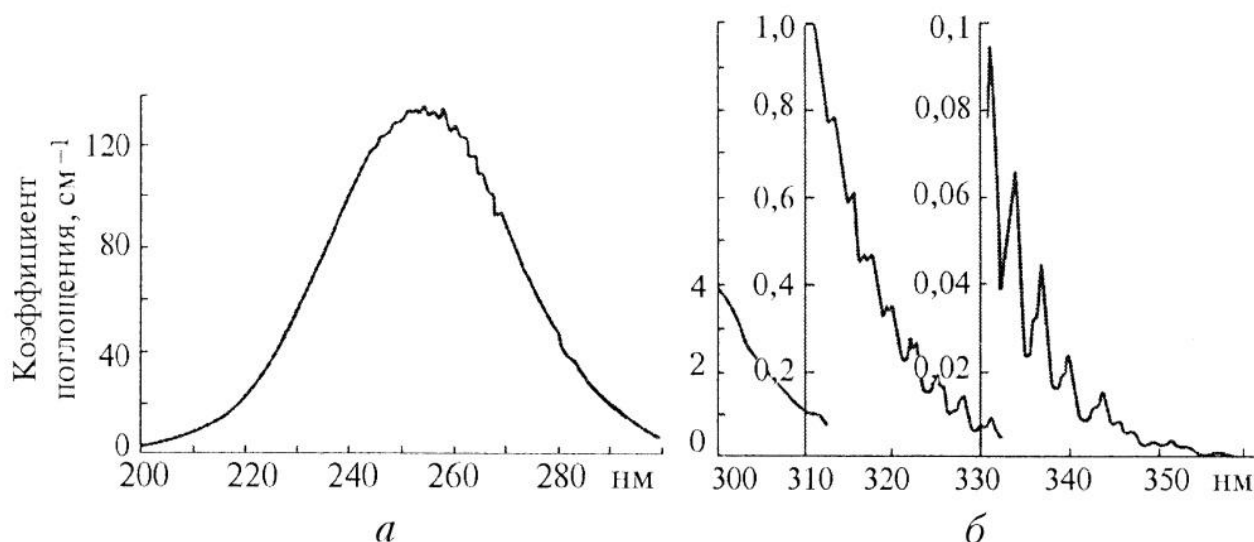


Рисунок 2.1. Спектр поглощения озона в полосах Хартли (а) и Хаггинса (б) (Griggs, 1968).

При всей значимости проблемы, связанной с влиянием проходящей ультрафиолетовой радиации на биосферу, данные спутниковых измерений не позволяют провести корректную оценку ее коротковолновой части, а наземная сеть наблюдений развита недостаточно. В то же время, сформирована широкая озонометрическая сеть наземных наблюдений, а данные спутникового зондирования ОСО в атмосфере можно получить практически для любых географических координат. Таким образом, для оценки негативных воздействий УФ-В радиации на биосферу, важным является исследование значимости связи и установление зависимости усиления УФ-В радиации от степени истощения озонового слоя.

Корреляционный анализ временных рядов ОСО и УФ-В радиации для пяти станций Канады, расположенных в регионах с разными климатическими условиями, показал, что основным модулятором биологически активной УФР ($\lambda <$

310 нм) является озоносфера (Зуева, 2008; Зуев и др., 2006;). В настоящее время ряд радиационных наблюдений в Томске за период 2004÷2012 гг. позволяет провести подобные исследования с использованием близких по своему широтному расположению, находящихся в бореальной зоне, станций как Западного, так и Восточного полушария.

2.2 Сравнительный анализ рядов наблюдений ОСО и УФР над Томском

2.2.1 Исследование рядов наблюдений ОСО и УФР по данным различных приборов

В томском Академгородке проводятся регулярные наблюдения за общим содержанием озона и ультрафиолетовой радиацией Солнца с помощью приборов Brewer (ИОА СО РАН), NILU-UV и М-124 (ИМКЭС СО РАН), расположенных в относительной близости друг к другу. Спектрофотометр Brewer включен в Международную сеть наблюдений за озоном и УФР, его данные размещены в базе World Ozone and Ultraviolet Radiation Data Centre (WOUDC, 2015) и представляют собой среднесуточные значения УФР на длинах волн 300, 305, 310, 315, 320 нм, полученные со спектральным разрешением 0,6 нм, и ОСО с сентября 2003-го года. Спектрофотометр Гущина М-124 включен в Российскую озонометрическую сеть; наблюдения среднесуточных значений ОСО с помощью М-124 проводятся с октября 2006-го года. Радиометр NILU-UV-6Т, осуществляет измерения УФР, в частности, на длинах волн 305, 312 и 320 нм со спектральным разрешением 10 нм и ОСО с апреля 2006-го года. Кроме того, в базе данных TEMIS (Van der A et al., 2010) представлены среднемесячные значения ОСО, в том числе над Томском, по данным реанализа спутниковых измерений аппаратурой TOMS, OMI и SIAMACHY с января 1979-го года.

На рис. 2.2 приведены многолетние среднемесячные значения (нормы) ОСО над Томском по данным измерений приборов Brewer, NILU-UV, М-124 и данным реанализа TEMIS.

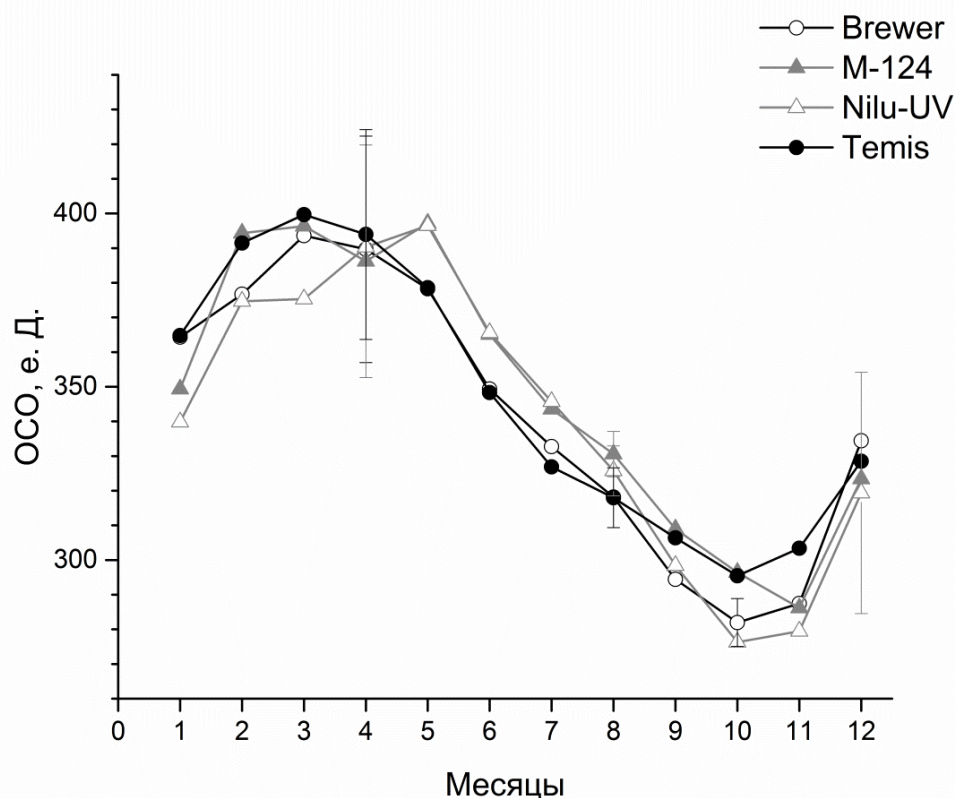


Рисунок 2.2. Многолетние среднемесячные нормы ОСО над Томском по данным измерений с помощью приборов Brewer, M-124, NILU-UV и реанализа TEMIS.

Видно, что нормы ОСО, фактически объединяются в две группы: значения, полученные по данным прибора Brewer и данным реанализа TEMIS, характеризуются максимумом, приходящимся на март, максимум нормы по данным NILU-UV и M-124 приходится на май. Результаты многолетних наблюдений ОСО на широте Томска, представленные, в частности в работах В.В. Зуева (2000) и Н.Е. Зуевой (2008), указывают на характерный максимум среднемесячной нормы ОСО в марте. Очевидно нетипичное поведение среднемесячных норм ОСО по данным приборов NILU-UV и M-124, установленных на измерительной площадке ИМКЭС СО РАН.

Поведение среднемесячных норм УФ-В радиации, полученных по данным приборов Brewer и NILU-UV, так же разнится (рис. 2.3). Для удобства сравнения значения УФ-В радиации были выражены в относительных единицах путем деления на максимальное значение.

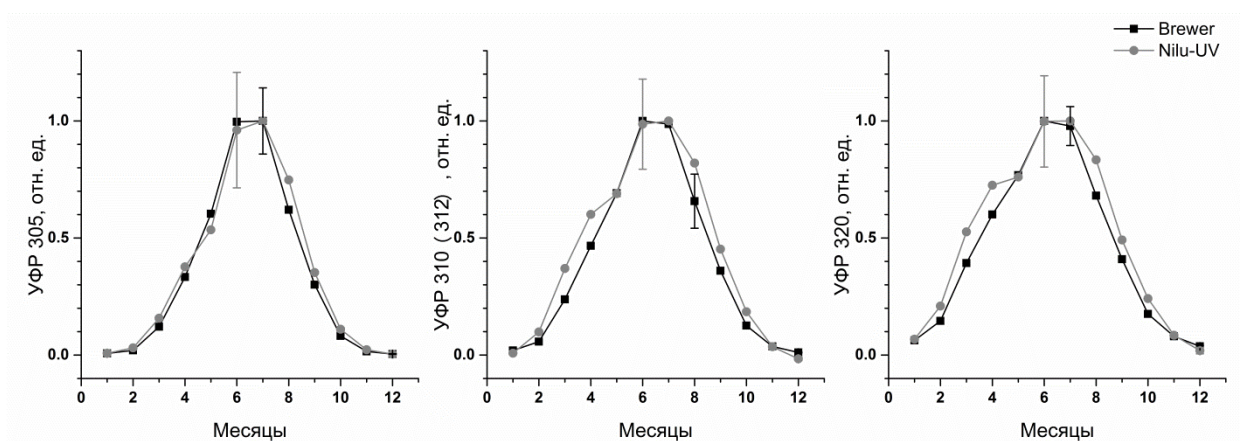


Рисунок 2.3. Многолетние среднемесячные нормы УФ-В радиации над Томском по данным измерений с помощью приборов Brewer и NILU-UV на длинах волн 305-320 нм.

Видно, что на представленных длинах волн, контур УФР для NILU-UV шире, чем для Brewer, что обусловлено разным спектральным разрешением приборов. Однако, в мае в контуре УФР для NILU-UV наблюдается явно выраженный перелом. В дальнейшем при расчете ОСО занижение значений УФР в полосе поглощения озона должно отразиться в увеличении ОСО, что и приводит к сдвигу максимума его многолетних среднемесячных значений, определенных с помощью NILU-UV и M-124, размещенных рядом, с марта на май (рис. 2.4).

2.2.2 Корреляционный анализ рядов наблюдений ОСО и УФР

Нормы ОСО и УФ-В радиации не имеют синхронного внутригодового хода, максимальные и минимальные значения ОСО на широте Томска приходятся на весенний и осенний периоды, радиации – на летний и зимний. Поэтому, с учетом имеющегося временного сдвига, корреляционный анализ проводился между рядами, относительных отклонений от многолетнего среднего значения. Ряды отклонений относительно многолетних средних рассчитывались по формуле:

$$I_i(t) = \frac{|x_i(t) - \bar{x}_i(t)|}{\bar{x}_i(t)}, \quad (2.2)$$

где $x_i(t)$ – текущее значение ряда, $\bar{x}_i(t)$ – многолетнее среднее, соответствующее данному значению.

Коэффициенты корреляции рядов отклонений среднемесячных значений ОСО и УФ-В радиации относительно многолетних средних приведены в табл. 2.1. Расчет производился как для полного периода (год), так и для теплого периода (апрель-октябрь), поскольку именно в теплый период года влияние УФ-В радиации на наземную биоту максимально.

Таблица 2.1. Коэффициенты корреляции рядов отклонений среднемесячных значений ОСО и УФ-В радиации от многолетнего среднего

Период наблюдений	УФР\ОСО	Brewer	M-124	NILU-UV	TEMIS	
полный период	Brewer	305 нм	-0,320	-0,541	-0,628	-0,557
		310 нм	-0,180	-0,440	-0,510	-0,369
		320 нм	-0,039	-0,239	-0,280	-0,085
	NILU-UV	305 нм	-0,414	-0,603	-0,587	-0,621
		312 нм	-0,282	-0,585	-0,486	-0,532
		320 нм	-0,168	-0,461	-0,288	-0,341
теплый период (апрель-октябрь)	Brewer	305 нм	-0,550	-0,648	-0,661	-0,662
		310 нм	-0,325	-0,464	-0,450	-0,440
		320 нм	-0,035	-0,155	-0,105	-0,121
	NILU-UV	305 нм	-0,647	-0,769	-0,733	-0,634
		312 нм	-0,436	-0,631	-0,562	-0,420
		320 нм	-0,226	-0,500	-0,407	-0,212

Из таблицы 2.1 видно, что коэффициенты корреляции ОСО и УФ-В радиации имеют тенденцию увеличения значения по модулю с уменьшением длины волны, что отражает рост удельного веса ОСО в изменчивости УФ-В радиации в полосе поглощения озона. Однако, если для прибора Brewer на длине волны 320 нм, на которой поглощение радиации озоном слабо, значения коэффициентов корреляции становятся ниже уровня значимости, то для приборов

NILU-UV и M-124 уровень коэффициентов корреляции остается значимым даже на 320 нм (в таблице отмечено жирным шрифтом). Подобная корреляция, по-видимому, связана с появлением общего дополнительного фактора модуляции УФР сигналов, присутствующего на измерительной площадке.

Учитывая неоднозначность результатов наблюдений на приборах NILU-UV и M-124 для анализа предпочтительнее использовать ряды УФ-В, полученные с помощью спектрофотометра Brewer и ОСО – по данным реанализа TEMIS.

2.3 Сравнительный анализ рядов наблюдений ОСО и УФР на станциях бореальной зоны

2.3.1 Многолетние нормы ОСО, УФ-В радиации и облачности

Для выполнения анализа были выбраны станции наземных наблюдений за УФР, расположенные в узком широтном поясе 53,31÷56,48 с.ш.: Томск (Россия) в Восточном полушарии, Гус-Бей и Эдмонтон (Канада) в Западном полушарии. Информация о географических координатах, абсолютной высоте станций, климате и среднем количестве пасмурных дней в году представлена в таблице 2.2.

Таблица 2.2. Географические координаты, абсолютная высота, период наблюдений, климат и количество пасмурных дней (по данным world-weather.ru и climatebase.ru) станций наземного мониторинга УФ радиации.

Станция наземного мониторинга	Географические координаты	Абс. высота, м	Климат	Количество пасмурных дней, %/год
Гус-Бей	53,31 с.ш.; 60,36 з.д.	44	умеренный морской	64,82
Эдмонтон	53,55 с.ш.; 114,10 з.д.	766	резко- континентальный	43,63
Томск	56,48 с.ш.; 85,07 в.д.	170	континентальный	47,67

Для формирования рядов среднемесячных значений УФ-В радиации на длинах волн 300, 305, 310 и 315 нм были использованы данные наземных измерений, выполненных спектрофотометром Brewer, базы всемирного центра World Ozone and Ultraviolet Radiation Data Centre (WOUDC, 2015). Сведения о периоде мониторинга УФР и временного интервала, в рамках которого в дальнейшем выполнялся корреляционный анализ, приведены в таблице 2.3. Для построения нормы УФ-В радиации были использованы данные полного периода мониторинга, а ограничения, касающиеся анализируемого периода, обусловлены требованиями сравнительного анализа.

Таблица 2.3. Период мониторинга УФ-В радиации и временной интервал, в рамках которого выполнялся корреляционный анализ

Станция наземного мониторинга	Период мониторинга УФР	Анализируемый период	Продолжительность анализируемого периода
Гус-Бей	1997-2012	2005-2011	7 лет
Эдмонтон	1992-2010	2002-2006, 2008-2010	8 лет
Томск	2004, 2006-2012	2004, 2006-2012	8 лет

Данные ОСО для станций Гус-Бей и Эдмонтон, так же как и для Томска (см. п. 2.4.1), сопоставлялись по результатам наземных измерений спектрофотометром Brewer за период наблюдений, указанный в табл. 2.3, и реанализа спутниковых данных TEMIS с 1979 по 2012 год (Van der A et al., 2010). Видно, что для обеих станций климатические нормы ОСО по результатам наземных и спутниковых измерений хорошо согласуются (рис. 2.4а), однако, в целях единообразия исходных данных на всех трех станциях для проведения корреляционного анализа была использована информация об ОСО реанализа

TEMIS. Нормы ОСО для станций Томск, Гус-Бей и Эдмонтон представлены на рис. 2.4б.

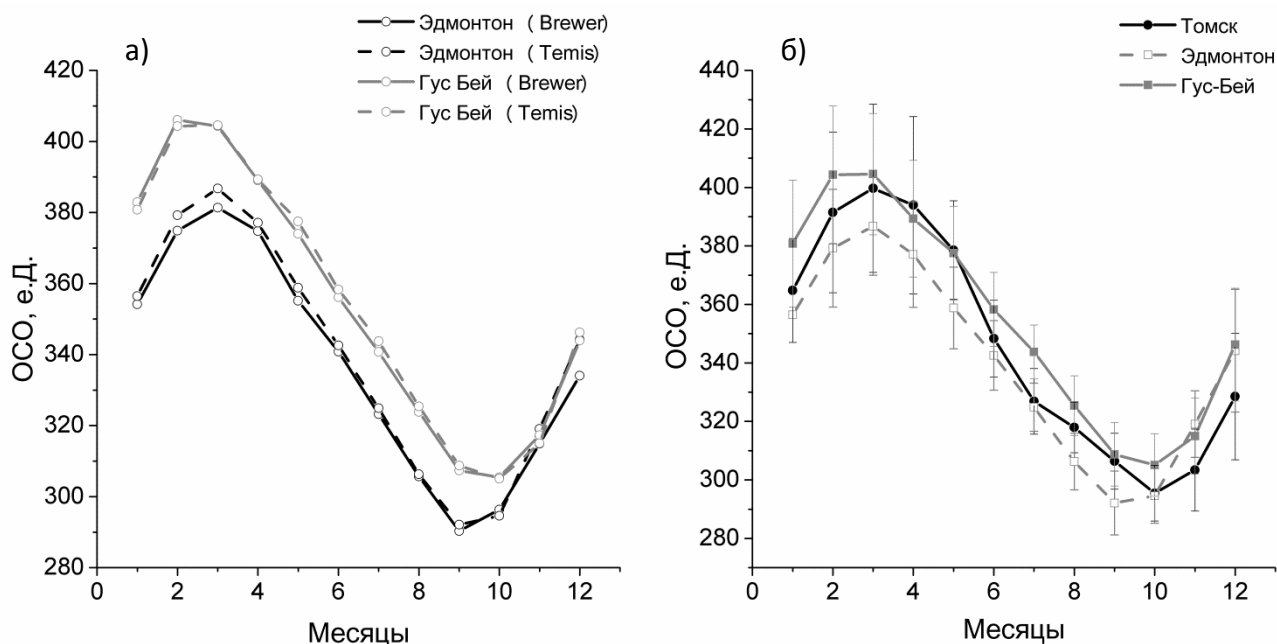


Рисунок 2.4. а) Нормы ОСО для станций Гус-Бей и Эдмонтон по результатам наземных и спутниковых измерений за период мониторинга; б) Нормы ОСО для станций бореальной зоны по данным реанализа TEMIS.

Известно, что пространственное распределение суммарного озона определяется географической широтой региона, высотой и рельефом местности и циркуляционными атмосферными процессами. В поясе умеренных и высоких широт ОСО имеет ярко выраженный годовой ход. Видно, что максимум суммарного озона для всех станций наблюдается в марте, многолетний минимум для Томска и Гус-Бей регистрируется в октябре. Минимум ОСО над Эдмонтоном проявляется в сентябре, что может быть связано с региональными особенностями горного климата. Динамикой атмосферных процессов в этом регионе, возможно, определяется и быстрый рост ОСО в течение последующих трех месяцев, а высотным расположением станции обусловлены несколько более низкие по сравнению с данными для станций Томск и Гус-Бей значения суммарного озона. Более высокие значения ОСО в зимне-весенний период над станциями Гус-Бей и Томск отражают влияние на стратосферную циркуляцию зимних антициклонов,

Канадского и Скандинавского, приводящих к регулярным затокам в стратосферу над этими регионами обогащенных озоном северных масс воздуха. Влиянием Исландской депрессии обусловлен более высокий уровень ОСО над станцией Гус-Бей в летний период (Зуев, 2004).

Многолетние нормы УФ-В радиации (рис. 2.5а-д) также имеют выраженный годовой ход. Максимум УФ-В радиации регистрируется в дни летнего солнцестояния, т.е. в июне-июле, однако явно проявляются региональные особенности, связанные как с аэрозально-облачной ситуацией в регионе (рис. 2.5е), так и с состоянием озоносферы (рис. 2.4б). При относительно высоком количестве дней с осадками и высоким ОСО в районе станции Гус-Бей в летний период регистрируется более низкий уровень приземной УФ-В радиации, в том числе и при максимальных дозах в июне. С другой стороны, наименьшее количество пасмурных дней и минимальное ОСО наблюдается в районе Эдмонта в июле-сентябре, где регистрируется наиболее высокий уровень УФ-В радиации с максимумом в июле. Таким образом, облачность фактически выполняет функцию своеобразного фильтра, определяющего приземный уровень коротковолновой солнечной радиации, однако внутригодовая изменчивость УФ-В радиации обусловлена состоянием озоносферы.

На рис. 2.6 представлены нормы ОСО и УФ-В радиации на длине волны 305 нм, а также среднемесячные значения ОСО и УФ-В радиации (305 нм) в 2005 и 2010 гг. для станции Гус-Бей. Видно, что при более низких, относительно многолетнего среднего, значениях ОСО уровень приземной коротковолновой радиации превышал норму (февраль-июль 2005 г.). В том случае, когда среднемесячные значения ОСО были выше многолетнего среднего, регистрировался более низкий, относительно нормы, уровень УФ-В радиации (март-июль 2010 г.).

