

УДК 574.2

НАРУШЕНИЯ ПРОЦЕССА ОСЕННЕГО СТАРЕНИЯ ХВОИ ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ В Г. КРАСНОЯРСКЕ И ЕГО ОКРЕСТНОСТЯХ

© 2025 г. Н. С. Помыткин^{а, с, *}, Н. А. Гаевский^б, А. А. Кнорре^{б, d}

^аИнститут леса им. В.Н. Сукачева СО РАН,
ул. Академгородок, д. 50/28, Красноярск, 660036 Россия

^бСибирский федеральный университет,
пр. Свободный, д. 79, Красноярск, 660041 Россия

^сКрасноярский научно-исследовательский институт сельского хозяйства,
пр. Свободный, д. 66, Красноярск, 660041 Россия

^dНациональный парк “Красноярские Столбы”,
ул. Карьерная, д. 26а, Красноярск, 660006 Россия

*E-mail: nspomytkin@yandex.ru

Поступила в редакцию 11.07.2023 г.

После доработки 30.07.2024 г.

Принята к публикации 15.11.2024 г.

Нарушение хвоепада у лиственницы сибирской было зафиксировано осенью 2016 г. в Красноярске, заповеднике “Столбы” и, по сообщениям СМИ, в других городах Сибири. Для выяснения причин данного явления определяли содержание хлорофилла *a* и квантовый выход фотосистемы II (ФС II) у лиственницы сибирской в г. Красноярске в естественных условиях произрастания (Манский район Красноярского края) осенью 2016 г. и для сравнения — осенью 2017 г. Также были проанализированы данные по температуре воздуха и осадкам за сентябрь и октябрь в Красноярске, Манском районе и заповеднике “Столбы” за всю историю наблюдений. На основании анализа погодных данных можно предположить, что основной причиной нарушения хвоепада являлись аномально теплые средние и средние минимальные температуры воздуха в сентябре 2016 г. и сменившие их аномально холодные средние и средние минимальные температуры в октябре 2016 г.

Ключевые слова: лиственница сибирская, стресс, осеннее старение, экстремальные погодные явления, нарушение листопада.

DOI: 10.31857/S0024114825010042 **EDN:** EDQGXZ

Лиственницы — листопадные виды семейства Сосновые — являются главными компонентами бореальных, горных и субальпийских лесов Евразии и Северной Америки. Наиболее распространенные виды лиственниц занимают обширные территории с широким спектром климатических условий (Richardson et al., 2018). Адаптационный комплекс лиственницы включает процесс физиологического старения фотосинтезирующих клеток, который затрагивает метаболизм пигментов, белков, липидов и других важных соединений (Prochazkova, Wilhelmova, 2007; Thomas et al., 2009). Осеннее старение у листопадных растений контролирует семейство генов (Thomas et al., 2009), ответственных

за превращение хлоропластов в геронтопласты (Matile, 2000; Hörtensteiner, Feller, 2002) и появление желтой, оранжевой или красной окраски листьев. Принято считать, что основным сигналом для начала осеннего физиологического старения хвои у лиственницы и многих других листопадных форм деревьев служит уменьшение длины светового дня, при этом температура воздуха также влияет на начало и продолжительность листопада (Rosentall, Camm 1997; Frachebund et al., 2009).

Процесс осеннего старения листьев включает и рециклинг (реутилизация) основных биогенных элементов путем переноса их в запасующие ткани (Hörtensteiner, Feller, 2002). Значение рециклинга

биогенных элементов показано на основе изучения роста и репродуктивного потенциала медвежьего дуба (*Quercus ilicifolia* Wangerh.) (May, Killingbeck, 1992).

Нарушения процесса осеннего физиологического старения хвои в 2016 г. были зарегистрированы у лиственницы сибирской (*Larix sibirica*) повсеместно в г. Красноярске и в условиях среднегорья в заповеднике “Столбы” (с 2019 г. — национальный парк “Красноярские Столбы”). Хвоя лиственницы находилась на побегах до конца ноября и сохраняла зелено-желтую окраску. Напротив, в условиях низкогогорья в заповеднике листопад у лиственницы закончился 28 октября 2016 г., что соответствует фенологической норме (Гончарова, 2015–2017).