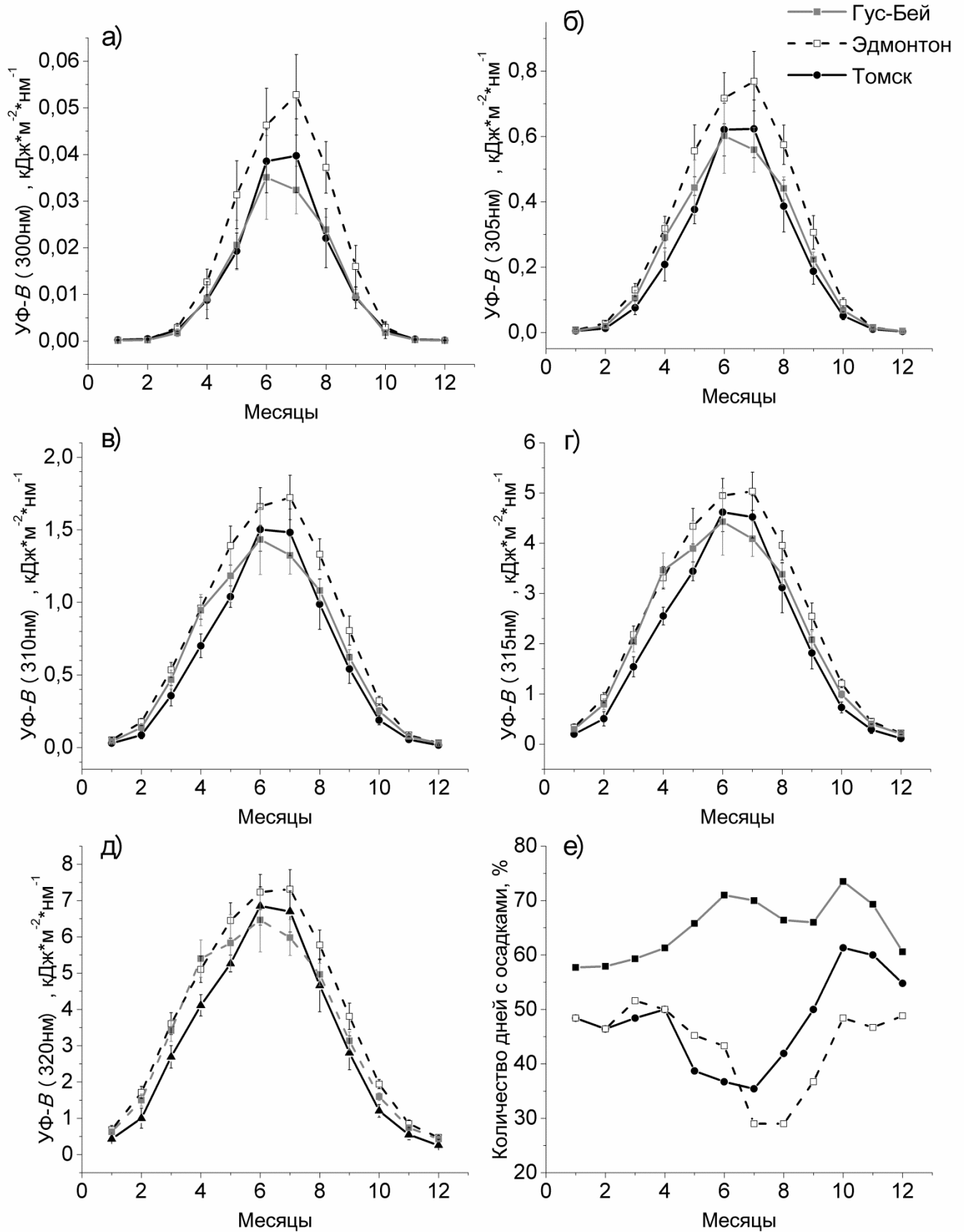


Рисунок 2.5. Нормы УФР на длинах волн 300 (а), 305 (б), 310 (в), 315 (г), 320 (д) нм и количество дней с осадками (е) для исследуемых станций России и Канады

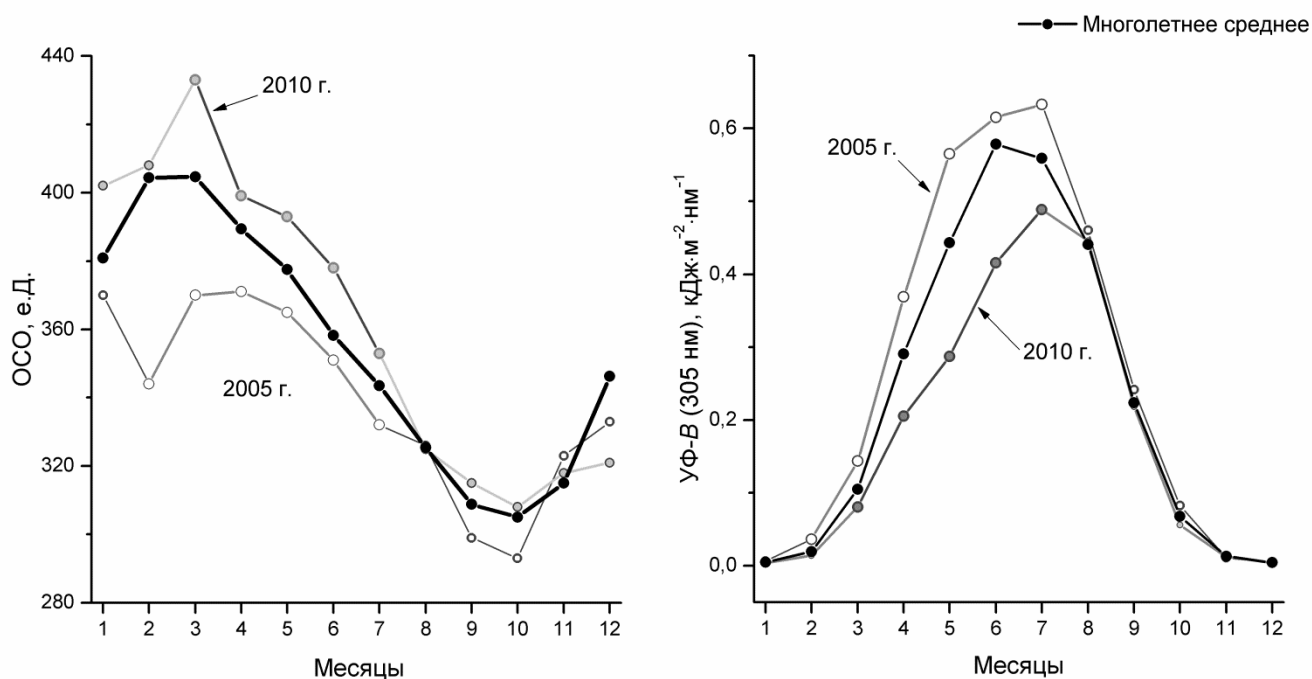


Рисунок 2.6. Нормы ОСО и УФР (305 нм) и временные ряды среднемесячных значений ОСО и УФР (305 нм) в 2005 и 2010 гг. для станции Гус-Бей

2.3.2 Корреляционный анализ рядов ОСО и УФР

Чтобы выявить степень влияния изменений ОСО на модуляции приземного уровня УФ-В радиации, для выбранных станций был проведен корреляционный анализ рядов среднемесячных значений ОСО и УФ-В радиации на длинах волн 300, 305, 310 и 315 нм. Поскольку статистическая значимость коэффициентов корреляции зависит от выборки (N), временной интервал выбирался таким образом, чтобы обеспечить возможность выполнения сравнительного анализа (табл. 2.3), что в свою очередь позволило оценить влияние аэрозольно-облачной составляющей.

Поскольку нормы рядов ОСО и УФ-В радиации имеют временной сдвиг, корреляционный анализ проводился между рядами, приведенными к виду нормированных отклонений от соответствующего значения многолетнего среднего по формуле 2.2. Кроме того, в сформированных рядах было произведено

вычитание линейных трендов, имеющих противоположные тенденции, и тем самым усиливающих корреляцию. Анализ проводился как для полного анализируемого периода, так и для максимально выраженного в рассматриваемых регионах вегетационного периода (месяцы V-VIII). Оценка статистической значимости результатов корреляционного анализа выполнялась по t-критерию Стьюдента для доверительной вероятности 0,99. Коэффициенты корреляции (R) временных рядов нормированных отклонений среднемесячных значений ОСО и УФ-В радиации приведены в табл. 2.4.

Таблица 2.4. Результаты корреляционного анализа рядов относительных отклонений среднемесячных значений ОСО и УФ-В радиации за полный и вегетационный (месяцы V-VIII) периоды

Пункт наблюдений	Гус-Бей		Эдмонтон		Томск	
	полный	V-VIII	полный	V-VIII	полный	V-VIII
Объем выборки, N	83	28	84	32	80	30
$ R _{\min 0,99}$	0,28	0,47	0,28	0,45	0,29	0,46
$R_{\lambda=300 \text{ нм}}$	-0,77	-0,85	-0,80	-0,90	-0,68	-0,82
$R_{\lambda=305 \text{ нм}}$	-0,76	-0,74	-0,76	-0,76	-0,63	-0,76
$R_{\lambda=310 \text{ нм}}$	-0,58	-0,59	-0,64	-0,55	-0,44	-0,64
$R_{\lambda=315 \text{ нм}}$	-0,30	-0,43	-0,46	-0,32	-0,30	-0,51

$|R|_{\min 0,99}$ - значения коэффициентов линейной корреляции, необходимые для достижения статистической значимости при доверительной вероятности 0,99; жирным шрифтом выделены статистически значимые коэффициенты корреляции R

На рис. 2.7 представлены временные ряды и диаграммы рассеяния относительных отклонений среднемесячных значений ОСО и УФ-В радиации на длине волны 305 нм для рассматриваемых станций. В ходе временных рядов явно прослеживается противофазность колебаний параметров, которая формирует их высокую отрицательную корреляцию.

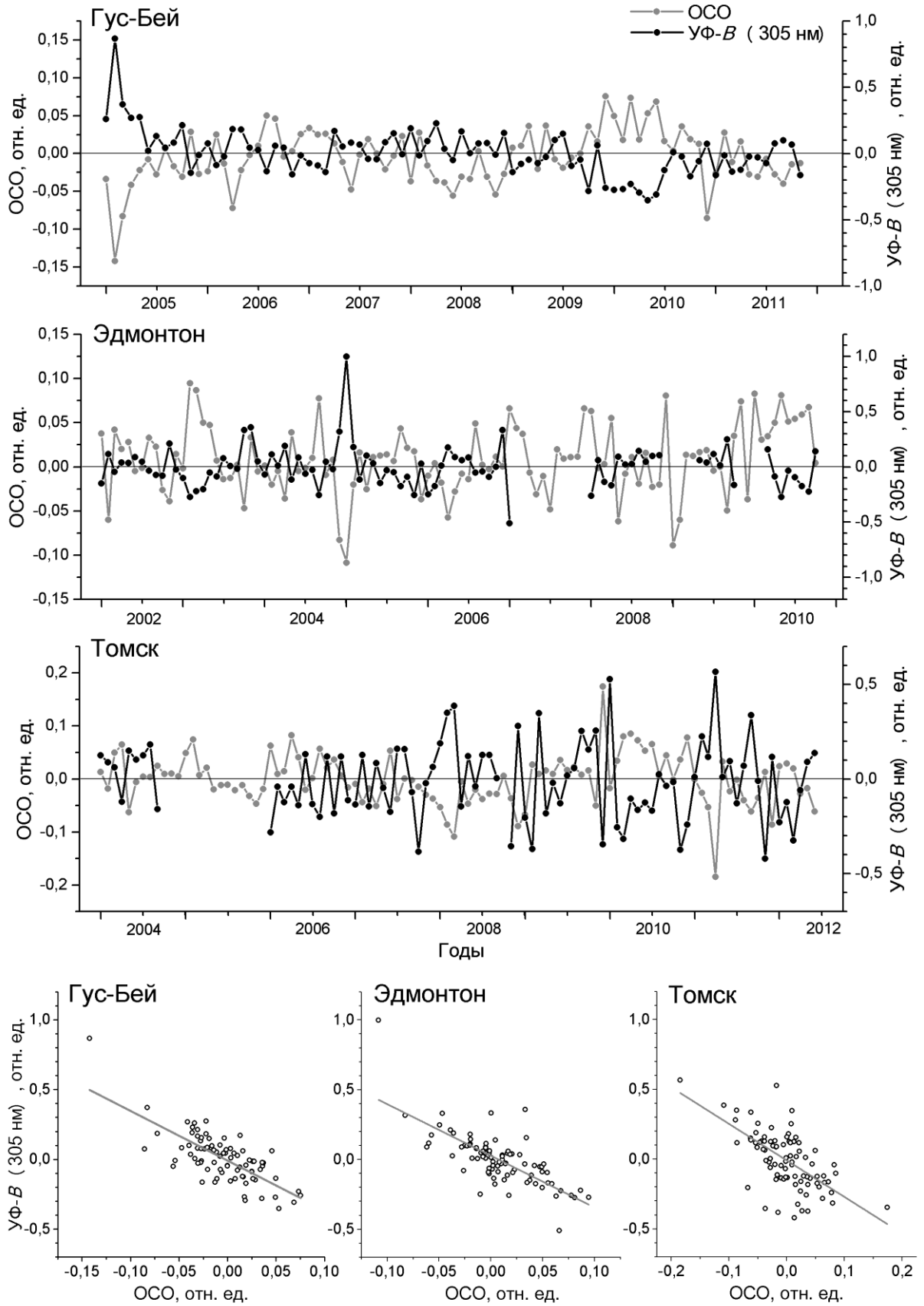


Рисунок 2.7. Временные ряды и диаграммы рассеяния относительных отклонений среднемесячных значений ОСО и УФР на длине волны 305 нм для станций Гус-Бей, Эдмонтон, Томск

В соответствии с критерием тесноты связи для станций Гус-Бей и Эдмонтон, для полного периода сильная корреляция существует между временными рядами относительных отклонений среднемесячных значений ОСО и УФ-В радиации на длинах волн $\lambda \leq 305$ нм и умеренная на длине волны $\lambda \sim 310$ нм. Несколько более низкий уровень корреляции рассматриваемых параметров для Томска может быть связан с относительно коротким периодом наблюдений за УФР, что не позволило корректно определить норму. Неточности в построении нормы особенно явно проявляются для холодного времени года при низких уровнях приземной УФ-В радиации. Для вегетационного периода статистически высокая степень корреляции для УФ-В радиации на длинах волн $\lambda \leq 305$ нм и умеренная на длине волны $\lambda \sim 310$ нм проявляется для всех трех станций. Значения коэффициентов корреляции при явно различной, особенно в летний период, облачной составляющей фактически одинаковы. Следовательно, в регионах произрастания бореальных лесов основным модулятором приземной УФ-В радиации биологически активной части спектра является озоносфера.

2.3.3 Оценка коэффициентов радиационного усиления

Высокая отрицательная связь ОСО и УФ-В радиации обуславливает выраженный рост прихода радиации при истощении озонового слоя. В тех случаях, когда истощение стратосферного озона не превышает 45 % взаимосвязь между изменениями ОСО (ΔO_3) и изменчивостью дозы УФ-В радиации (ΔE) можно описать уравнением (Kondratyev et al., 2000; Madronich et al., 1997):

$$K = -(\Delta E / E) / (\Delta O_3 / O_3) \quad (2.3)$$

где K – коэффициент радиационного усиления

Расчеты, выполненные в соответствии с уравнением 2.3 на основе рядов относительных отклонений среднемесячных значений ОСО и дозы УФ-В радиации от многолетнего среднего, позволили определить коэффициенты радиационного усиления (K), для полного и вегетационного периода (табл. 2.5).

Таблица 2.5. Коэффициенты радиационного усиления для полного и вегетационного периодов

Период Станция λ , нм	Полный			Вегетационный (V-VIII)		
	Эдмонтон	Гус-Бей	Томск	Эдмонтон	Гус-Бей	Томск
300	7,2	7	6,2	6,7	5,6	5,4
305	4,5	4,4	4,7	3,8	4	3,7
310	3,2	3	2,8	3,2	2,8	2,6
315	2,1	2,2	1,8	2,1	2,4	2

Установлено, что на каждой длине волны коэффициенты K для всех трех станций достаточно близки по величине. Средние абсолютные значения $|K|$ для зоны бореальных лесов представлены на рис. 2.8. Видно, что зависимость K от длины волны λ имеет экспоненциальный характер.

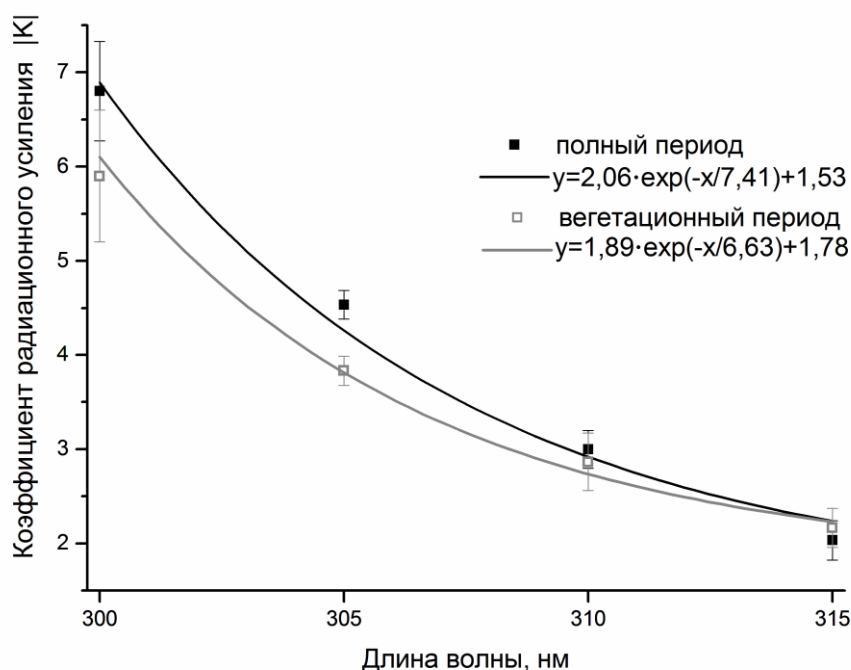


Рисунок 2.8. Средние абсолютные значения коэффициентов радиационного усиления ($|K|$) солнечного излучения на длинах волн 300, 305, 310 и 315 нм (показаны интервалы СКО)

Анализ временных рядов ОСО и УФ-В радиации, как среднемесячных, так и среднесуточных данных (Зуева, 2008), показывает, что в умеренном поясе

Северного полушария вариации приземной солнечной радиации на длинах волн короче 310 нм всегда обусловлены колебаниями ОСО. Зная коэффициент радиационного усиления для данного региона, при анализе поведения озоносферы можно оценить риски для биосферы, связанные с ростом дозы УФ-В радиации, при отрицательной озоновой аномалии. Так истощение озона на 20 %, аналогичное тому, которое имело место над Томском в апреле 2011 г., приведет к увеличению дозы приземной УФ-В радиации на длине волны 305 нм при среднем $|K| \sim 4$ на 80 %, т.е. в 1,8 раза относительно нормы. На длине же волны 300 нм при среднем $|K| \sim 6,5$ подобная депрессия озона увеличит дозу радиации уже в 2,3 раза. Таким образом, с учетом экспоненциальной зависимости коэффициента радиационного усиления от длины волны, глубокие озоновые аномалии существенно увеличивают дозу наиболее деструктивной части УФ-В радиации. В течение вегетационного периода, особенно в его начальной стадии, глубокие длительные депрессии озоносферы способны спровоцировать серьезные необратимые нарушения структуры и функционального состояния фотосинтетического аппарата растений бореальной зоны.

Выводы по главе

1. При рассмотрении рядов наблюдений ОСО и УФ-В радиации на станции Томск, установлено, что по данным измерений приборов NILU-UV и M-124, расположенных на измерительной площадке ИМКЭС СО РАН, отмечается занижение уровней УФ-В радиации в мае, что приводит к сдвигу максимума многолетних среднемесячных значений ОСО с марта на май. Учитывая данную особенность, при сравнительном анализе рядов наблюдений ОСО и УФ-В радиации для станции Томск рекомендуется использовать данные об УФ-В радиации базы данных WOUDC и об ОСО – системы реанализа спутниковых TEMIS.
2. На основе корреляционного анализа установлена статистически значимая высокая корреляция между рядами отклонений от многолетних средних значений ОСО и УФ-В радиации (коэффициент детерминации R^2 достигает 0,5) и определены средние значения коэффициентов радиационного усиления на длинах волн $\lambda < 315$ нм для средних широт зоны бореальных лесов.
3. Показано, что практически все изменения потока приходящей биологически активной солнечной радиации на длинах волн $\lambda \leq 310$ нм в среднеширотном поясе обусловлены преимущественно колебаниями ОСО. Это позволяет оценивать изменения уровня приземной УФ-В радиации, данные о котором редки, по данным глобального мониторинга ОСО, представленным широко.

ГЛАВА 3. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ОТКЛИКА ЕЛИ СИБИРСКОЙ (*PICEA OBOVATA* LEDEB.) НА ВОЗДЕЙСТВИЕ ПОВЫШЕННЫХ ДОЗ УФ-В РАДИАЦИИ

3.1 Обзор имеющихся экспериментальных данных

Основные знания о влиянии УФ-В радиации на состояние хвойных растений основаны на результатах экспериментов, проводившихся на молодых саженцах в течение одного или нескольких вегетационных периодов. Экспериментальные исследования проводятся на саженцах, поскольку облучение взрослых деревьев вызывает ряд непреодолимых технических трудностей, связанных с невозможностью установления аппаратуры в основном из-за их значительного размера. Большая часть экспериментов выполняется в лабораторных условиях, меньше – в естественных, на специально оборудованных площадках и полигонах. В лабораториях помимо ламп, обеспечивающих дополнительное облучение УФ-В радиацией, используются лампы ФАР (фотосинтетически-активная радиация) и фоновой УФ радиации, создающие приближенное к естественному облучение. Используемые в экспериментах лампы могут охватывать, как весь УФ-В диапазон (280-320 нм), так и какую-либо его часть, при этом известно, что короткие УФ-В волны, обладают более высокой энергией кванта и представляют большую опасность для биологических объектов, нежели длинные. Необходимо также учитывать, что в естественных условиях излучение короче 295 нм поверхности Земли практически не достигает (рис. 2.1), а излучение с длиной волны 320 нм уже не обладает достаточной энергией для того, чтобы вызывать значительные повреждения биомолекул (рис. 2.2). В разных экспериментах растения облучаются дополнительными дозами УФ-В радиации различной интенсивности и в разных спектральных диапазонах, разнятся методики, технические и климатические условия проведения экспериментов, стадии развития хвои и исследуемые виды, поэтому полученные результаты сильно варьируются.

Поскольку выводы относительно влияния повышенных доз УФ-В радиации на хвойники основываются на исследованиях, проведенных на молодых саженцах, необходимо учитывать, что морфология новообразованных игл саженцев отличается от морфологии игл взрослых деревьев, анатомия взрослых деревьев и саженцев также является различной. Поскольку кроны взрослых деревьев получают значительное количество радиации, в то время как до лесного подростка, в естественных условиях доходит лишь небольшая часть радиационного потока, результаты экспериментов, полученные при облучении саженцев, могут показывать завышенный эффект (Brown et al., 1994). Тем не менее, механизм образования хвои у взрослых деревьев и у подростка является идентичным, что говорит о справедливости применения результатов экспериментов к хвое текущего года взрослых деревьев.

3.1.1 Фотосинтез, содержание хлорофилла, окислительный стресс

Одним из наиболее изучаемых последствий негативного влияния УФ-В радиации на растения является снижение фотосинтетической активности. Для сельскохозяйственных культур проведены довольно детальные исследования и выявлены многие закономерности влияния УФ-В радиации на их рост и развитие, но последствия влияния УФ-В радиации на хвойные растения до сих пор до конца не ясны. В разных исследованиях было выявлено как негативное, так и нейтральное влияние УФ-В радиации на интенсивность фотосинтеза хвойных деревьев. Различный отклик фотосинтетического аппарата (ФСА) на прямое воздействие УФ-В радиации зависит от многообразия факторов окружающей среды и характера проведения эксперимента. Так, было обнаружено, что снижение интенсивности фотосинтеза у *Pinus taeda* под влиянием повышенных доз УФ-В радиации наблюдается в хвое текущего года; в хвое прошлых лет изменений фотосинтеза не отмечалось (Naidu et al., 1993). Высокое содержание УФ-В-абсорбирующих соединений в покровных тканях хвойных деревьев в некоторых экспериментах выражалось в низком проникновении УФ-В радиации в

мезофилл и, соответственно, в отсутствии повреждений ФСА (Day et al., 1992; Sullivan et al., 1996; Fischbach et al., 1999; Hoque et al., 1999; Turtola et al., 2006). *Pinus halepensis* и *Pinus pinea* (Petropoulou et al., 1995) даже демонстрировали увеличение фотосинтетической активности при одновременном воздействии повышенных доз УФ-В радиации и засухи. Ухудшение фотосинтеза, происходящее в результате повреждений ФСА, устьичного закрытия или меньшего проникновения света внутрь листа из-за утолщения покровных тканей наблюдалось у *Pinus taeda* и *Picea abies* в результате УФ-В облучения в течение трех- и двух сезонов, соответственно. В результате облучения *Picea obovata* в течение одного сезона была установлена толерантность ФСА к воздействию повышенных доз УФ-В радиации в пределах естественного синоптического периода (7 дней), однако более длительное облучение привело к снижению фотосинтетической активности (Зуев и др., 2010). У *Picea abies* и *Picea obovata* снижение фотосинтетической активности коррелировало со снижением содержания хлорофилла (Šprtova et al., 1999; Зуев и др., 2010).

Уровень содержания хлорофилла, как основного фотосинтетически активного компонента также исследуется во многих экспериментах по изучению влияния УФ-В радиации на хвойные породы деревьев. Большинство подобных исследований показывает снижение содержания хлорофилла, однако, в некоторых случаях отмечается нейтральный и положительный эффект, а уровень хлорофилла варьируется в зависимости от стадии развития хвои, дерева и окружающих условий (Bassman et al., 2003; Kirchgessner et al., 2003; Зуев и др., 2010; Lavola et al., 2003; Trošt Sedej et al., 2008; Láposi et al., 2009). УФ-В радиация может не только затормаживать синтез хлорофилла или выступать причиной его фотоокисления (Bornman, 1989, Middleton et al., 1993), как было показано для *Picea abies* и *Picea obovata* (Šprtova et al. 1999, Kirchgessner et al. 2003, Зуев и др., 2010), но и в благоприятных условиях увеличивать синтез фотосинтетических пигментов (Middleton et al., 1993, Jordan, 1996), хотя в долгосрочных исследованиях этот факт подтвержден не был. Облучение дополнительными дозами УФ-В радиации *Pinus halepensis* и *Pinus pinea* в течение одного сезона, а

также *Picea abies* в течение пяти сезонов не выявило значимых изменений в содержании хлорофилла у этих видов (Petrovoulou et al., 1995; Trošt Sedej et al., 2008).