Еще одним местом произрастания лиственницы сибирской, где осеннее старение в 2016 г. завершилось листопадом, была деревня Верхняя Есауловка в Манском районе Красноярского края. По собственным наблюдениям и сообщениям в СМИ, в 2016 г. нарушение листопада у деревьев произошло в г. Абакане (Республика Хакасия) (собственные наблюдения), Кемеровской области (Кемеровские биологи..., 2016), г. Новосибирске (Зеленые листья..., 2016.) и г. Барнауле (Республика Алтай) (Барнаульские ботаники..., 2016.).

Цель работы заключалась в выявлении основных причин нарушения хвоепада лиственницы сибирской осенью 2016 г.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Географическое положение мест произрастания лиственницы сибирской: Красноярск — 56° 02' с. ш., 92° 43' в. д., 276 м над ур. м.; заповедник

“Столбы” — 55° 54' с. ш., 92° 43' в. д., 200–531 м над ур. м.; деревня Верхняя Есауловка — 55° 40' 29 с.ш., 93° 47' 22 в.д., 378 м над ур. м. Фотографии деревьев, сохранивших хвою 19.11.2016 г. в Красноярске, а также деревьев в фазу листопада (03.10.2016) и после его завершения (15.11.2016.) в деревне Верхняя Есауловка представлены на рис. 1.

Показатели погоды (температура воздуха, количество выпавших осадков) в перечисленных выше местах произрастания лиственницы сибирской получены с метеорологических сайтов метеостанции “Красноярск опытное поле” (56°01'31"N, 92°42'13"E 277 м над ур. м., находится в 8 км к западу от г. Красноярска, в лесостепной зоне), метеостанции Шалинское (55° 43' с. ш., 93° 44' в. д., 399 м над ур. м., расположена в Манском районе Красноярского края в 5 км от деревни Верхняя Есауловка), метеостанции “Столбы” (Гончарова 2016, 2017) (расположена в среднегорном высотном поясе в комплексе (ВПК) заповедника), метеостанции “Лалетино” (находится в низкогорном ВПК). Климатическую норму для сентября и октября определяли как среднемесячное значение за 15 лет, в период с 2001 по 2015 г.

Содержание хлорофилла *a* определяли в брахибластах побегов второго года спектрофотометрическим методом у четырех молодых деревьев (30–35 лет) в составе искусственных насаждений (г. Красноярск) и у шести разновозрастных деревьев в естественных древостоях (д. Верхняя Есауловка) по две повторности на каждое дерево. Свежесобранную хвою (40–60 мг) растирали в 6 мл 96% этилового спирта с добавлением измельченного стекла и CaCO₃. Суспензию фильтровали через