Как стрессовый фактор УФ-В радиация индуцирует в растительных клетках повышенную интенсивность образования активных форм кислорода, вызывающих окислительный стресс (Зуев и др., 2007). Механизмом защиты растения от окислительного стресса выступает нейтрализация активных форм кислорода антиоксидантами. Содержание антиоксидантов у хвойных растений варьируется в зависимости от сезона и времени суток (Polle et al., 1994; Wildi et al., 1996). Обычно низкий уровень антиоксидантов наблюдается ночью, высокий – днем. Сезонные же флуктуации проявляются в более высоких уровнях одних антиоксидантов (глутатион, супероксиддисмутаза, аскорбатпероксидаза) в зимний (Esterbauer et al., 1978; Schupp et al., 1988; Polle et al., 1992; Huttunen et al., 1988; Tandy et al., 1989) и других (аскорбат) в весенне-летний период (Esterbauer et al., 1980). Поскольку уровни антиоксидантов зависят от фотопериода и сезонности, хвойные растения могут обеспечивать себе защиту от УФ-В радиации в дневное время как в весенне-летний период, так и в период ранней весны, когда большой вклад в суммарное количество радиации вносит альbedo снежного покрова. Антиоксиданты также защищают растение от токсического воздействия тропосферного озона, образующегося под воздействием УФ-В радиации в фотохимических циклах окисления углеводов. Существенная роль в защите растений от окислительного стресса отводится каротиноидам (Demming-Adams et al., 1994), содержание которых в хвое в летние месяцы, когда радиационный фон максимален, невелико (Титова, 2010). В результате облучения УФ-В радиацией в течение одного сезона *Picea obovata* Ledeb. было отмечено снижение содержания каротиноидов в хвое (Зуев и др., 2010).

3.1.2 Покровные ткани и УФ-В-абсорбирующие соединения

Изменения физиологических и биохимических процессов, происходящих в хвое под воздействием УФ-В радиации, обусловлены ее проникновением в фотосинтетические ткани, в результате чего в структуре покровных тканей также могут происходить изменения (Hoque et al., 1999). Покровными тканями принято считать эпидерму, гиподерму, кутикулу и слой кутикулярного воска. Важная роль покровных тканей в защите листового аппарата от негативного воздействия УФ лучей отмечается в многочисленных исследованиях (DeLucia et al., 1991; Day et al., 1994; Laakso et al., 2000; Sullivan et al., 1996). Известно, что под воздействием повышенных доз УФ-В радиации толщина покровных тканей может увеличиваться (Laakso et al., 1996; Sullivan et al., 1996).

Считается, что увеличение толщины кутикулы способствует более эффективному отражению УФ лучей, данный эффект был отмечен при облучении *Pinus sylvestris* (Laakso et al., 1996, 2000; Latola et al., 2001) и *Pinus pinea* (Manetas et al., 1997) *Pinus taeda* (Sullivan et al., 1996). Эпидермальный и гиподермальный покровы также являются барьером, препятствующим проникновению УФ лучей в ассимилирующие ткани. Увеличение толщины клеточных стенок эпидермы наблюдалось у *Pinus sylvestris* (Laakso et al., 1996, 2000), клеток эпидермы и гиподермы – у *Pinus taeda* (Sullivan et al., 1996), гиподермы – у *Pinus ponderosa* (Nagel et al., 1998). Предполагается, что толщина эпидермы и гиподермы под воздействием УФ-В радиации увеличивается в результате накопления в их клетках фенольных соединений, выполняющих функцию УФ-В-абсорбентов (Laakso et al., 1998).

Отмечается также, что УФ-В радиация в комбинации с другими стрессорами, такими как жара или засуха, стимулирует синтез кутикулярного воска, что способствует сохранению влаги внутри иглы, подобный эффект наблюдался у *Pinus pinea* (Björn et al., 1997; Manetas et al., 1997). В засушливый период увеличение слоя кутикулярного воска наряду с закрытием устьиц в результате УФ-В облучения, создает затруднения для кутикулярной транспирации, что

позволяет растению поддерживать критический уровень водного содержимого. Однако, удаление кутикулярного воска у сформированных однолетних игл различных видов хвойных не увеличивало степени проникновения УФ-В радиации в мезофилл (Day et al., 1992), что свидетельствует об отсутствии непосредственной защитной функции покровного воскового слоя от УФ-В радиации.

Одними из важнейших элементов защиты растений от воздействия повышенных доз УФ-В радиации, являются УФ-В-абсорбирующие фенольные соединения (Day et al., 1992; DeLucia et al., 1992; Trošt Sedej et al., 2008). Они накапливаются в вакуолях и клеточных стенках эпидермы и гиподермы (Fischbach et al., 1999; Hoque et al., 1999; Rozema et al., 2002; Turtola et al., 2006). Исследования показывают, что в эпидерме полностью сформированных игл содержится высокое количество фенольных компонентов, которые могут предотвращать проникновение УФ-В радиации в фотосинтетические ткани, не препятствуя при этом прохождению ФАР (фотосинтетически активной радиации) (Day et al., 1992; DeLucia et al., 1992). Считается, что под воздействием повышенных доз УФ-В радиации в клетках эпидермы и гиподермы может происходить дополнительный синтез фенольных соединений (Laakso et al., 1998), однако, изменения в количестве УФ-В-абсорбентов отмечаются не во всех экспериментальных исследованиях. Так, например, при воздействии повышенных доз УФ-В радиации в течение одного сезона на *Pinus pinea* и *Pinus halepensis* (Petropoulou et al., 1995), трех – на *Pinus ponderosa* и *Pseudotsuga menziesii* (Warren et al., 2002) и пяти – на *Picea abies* (Trošt Sedej et al., 2008; Virjamo et al., 2014) содержание УФ-В-абсорбирующих соединений не изменялось, однако, увеличение их количества было зафиксировано у *Picea abies* при одновременном УФ-В облучении и засухе (Virjamo et al., 2014). У *Pinus sylvestris* в результате 3-х лет облучения количество УФ-В-абсорбирующих соединений понизилось, что говорит о недостаточной эффективности этого защитного механизма в данном случае (Kinnunen et al., 2001). В то же время облучение *Pinus sylvestris* и *Pinus taeda* дополнительными дозами УФ-В радиации в рамках других экспериментов

вызвало значительное увеличение количества фенольных соединений, как в вакуолях, так и в клеточных клетках эпидермы (Laakso et al., 2000; Latola et al., 2001).

3.2 Описание и методика проведения эксперимента

Комплексный эксперимент по исследованию влияния УФ-В излучения на состояние хвойных деревьев проводился в лабораторных условиях в течение 2-х вегетационных периодов 2015 и 2016 гг. В качестве экспериментальных образцов были использованы 7-летние саженцы ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), выращенные в естественных условиях на научном стационаре ИМКЭС СО РАН «Кедр» в п. Курлек Томской области. Начало эксперимента в каждом году было приурочено к окончанию роста молодой хвои, т.е. к началу июня, продолжительность эксперимента в обоих случаях составляла 80-85 дней, что позволило вести наблюдение за растениями в течение всего периода активной вегетации. Саженцы помещались в лабораторию за 2 недели до начала эксперимента для адаптации к новым условиям, а по окончании эксперимента высаживались на полигон ИМКЭС СО РАН для осуществления зимовки в естественных условиях.

Все отобранные для эксперимента образцы были разделены на 2 группы – контрольную и опытную (подвергавшуюся дополнительному УФ-В облучению). В каждой группе находилось по 11 растений, которые были помещены в 2 отдельных пластиковых контейнера с однородной по составу почвой и водоотводом. Экспериментальная лаборатория была разделена непрозрачной перегородкой на две части, в каждой из которых находился контейнер с растениями. В обеих частях лаборатории имелось отдельное окно, которое в целях осуществления естественной вентиляции помещения на протяжении эксперимента оставалось открытым. Обе части лаборатории были оборудованы люминесцентными фитолампами Hagen T8 Sun-Glo 20W (Япония), обеспечивающими дополнительный уровень фоновой фотосинтетически активной

радиации (ФАР); данные лампы создают излучение по своим спектральным характеристикам близкое к мягкому дневному свету (цветовая температура 4200К), при этом УФ диапазон в спектре лампы отсутствует (рис. 3.1). Фотопериод ламп ФАР составлял 7 часов в сутки (10:00-17:00).

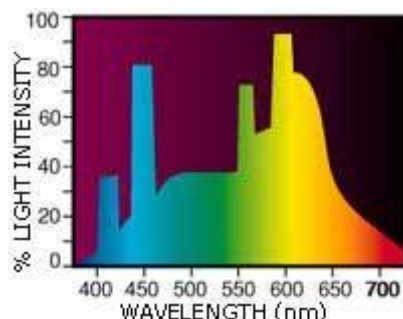


Рисунок 3.1. Спектр люминесцентной фитолампы Hagen T8 Sun-Glo 20W

Опытная группа растений на протяжении всего эксперимента подвергалась дополнительной экспозиции повышенных доз коротковолновой УФ-В радиации в течение 4-х часов ежедневно (11:00-15:00). В качестве источника УФ-В излучения использовалась ХеС1-эксилампа барьерного типа с узким максимумом на длине волны 308 нм (Ломаев и др., 2006; Тарасенко и др., 2015), располагавшаяся на расстоянии 75 см от верхнего яруса растений, что позволяло обеспечивать уровень облученности $\sim 1 \text{ Вт/м}^2$. Ежедневная доза УФ-В радиации распределенная в диапазоне 302,4 - 310,8 нм соответствовала условиям 20%-ного дефицита озона в атмосфере (см. п. 3.2.1).

Измерения CO_2 -газообмена и транспирации хвои осуществлялись с использованием портативного инфракрасного газоанализатора Li-6400XT (LI-COR, США) с открытой системой (рис. 3.2). Освещенность в листовой камере устанавливалась на уровне $200 \text{ мкмоль/м}^2\text{с}$, что является величиной, характерной для ФАР под пологом елового леса (Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции, 2006), и обеспечивалась системой светодиодов (6400-02B LED). Листовая камера, внутри которой поддерживалась температура $(24 \pm 2)^\circ\text{C}$ продувалась атмосферным воздухом, скорость потока которого составляла 400 мкмоль/с . В течение всего эксперимента измерения проводились на одних и тех же побегах первого порядка ветвления для

однолетней и двухлетней хвои с интервалом в 5-10 дней. Для расчета интенсивности фотосинтеза и транспирации по окончании эксперимента побеги аккуратно срезались, однолетняя и двухлетняя хвоя высушивались в сушильном шкафу в течение 48 часов при температуре 100 °С, и сухой вес хвои пересчитывался на площадь листовой поверхности (Цельникер, 1982).



Рисунок 3.2. Измерение CO_2 -газообмена и транспирации хвои с помощью инфракрасного газоанализатора Li-6400XT

Параллельно с измерением интенсивности газообмена в каждой группе с 4 саженцев отбирали однолетнюю и двухлетнюю хвою для определения содержания общей воды. Навески хвои высушивались в сушильном шкафу в течение 48 часов при температуре 100°C. Оводненность хвои выражалась в процентном отношении к общей сырой массе образца.

Во время проведения эксперимента осуществлялись регулярные измерения влажности почвы, а также температуры и влажности воздуха с помощью атмосферно-почвенного измерительного комплекса АПИК (ИМКЭС СО РАН). Замеры производились в автоматическом режиме с периодичностью в 1 час и передавались на ПК; впоследствии результаты осреднялись до среднесуточных значений. На начало эксперимента влажность почвы в контейнерах устанавливалась одинаковой и в течение всего эксперимента поддерживалась на уровне 25-45%. Поливы производились одновременно и в одинаковом объеме по достижении в одном из контейнеров значения влажности в 25%. Температура воздуха в помещении за период наблюдений менялась в пределах $(25 \pm 10)^\circ \text{C}$ при относительной влажности воздуха в среднем около 55 % и 52 % в 2015 и 2016 гг. соответственно. Параметры температуры и влажности воздуха в помещении в значительной степени определялись погодными условиями, поскольку для лучшей циркуляции воздуха окна в обеих частях лаборатории на протяжении всего эксперимента оставались открытыми.

Схема эксперимента представлена на рис. 3.3.

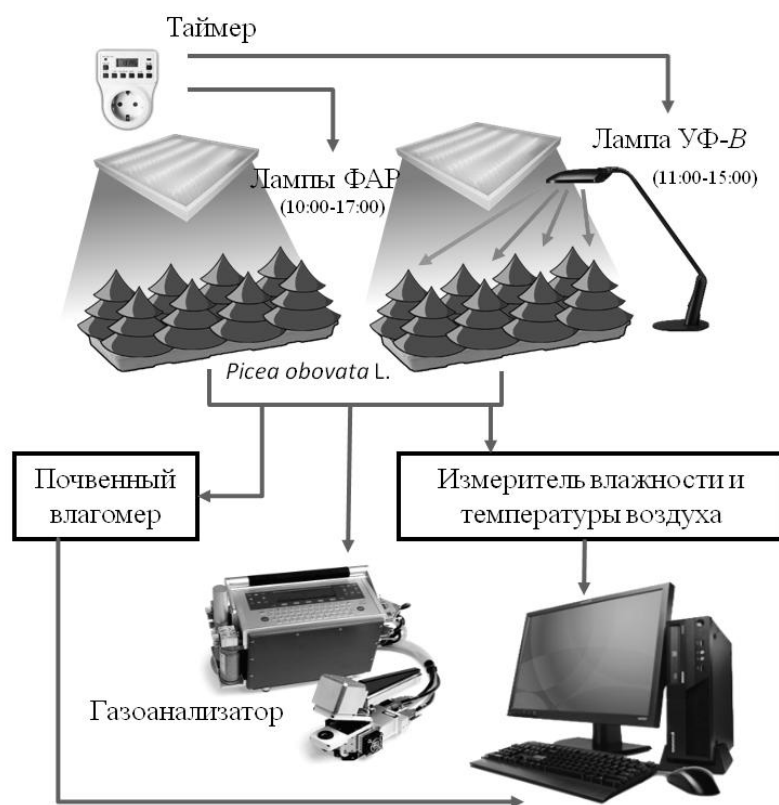


Рисунок 3.3. Схема эксперимента

На втором году эксперимента осуществлялся анализ анатомии хвои. Отбор проб для анатомических исследований хвои проводили 4 раза за период наблюдений: в первый день (до начала облучения), 21, 56 и 81 день (последний день эксперимента). Собранная хвоя фиксировалась в 70 % спирте (Мокроносков, 1978). Поперечные срезы толщиной 30 мкм делались в средней части хвои на замораживающем микротоме МЗ-2 (Россия) и помещались в глицерин. Измерялась толщина кутикулы, эпидермы и гиподермы на временных препаратах при помощи светового микроскопа AxioStar Plus (Zeiss, Германия), соединенного с видеокамерой LCL-217HS (Watec America, Япония). Анализ изображения проводился при помощи программы SIAMS MesoPlant (SIAMS, Россия). Повторность измерений анатомических показателей хвои была 20-кратная.

3.2.1 Расчет дозы УФ-В облучения

В качестве источника УФ-В радиации использовалась ХеСl-эксилампа барьерного типа с узким максимумом на длине волны 308 нм. Спектр излучения лампы приведен на рис. 3.4.

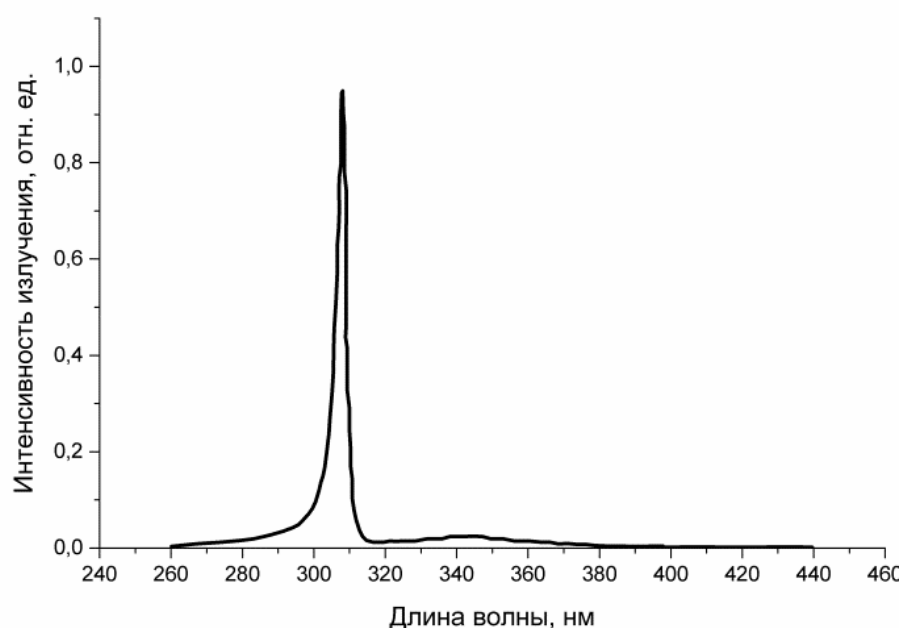


Рисунок 3.4. Спектр излучения ХеСl-эксилампы барьерного типа с узким максимумом на длине волны 308 нм (Ломаев и др., 2006)

Освещение производилось с постоянной интенсивностью – 1 Вт/м^2 . Период облучения составлял 4 часа в сутки или 14400 с. Таким образом, суточная доза облучения составляла – $14,4 \text{ кДж/м}^2$. Для определения дозы излучения лампы, приходящейся на узкий спектр с максимумом на длине волны $\lambda = 308 \text{ нм}$, необходимо знать ширину полосы излучения спектра по основанию. Однако, поскольку спектр имеет неправильную форму и широкое основание, определить ее напрямую не представляется возможным. Тем не менее, зная экспериментально определенное значение полной ширины спектра излучения лампы на полувысоте его максимума, можно аппроксимировать данный спектр некоторой функцией плотности вероятности, нормированной на единицу. Удобно воспользоваться в данном случае, например, распределением Гаусса. Согласно правилу трех сигм, 99,73 % всех значений нормально распределенной величины располагаются в интервале $\pm 3\sigma$ (σ – стандартное отклонение). В нашем случае интервал $\pm 3\sigma$ будет соответствовать искомой спектральной ширине по основанию, в пределах которой сосредоточено 99,73% энергии излучения лампы или $14,36 \text{ кДж/м}^2$. Стандартное отклонение σ для нормального распределения Гаусса рассчитывается по формуле:

$$\sigma = \frac{\Delta\vartheta}{2\sqrt{2\ln 2}}, \quad (3.1)$$

где $\Delta\vartheta$ – полная ширина спектра на полувысоте его максимума.

Учитывая несимметричность исходного спектра (рис. 3.4) и, как следствие, разницу в ширинах на полувысоте максимума для левой и правой его частей, предлагается аппроксимировать их отдельно. Так, полная ширина спектра на полувысоте максимума $\Delta\vartheta = 3,3 \text{ нм}$, при этом на левую часть приходится 2,2 нм, на правую – 1,1 нм. Таким образом, при аппроксимации спектра излучения лампы распределением Гаусса полная ширина спектра на полувысоте будет составлять 4,4 нм для левой части и 2,2 нм для правой, если рассматривать обе части независимо. Зная ширину спектров на полувысоте, по формуле 3.1 можно рассчитать контуры нормальных распределений (рис. 3.4а), которые необходимо привести к максимуму спектра лампы, с помощью введения поправочных

коэффициентов (рис. 3.5б), стандартное отклонение при этом не изменяется. На рис. 3.5в показан результирующий аппроксимационный контур и соответствующий ему интервал $\pm 3\sigma$.

На рис. 3.5г видно, что контур нормального распределения хорошо повторяет форму спектра лампы в его основной части, а интенсивность излучения на краевых участках спектра невысока. Таким образом, интервал $\pm 3\sigma$ для результирующего контура нормального распределения можно считать спектральной шириной полосы излучения ХеСІ-эксилампы.

Рассчитанная ширина полосы излучения лампы охватывает диапазон 302,4 - 310,8 нм и равна 8,4 нм по основанию (рис. 3.5в), из чего следует, что в пределах данного интервала распределено 14,36 кДж/м².

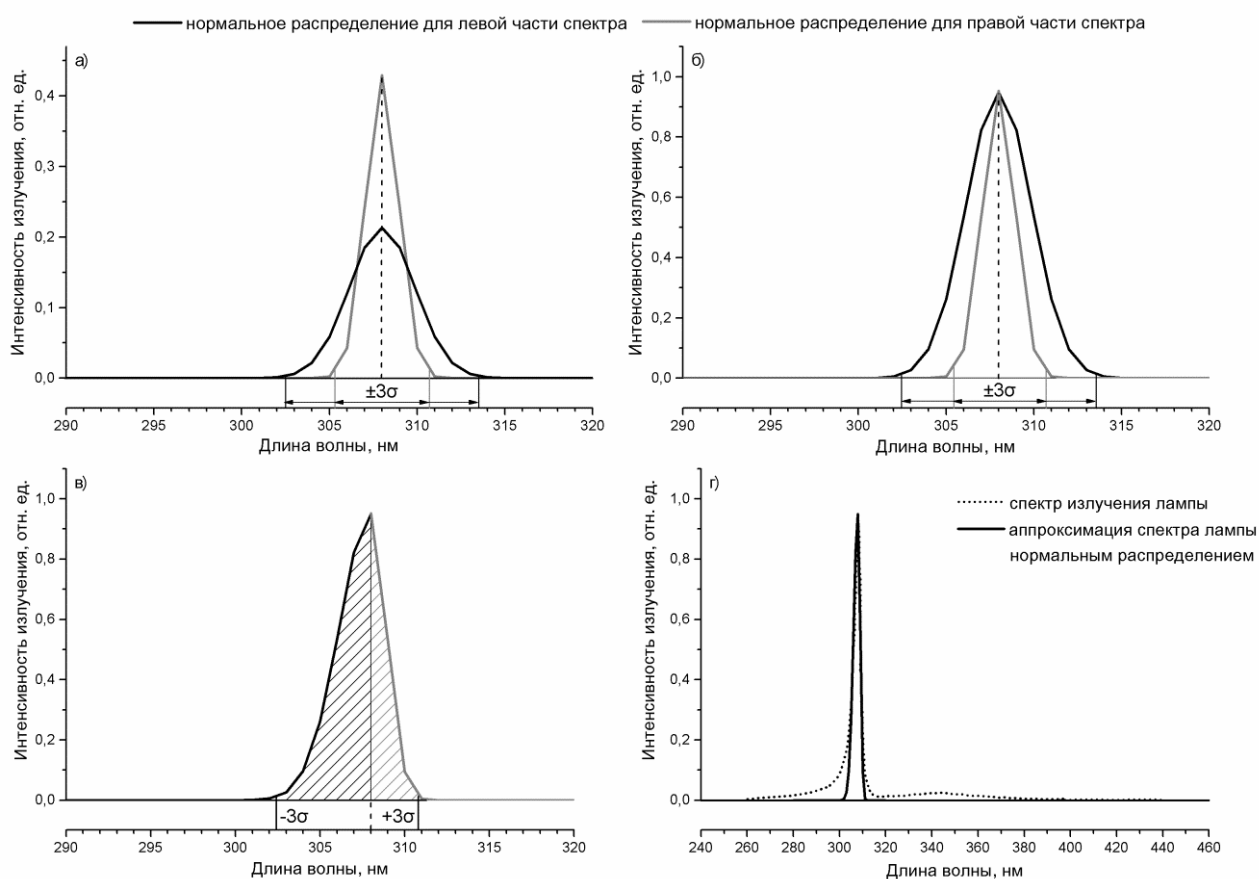


Рисунок 3.5. а) контуры нормального распределения для левой и правой частей спектра; б) те же контуры, приведенные к общему максимуму; в) результирующий контур; г) аппроксимация спектра излучения лампы результирующим контуром нормального распределения

Суммарная доза солнечной радиации в диапазоне длин волн 302,4 - 310,8 нм в среднем за период июнь-август для г. Томск составляет 8,43 кДж/м² (использованы данные WOUDC). Используя зависимость для определения коэффициента радиационного усиления в вегетационный период, полученную в п. 2.3.3, нетрудно рассчитать, что суммарная доза радиации равная 14,36 кДж/м² и распределенная в диапазоне 302,4 - 310,8 нм соответствует условиям 20%-ного дефицита озона в атмосфере.

3.3 Результаты эксперимента

3.3.2 Оводненность хвои, водный режим почвы, метеопараметры

Необходимым условием для нормального функционирования растений является сохранение водного баланса. В зеленых частях растения вода расходуется не только на транспирацию, она необходима для фотосинтетического усвоения углерода. Влагосодержание в листьях сильно варьируется и зависит от вида растения, его возраста и состояния. В частности, в естественных насаждениях ели обыкновенной с хорошей влагообеспеченностью почвы в начале вегетационного периода оводненность в хвое текущего года в среднем составляет 67%, предыдущего года – 52% (Овсянникова и др., 2012).

На рис. 3.6 показана динамика общего содержания воды в хвое саженцев контрольной и экспериментальной групп в 2015 и 2016 гг. (рис. 3.9а и 3.9б, соответственно). Видно, что внутри вегетационного периода оводненность хвои одного возраста контрольных и опытных растений не имеет достоверных различий. Для однолетней хвои характерно более высокое влагосодержание, поскольку в ней активнее протекают метаболические процессы, при этом наблюдаемое сезонное снижение общего содержания воды на этапе активного роста является естественным процессом (Сенькина, 2002). В период проведения эксперимента в 2015 г. средняя оводненность составила 65,1 % для однолетней и 55,3 % для двухлетней хвои, в 2016 г. – 62,5 % и 55,8 %, соответственно.