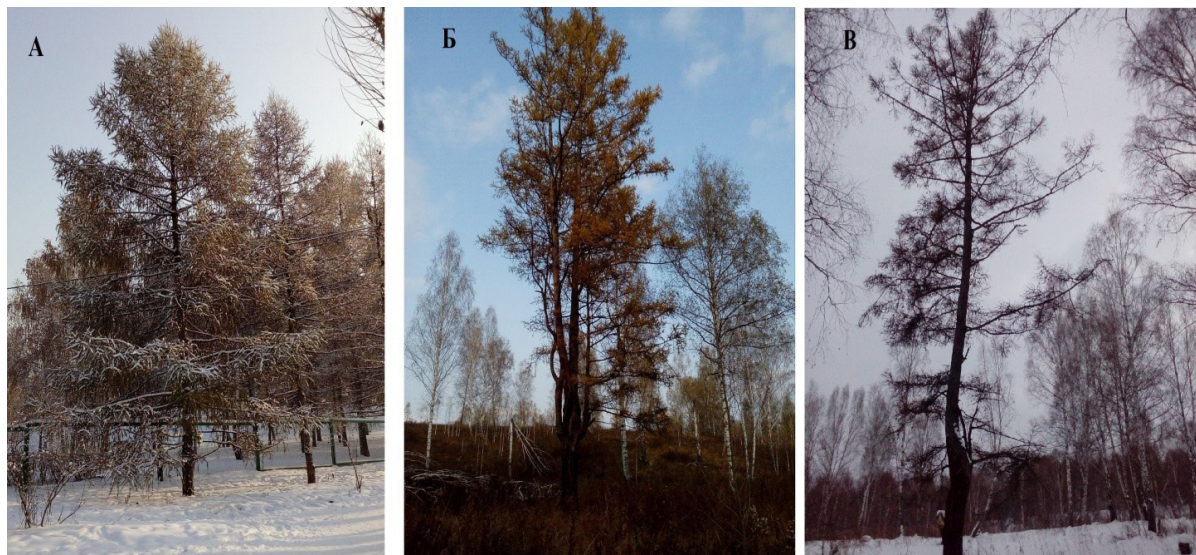


Рис. 1. Состояние деревьев лиственницы сибирской осенью 2016 г.: а — 19 ноября, г. Красноярск (хвоепад на этот момент не завершен); б — 3 октября, д. Верхняя Есауловка (накануне сильных заморозков в начале октября); в — 15 ноября, д. Верхняя Есауловка (наблюдается завершённый хвоепад) (фото Н.С. Помыткина).

стеклянный фильтр Шотта. Оптическую плотность экстракта определяли на спектрофотометре (Spekol 1300, Analytik Jena, Германия). Концентрацию хлорофилла *a* ($\text{мкг} \cdot \text{мл}^{-1}$) рассчитывали согласно работе Н.К. Lichtenthaler (1987): $C_{\text{хл } a} = 13.36D_{665} - 5.19D_{649}$ и выражали на г^{-1} сырой массы (с. м.).

Функциональное состояние фотосинтетического аппарата хвои определяли по максимальному квантовому выходу ФС II (ETR), который регистрировали с помощью переносного импульсного флуориметра (модель PAM-Junior, производство WALZ, Германия). Время темновой адаптации — 30 мин. Максимальный квантовый выход ФС2 [$Y(\text{II})_m$] рассчитывали на основе нулевого F_0 и максимального F_m уровней (Kitajima, Butler, 1975):

$$Y(\text{II})_m = (F_m - F_0)/F_m. \quad (1)$$

Статистическую обработку данных проводили с помощью программы Microsoft Excel 2016. В таблице и на рисунках представлены средние значения параметров и стандартные ошибки средних.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Содержание хлорофилла *a* в образцах хвои, собранных 19.11.2016 г. в Красноярске у деревьев с разных мест произрастания, варьировало от 1049 до 388 $\text{мкг} \cdot \text{г}^{-1}$ с. м. при среднем содержании $770 \pm 197 \text{ мкг} \cdot \text{г}^{-1}$ с. м. Фотосинтетическая активность хвои, определяемая по максимальному

квантовому выходу ФС II, полностью отсутствовала (рис. 2).

Активное пожелтение хвои в Красноярске в 2017 г. началось после 22 сентября и закончилось 14–20 октября одновременно с интенсивным листопадом. Содержание хлорофилла *a* в этот период (рис. 2) снижалось с $1595 \pm 61 \text{ мкг} \cdot \text{г}^{-1}$ с. м. (22.09.17) до $71 \pm 45 \text{ мкг} \cdot \text{г}^{-1}$ с. м. (14.10.17) и до $23 \pm 6 \text{ мкг} \cdot \text{г}^{-1}$ с. м. (23.10.17). Скорость изменения количества хлорофилла *a* в период 20.09–14.10.2017 г. составляла $69 \text{ мкг} \cdot \text{г}^{-1}$ с. м. $\cdot \text{сутки}^{-1}$. Максимальный квантовый выход ФС II у хвои лиственницы в начале хвоепада составлял 0.77 ± 0.04 и снижался до 0.17 ± 0.05 , когда хвоя визуально становилась желтой. Содержание хлорофилла *a* в хвое деревьев у деревни Верхняя Есауловка составляло $547 \pm 65 \text{ мкг} \cdot \text{г}^{-1}$ с. м. (24.06.17), $1158 \pm 40 \text{ мкг} \cdot \text{г}^{-1}$ с. м. (19.07.17), $368 \pm 92 \text{ мкг} \cdot \text{г}^{-1}$ с. м. (26.09.17).

Исследовали динамику среднесуточных и минимальных температур воздуха в г. Красноярске, в среднегорье заповедника “Столбы” и в д. Верхняя Есауловка в сентябре — октябре 2016–2020 гг. Динамики этих погодных показателей в 2016 и 2017 гг. отображены на рис. 3. Рассмотрены данные среднесуточных ($T_{\text{с.с}}$) и минимальных ($T_{\text{мин}}$) температур воздуха как наиболее значимо влияющих на осеннюю фенологию деревьев (Galvagno et al., 2013).

Особенностью 2016 г. в заповеднике “Столбы”, расположенном вблизи Красноярска, было отсутствие последней фенологической фазы (полное отмирание и листопад) у лиственницы в условиях

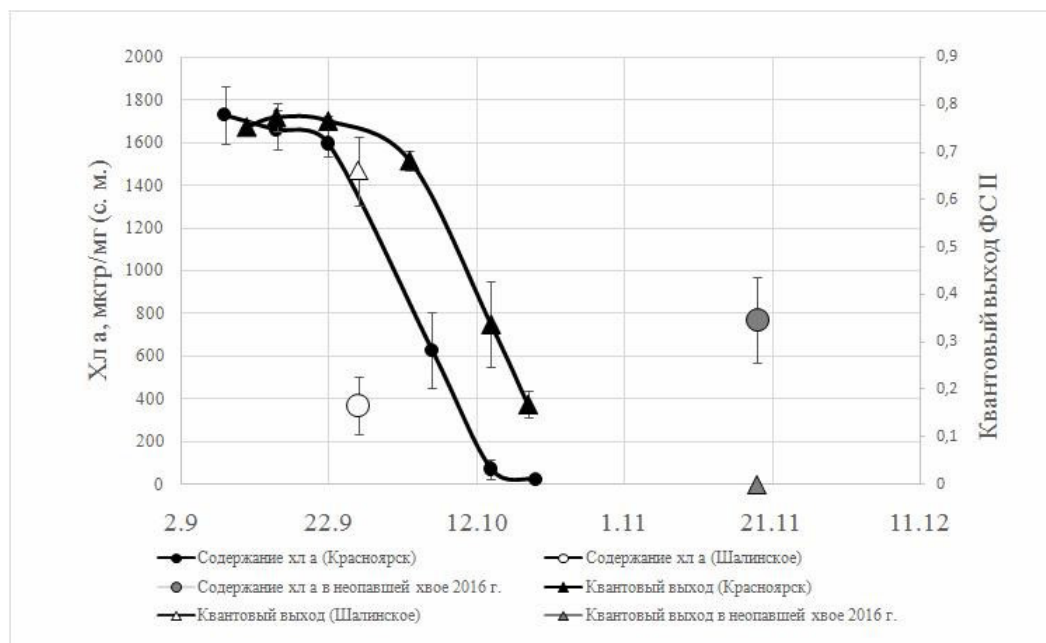


Рис. 2. Содержание хлорофилла *a* и максимальный квантовый выход ФС II в сырой массе хвои лиственницы сибирской в г. Красноярске в 2017 г. и остаточное содержание хлорофилла *a* в неопавшей хвое в 2016 г. Среднее арифметическое \pm SE.