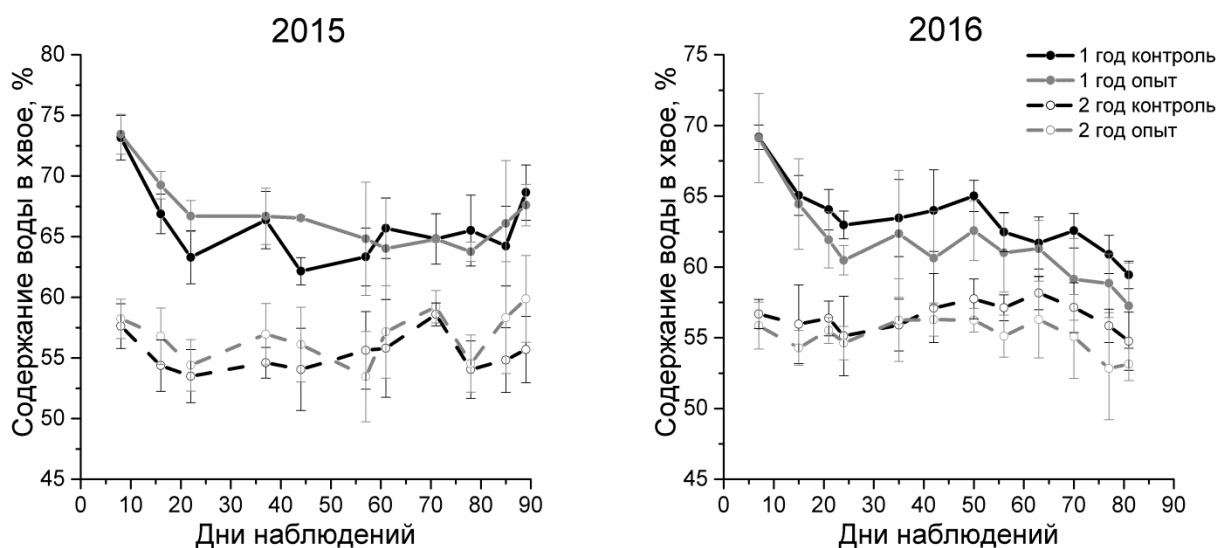


Рисунок 3.6. Динамика оводненности хвои текущего и второго года в контрольной и экспериментальной группах саженцев ели сибирской в 2015 (а) и 2016 (б) гг.

Таким образом, водный баланс хвои обеих групп растений в процессе эксперимента соответствовал сезонным нормам. Проявляющиеся минимумы влагосодержания хвои 29.06.2015 (29 день наблюдений) обусловлены высокой температурой ($+30^{\circ}\text{C}$) и низкой относительной влажностью воздуха 39% при оптимуме для лесных растений не менее 60% (Робакидзе и др., 2011).

Скорость изменения влажности почвы на фоне изменчивости температуры и относительной влажности воздуха представлена на рис. 3.7. Темпы высыхания почвы обусловлены в первую очередь изменениями метеопараметров, а также активностью транспирации растений. Так, в первый год эксперимента максимальные скорости высыхания почвы регистрировались при высоких температурах и низких значениях влажности воздуха в период, соответствующий наибольшей интенсивности фотосинтеза и транспирации. Во второй год эксперимента максимальные скорости высыхания почвы также соответствовали высоким температурам и низким значениям влажности воздуха, однако увеличения скоростей высыхания в период наиболее высокой активности транспирации не отмечалось. В оба года эксперимента скорости высыхания почвы между контейнерами с контрольными и опытными образцами не имели достоверных различий по величине.

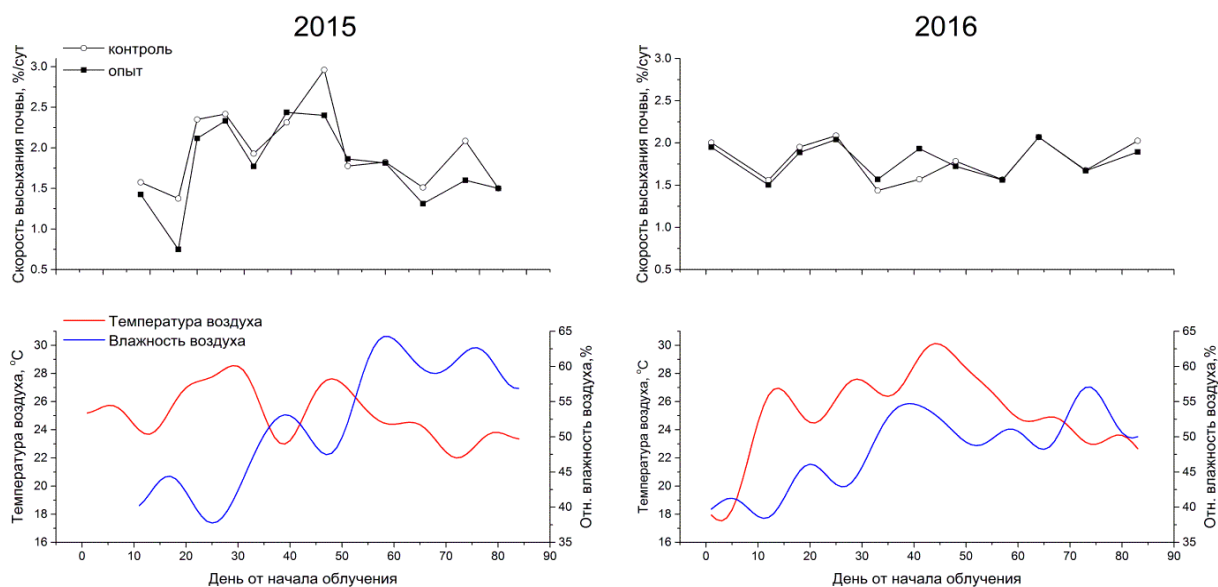


Рисунок 3.7. Скорость изменения влажности почвы и динамика температуры и влажности воздуха в 2015 и 2016 гг. (временные ряды сглажены FFT-фильтром по 5 точкам)

3.3.3 Фотосинтез и транспирация

На рис. 3.8 показана динамика интенсивности наблюдаемого фотосинтеза хвой текущего и второго года в 2015 (рис. 3.8а) и 2016 (рис 3.8б) гг. саженцев контрольной и экспериментальной групп. Внутри каждого вегетационного периода явно проявляется синфазность изменений. Максимальные значения интенсивности ассимиляции CO_2 были зарегистрированы в середине вегетационного периода в июле – 07.07.2015 и 11.07.2016, что соответствует особенностям данного биологического вида (Ладанова, 1992). В эти же даты наблюдались максимумы интенсивности транспирации. Изменение интенсивности транспирации в течение вегетационных периодов 2015 и 2016 гг. представлено на рис. 3.9а и рис. 3.9б, соответственно.

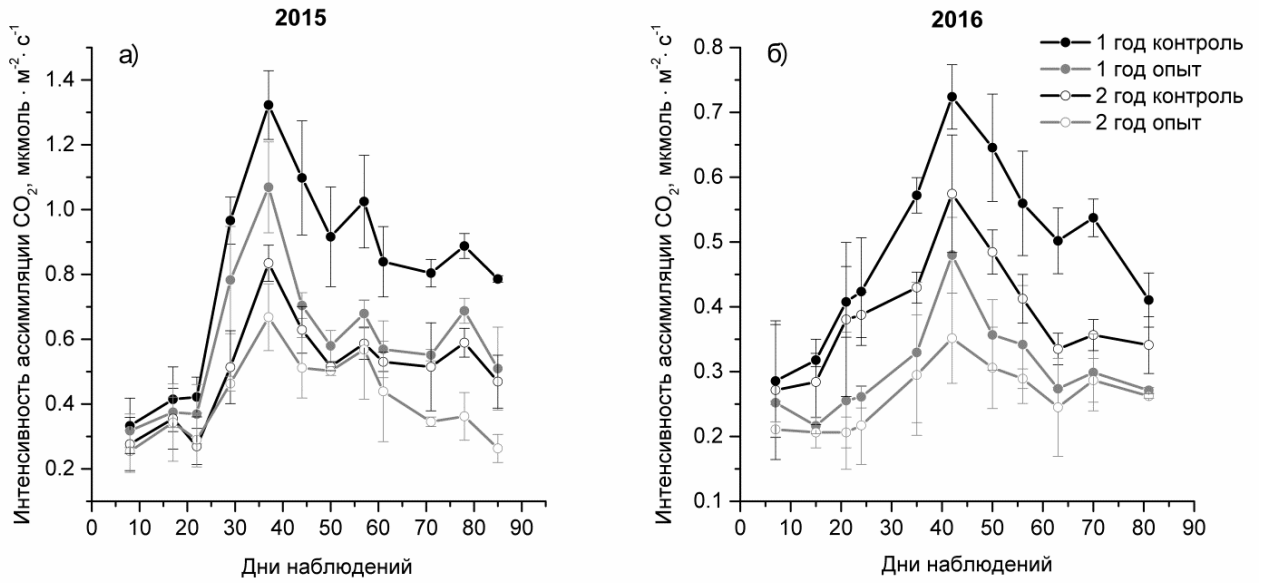


Рисунок 3.8. Динамика интенсивности наблюдаемого фотосинтеза хвои текущего и второго года саженцев контрольной и экспериментальной групп в 2015 (а) и 2016 (б) гг.

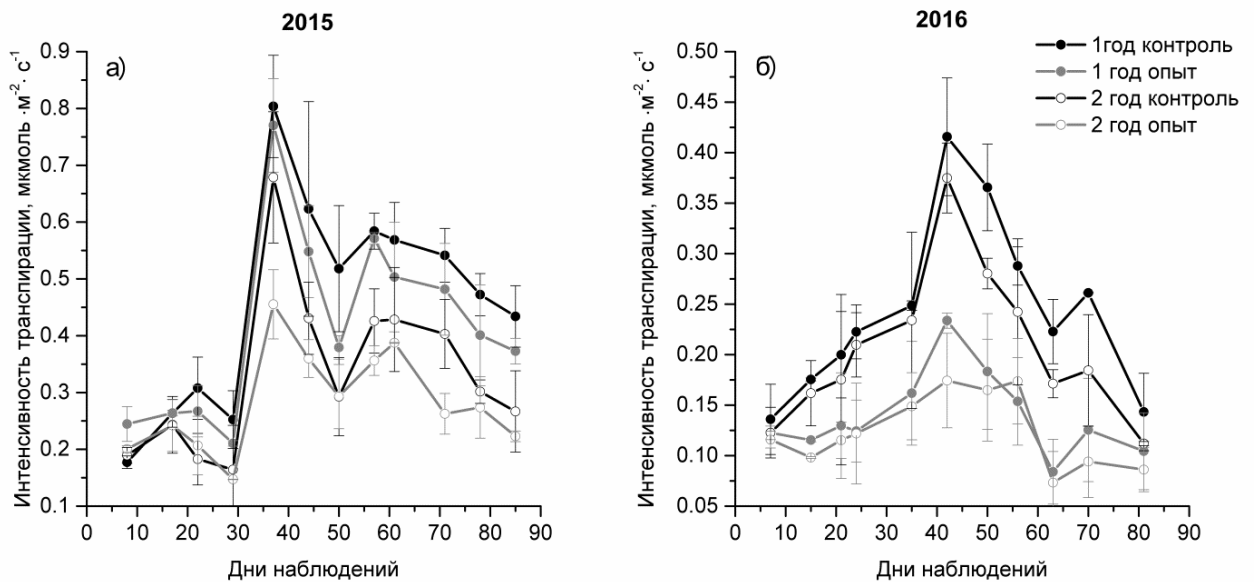


Рисунок 3.9. Динамика интенсивности транспирации хвои текущего и второго года саженцев контрольной и экспериментальной групп в 2015 (а) и 2016 (б) гг.

Усвоение CO₂ в процессе фотосинтеза и транспирация опосредованно связаны друг с другом, поскольку как диффузия углекислого газа, так и диффузия водяного пара осуществляются через устьичный аппарат растений. Высокий

уровень транспирации, как правило, свидетельствует о достаточной обеспеченности водой хлоропластов, и, следовательно, высокой интенсивности фотосинтеза. Анализ полученных данных показал статистически высокий уровень корреляции между интенсивностью наблюдаемого фотосинтеза и транспирацией растений. Коэффициенты линейной корреляции R представлены в таблице 3.1.

Таблица 3.1. Коэффициенты корреляции (R) интенсивности наблюдаемого фотосинтеза и транспирации

	2015 год				2016 год			
	1 год контроль	1 год опыт	2 год контроль	2 год опыт	1 год контроль	1 год опыт	2 год контроль	2 год опыт
$R^{*})$	0,837	0,715	0,852	0,749	0,937	0,900	0,924	0,630
p	0,0007	0,0090	0,0004	0,0051	<0,0001	0,0002	<0,0001	0,0377
N	12	12	12	12	11	11	11	11

**) R – коэффициент корреляции; p – уровень значимости; N – выборка*

Следует отметить более низкий уровень корреляции для экспериментальной группы растений по сравнению с контролем, что особенно явно проявляется в 2016 г для хвои 2 года растений в эксперименте, подвергавшейся воздействию повышенных доз УФ-В радиации в течение двух вегетационных периодов. Очевидно, что в каждой группе растений фотосинтез более интенсивно протекал в хвое первого года (рис. 3.8а,б), поскольку по мере ее роста происходит формирование ультраструктуры хлоропластов при интенсивном накоплении хлорофилла и каротиноидов. С увеличением возраста хвои активность фотосинтеза постепенно уменьшается (Ладанова, 1992).

3.3.4 Анатомия хвои

На втором году эксперимента (2016 г.) проводилось анатомическое исследование хвои с целью выявить изменения, происходящие в покровных тканях *Picea obovata* Ledeb. под воздействием УФ-В радиации.

Отбор проб для исследования анатомии хвои на протяжении второго года эксперимента производился 4 раза – в 1, 21, 56 и 81 дни облучения. Исследуемыми параметрами являлись толщина кутикулы, клеток и клеточных стенок эпидермы и гиподермы. Результаты измерений приведены в табл. 3.2.

Таблица 3.2. Характеристика анатомических структур на поперечном срезе хвои *Picea obovata* Ledeb. в результате УФ-В облучения

Толщина, мкм	День от начала облучения			
	1	21	56	81
кутикула	$\frac{1,22 \pm 0,05 / 1,17 \pm 0,09}{1,28 \pm 0,05 / 1,25 \pm 0,05}$	$\frac{1,25 \pm 0,04 / 1,26 \pm 0,03}{1,22 \pm 0,04 / 1,21 \pm 0,03}$	$\frac{1,28 \pm 0,04 / 1,29 \pm 0,03}{1,25 \pm 0,04 / 1,27 \pm 0,03}$	$\frac{1,23 \pm 0,04 / 1,27 \pm 0,05}{1,26 \pm 0,04 / 1,26 \pm 0,04}$
клеток эпидермы	$\frac{12,25 \pm 0,30 / 12,11 \pm 0,45}{13,06 \pm 0,43 / 12,60 \pm 0,28}$	$\frac{12,27 \pm 0,24 / 12,48 \pm 0,33}{13,29 \pm 0,44 / 16,08 \pm 0,58}$	$\frac{14,58 \pm 0,43 / 14,92 \pm 0,34}{14,42 \pm 0,29 / 17,01 \pm 0,43}$	$\frac{13,52 \pm 0,43 / 13,70 \pm 0,34}{13,36 \pm 0,29 / 16,93 \pm 0,43}$
клеток гиподермы	$\frac{15,46 \pm 0,41 / 15,52 \pm 0,55}{15,30 \pm 0,45 / 15,86 \pm 0,62}$	$\frac{15,12 \pm 0,60 / 15,84 \pm 0,30}{17,85 \pm 0,56 / 18,53 \pm 0,43}$	$\frac{15,63 \pm 0,46 / 15,88 \pm 0,44}{15,32 \pm 0,26 / 18,22 \pm 0,30}$	$\frac{14,37 \pm 0,43 / 15,32 \pm 0,43}{14,13 \pm 0,34 / 16,43 \pm 0,63}$
клеточных стенок эпидермы	$\frac{2,20 \pm 0,11 / 2,24 \pm 0,14}{3,09 \pm 0,16 / 3,48 \pm 0,11}$	$\frac{3,22 \pm 0,08 / 3,41 \pm 0,14}{3,23 \pm 0,09 / 3,74 \pm 0,16}$	$\frac{3,42 \pm 0,21 / 3,62 \pm 0,25}{3,76 \pm 0,08 / 4,05 \pm 0,08}$	$\frac{3,73 \pm 0,24 / 4,22 \pm 0,19}{3,72 \pm 0,22 / 4,07 \pm 0,18}$
клеточных стенок гиподермы	$\frac{2,05 \pm 0,10 / 1,90 \pm 0,13}{4,69 \pm 0,16 / 4,83 \pm 0,10}$	$\frac{5,76 \pm 0,30 / 7,14 \pm 0,24}{6,33 \pm 0,17 / 7,24 \pm 0,15}$	$\frac{5,82 \pm 0,23 / 6,90 \pm 0,11}{5,66 \pm 0,13 / 7,11 \pm 0,15}$	$\frac{5,70 \pm 0,42 / 6,36 \pm 0,27}{5,58 \pm 0,29 / 6,52 \pm 0,42}$

В числителе: среднее \pm стандартное отклонение контроль/опыт однолетней хвои; в знаменателе: среднее \pm стандартное отклонение контроль/опыт двухлетней хвои.

Анализ структурных особенностей хвои показал, что у однолетней хвои толщина кутикулы и клеток эпидермы и гиподермы достоверно не отличалась между вариантами в течение всего эксперимента. У двухлетней хвои не было отмечено достоверных отличий по толщине кутикулы во все сроки эксперимента, однако толщина клеток эпидермы и гиподермы в опытном варианте к концу эксперимента превышала контроль на 21 и 14% соответственно.

На рис. 3.10 показана величина толщины клеточных стенок эпидермы и гиподермы для однолетней и двухлетней хвои в опытном и контрольном вариантах до начала и в конце периода облучения.

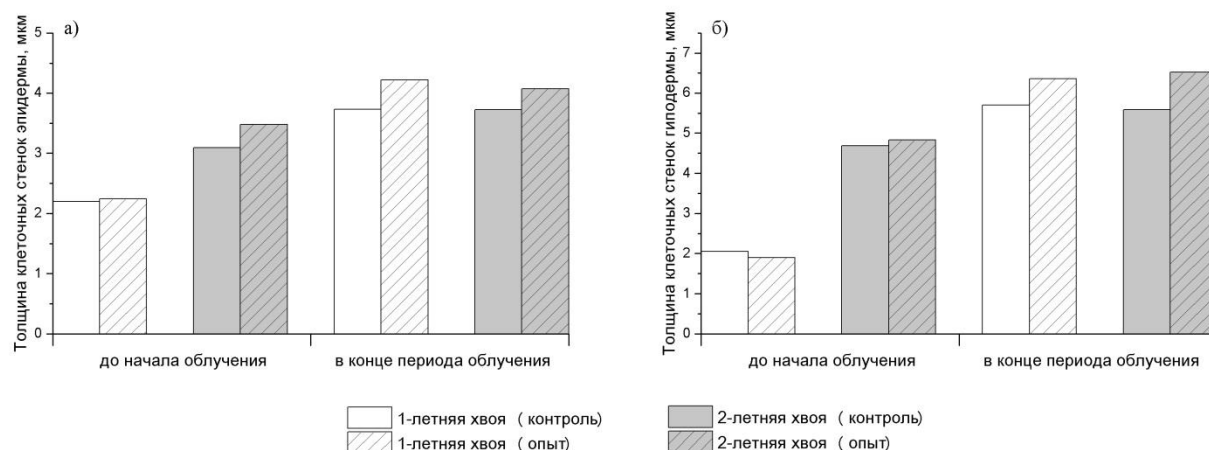


Рисунок 3.10. Толщина клеточных стенок а) эпидермы; б) гиподермы

Толщина клеточных стенок эпидермы и гиподермы к концу периода облучения возрастает как в образцах контрольной, так и экспериментальной групп, однако, в большей степени увеличение проявляется у облучаемых растений. Так, измерение толщины клеточных стенок эпидермы и гиподермы у однолетней хвои показало, что в опыте и контроле этот показатель не отличался в первые сроки наблюдения. В дальнейшем толщина клеточных стенок тканей увеличивалась в обоих вариантах более, чем в 2 раза, при этом к концу эксперимента стенки эпидермы и гиподермы были толще в опыте по сравнению с контролем на 12 и 10%, соответственно. В двухлетней хвое к концу эксперимента толщина клеточных стенок эпидермы опытного варианта превышала контроль на 9%, а гиподермы на 14%.

3.4 Анализ результатов эксперимента

В процессе проведения двухгодичного эксперимента установлено безусловное подавляющее фотосинтетическую активность влияние повышенных доз УФ-В радиации на фотосинтез хвои саженцев *Picea obovata* Ledeb., причем

действие стрессора имело явно выраженную тенденцию к накоплению. Результаты анализа полученных данных представлены в табл. 3.3 в виде относительных разностей максимальных значений параметров интенсивности фотосинтеза и транспирации в контрольной и опытной группе.

Таблица 3.3. Относительные разности максимальных значений интенсивности фотосинтеза и транспирации в контрольной и опытной группе, %

Год и период наблюдений	2015 (июнь-август)		2016 (июнь-август)	
	Хвоя 1 года	Хвоя 2 года	Хвоя 1 года	Хвоя 2 года
Параметр \ Возраст хвои				
Интенсивность фотосинтеза	19,2	20,2	33,7	38,8
Интенсивность транспирации	4,2	33,0	43,8	53,5

Так в 2015 г. интенсивности поглощения CO_2 в течение первых трех недель эксперимента в опыте и контроле фактически не имели достоверных различий (рис. 3.8а). Подавление интенсивности фотосинтеза хвои текущего года для экспериментальной группы растений было зарегистрировано на 29 день. При максимальных за период наблюдений значениях параметра (37 день) негативное воздействие УФ-В радиации явно проявилось в подавлении фотосинтеза хвои 1 и 2 года. В дальнейшем до конца периода наблюдений скорости ассимиляции CO_2 в опыте были ниже, чем для хвои соответствующего возраста в контроле, при этом в целом интенсивность усвоения CO_2 хвоей текущего года была выше, чем в хвое 2 года (табл. 3.3).

Максимальные значения интенсивности транспирации хвои 1 года в контроле и опыте не имели достоверных различий (рис. 3.9а). Уровень транспирации хвои 2 года у растений контрольной группы при максимальном фотосинтезе также был достаточно высоким и составлял 84,5 % от максимума хвои текущего года. В то же время в группе экспериментальных растений регистрировалось подавление транспирации хвои 2 года (табл. 3.3). Наиболее явно недостаточное общее содержание влаги отразилось на процессе

транспирации хвои второго года опытных растений – разность максимальных значений составила 33 %.

В 2016 г. экспериментальная группа растений повторно подвергалась воздействию тех же по характеристикам доз УФ-В облучения. В течение второго вегетационного периода проявилось усиление негативного влияния стрессора на ФСА. Уже через 15 суток экспозиции интенсивность наблюдаемого фотосинтеза (рис. 3.8б) и транспирации (рис. 3.9б) хвои саженцев в опыте оказались в среднем на 30 и 37 %, соответственно, ниже, чем в контрольной группе. В период максимума интенсивность поглощения CO_2 в опыте оказалась существенно меньше, чем у растений контрольной группы. При этом уровень транспирации хвои 2 года у растений контрольной группы составлял 90,2 % от максимума хвои текущего года. Необходимость поддержания водного гомеостаза листовых пластин стала фактором, предопределившим низкую интенсивность транспирации облучаемых растений по сравнению с контролем (табл. 3.3). Сопоставление результатов, полученных в течение двух лет исследований, свидетельствует о том, что действие УФ-В радиации привело не только к более выраженному подавлению фотосинтеза и транспирации, ранее подвергавшейся облучению хвои 2 года, но и, что особенно важно, хвои текущего года, формирование зачатков которой происходило во второй половине предыдущего вегетационного периода.

Исследования анатомии хвои показали различную реакцию однолетней и двухлетней хвои на воздействие УФ-В облучения. У однолетней хвои толщина эпидермальных и гиподермальных клеток достоверно не изменялась, но толщина клеточных стенок эпидермы и гиподермы увеличилась. В двухлетней хвое наблюдалось одновременное увеличение толщины клеток покровных тканей и утолщение их стенок. Толщина клеточных стенок эпидермы и гиподермы в опыте была больше чем в контроле во все сроки наблюдения, что, вероятно, связано с тем, что двухлетняя хвоя уже подвергалась УФ-В облучению в предыдущий год эксперимента. Очевидно, что увеличение толщины покровных тканей связано с накоплением в них УФ-В-абсорбирующих соединений фенольной природы, что

является характерным защитным механизмом растений от УФ-В радиации. Учитывая наблюдающееся снижение фотосинтетической активности в опытной группе саженцев, можно сделать вывод о том, что изменений в покровных тканях оказалось недостаточно для эффективной защиты ФСА от повреждений. При этом наибольшие изменения, как в толщине покровных тканей, так и в интенсивности фотосинтеза проявились в двухлетней хвое, уже подвергавшейся УФ-В облучению в первый год эксперимента, что свидетельствует о накоплении негативных изменений.

Выводы по главе

1. По результатам двухлетнего эксперимента было установлено, что долговременное воздействие повышенных доз УФ-В радиации на саженцы ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) привело к существенному снижению интенсивности фотосинтеза и транспирации, достигавшему в максимуме 38,8% и 53,5% соответственно, на фоне сохранения оводненности хвои.
2. Наиболее важным проявлением негативного влияния УФ-В радиации в течение второго года эксперимента стало угнетение процессов фотосинтеза и транспирации хвои текущего года облучаемых растений, формирование зачатков которой происходило в июле-сентябре предыдущего вегетационного периода, включающего период облучения с июля по август.
3. При анализе анатомии хвои облучаемых образцов у игл текущего года было зафиксировано увеличение толщины клеточных стенок покровных тканей, а у игл второго года – увеличение, как толщины клеточных стенок, так клеток эпидермы и гиподермы. Однако, не смотря на более активное проявление механизмов защиты двухлетней хвоей, снижение интенсивности ее фотосинтеза и транспирации оказалось более значительным по сравнению с однолетней, что связано с ее облучением первый год эксперимента.

ГЛАВА 4. РОЛЬ ИСТОЩЕНИЯ ОЗОНОВОГО СЛОЯ В МАССОВОМ УСЫХАНИИ ХВОЙНЫХ ЛЕСОВ ГОРНЫХ РАЙОНОВ ЮЖНОЙ СИБИРИ С 1990-Х ГОДОВ

4.1 Физико-географическая и климатическая характеристика района исследований

Со второй половины 90-х годов на территории Южной Сибири отмечается массовое рассредоточенное очаговое усыхание темнохвойных древостоев (Воронин и др., 2013; Бажина и др., 2010; Kharuk et al., 2013, Павлов, 2015). Очаги усыхания хвойных лесов преимущественно приурочены к горным областям на юге региона. Площадь очагов патологического отпада изменяется от 0,1 до 30 га (Павлов, 2015). Наиболее явно процессы деградации хвойников проявляются на территориях основных орографических образований Алтае-Саянской горной страны (Кузнецкий Алатау, Западный и Восточный Саяны), а также в пределах хребта Хамар-Дабан (рис. 4.1).

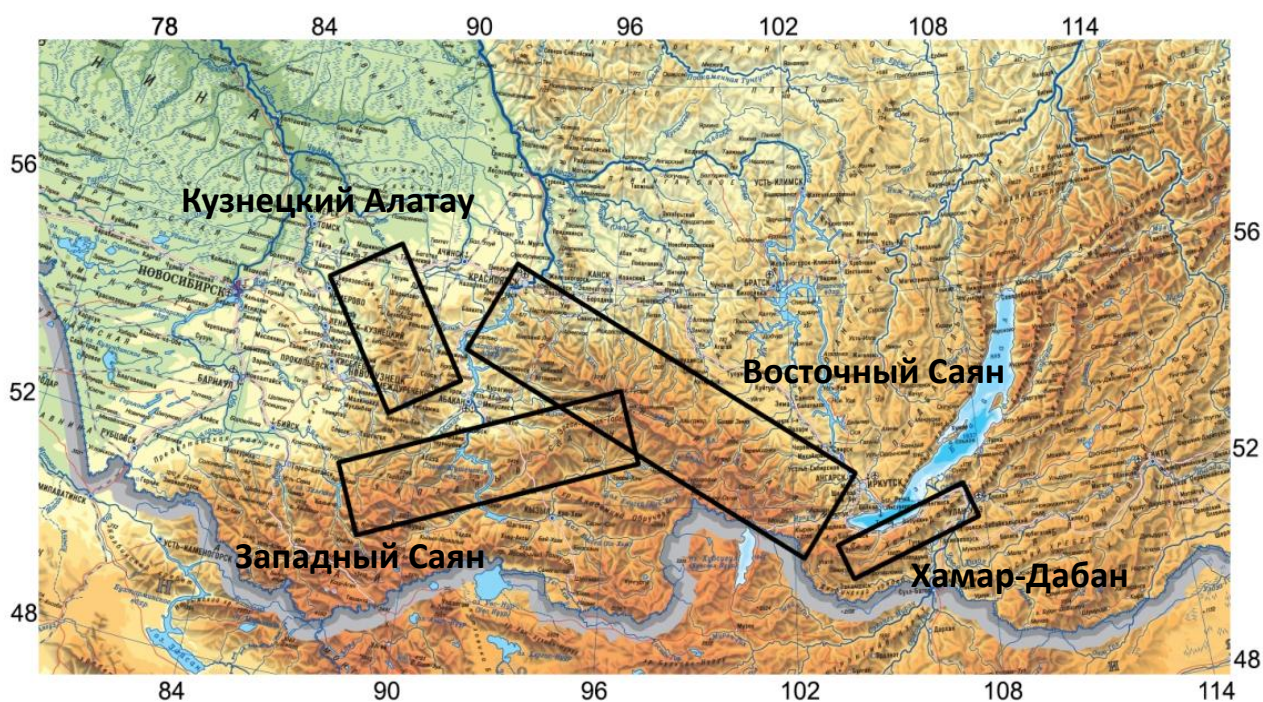


Рисунок 4.1. Основные орографические образования с усыханием хвойного леса

Горы Прибайкалья и Восточного Саяна как складчатые горные сооружения появились в протерозойское и древнепалеозойское время и сложены докембрийскими и нижнепалеозойскими породами. Горы Западного Саяна, Алтая и Кузнецко-Салаирской областей сформировались в эпоху палеозойской складчатости. Важную роль в формировании рельефа сыграло четвертичное оледенение. «Ледники расчленили пригребневые части хребтов, на склонах которых образовывались глубокие скалистые ниши и цирки, а гребни местами стали узкими и приобрели резкие очертания. Заполнявшиеся льдом долины имеют профиль типичных трогов с крутыми склонами и широким и плоским дном, заполненным моренными суглинками и валунами» (Гвоздецкий и др., 1978).

Ландшафты горно-таежной зоны являются наиболее типичными для гор Южной Сибири и занимают более 70% территории всей горной страны. В южных районах они расположены следом за горно-степным поясом, однако чаще наблюдается слияние горно-таежных ландшафтов с равнинной тайгой Западной Сибири или Среднесибирского плоскогорья у подножия гор. Верхняя граница древесной растительности в горах Южно-Сибирского региона расположена на различной высоте и зависит от условий конкретного орографического объекта. Так, «в Саянах она изредка доходит до высоты 2000 м над уровнем моря, а в северных частях Кузнецкого Алатау и Забайкалья – до 1200-1600 м» (там же) (рис. 4.2).

Горные леса Южной Сибири представлены преимущественно хвойными породами: лиственницей (*Larix sibirica*), сосной (*Pinus silvestris*), елью (*Picea obovata*), пихтой (*Abies sibirica*) и кедром (*Pinus sibirica*). Лиственные деревья чаще встречаются в нижней части горно-таежной зоны, или на старых вырубках и гарях. (там же)

Почвы, характерные для горной тайги Южной Сибири, имеют небольшую мощность, отличаются каменистостью и меньшим, по сравнению с равнинными, проявлением процессов оглеения. В западных районах преобладают дерново-подзолистые и горно-подзолистые почвы, а в восточных в силу широкого

распространения вечной мерзлоты основными типами почв являются кислые мерзлотно-таежные и сезонно-мерзлотные горно-таежные слабоподзоленные почвы. (там же)

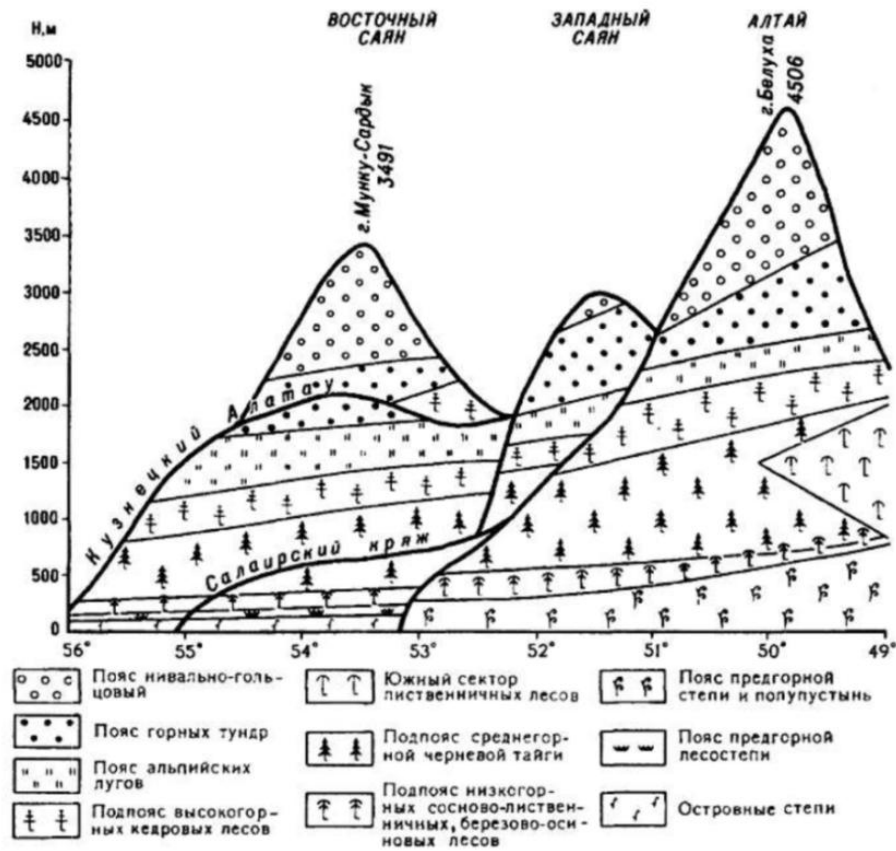


Рисунок 4.2. Схема поясного распределения растительности Алтае-Саянской горной страны (Раковская, 2001)

Удаленность Южно-Сибирского горного региона от морей и его расположение в центральной части Евразии определяют особенности местной атмосферной циркуляции. В холодное время года над горными массивами устанавливается область высокого атмосферного давления (азиатский антициклон), формирующийся над Монголией и Забайкальем. В теплое время года, из-за сильного прогрева поверхности здесь наблюдается пониженное атмосферное давление, воздушные массы, поступающие из Арктики и Атлантики в результате прогрева, формируют континентальный воздух. С положением монгольского фронта, формирующегося в южных областях при соприкосновении теплого континентального тропического воздуха с более прохладным воздухом

умеренных широт, связана циклоническая активность в регионе и выпадение атмосферных осадков. Однако, основное количество летних осадков обусловлено прохождением атлантических воздушных масс под влиянием западного переноса. (там же)

Влажные воздушные массы, приходящие с Атлантического океана, задерживаются западными склонами Алтая, Западного Саяна и Кузнецкого Алатау, поэтому в этих областях выпадает наибольшее количество осадков. При этом более 75% годовой суммы осадков приходится на теплый период. В холодное время года большое количество осадков наблюдается также на западных склонах хребтов, снежный покров может достигать здесь 2,5 м в высоту. Подобным режимом увлажнения обусловлено распространение на западных склонах сырой пихтовой тайги, болот и влажных горных лугов - еланей. На восточных склонах, в отличие от западных, осадков выпадает значительно меньше, по этой причине маленькая мощность снежного покрова в совокупности с суровым климатом обуславливает широкое распространение вечной мерзлоты в этих районах. (там же)

В целом климат рассматриваемого региона достаточно суров. Значительная продолжительность и низкие температуры холодного времени года определяют отрицательные среднегодовые температуры, наблюдающиеся практически повсеместно. Так, «на высоте 1500-2000 м продолжительность безморозного периода не превышает 20-30 дней, а заморозки возможны в любой месяц» (там же).

4.2 Факторы массовых усыханий хвойных древостоев в Южно-Сибирском регионе

Не смотря на имеющиеся исследования усыханий хвойного леса в горах Южной Сибири (Бажина, 2010; Павлов, 2015; Kha ruk, 2013), этиология этого процесса остается не до конца проясненной. Как правило, любые виды лесопатологического мониторинга отражают лишь конкретную стадию

патологического процесса, не учитывая его многофакторность и протяженность во времени. Существенное негативное влияние на лесную растительность могут оказывать экзогенные факторы – биологические, химические, физические. При сочетании климатических и антропогенных стрессоров окружающей среды, ослабляющих древостой, непосредственная их гибель происходит, как правило, под влиянием биотических причин, к которым относятся поражение патогенными организмами и атаки насекомых-вредителей. Необходимо иметь в виду, что среди значительного количества патологических агентов, лишь немногие непосредственно вызывают гибель или частичное отмирание древесных растений, основная же их часть либо снижает резистентность растения, либо, являясь агентами второго эшелона и поселяясь на ослабленном растении, активно способствует его гибели (Черпаков, 2011).

Снижение устойчивости древостоев к действию биологических агентов, может быть спровоцировано, в частности, климатическими условиями, проявляющимися в изменениях температурного режима и увлажненности территории. Однако, Павлову И.Н. (2015) в результате многолетних наблюдений удалось установить, что в усыхании лесов в горах Южной Сибири (Западный, Восточный Саян, Кузнецкий Алатау) значение корневых патогенов на фоне снижения биологической устойчивости хвойных деревьев является основным; также он отметил, что чаще всего очаги усыхания образуются на хорошо освещенных склонах южной, юго-восточной и юго-западной экспозиции.

4.2.1 Антропогенное воздействие

В качестве фактора, способствующего деградации хвойных лесов в горных районах Южной Сибири, рассматриваются индустриальные эмиссии загрязняющих веществ в атмосферу. Как правило, на территориях вблизи развитых промышленных центров регистрируется накопление в хвое компонентов техногенных эмиссий, очевидно, оказывающих ослабляющее воздействие на древостой. Так, в усыхании хвойных лесов в районе озера Байкал в числе прочих

факторов рассматривается роль техногенного загрязнения окружающей среды Иркутским промышленным узлом, Байкальским ЦБК и Селенгинским ЦКК. Усыхающие пихтово-кедровые леса в этом регионе расположены на северо-западном макросклоне хр. Хамар-Дабан, являющегося естественной преградой на пути западного переноса воздушных масс, т.е. вместе с атмосферной влагой хребтом перехватываются и газопылевые выбросы вышеперечисленных предприятий (Воинков и др., 2011). Однако, при систематическом ослабляющем воздействии выбросов от предприятий региона и накоплении в тканях растений компонентов промышленных эмиссий прямой зависимости с повреждением хвои и радиальным приростом обнаружено не было (Калихман, 2011; Воинков и др., 2011). Фитопатологические обследования указывают на то, что в последние десятилетия, усыхание кедрово-пихтовых лесов Хамар-Дабана происходит вследствие хронического заболевания, имеющего тип некроза, причина которого остается неясной (Воинков и др., 2011, Морозова, 2015). Непосредственная гибель древостоев происходит в результате заселения его стволовыми вредителями и развития грибных болезней.

В горах Кузнецкого Алатау основные усыхающие массивы пихты расположены в пределах закрытых хребтами горных котловин, на открытых наветренных склонах так же произрастают ослабленные древостои (Бажина и др., 2013). Загрязнение данного района промышленными поллютантами от предприятий Кемеровской области происходит под воздействием ветров западных и юго-западных румбов. Зона усыхания пихтовых древостоев практически совпадает с границами избыточно влажного высотного поясного комплекса, что за счет барьерной роли хребтов способствует выпадению токсических веществ из атмосферы с осадками и накоплению их в тканях растений. Выявлено, что в сильно поврежденных биоценозах в хвое деревьев повышено количество токсикантов (Бажина и др., 2013). Особенно наглядно негативное влияние антропогенного фактора проявляется на территории заповедника «Кузнецкий Алатау» вблизи действующего нефелинового рудника,

где пихтовые и кедровые насаждения характеризуются низким индексом жизненного состояния (Сторожев и др., 2008).

Однако, несмотря на активное развитие промышленности в Кемеровской области на протяжении XX-го века, на территории Кузнецкого Алатау значительное увеличение масштабов усыхания хвойных лесов отмечается с середины 1990-х годов. В то же время совокупные антропогенные выбросы на территории РФ в связи со спадом экономики в 1990-х годах снизились почти в 2 раза (Национальный доклад РФ о кадастре..., 2017), что указывает на уменьшение антропогенной нагрузки на лесные экосистемы с начала 1990-х годов. Таким образом, ослабляющее воздействие компонентов промышленных эмиссий на хвойные древостои в период массового формирования очагов усыхания проявилось в меньшей степени.

4.2.2 Климатические изменения

Оптимальные условия для произрастания темнохвойных пород деревьев в горах Южной Сибири создаются во влажном и избыточно-влажном высотных поясах (Поликарпов и др., 1986). Климатические изменения в зоне бореальных лесов характеризуются ростом температуры воздуха и количества осадков в теплый период года в последние десятилетия (рис. 1.4). Однако, региональные тенденции могут отличаться от среднезональных. Для оценки климатических изменений в регионах усыхания хвойных лесов в горах Южной Сибири была проанализирована динамика температуры воздуха и количества осадков на станциях горно-таежной зоны. Для анализа было отобрано 8 метеостанций наблюдательной сети Росгидромета (табл. 4.1). Для получения региональной динамики климатических показателей производилось осреднение температуры воздуха и сумм осадков в период май-август по всем станциям (рис. 4.3а).

Таблица 4.1. Метеостанции горно-таежной зоны в регионах с усыханием хвойного леса в горах Южной Сибири

Станция	Местоположение	Координаты	Высота, м	Период мониторинга	
				Температура	Осадки
Ненастная	Кузнецкий Алатау	54.45° с.ш., 88.49° в.д.	1186	1934-2016	1936-2015
Неожиданный	Кузнецкий Алатау	53.17° с.ш., 89.04° в.д.	527	1947-2016	1947-2015
Оленья речка	Западный Саян	52.48° с.ш., 93.14° в.д.	1404	1931-2016	1936-2015
Тоора-Хем	Западный Саян	52.28° с.ш., 96.06° в.д.	909	1946-2016	1946-2015
Верхняя Гутара	Восточный Саян	54.13° с.ш., 96.58° в.д.	983	1936-2016	1936-2015
Орлик	Восточный Саян	52.30° с.ш., 99.49° в.д.	1376	1934-2015	1959-2010
Тунка	Хамар-Дабан	51.44° с.ш., 102.32° в.д.	720	1961-2015	1936-2015
Хамар-Дабан	Хамар-Дабан	51.32° с.ш., 103.36° в.д.	1422	1936-2015	1936-2015

На рис. 4.3а видно, что при наличии циклических колебаний количество осадков за период наблюдений с 1959 по 2015 гг. имеет нулевой тренд. Нулевой тренд температуры воздуха отмечается в период с 1961 по 1992 гг., далее температура повышается, а максимум наблюдается в начале 2000-х гг. и соответствует высокому количеству осадков. Минимум гидротермического коэффициента (ГТК) Селянинова (рис. 4.3б), являющегося показателем засушливости климата, приходится на 1999 г., что соответствует минимуму атмосферных осадков. В 2000-х гг. в связи с повышением температуры воздуха ГТК Селянинова характеризуется пониженными значениями, однако, их порядок по-прежнему соответствует условиям избыточного увлажнения (ГТК Селянинова > 1,4).

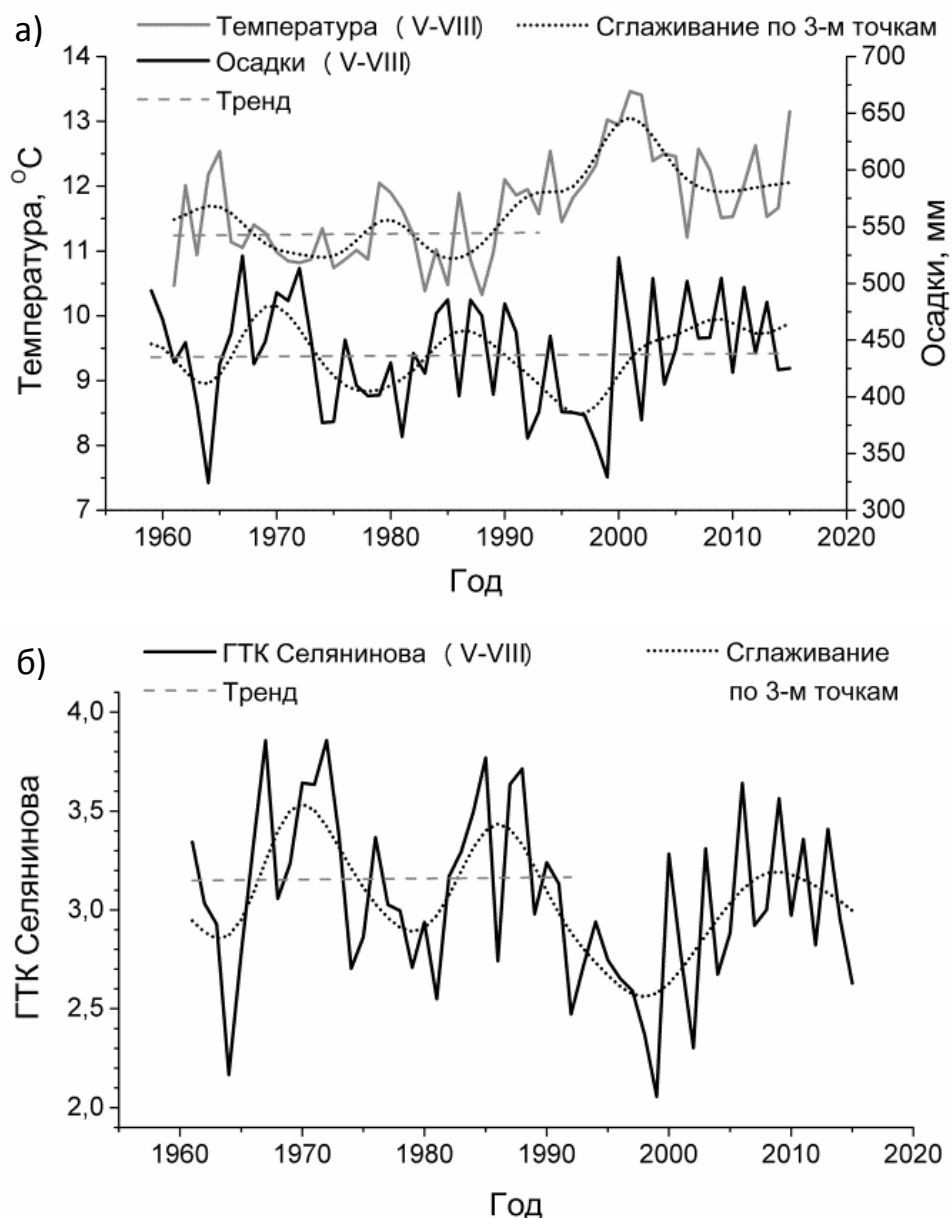


Рисунок 4.3. Динамика климатических параметров за период май-август в горно-таежной зоне Южной Сибири; а) температура воздуха и сумма осадков; б) ГТК Селянинова

Повышение температуры воздуха в регионах с усыханием хвойного леса в горах Южной Сибири с начала 1990-х годов должно способствовать стимуляции ростовых процессов хвойных деревьев (Бочаров, 2009; Скомаркова и др., 2009). Увлажнение данной территории, несмотря на увеличение температуры воздуха и нулевой тренд атмосферных осадков, остается избыточным, что так же свидетельствует о благоприятности климатических изменений для произрастания

хвойных видов деревьев. Однако увеличение температуры воздуха так же благоприятствует развитию патогенных организмов и увеличению численности насекомых вредителей (Ясюкевич и др., 2010; Павлов, 2015), поражающих ослабленные древостои.

В исследовании Петрова (2016) указывается на высокую зависимость радиального прироста усыхающих хвойных древостоев Алтае-Саянского региона и Хамар-Дабана от показателей атмосферного увлажнения, а также на разделение древостоев на две когорты – здоровых (с увеличением радиального прироста) и усыхающих (с уменьшением радиального прироста) – после серии засух конца 1990-х – начала 2000-х годов. Однако, общий тренд на снижение радиального прироста отмечается еще до разделения древостоев на когорты. В частности, в горах Кузнецкого Алатау с 1970-х и до начала 1990-х гг. наблюдается тренд на увеличение радиального прироста *Pinus sibirica*, тренд на снижение наблюдается с 1993-го года. В горах Восточного Саяна тренд на увеличение радиального прироста *Abies sibirica* наблюдается в период с 1950-х по конец 1980-х гг., далее наблюдается устойчивое снижение радиального прироста в когорте усыхающих деревьев. В горах Хамар-Дабана тренд на снижение радиального прироста *Pinus sibirica* отмечается так же с начала 1990-х годов, при этом с 1970-х гг. отмечалось его увеличение (Петров, 2016).

Очевидно, что в 1990-х годах благоприятные климатические условия – достаточное увлажнение (ГТК Селянинова > 2) и повышенные температуры воздуха в вегетационный период – не могли спровоцировать уменьшения радиального прироста деревьев. Однако, ослабление могло быть вызвано совокупностью других внешних факторов, одним из которых является повышение уровня приземной УФ-В радиации в связи с истощением озонового слоя.

4.2.3 УФ-В радиация

В июне 1991 года на Филиппинах произошло мощное извержение вулкана Пунатубо, которое привело к значительному разрушению планетарного озонового

слоя (Зуев, 2000). В п. 1.3.3 показано, что в поясе произрастания бореальных лесов наблюдается значительное снижение уровня общего содержания озона в период после 1991-го года. Учитывая связь между состоянием озоносферы и количеством приходящей биологически активной солнечной радиации УФ-В диапазона, можно сделать однозначный вывод о превышении доз УФ-В радиации в зоне бореальных лесов в период депрессии озоносферы после извержения. Таким образом, повышенный приход радиации УФ-В диапазона с начала 1990-х годов мог привести к ослаблению хвойных древостоев и проявлению синергизма в действии неблагоприятных климатических, биотических и техногенных факторов окружающей среды, что повлекло за собой массовые усыхания хвойных лесов на рассматриваемой территории.

4.3 Анализ поведения озоносферы над Южно-сибирским регионом

4.3.1 Анализ среднерегиональных показателей

Для анализа поведения озоносферы над Южно-Сибирским регионом была взята область, ограниченная координатами 45-60°с.ш. и 80-115°в.д., охватившая основные орографические образования, на которых отмечается усыхание леса: Кузнецкий Алатау, Западный и Восточный Саяны и Хамар-Дабан (табл. 4.2). Информация об общем содержании озона в атмосфере была получена с использованием реанализа спутниковых данных TEMIS, и представляла из себя ряды среднемесячных значений с 1979 по 2012 годы с разрешением 0,5° по широте и долготе (Van der A et al., 2010).

Таблица 4.2. Координаты основных орографических образований на территории Южной Сибири, в пределах которых наблюдается усыхание хвойного леса

Территория	Кузнецкий Алатау	Западный Саян	Восточный Саян	Хамар-Дабан
Координаты	53°с.ш. 90°в.д. – 56°с.ш. 87°в.д.	51°с.ш. 90°в.д. – 53°с.ш. 96°в.д.	55°с.ш. 92°в.д. – 52°с.ш. 102°в.д.	51°с.ш. 102°в.д. – 52°с.ш. 108°в.д.

Поскольку наибольшее воздействие УФ-В радиация оказывает на растения, находящиеся в фазе активной вегетации, для анализа было решено рассматривать состояние озоносферы только в теплый период года. Начало вегетационного периода в умеренном климатическом поясе, как правило, связывают с весенним переходом среднесуточных температур воздуха через 0°C , что на территории Южной Сибири происходит в начале мая. В это время у хвойных начинает фотосинтезировать хвоя прошлых лет и появляются молодые побеги (Биоиндикация стратосферного озона, 2006; Зуев и др., 2009). В летние месяцы наблюдается максимум фотосинтетической активности, а поскольку УФ-В радиация оказывает влияние непосредственно на фотосинтетический аппарат растений, внутригодовой ряд ОСО был ограничен временным интервалом с мая по август, который в дальнейшем будет именоваться вегетационным периодом.

На рис. 4.4 представлены временные хода ОСО для рассматриваемого региона Южной Сибири за период с 1979 по 2012 гг. Используемые данные получены путем осреднения среднемесячных значений ОСО по всей выбранной территории в пределах $45\text{-}60^{\circ}\text{с.ш.} - 80\text{-}115^{\circ}\text{в.д.}$ Видно, что для всех рассматриваемых месяцев (май-август) явно выделяются два периода – 1979-1991 и 1992-2012 гг., характеризующиеся разным многолетним средним уровнем ОСО. Причем максимальные различия уровней, достигающие 16 е.Д., приходятся на первые месяцы вегетационного периода, май и июнь, когда происходит интенсивный рост молодой хвои, наиболее уязвимой в этот период к воздействию УФ-В радиации. В формировании отрицательного ступенчатого изменения характера долгопериодных изменений ОСО основную роль сыграла глубокая депрессия стратосферного озона в умеренных широтах Северного полушария после извержения вулкана Пинатубо на Филиппинах в июне 1991 г. (Зуев, 2000).

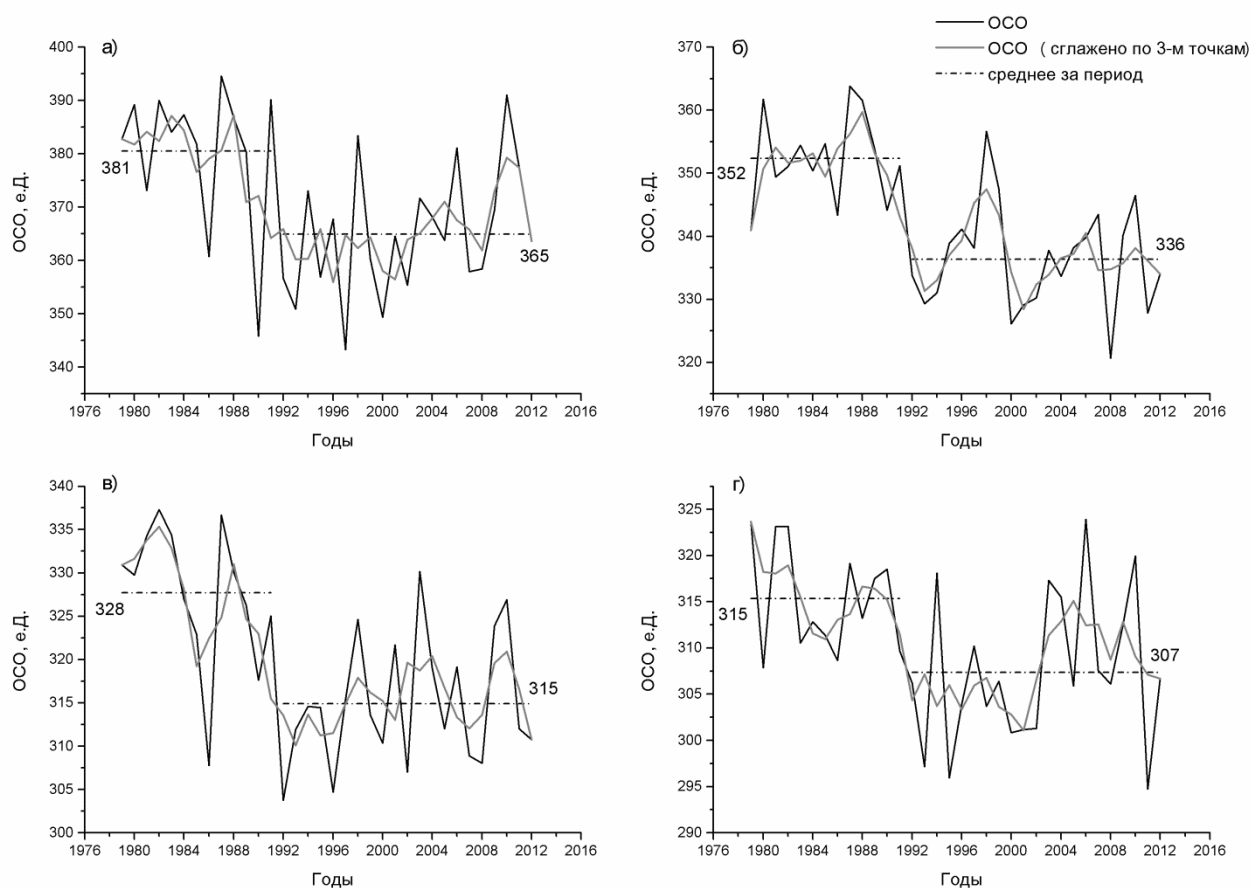


Рисунок 4.4. Динамика поведения озоносферы за период 1979-2012 гг. для рассматриваемой территории а) в мае; б) в июне; в) в июле; г) в августе

После извержения Пинатубо полное очищение стратосферы от вулканогенного аэрозоля отмечалось к 1998-му году (Зуев, 2000), однако в связи с высокой вулканической активностью в 2000-х годах возврата ОСО к фоновым уровням, наблюдавшимся до 1991 года, на территории гор Южной Сибири не происходит, и депрессия озоносферы проявляется до конца периода наблюдений (рис. 4.5).

На рис. 4.5 показана динамика поведения озоносферы в среднем за вегетационный период (май-август) с 1979 по 2012 гг. для анализируемой территории. Принимая во внимание квазидвухлетнюю изменчивость суммарного озона, для выявления основных закономерностей было выполнено сглаживание временного ряда по 3 точкам. В среднем для указанных временных интервалов разница многолетних средних значений ОСО ($\Delta\text{ОСО}$) за период май-август

составляет 13 е.Д., т.е. около 4 %, что фактически соответствует повышению приземного уровня УФ-В радиации длин волн 300-310 нм на 12-24 %.



Рисунок 4.5. Динамика поведения озоносферы в вегетационный период (май-август) 1979 - 2012 гг. для территории Южной Сибири

Поскольку глобальный мониторинг поля ОСО осуществляется с 1979 г., не представляется возможным оценить динамику состояния озоносферы над южно-сибирским регионом в более ранний период, опираясь на данные спутниковых измерений. Поэтому для оценки репрезентативности фонового уровня ОСО, наблюдавшегося до 1992 года было проанализировано поведение озоносферы на станции Ароза (Швейцария, 46.78 °с.ш., 9.68 °в.д.), имеющей длинный ряд наблюдений: наземные измерения ОСО на станции Ароза осуществляются с 1926 г., а с 1932 г. они проводятся в регулярном режиме (WOUDC, 2015). Анализ динамики временных рядов ОСО для станции Ароза за вегетационный период (май-август) показал фактически нулевой тренд, характеризующий динамику ОСО с 1932 по 1978 г., незначительное снижение среднего уровня ОСО в период

1979-1991 гг. и последующее скачкообразное истощение озона в период 1992-2013 гг. (рис. 4.6). В среднем разница между уровнями ОСО в периоды 1932-1991 и 1992-2013 гг. составила 17 е.Д. Стоит отметить, что станция Ароза находится на территории Швейцарских Альп, где так же с конца XX века отмечается усыхание хвойных древостоев (Bigler et al., 2006; Lévesque, 2013).

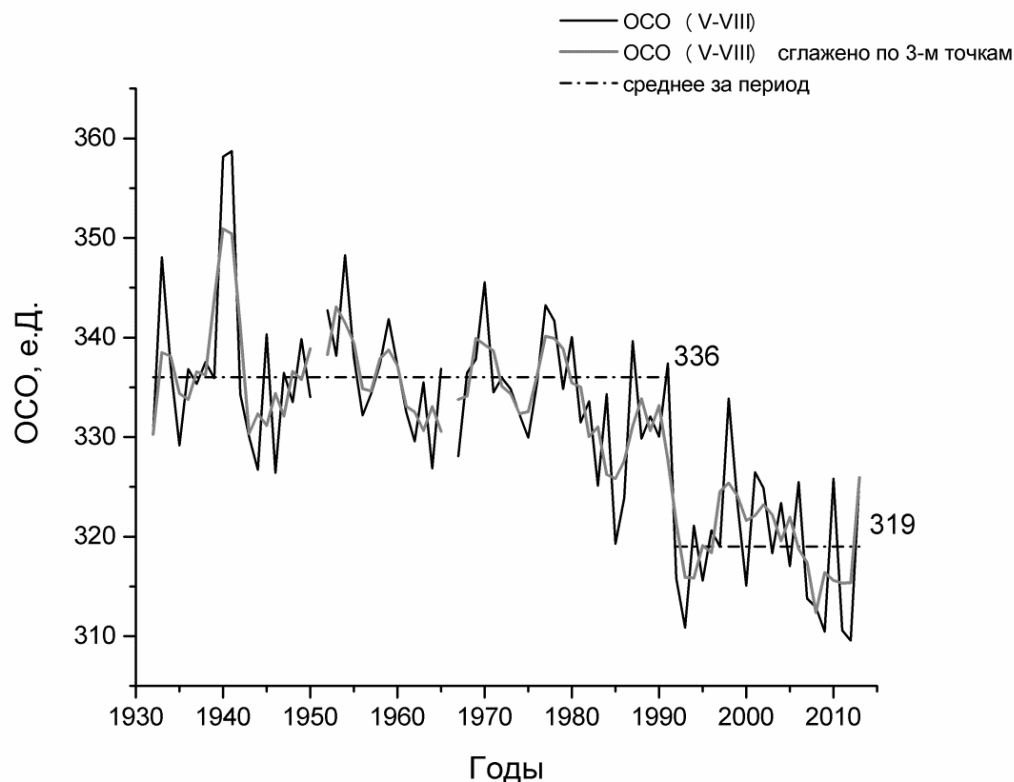


Рисунок 4.6. Динамика поведения озоносферы в вегетационный период (май-август) 1932-2013 гг. для станции Ароза (Швейцария)

Учитывая отсутствие явного тренда в характере поведения озоносферы в период 1932-1978 гг. и слабое изменение среднего уровня ОСО в 1979-1991 гг. по сравнению с 1932-1978 гг. на станции Ароза, для территории Южной Сибири средний уровень ОСО в 1979-1991 гг. можно рассматривать в качестве фонового.

4.3.2 Анализ регионального распределения ОСО

В целом, распределение ОСО подчиняется географической зональности, однако в результате влияния особенностей рельефа и атмосферной циркуляции в

горных районах возникают локальные неоднородности поля ОСО. При обтекании воздушными потоками препятствий и возникновении в горных областях внутренних гравитационных волн, влияющих на перераспределение озона в атмосфере, в поле ОСО проявляются зоны дефицита (Еланский и др., 2005, Авдюшин и др., 1995). В результате над горными территориями уровень ОСО, как правило, меньше, чем над равнинными, а уровень УФ-В радиации, наоборот, повышен. Среднее многолетнее распределение ОСО по выбранной территории в отклонениях от среднеширотной нормы представлено на рис. 4.7; в южной области рассматриваемой территории отчетливо проявляется нарушение географической зональности в распределении ОСО, связанное с горным рельефом.

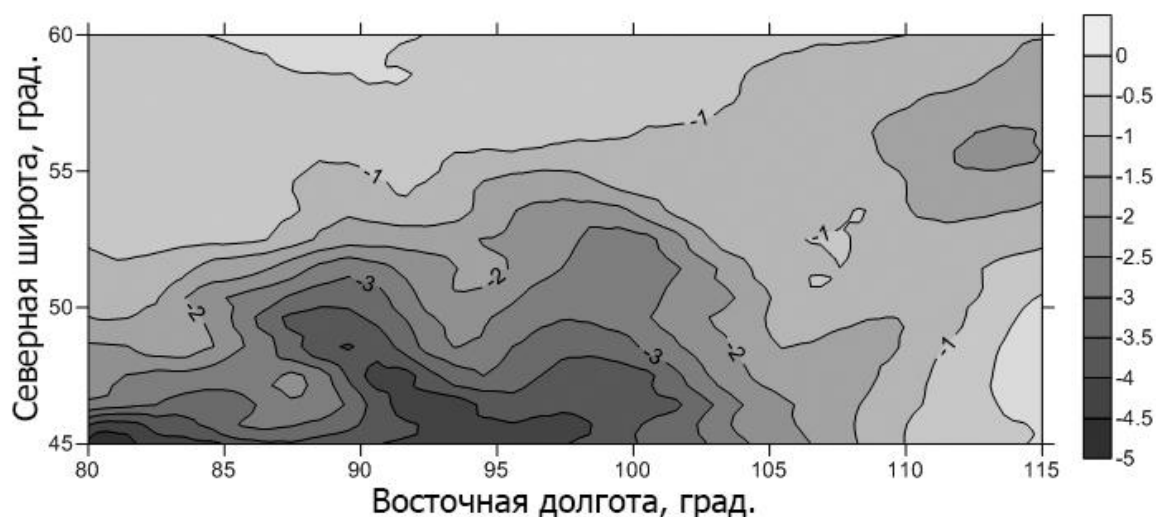


Рисунок 4.7. Среднее многолетнее распределение ОСО по выбранной территории в отклонениях от среднеширотной нормы (%)

Для оценки изменений в распределении ОСО на рассматриваемой территории между периодами 1979-1991 и 1992-2012 были построены карты разностей средних значений ОСО (рис. 4.8). В целях нейтрализации неоднородностей поля ОСО, вызванных особенностями рельефа и атмосферной циркуляции расчет разности производился для каждой отдельной точки с разрешением $0,5^\circ$.

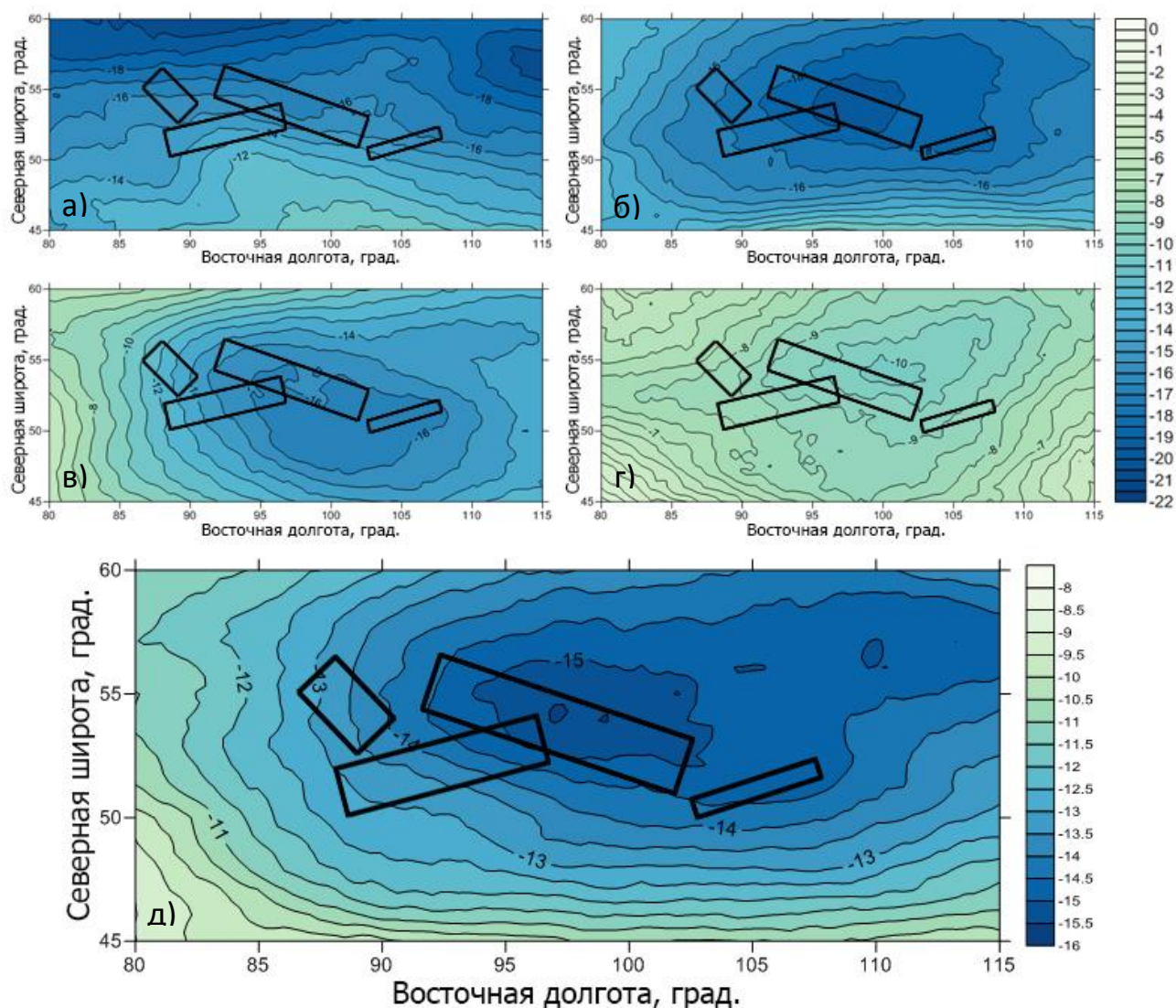


Рисунок 4.8. Распределение разности средних значений ОСО периодов 1992-2012 и 1979-1991 гг. над южно-сибирским регионом (е. Д.) (а – май, б – июнь, в – июль, г – август, д – май-август); выделены основные орографические объекты с деградацией хвойного леса

Видно, что рассматриваемая территория находится в зоне многолетнего (1992-2012 гг.) дефицита ОСО и, следовательно, повышенных доз УФ-В радиации, а область максимального истощения озона с июня по август (рис. 4.8а-г) и в среднем для периода май-август (рис. 4.8д) локализуется в центре региона и охватывает все выделенные орографические объекты.

В среднем с 1992 года для вегетационного периода в выделенной области истощение ОСО составляет 13-15 е.Д. (рис. 4.8д). На рис. 4.8б-д ярко проявляется

пространственно-временная изменчивость поля разности среднемесячных значений ОСО. Видно, что в мае эта величина составляет 13-18 е.Д., в июне 16-19 и в июле 11-16 е.Д., при этом в июне-июле при максимуме солнцестояния область наибольшего истощения ОСО локализуется в районе основных рассматриваемых орографических объектов, с усыханием леса. Анализ аналогичных данных для периодов 1979-1991 и 1992-2002 гг. показал, что с 1992 г. в течение первого десятилетия, за исключением 1998 года, когда существенному росту ОСО способствовал сильный Эль-Ниньо, в мае-июне дефицит стратосферного озона в исследуемом регионе составлял 20-27 е.Д. и 14-19 е.Д. в июле.

Для оценки степени повышения уровня приземной УФ-В радиации для каждого орографического объекта (рис. 4.1, табл. 4.2) в период с мая по август 1979-2012 гг. для всей рассматриваемой территории были рассчитаны отклонения ОСО от среднего многолетнего значения в процентах. За среднее многолетнее значение ОСО принималось среднее за период 1979-1991 гг., соответствующий фоновому состоянию озоносферы. Расчет среднего многолетнего значения ОСО и отклонений производился для каждого месяца вегетационного периода (май-август) в каждой отдельной точке с разрешением $0,5^\circ$ по формуле:

$$I_i(t) = \frac{|x_i(t) - \bar{x}_i(t)|}{\bar{x}_i(t)} \cdot 100, \quad (4.1)$$

где $x_i(t)$ - текущее значение ряда в каждой конкретной точке, $\bar{x}_i(t)$ - многолетняя норма для каждой конкретной точки.

Распределение относительных отклонений среднемесячных значений ОСО от многолетнего среднего по рассматриваемой территории было визуализировано в виде карт изолиний. Всего за период наблюдений с мая по август 1979-2012 гг. было построено 136 карт. Глубина отрицательных озоновых аномалий оценивалась для каждой орографической единицы. Результаты исследования представлены на рис. 4.9 в виде гистограмм, отображающих относительные отклонения среднемесячных значений ОСО от соответствующего многолетнего среднего 1979-1991 гг. для каждого месяца с мая по август 1979-2012 гг. При этом учтены только те месяцы, для которых величина относительного отклонения

составляет не менее 4 %, что соответствует относительному отклонению ОСО 1992-2012 гг. от многолетнего среднего 1979-1991 гг. за период май-август над рассматриваемой территорией.

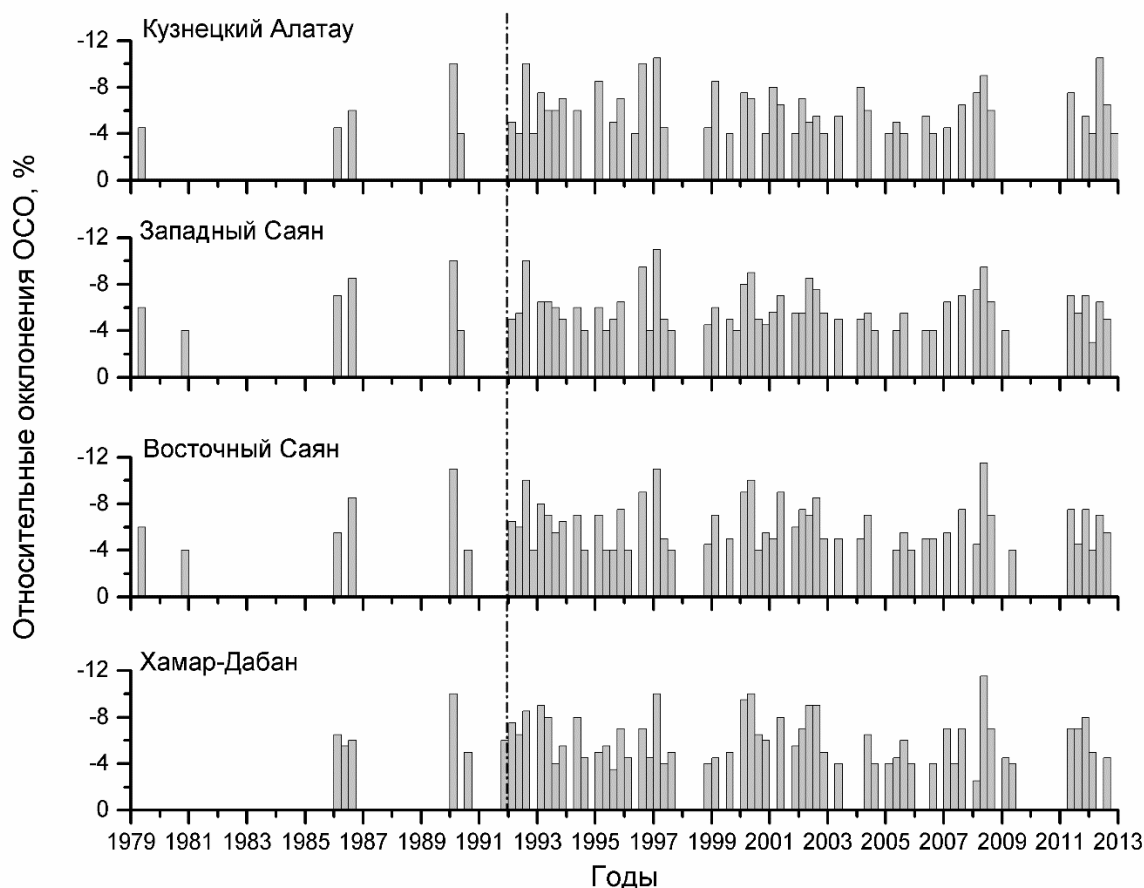


Рисунок 4.9. Гистограммы распределения относительных отклонений среднемесячных значений ОСО от многолетнего среднего 1979-1991 гг.

В период 1979-1991 гг. пониженное содержание озона в столбе для всех четырех орографических объектов региона регистрировалось только в 1986 и 1990 гг. С 1992 по 2009 гг. (за исключением 1998 г.) южный регион Сибири находился под непрерывным воздействием повышенных доз коротковолновой УФ-В радиации. Истощение стратосферного озона над рассматриваемыми орографическими объектами по среднемесячным данным в этот период составляло от 4 до 12 % относительно многолетнего среднего 1979-1991 гг., что соответствует повышению уровня УФ-В радиации волнового диапазона 300-310 нм в максимуме от 36 % для $\lambda \sim 310$ нм до 72 % для $\lambda \sim 300$ нм (Зуев и др., 2015).

Стоит также отметить, что коротковолновая УФ-В радиация ($\lambda < 310$ нм) играет важнейшую роль в фотохимических циклах генерации тропосферного озона, являющегося для растений одним из наиболее активных и опасных экотоксикантов (Биоиндикация стратосферного озона, 2006).

Выводы по главе

1. Анализ пространственно-временного распределения ОСО показал, что с 1992 г. в регионе Южной Сибири отмечается выраженная область истощения стратосферного озона в течение весенне-летней фазы вегетационного периода, которая совпадает с регионами очагов усыхания хвойного леса.
2. Снижение ОСО после 1992 г. в области истощения озона достигает 12%, что соответствует увеличению уровня приземной УФ-В радиации диапазона 300-310 нм на 36-72%. Усиление УФ-В радиации послужило причиной ослабления сопротивляемости хвойных древостоев к неблагоприятным факторам внешней среды, что привело к массовому образованию очагов усыхания.

ВЫВОДЫ

1. На основе корреляционного анализа установлена статистически значимая высокая корреляция между рядами отклонений от многолетних средних значений ОСО и УФ-В радиации (коэффициент детерминации R^2 достигает 0,5) и определены средние значения коэффициентов радиационного усиления на длинах волн $\lambda < 315$ нм для средних широт зоны бореальных лесов.
2. Показано, что практически все изменения потока приходящей биологически активной солнечной радиации на длинах волн $\lambda \leq 310$ нм в среднеширотном поясе обусловлены преимущественно колебаниями ОСО. Это позволяет оценивать изменения уровня приземной УФ-В радиации, данные о котором редки, по данным глобального мониторинга ОСО, представленным широко.
3. По результатам двухлетнего эксперимента было установлено, что долговременное воздействие повышенных доз УФ-В радиации на саженцы ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) привело к существенному снижению интенсивности фотосинтеза и транспирации, достигавшему в максимуме 38,8% и 53,5% соответственно, на фоне сохранения оводненности хвои.
4. Наиболее важным проявлением негативного влияния УФ-В радиации в течение второго года эксперимента стало угнетение процессов фотосинтеза и транспирации хвои текущего года облучаемых растений, формирование зачатков которой происходило в июле-сентябре предыдущего вегетационного периода, включающего период облучения с июля по август.
5. Анализ пространственно-временного распределения ОСО показал, что с 1992 г. в регионе Южной Сибири отмечается выраженная область истощения стратосферного озона в течение весенне-летней фазы вегетационного периода, которая совпадает с регионами очагов усыхания хвойного леса.
6. Снижение ОСО после 1992 г. в области истощения озона достигает 12%, что соответствует увеличению уровня приземной УФ-В радиации

диапазона 300-310 нм на 36-72%. Усиление УФ-В радиации послужило причиной ослабления сопротивляемости хвойных древостоев к неблагоприятным факторам внешней среды, что привело к массовому образованию очагов усыхания.

Список использованных источников

1. Авдюшин, С.И. Уменьшения общего содержания озона над горами Средней Азии / С.И. Авдюшин, А.Д. Данилов, А.М. Звягинцев, А.И. Железнякова, А.А. Староватов, И.И. Юсупова // Известия РАН. Физика атмосферы и океана. – 1995. – Т. 31, № 1. – С. 34–40.
2. Аверенский, А.И. Формирование группировок стволовых вредителей в очагах сибирского шелкопряда в леса центральной Якутии / А.И. Аверенский, А.П. Исаев // Поволжский экологический журнал. – 2011. – № 1. – С. 3–13.
3. Архипова, Н.Г. Проблема усыхания елей (*Picea abies* (L.) Karst.) в Латвии / Н.Г. Архипова // Проблемы усыхания еловых насаждений: Материалы международного научно-практического семинара семинара. Могилев, 26-27 сентября, 2013. – Минск : ООО «Колорпойнт», 2013. – С. 11.
4. Бажина, Е.В. О факторах усыхания хвойных лесов в горах Южной Сибири / Е.В. Бажина // Известия Иркутского государственного университета. Серия: Биология. Экология. – 2010. – № 3. – С. 20–25.
5. Бажина, Е.В., Усыхание пихтово-кедровых лесов Кузнецкого Алатау в условиях техногенного загрязнения / Е.В. Бажина, В.П. Сторожев, И.Н. Третьякова // Лесоведение. – 2013. – № 2. – С. 15–21.
6. Биоиндикация стратосферного озона / под общей ред. В.В. Зуева. – Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2006. – 228 с.
7. Бочаров, А.Ю. Климатически обусловленный радиальный рост хвойных в верхней части лесного пояса Семинского хребта (Центральный Алтай) / А.Ю. Бочаров // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. – 2009. – Т. 2. – №. 1. – С. 30–37.
8. Ваганов, Е.А. Леса и болота Сибири в глобальном цикле углерода / Е.А. Ваганов, Э.Ф. Ведрова, С.В. Верховец, С.П. Ефремов, Т.Т. Ефремова, В.Б. Круглов, А.А. Онучин, А.И. Сухинин, О.Б. Шибистова // Сибирский экологический журнал. – 2005. – Т. 4. – С. 631–649.

9. Василяускас, В. Усыхания ельников в Литве и главные их причины / В. Василяускас // Проблемы усыхания еловых насаждений: Материалы международного научно-практического семинара семинара. Могилев, 26-27 сентября, 2013. – Минск : ООО «Колорпоинт», 2013. – С. 16–21.
10. Власенко, В.И. Усыхающие ельники среднего Сихотэ-Алиня / В.И. Власенко // Ритмы и катастрофы в растительном покрове российского Дальнего Востока: материалы Международной научной конференции, Владивосток, 12-16 окт., 2004. – Владивосток, 2005. – С. 129–135.
11. Воинков, А.А. О проблеме усыхания сосны сибирской в Восточном Прибайкалье / А.А. Воинков, В.И. Молчанов, В.М. Намсараева // Научное обеспечение АПК в современных условиях. Материалы Всероссийской научно-практической конференции, в 3 т. Т. 1. Ижевск, 15-18 февраля, 2011. – Ижевск : ФГОУ ВПО Ижевская ГСХА, 2011. – С. 195–198.
12. Воронин, В.И. Бактериальное повреждение кедровых лесов Прибайкалья / В.И. Воронин, Т.Н. Морозова, Д.Ю. Ставников, И.А. Нечесов, В.А. Осколков, В.А. Буяшуев, Ю.З. Михайлов, Я.В. Говорин, А.Д. Середкин, М.А. Шуварков // Лесное хозяйство. – №3. – 2013. – С. 39–41.
13. Гвоздецкий, Н.А. Физическая география СССР. Азиатская часть. Изд. 3 е, испр. и доп. Учебник для студентов геогр. фак. ун-тов / Н.А. Гвоздецкий, Н.И. Михайлов. – М. : «Мысль», 1978. – 512 с.
14. Гущин, Г.П. Суммарный озон в атмосфере / Г.П. Гущин, Н.Н. Виноградова. – Л. : Гидрометеиздат, 1983. – 237 с.
15. Еланский, Н.Ф. Влияние орографических возмущений на перераспределение озона в атмосфере при обтекании Антарктического полуострова / Н.Ф. Еланский, В.Н. Кожевников, В.Н. Кузнецов, Б.И. Волков // Известия РАН. Физика атмосферы и океана. – 2003. – Т. 39, №1. – С. 105–120.
16. Жигунов, А.В. Массовое усыхание лесов на Северо-Западе России / А.В. Жигунов, Т.А. Семакова, Д.А. Шабунин // Лесобиологические исследования на Северо-Западе таежной зоны России: итоги и перспективы. Материалы

- научной конференции, посвященной 50-летию Института леса Карельского научного центра РАН. Петрозаводск, 3-5 октября, 2007. – Петрозаводск : изд-во Карельского научного центра РАН, 2007. – С. 42–52.
17. Зуев, В.В. Дистанционный оптический контроль стратосферных изменений / В.В. Зуев; Рос. акад. наук. Сиб. отд-ние. Ин-т оптики атмосферы. – Томск : Раско, 2000. – 139 с. : ил.
 18. Зуев, В.В. Анализ вулканогенных возмущений субарктической озоносферы на основе данных космического мониторинга / В.В. Зуев, С.Л. Бондаренко, Н.Е. Зуева // Исследование Земли из космоса. – 2010. – № 6. – С. 22–29.
 19. Зуев, В.В. Влияние вариаций суммарного озона на изменение уровня ультрафиолетовой солнечной радиации УФ-В диапазона длин волн / В.В. Зуев, Н.Е. Зуева // Оптика атмосферы и океана. – 2006. – Т 19, № 12. – С. 1053–1061.
 20. Зуев, В.В. Глобальный круговорот углерода в период усиления УФ-В радиации при вулканогенных возмущениях озоносферы / В.В. Зуев // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. – 2008. – Т. 1, № 4. – С. 358–369.
 21. Зуев, В.В. Исследования озоносферы методами дендрохронологии / В.В. Зуев, С.Л. Бондаренко. – Томск : Изд-во Института оптики атмосферы СО РАН, 2007. – 160 с.
 22. Зуев, В.В. Комплексные исследования отклика фотосинтетического аппарата ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) на воздействие УФ-В радиации / В.В. Зуев, Н.Е. Зуева, А.П. Зотикова, О.Г. Бендер, В.Л. Правдин // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. – 2010. – Т. 3, № 4. – С. 391–406.
 23. Зуев, В.В. Лидарный контроль стратосферы / В. В. Зуев; Рос. акад. Наук. Сиб. отд-ние. Ин-т оптики атмосферы. – Новосибирск : Наука, 2004. – 306 с. : ил.
 24. Зуев, В.В. Связь стока углекислого газа из атмосферы над бореальными лесами Сибири с колебаниями озоносферы / В.В. Зуев, Б.Д. Белан, Н.Е.

- Зуева, Г. Инойе, Т. Мачида // Оптика атмосферы и океана. – 2005. Т. 18, № 7. – С. 618–620.
25. Зуев, В.В. Сезонные вариации флуоресценции сосны обыкновенной по данным измерений на Сибирской лидарной станции / В.В. Зуев, Н.Е. Зуева, М.В. Гришаев // Оптика атмосферы и океана. – 2009. – Т. 22, №1. – С. 42–48.
26. Зуева, Н.Е. Связь изменений биологически активной УФ-В солнечной радиации с колебаниями общего содержания озона / Н.Е. Зуева // Журнал СФУ. Серия: Биология. – 2008. – Т. 1, № 4. – С. 345–357.
27. Ипполитов, И.И. Структура и динамика метеорологических полей на Азиатской территории России в период интенсивного глобального потепления 1975-2005 гг. / И.И. Ипполитов, М.В. Кабанов, С.В. Логинов, Е.В. Харюткина // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. – 2008. – Т. 1, № 4. – С. 223–344.
28. Исаева, Р.Я. Развитие гистологических элементов хвои и стебля проростков *Pinus Sylvestris* L. / Р.Я. Исаева, Т.М. Косогова, Н.Э. Пупова, И.О. Сцепинская // Вісник Луганського національного педагогічного університету ім. Тараса Шевченка. – 2005. – № 3. – С. 35–39.
29. Калихман, Т.П. Экосистемы юга озера Байкал в процессе адаптации к антропогенным воздействиям / Т.П. Калихман // География и природные ресурсы. – 2011. – № 4. – С. 55–61.
30. Козин, Е.К. Массовые распады темнохвойных лесов как естественный этап возрастного развития / Е.К. Козин // Бюллетень ботанического сада-института ДВО РАН. – 2013. Т. 10. – С. 4–14.
31. Кондратьев, К.Я. Моделирование глобального круговорота углерода / К.Я. Кондратьев, В.Ф. Крапивин. – М. : ФИЗМАТЛИТ, 2004. – 336 с.
32. Конев С.В. Фотобиология / С.В. Конев, И.Д. Волоотовский. – Минск : БГУ, 1974. – 351 с.
33. Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции / под ред. К.С. Боковой, Э.П. Галенко. – СПб. : Наука, 2006. – 337 с.

34. Кошелев, В.В., Михалев А.В., Черниговская М.А., Тащилин М.А. Исследования изменчивости УФ-В радиации разных временных масштабов // Современные достижения в исследованиях окружающей среды и экологии: Сборник научных статей, посвященный памяти академика В.Е. Зуева. – Томск : Международный исследовательский центр по физике окружающей среды и экологии ТНЦ СО РАН, 2004. С. 226–233.
35. Кривец, С.А. Уссурийский полиграф – новый опасный вредитель лесов Томской области [Электронный ресурс] / С.А. Кривец, И. А. Керчев // Сборник статей по материалам международного научного конгресса «Интерэкспо Гео-Сибирь». – 2011. – Режим доступа: <https://cyberleninka.ru/article/v/ussuriyskiy-poligraf-novyy-opasnyy-vreditel-hvoynyh-lesov-tomskoy-oblasti>.
36. Крюссман, Г. Хвойные породы / Г. Крюссман. – Москва, 1986. – 255 с.
37. Кузнецов, В.В. Физиология растений: Учеб. для вузов / В.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева: – М. : Высшая школа, 2005. – 736 с.
38. Ладанова, Н.В. Структурная организация и фотосинтетическая активность хвои ели сибирской / Н.В. Ладанова, В.В. Тужилкина. – Сыктывкар : Коми НЦ УрО РАН, 1992. – 100 с.
39. Ломаев, М.И. Эксилампы барьерного и емкостного разрядов и их применение (обзор) / М.И. Ломаев, Э.А. Соснин, В.Ф. Тарасенко, Д.В. Шитц, В.С. Скакун, М.В. Ерофеев, А.А. Лисенко // Приборы и техника эксперимента. – 2006. – №4. – С. 1–22.
40. Лысенко, В.С. Флуоресценция хлорофилла растений как показатель экологического стресса: теоретические основы применения метода / В.С. Лысенко, Т.В. Вардуни, В.Г. Соьер, В.П. Краснов // Фундаментальные исследования. – 2013. – № 4. – С. 112–120.
41. Манько, Ю.И. Мониторинг усыхания пихтово-еловых лесов в центральной Сихоте-Алине / Ю.И. Манько, Г.А. Гладкова, Г.Н. Бутовец, Н. Камибаяси // Лесоведение. – 1998. – №1. – С. 3–15.

42. Манько, Ю.И. О факторах усыхания пихтово-еловых лесов на Дальнем Востоке / Ю.И. Манько, Г.А. Гладкова // Лесоведение. – 1995. – №2. – С. 3–12.
43. Манько, Ю.И. Усыхание ели в свете глобального ухудшения темнохвойных лесов / Ю.И., Манько, Г.А. Гладкова. – Владивосток : Дальнаука, 2001. – 231 с.
44. Маслова, Н.А. Ландшафтно-типологическая оценка явления массивованного пятнистого усыхания ельников в архангельской области / Н.А. Маслова, В.Ф. Цветков // Экологические проблемы Арктики и северных территорий. Межвузовский сборник научных трудов / отв. ред. П.А. Феклистов. – Архангельск : изд-во С(А)ФУ, 2011. – Вып. 14. – С. 48–52.
45. Министерство природных ресурсов и экологии РФ. Государственный доклад «О состоянии и об охране окружающей среды Российской Федерации в 2015 году» [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://www.mnr.gov.ru/gosdoklad-eco-2015/environmental-management.html>
46. Мокроносов, А.Т. Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата / А.Т. Мокроносов // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. – Свердловск : УрГУ, 1978. – С. 5–30.
47. Морозова, Т. И. Организмы, вызывающие болезни хвойных пород в Байкальской Сибири / Т. И. Морозова // Факторы устойчивости растений в экстремальных условиях и техногенной среде: материалы Всероссийской научной конференции. Иркутск, 10-13 июня, 2013. – Иркутск : СИФИБР СО РАН, 2013. – С. 340–342.
48. Национальный доклад Российской Федерации о кадастре антропогенных выбросов из источников и абсорбции поглотителями парниковых газов, не регулируемых Монреальским протоколом за 1990-2015 гг. – Москва, 2017. – 471 с.

49. Овсянникова, Н. В. Показатели водного режима хвои ели в чернином типе леса / Н.В. Овсянникова, П.А. Феклистов, Н.В. Волкова, Б.А. Мочалов, В.И. Мелехов, И.И. Дроздов // Лесной вестник – 2012. – № 3. – С. 24–29.
50. Олссон, Р. Использовать или охранять? Бореальные леса и изменение климата / Р. Олссон. – Устойчивое лесопользование. – 2012. – № 3. – С. 40–45.
51. Олссон, Р. Использовать или охранять? Бореальные леса и изменение климата / Р. Олссон. – Устойчивое лесопользование. – 2013. – № 2. – С. 36–45.
52. Павлов, И.Н. Биотические и абиотические факторы усыхания хвойных лесов Сибири и Дальнего Востока / И.Н. Павлов // Сибирский экологический журнал. – 2015. – № 4. – С. 537–554.
53. Павлов, И.Н. Хвойные бореальной зоны [Электронный ресурс] / Павлов И.Н. // Хвойные бореальной зоны. – 2003. – Т. 21, № 1. – Режим доступа: http://www.forest-culture.narod.ru/HBZ/O_jyr.html.
54. Павлов, И.Н. Основная причина массового усыхания пихтово-кедровых лесов в горах Восточного Саяна – корневые патогены / И.Н. Павлов, О.А. Барабанова, А.А. Агеев, А.С. Шкуренко, С.С. Кулаков, Д.В. Шпенглер, П.В. Губарев // Хвойные бореальной зоны. – 2009. – № 1. – С. 33–41.
55. Петров, И.А. Оценка воздействия климатических изменений на древесные растения в горах Алтае-Саянского региона : дисс. ... канд. биол. наук : 03.02.08 / Петров Илья Андреевич. – Красноярск, 2016. – 144 с.
56. Поликарпов, Н.П. Климат и горные леса Южной Сибири / Н.П. Поликарпов, Н.М. Чебакова, Д.И. Назимова. – Новосибирск : Наука, 1986. – 125 с.
57. Раковская, Э.М. Физическая география России. Часть 2 / Э.М. Раковская, М.И. Давыдова. – Учеб. для студ. В 2 ч. – М. : Гуманит. изд. Центр ВЛАДОС. – 2001. – 304 с.
58. Робакидзе, Е.А. Рост хвои ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в зависимости от экологических факторов / Е.А. Робакидзе, А.И. Патов //

- Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. – 2011. – № 3. – С. 7–14.
59. Рубин, А.Б. Биофизические методы в экологическом мониторинге / А.Б. Рубин // Соросовский образовательный журнал. – 2000. – № 4. – С. 7–13.
60. Савельева, Е.С. вулканогенные факторы разрушения стратосферного озона : дисс. ... канд. физ.-мат. наук : 25.00.29 / Савельева Екатерина Сергеевна. – Томск, 2014. – 112 с.
61. Сазонов, А.А. Проблема массового усыхания ельников Беларуси и пути ее решения / А.А. Сазонов, В.Н. Кухта, А.И. Блинцов и др. // Лесное и охотничье хозяйство: научный, производственно-практический журнал для работников лесной отрасли. – 2013. – №7. – С. 10–15.
62. Сарнацкий, В.В. Зонально-типологические закономерности периодического массового усыхания ельников Беларуси / В.В. Сарнацкий // Труды БГТУ. Лесное хозяйство. – 2012. – № 1. – С. 274–276.
63. Сенькина, С.Н. Влага в продукционном процессе растений / С.Н. Сенькина // Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН. – 2002. – № 11. – С. 2–5.
64. Скомаркова, М.В. Климатическая обусловленность радиального прироста хвойных и лиственных пород деревьев в подзоне средней тайги Центральной Сибири / М.В. Скомаркова, Е.А. Ваганов, К. Вирт, А.В. Кирдянов // География и природные ресурсы. – 2009. – №. 2. – С. 80–85.
65. Соколов, С.Н. Мировой опыт рационального использования ресурсов и возможность применения его в Сибири / С.Н. Соколов // География и природные ресурсы. – 1997. – № 3. – С. 152–156.
66. Страхов, В. В. Леса мира и России / В.В. Страхов, А.И. Писаренко, В.А. Борисов // Бюллетень Министерства природных ресурсов РФ «Использование и охрана природных ресурсов России. – 2001. – №. 9. – С. 49–63.
67. Сторожев, В.П. Оценка жизненного состояния кедровых и пихтовых лесов ООПТ Алтае-Саянского региона (с определением содержания в хвое фтора,

- серы и тяжелых металлов) / В.П. Сторожев, И.Н. Третьякова, Е.В. Бажина, А.П. Мельков, Д.Н. Кобзарь, С.В. Чумаков // Научные труды Ассоциации заповедников и национальных парков Алтае-Саянского экорегиона. – 2008. – № 1. – С. 62–68.
68. Стржижовский, А.Д. Медико-биологические эффекты естественного УФ-излучения: глобальные последствия разрушения озонового слоя / А.Д. Стржижовский, А.С. Дьяконов, В.В. Белоусов // Космическая, биологическая и авиакосмическая медицина. – 1991. – № 4. – С. 4–10.
69. Сурина, Е.А. Состояние и динамика усыхающих ельников междуречья Северной Двины и Пинеги: риски, проблемы, решения / Е.А. Сурина // Молодые ученые – лесному хозяйству страны. Сборник статей научно-практической конференции. Пушкино, 26-27 июля, 2011. – Пушкино : ВНИИЛМ, 2012. – С. 53–60.
70. Сурина, Е.А. Усыхание еловых лесов в междуречье Северной Двины и Пинеги / Е.А. Сурина, А.О. Сеньков, Р.З. Тимиргалеев // Сборник трудов по итогам НИР ФГУ «СЕВНИИЛХ» за 2005-2009 г.г. / отв. за выпуск Н.А. Демидова, Р.В. Сунгуров, Е.А. Сурина, А.М. Тараканов, Г.А. Чибисов. – Архангельск, 2011. – С. 33–43.
71. Таранков, В.И. Эмиссия углерода при усыхании темнохвойных лесов / В.И. Таранков, Л.М. Степочкин // Лесные экосистемы Северо-Восточной Азии и их динамика: Материалы Международной конференции. Владивосток, 22-26 августа, 2006. – Владивосток, 2006. – С. 85–86.
72. Тарасенко, В.Ф. Эксилампсы барьерного разряда: история, принцип действия, перспективы / В.Ф. Тарасенко, Э.А. Соснин // Оптический журнал. – 2015. – Т. 79, № 10. – С. 58–65.
73. Титова, М.С. Сщдержание фотосинтетических пигментов в хвое *Picea Abies* и *Picea Koraiensis* / М.С. Титова // Вестник ОГУ. – 2012. № 12. – С. 9–12.
74. Усцкий, И.М. Особенности усыхания ельников в Украине / И.М. Усцкий // Проблемы усыхания еловых насаждений: Материалы международного

- научно-практического семинара семинара. Могилев, 26-27 сентября, 2013. – Минск : ООО «Колорпойнт», 2013. – С. 12–15.
75. ФБУ «Российский центр защиты леса». Прогноз состояния лесов Российской Федерации, расположенных на землях лесного фонда, и основные мероприятия по улучшению их состояния на 2015 год [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://www.rcfh.ru/userfiles/files/kratkiy%20sanobzor.pdf>.
 76. Цельникер, Ю.Л. Упрощенный метод определения поверхности хвои сосны и ели / Ю.Л. Цельникер // Лесоведение. – 1982. – № 4. – С. 85–88.
 77. Черпаков, В.В. Усыхания лесов: взаимоотношения организмов в патологических процессах / В.В. Черпаков // Актуальные проблемы лесного комплекса. – 2011. – № 28. – С. 155–160.
 78. Ясюкевич, В.В. Влияние наблюдаемого и ожидаемого изменения климата на распространение насекомых / В.В. Ясюкевич, Е.А. Давидович // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – 2010. – Т. 23. – С. 315–332.
 79. Adams, H.D. Temperature sensitivity of drought-induced tree mortality portends increased regional die-off under global-change-type drought / H.D. Adams, M. Guardiola-Claramonte, G.A. Barron-Gafford, J.C. Villegas, D.D. Breshears, C.B. Zou, P. A. Troch, T. E. Huxman // Proceedings of National Academy of Science of the United States of America. – 2009. Vol. 106, № 17. – P. 7063–7066.
 80. Allen, C.D. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests / C.D. Allen, A.K. Macalady, H. Chenchouni, D. Bachelet, N. McDowell, M. Venetier, T. Kitzberger, A. Rigling, D.D. Breshears, E.H. Hogg, P. Gonzalez, R. Fensham, Z. Zhang J. Castro, N. Demidova, J. Lim, G. Allard, S. W. Running, A. Semerci, N. Cobb // Forest Ecology and Management. – 2010. – Vol. 259. – P. 660–684.
 81. Bassman, J.H. Photosynthesis and growth in seedlings of five forest tree species with contrasting leaf anatomy subjected to supplemental UV-B radiation / J.H.

- Bassman, G.E. Edwards, R. Robberecht // *Forest Science*. – 2003. – Vol. 49. – 176–187.
82. Bavcon, J. Influence of UV-B radiation on photosynthetic activity and chlorophyll fluorescence kinetics in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) seedlings / J. Bavcon, A. Gaberscik, F. Batic. – *Trees*. – 1996. – Vol. 10, N 3. – P. 172–176.
83. Bentz, B. Bark Beetle Outbreaks in Western North America: Causes and Consequences / B. Bentz, J. Logan, J. MacMahon, C.D. Allen, M. Ayres, E. Berg, A. Carroll, M. Hansen, J. Hicke, L. Joyce, W. Macfarlane, S. Munson, J. Negron, T. Paine, J. Powell, K. Raffa, J. Regniere, M. Reid, B. Romme, S.J. Seybold, D. Six, D. Tomback, J. Vandygriff, T. Veblen, M. White, J. Witcosky, D. Wood // *Bark beetle outbreaks in western North America: Causes and consequences. Bark Beetle Symposium. Snowbird, Utah, November, 2005. – 2009. 42 p.*
84. Berg, E.E. Spruce beetle outbreaks on the Kenai Peninsula, Alaska, and Kluane National Park and Reserve, Yukon Territory: relationship to summer temperatures and regional differences in disturbance regimes / E.E. Berg. J.D. Henry, C.L. Fastie, A.D. De Volder, S.M. Matsuoka // *Forest Ecology and Management*. – Vol. 227, N 3. – 2006. – P. 219–232.
85. Bigler, C. Drought as an Inciting Mortality Factor in Scots Pine Stands of the Valais, Switzerland / C. Bigler, O.U. Braker, H. Bugmann, M. Dobbertin, A. Rigling // *Ecosystems*. – 2006. – Vol. 9. – P. 330–343.
86. Björn, L.O. The effects of UV-B radiation on European heathland species / L.O. Björn, T.V. Callaghan, I. Johnsen, J.A. Lee, Y. Manetas, N.D. Paul, M. Sonessen, A.R. Weilburn, D. Coop, H.S. Heide-Jorgensen, C. Gehrke, D. Gwynn-Jones, U. Johanson, A. Kyparissis, E. Levizou, D. Nikolopoulos, Y. Petropoulou, M. Stephanou. *Plant Ecology*. – 1997. – Vol. 128. – P. 252–264.
87. Bonan, G.B. Forests and climate change: Forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests / G.B. Bonan // *Science*. – 2008. – Vol. 320. – P. 1444–1449.

88. Boreal Forest Website. Overview [Электронный ресурс]. – Режим доступа: http://www.borealforest.org/index.php?category=world_boreal_forest&page=overview.
89. Bornman, J.F. Target sites of UV-B radiation in photosynthesis of higher plants / J.F. Bornman. *Journal of Photochemistry and Photobiology*. – 1989. – Vol. 4. – P. 145–158.
90. Brown, M.J. A survey of ultraviolet-B radiation in forests / M.J. Brown, G.G. Parker, N.E. Posner. – *Journal of Ecology*. – 1994. – Vol. 82. – P. 843–854.
91. Cao, M. Dynamic responses of terrestrial ecosystem carbon cycling to global climate change / M. Cao, F.I. Woodward // *Nature*. – Vol. 393, N 6682. – P. 249–252.
92. Chappelka, A.H. Ambient ozone effects on forest trees of the eastern United States: a review / A.H. Chappelka, L.J. Samuelson // *New Phytologist*. Vol. 139, N 1. – P. 91–108.
93. Cox, P.M. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model / P.M. Cox, R. A. Betts, C. D. Jones, S. A. Spall & I. J. Totterdell // *Nature*. – 2000. – Vol. 408. – P. 184–187.
94. Day, T.A. Are some plant forms more effective than others in screening out ultraviolet-B radiation? / T.A. Day, T.C. Vogelmann, E.H. DeLucia // *1992 Oecologia*. – 1992. – Vol. 92, N 4. – P. 513–519.
95. Day, T.A. Ultraviolet absorption and epidermal-transmittance spectra in foliage / Day T.A., Howells B.W., Rice W.J. // *Physiologia Plantarum*. – 1994. – Vol. 92. P. 207–218.
96. DeLucia, E.H. UV-B and visible light penetration into needles of two species of subalpine conifers during foliar development / E.H. DeLucia, T.A. Day, N.C. Vogelmann // *Plant, Cell and Environment*. – 1992. – Vol. 15. – P. 921–929.
97. Demming-Adams, B. Light stress and photoprotection related to the xanthophyll cycle / Demming-Adams, B., Adams W.W. // *Causes of Photooxidative Stress and Amelioration of Defense Systems in Plants* / Eds. C.H. Foyer and P.M. Mullineaux. – Boca Raton : CRC Press. – 1994. – P. 105–126.

98. Enhalt, D.H. On the photochemical oxidation of natural trace gases and man-made pollutants in the troposphere / D.H. Enhalt // *Science of the Total Environment*. – 1994. – Vol. 144, N 1. – P. 1–15.
99. Esterbauer, H. Seasonal variation of glutathione and glutathione reductase in needles of *Picea abies* / H. Esterbauer, D. Grill // *Plant Physiology*. – 1978. – Vol. 61. – P. 119–121.
100. Esterbauer, H. The annual rhythm of the ascorbic acid system in needles of *Picea abies* / H. Esterbauer, D. Grill, R. Welt // *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie*. – 1980. – Vol. 98. – P. 393–402.
101. Fischbach, R.J. Seasonal accumulation of ultraviolet-B screening pigments in needles of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst) / R.J. Fischbach, B. Kossmann, H. Panten, R. Steinbrecher, W. Heller, H.K. Seidlitz, H. Sandermann, N. Hertkorn, J.P. Schnitzler. – *Plant, Cell and Environment*. – 1999. – Vol. 22. – P. 27–37.
102. Global Volcanism Program. [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://volcano.si.edu>.
103. Goetz, S.J. Modelling terrestrial carbon exchange and storage: evidence and implications of functional convergence in light-use efficiency / S.J. Goetz, S.D. Prince // *Advances in ecological research*. – 1999. – Vol. 28. – P. 57–92.
104. Goetz, S.J. Satellite-observed photosynthetic trends across boreal North America associated with climate and fire disturbance / S.J. Goetz, A.G. Bunn, G.J. Fiske, R.A. Houghton // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. – 2005. – Vol. 102. – №. 38. – P. 13521–13525.
105. Greenberg, B.M. Morphological and Physiological Responses of *Brassica napus* to Ultraviolet-B Radiation: Photomodification of Ribulose-1,5-bisphosphate Carboxylase/Oxygenase and Potential Acclimation Processes / B. M. Greenberg, M. I. Wilson, K. E. Gerhardt, K. E. Wilson // *Journal of Plant Physiology*. – 1996. – Vol. 148. – P. 78–85.

106. Griggs, M. Absorption Coefficients of Ozone in the Ultraviolet and Visible Regions / M. Griggs // *The Journal of Chemical Physics*. – 1968. – Vol. 49, N 2. – P. 857–859.
107. Hare, F.K. The boreal bioclimates / F.K. Hare, J.C. Ritchie // *Geographical Review*. – 1972. – Vol. 62. – P. 333–365.
108. Herman, J.R. Global increase in UV irradiance during the past 30 years (1979–2008) estimated from satellite data [Электронный ресурс] / J.R. Herman. – *Geophysical Research*. – 2010. – Vol. 115. – Режим доступа: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1029/2009JD012219/epdf>.
109. Hicke, J. Effects of biotic disturbances on forest carbon cycling in the United States and Canada / J.A. Hicke, C.D. Allen, A.R. Desai, M.C. Dietze, R.J. Hall, E.H. Hogg, D.M. Kashian, D. Moore, K.F. Raffa, R.N. Sturrock, J. Vogelmann // *Global Change Biology*. – 2012. – Vol. 18, N 1. – P. 7–34.
110. Hogg, E.H. Impacts of a regional drought on the productivity, dieback, and biomass of western Canadian aspen forests / E.H. Hogg, J.P. Brandt, M. Michaellian // *Canadian Journal of Forest Research*. – 2008. – Vol. 38, N 6. – P. 1373–1384.
111. Hoque, E. Natural UV-screening mechanisms of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) needles / E. Hoque, G. Remus. – *Photochemistry and Photobiology*. – 1999. – Vol. 69. – P. 177–192.
112. Houghton, J.T. Climate change 1995: The science of climate change: contribution of working group I to the second assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change / J.T. Houghton, I.G. Meira Filho, B.A. Callander, N. Harris, A. Kattenberg, K. Maksell. – Cambridge : Cambridge University Press, 1996. – 584 p.
113. Huttunen, S. Superoxide dismutase activity in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) needles in northern Finland / S. Huttunen, E. Heiska // *European Journal of Forest Pathology*. – 1988. – Vol. 18. – P. 343–366.

114. IPCC, 2007: Climate Change 2007: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change / Ed. by Core Writing Team, R.K. Pachauri, A. Reisinger. – IPCC, Geneva, Switzerland, 2007. – 104 p.
115. Jordan, B.R. The effects of ultraviolet-B radiation on plants: a molecular perspective / B.R. Jordan // *Advanced in Botanical Research*. – 1996. – Vol. 22. – P. 97–162.
116. Kharuk, V.I. Climate-induced mortality of spruce stands in Belarus [Электронный ресурс] / V.I. Kharuk, S.T. Im, M.L. Dvinskaya, A.S. Golukov, K.J. Ranson // *Environmental Research Letters*. – 2015. – V.10, N 12. – Режим доступа: <http://iopscience.iop.org/article/10.1088/1748-9326/10/12/125006/pdf>.
117. Kharuk, V.I. Siberian pine decline and mortality in southern siberian mountains / V.I. Kharuk, S.T. Im, P.A. Oskorbin, I.A. Petrov, K.J. Ranson // *Forest Ecology and Management*. – 2013. – Vol. 310. – P. 312–332.
118. Kinnunen, H. UV-absorbing compounds and waxes of Scots pine needles during a third growing season of supplemental UV-B / H Kinnunen, S. Huttunen, K. Laakso // *Environmental Pollution*. – 2001. – Vol. – 112. – P. 215–220.
119. Kirchgessner, H.D. Light and temperature, but not UV radiation, affect chlorophylls and carotenoids in Norway spruce needles (*Picea abies* (L.) Karst.) / H.D. Kirchgessner, K. Reichert, K. Hauff, R. Steinbrecher, J.P. Schnitzler, E.E. Pfundel // *Plant Cell and Environment*. – 2003. – Vol. 26. – P. 1169–1179.
120. Koltay, A. Health condition of Hungarian pine forests / A. Koltay // *Methodology of Forest Insect and Disease Survey in Central Europe, Proceedings from the IUFRO WP 7.03.10 Workshop, Ustron – Jaszowiec (Poland), April 21–24, 1998*. – 1998. – C. 133–137.
121. Kondratyev, K.Y., Varotsos C.A. Atmospheric Ozone Variability: Implications for Climate Change, Human Health and Ecosystems / K.Y. Kondratyev, C.A. Varotsos. – Chichester U.K. : Springer PRAXIS, 2000. – 617 p.

122. Kurz, W.A. Mountain pine beetle and forest carbon feedback to climate change / W.A. Kurtz, C.C. Dymond, G. Stinson, G.J. Rampley, E.T. Neilson, A.L. Carroll, T. Ebata, L. Safranyik // *Nature*. – 2008. – Vol. 452. – P. 987–990.
123. Laakso, K. Effects of the ultraviolet-B radiation (UV-B) on conifers: a review / K. Laakso, S. Huttunen // *Environmental Pollution*. – 1998. – V. 99, N 3. – P. 319–328.
124. Laakso, K. Effects of ultraviolet radiation on the growth of Scots pine and Norway spruce / K. Laakso, H. Kinnunen, S. Huttunen . – 5th Meeting of Finnish Plant Scientists, Kuopio, Finland. Kuopio University Publications. Natural and Environmental Sciences. – 1996. – Vol. 45. – P. 58–60.
125. Laakso, K. The effects of UV-B radiation on epidermal anatomy in loblolly pine (*Pinus taeda* L.) and Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) / K. Laakso, J.H. Sullivan, S. Huttunen // *Plant, Cell and Environment*. – 2000. – Vol. 23. – P. 461–472.
126. Láposi, R. Responses of leaf traits of European beech (*Fagus sylvatica* L.) saplings to supplemental UV-B radiation and UV-B exclusion / R. Láposi, S. Veresa, G. Lakatosb, V. Oláha, A. Fieldsendc, I. Mészárosa // *Agricultural and Forest Meteorology*. – 2009. – Vol. 149, N. 5. – P. 745–755.
127. Latola, K. Needle ontogeny of mature Scots pines under UV-B radiation / K. Latola, H. Kinnunen, S. Huttunenn // *Trees*. – 2001. – Vol. 15. – P. 346–352.
128. Lavola, A. Nutrient availability and the effect of increasing UV-B radiation on secondary plant compounds in Scots pine / A. Lavola, P.J. Aphalo, M. Lahti, R. Julkunen-Tiitto // *Environmental and Experimental Botany*. – 2003. – Vol. 49. – P. 49–60.
129. Leontovyč, R. The role of fungal pathogens in the premature decay of Norway spruce stands in Slovakia / R. Leontovyč, A. Kunca // *Current problems of forest protection in spruce stands under conversion* / Ed. by W. Grodzky, T. Odzako. – Warsaw : Forest Research Institute, 2006. – P. 79–84.
130. Lévesque, M. Drought response of five conifers along an ecological gradient in Central Europe: A multiproxy dendroecological analysis : a diss. ... dr. sc. ETH Zurich / Mathieu Lévesque. – Zurich, 2013. – 133 p.

131. Madronich, S. Theoretical estimation of biologically effective UV radiation at the Earth's surface / S. Madronich, S. Flocke // Solar ultraviolet radiation: modelling, measurements and effects. – Berlin : Springer, 1997. – 23–48.
132. Manetas, Y. Beneficial effects of enhanced UV-B radiation under field conditions: Improvement of needle water relations and survival capacity of *Pinus pinea* L. seedlings during the dry Mediterranean summer / Y. Manetas, Y. Petropoulou, K. Stamatakis, D. Nikolopoulos, E. Levizou, G. Psaras, G. Karabourniotis, Plant Ecology. – 1997. – Vol. 128. – P. 100–108.
133. Middleton, E.M. The role of flavonol glycosides and carotenoids in protecting soybean from ultraviolet-B damage / E.M. Middleton, A.H. Teramura // Plant Physiology. – 1993. – Vol. 103. – P. 741–752.
134. Mlch, P. Solar cycle effect on oscillations in the period range of 2-20 days in the F-region of the ionosphere / P. Mlch, J. Lastovicka // Annals of Geophysics. – 1996. – Vol. 39, N 4. – P. 783–790.
135. Nagel, L.M. Leaf anatomical changes in *Populus trichocarpa*, *Quercus rubra*, *Pseudotsuga menziesii* and *Pinus ponderosa* exposed to enhanced ultraviolet-B radiation / L.M. Nagel, J.H. Bassman, G.E. Edwards, R. Roberecht, V.R. Franceshi // Physiologia Plantarum. – 1998. – Vol. 104. – P. 385–396.
136. Naidu, S.L. The effects of ultraviolet-B radiation on photosynthesis of different aged needles in field-grown loblolly-pine / S.L. Naidu, J.H. Sullivan, A.H. Teramura, E.H. DeLucia // Tree Physiology. – 1993. – Vol. 12, N 2. – P. 151–162.
137. Parfenova, E. I. Conifer trees of South Siberia mountains in a changing climate of XXI century / E.I. Parfenova, N.M. Tchebakova // 4 degrees and beyond. International Climate Conference. Oxford. September 28-30, 2009. – Oxford. – 2009. – P. 91–94.
138. Petropoulou, Y. Enhanced UV-B radiation alleviates the adverse-effects of summer drought in 2 mediterranean pines under field conditions / Y. Petropoulou, F. Kyparissis, D. Nikolopoulos, Y. Manetas // Physiologia Plantarum. – 1995. – Vol. 94. – P. 37–44.

139. Polle, A. Field studies on Norway spruce trees at high altitudes: II. Defence systems against oxidative stress in needles / A. Polle H. Rennenberg // *New Phytologist*. – 1992. – Vol. 121. – P. 635–642.
140. Polle, A. Photooxidative stress in trees / A. Polle, H. Renneberg // *Causes of Photooxidative Stress and Amelioration of Defence Systems in Plants* / Eds: C.H. Foyer, P.M. Mullineaux. – Boca Raton : CRC Press. – 1994. P. 199–218.
141. Raffa, K.F. Cross-scale drivers of natural disturbances prone to anthropogenic amplification: the dynamics of bark beetle eruptions / K.F. Raffa, B.H. Aukema, B.J. Bentz, A.L. Carroll, J.A. Hicke, M.G. Turner, W.H. Romme // *Bioscience*. – 2008. – Vol. 58, N 6 – P. 501–517.
142. Rozema, J. The role of UV-B radiation in aquatic and terrestrial ecosystems – an experimental and functional analysis of the evolution of UV-absorbing compounds / J. Rozema, L.O. Björn, J.F. Bornman, A. Gaberščik, D.P. Hader, T. Trošt Sedej, M. Germ, M. Klisch, A. Groniger, R.P. Sinha, M. Lebert, Y.Y. He, R. Buffoni-Hall, R., N.V.J. de Bakker, J. van de Staaij, B.B. Meijkamp. *Journal of Photochemistry and Photobiology*. – Vol. 66. – P. 2–12.
143. Samuelson, L. Scaling ozone effects from seedlings to forest trees / L. Samuelson, J.M. Kelly // *New Phytologist*. – Vol. 149, N 1. – P. 21–41.
144. Sarmiento, J.L. Simulated response of the ocean carbon cycle to anthropogenic climate warming / J.L. Sarmiento, T. M. C Hughes, R. J. Stouffer, S. Manabe // *Nature*. – 1998. – Vol. 393, N 6682. – P. 245–249.
145. Schupp, R. Diurnal changes in the glutathione content of spruce needles (*Picea abies* L.) / R. Schupp, H. Rennenberg // *Plant Science*. – 1998. – Vol. 57. – P. 113–117.
146. Schuster, R. Drought sensitivity of three co-occurring conifers within a dry inner Alpine environment / R. Schuster, W. Oberhuber // *Trees*. – 2013. Vol. 27, N 1. – P. 61–69.
147. Schimel, D.C. Terrestrial ecosystems and the carbon cycle / D.C. Schimel // *Global Change Biology*. – 1995. Vol. 1, N 1. – P. 77–91.

148. Sierota, Z. Fungal diseases in last years in Poland / Z. Sierota // Methodology of Forest Insect and Disease Survey in Central Europe, Proceedings from the IUFRO WP 7.03.10 Workshop, Ustron – Jaszowiec (Poland), April 21–24, 1998. – C. 153–155.
149. Solberg, S. Summer drought: a driver for crown condition and mortality of Norway spruce in Norway / S. Solberg. – Forest Pathology. – 2004. – Vol. 34, N 2. – P. 93–107.
150. Šprtová, M. Seasonal changes of photosynthetic assimilation of Norway spruce under the impact of enhanced UV-B radiation / M. Šprtová, M.V. Marek, L. Netbal, O. Prášil, J. Kalina // Plant Science. – 1999. – V. 142. – P. 37–45.
151. Sullivan, J.H. Change in leaf expansion and epidermal screening effectiveness in *Liquidambar styraciflua* and *Pinus taeda* in response to UV-B radiation / J.H. Sullivan, B.W. Howells, C.T. Ruhland, T.A. Day // Physiologia Plantarum. – 1996. – Vol. 98. – P. 349–357.
152. Tandy, N.E. Assay and electrophoresis of superoxide dismutase from red spruce (*Picea rubens* Sarg), loblolly pine (*Pinus taeda* L.) and Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) / N.E. Tandy, R.T. Giulio, C.T. Richardson // Plant Physiology. – 1989. – Vol. 90. – P. 742–748.
153. Trošt Sedej, T. The effects of enhanced UV-B radiation on physiological activity and growth of Norway spruce planted outdoors over 5 years / T. Trošt Sedej, A. Gabersčik // Trees. – 2008. – Vol. 22, N 4. – P. 423–435.
154. Turtola, S. Long term exposure to enhanced UV-B radiation has no significant effect on growth or secondary compounds of outdoor-grown Scots pine and Norway spruce seedlings / S. Turtola, L. Sallas, J.K. Holopainen, R. Julkunen-Tiitto, P. Kainulainen // Environmental and Experimental Botany. – 2006. – V. 56. P. 80–86.
155. University of New Hampshire: Globe Carbon Cycle. An introduction to the global carbon cycle [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://globecarboncycle.unh.edu/CarbonCycleBackground.pdf>.

156. Vacchiano, G. Evidences of drought stress as a predisposing factor to Scots pine decline in Valle d'Aosta (Italy) / G. Vacchiano, M. Garbarino, E.B. Mondino, R. Motta // *European Journal of Forest Research*. – 2012. – Vol. 131, N 4. – P. 989–1000.
157. Van der A, R.J. Multi sensor reanalysis of total ozone / R.J. Van der A, M.A.F. Allaart, H.J. Eskes // *Atmospheric Chemistry and Physics*. – 2010. – V. 10, N 22. – P. 11277–11294.
158. Van Mantgem, P.J. Widespread increase of tree mortality rates in the western United States / P.J. van Mantgem, N.L. Stephenson, J.C. Byrne, L.D. Daniels, J.F. Franklin, P.Z. Fulé, M.E. Harmon, A.J. Larson, J.M. Smith, A.H. Taylor, T.T. Veblen // *Science*. – 2009. – Vol. 323. – P. 521–524.
159. Virjamo, V. Combined effect of elevated UVB, elevated temperature and fertilization on growth, needle structure and phytochemistry of young Norway spruce (*Picea abies*) seedlings / V. Virjamo, S. Sutinen, R. Julkunen-Tiitto. – *Global Change Biology*. – Vol. 20, N 7, P. 2252–2260.
160. Warren, J.M. Alteration of foliar flavonoid chemistry induced by enhanced UV-B radiation in field-grown *Pinus ponderosa*, *Quercus rubra* and *Pseudotsuga menziesii* / J.M. Warren, J.H. Bassman, D.S. Mattinson, J.K. Fellman, G.E. Edwards, R. Robberecht // *Journal of Photochemistry and Photobiology B*. – 2002. – Vol. 66. – P. 125–133.
161. Wildi, B. Antioxidant composition of selected high alpine plant species from different altitudes / B. Wildi, C. Lütz // *Plant, Cell and Environment*. – 1996. – Vol. 19. – P. 138–146.
162. World Ozone and Ultraviolet Radiation Data Centre. Meteorological Service of Canada [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://www.woudc.org>.
163. Zuev, V.V. 30-year lidar observations of the stratospheric aerosol layer state over Tomsk (Western Siberia, Russia) / V.V. Zuev, V.D. Burlakov, A.V. Nevzorov, V.L. Pravdin, E.S. Savelieva, V.V. Gerasimov // *Atmospheric Chemistry and Physics*. – 2017. – T. 17. – №. 4. – P. 3067–3081.