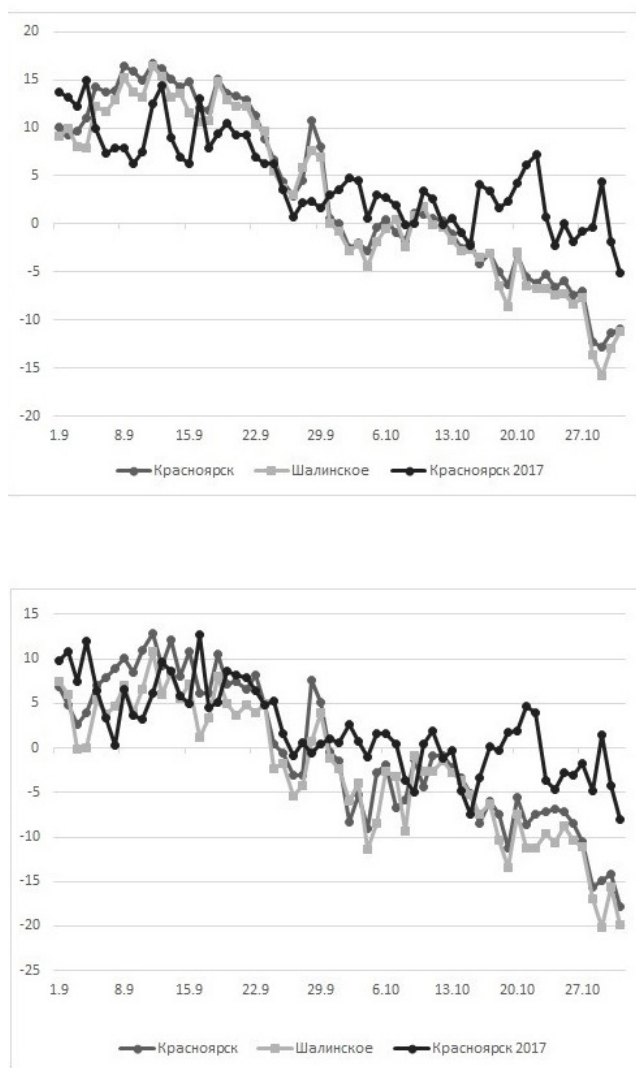


Рис. 3. Динамика среднесуточных и минимальных температур в сентябре – октябре 2016 и 2017 гг. в г. Красноярске и д. Верхняя Есауловка (метеостанция Шалинское): а – динамика среднесуточных температур; б – динамика минимальных температур.

среднегорья. В 2015 г. эту фенофазу отмечали 2 октября, в 2017 г. – 19 сентября. Полное отмирание в предшествующие 2013 и 2014 гг. фиксировали 1 октября и 20 сентября соответственно.

Второго и четвертого октября 2016 г. произошло значительное снижение температуры воздуха с -1.0 до -9.0 °C в г. Красноярске, до -8.0 °C – в среднегорье заповедника “Столбы” и до -11.0 °C – в д. Верхняя Есауловка (рис. 3, б). Таких значений $T_{\text{мин}}$ в начале октября в последующие 2017–2020 гг. не наблюдали. Кроме этого, временной интервал понижения $T_{\text{мин}}$ воздуха от $+5$ до 0 °C в заповеднике “Столбы” в 2016 г. составлял 7 дней, а в 2010–2015 гг. –

в среднем 24 дня. Переход $T_{\text{мин}}$ воздуха через 0 °C в 2016 г. опередил переход через этот рубеж максимальных температур на 13 дней и оказался значительно короче, чем в предыдущие пять лет (Гончарова, 2015, 2016, 2017). На участке в д. Верхняя Есауловка переход $T_{\text{мин}}$ через 0 °C совпадал с переходом в заповеднике “Столбы”. В Красноярске этот переход занял менее суток (Архив погоды в опытном поле, 2022).

Сравнение содержания хлорофилла *a* (рис. 2) в хвое лиственницы в 2016 г., в момент прекращения процесса старения, с содержанием хлорофилла *a* в 2017 г. показало, что средние значения содержания хлорофилла *a*, зарегистрированные у неопавшей хвои лиственницы 19 ноября 2016 г. (770 ± 197 мкг·г⁻¹ с.м.), можно соотнести с содержанием хлорофилла *a* в момент прекращения осеннего старения хвои в первых числах октября 2016 г. (628 ± 179 мкг·г⁻¹ с. м.). Отсутствие достоверной разницы позволяет предположить, что процесс потери хлорофилла *a* в 2016 г. мог, как и в 2017 г., завершиться во второй декаде октября. Квантовый выход ФС II в начале октября 2017 г. находился на высоком уровне (0.68) при содержании хлорофилла *a* 628 ± 179 мкг·г⁻¹ с. м. Также высокий уровень квантового выхода имел фотосинтетический аппарат хвои в д. Верхняя Есауловка 26.09.2017 (0.66) при содержании хлорофилла *a* 368 ± 134 мкг·г⁻¹ с. м. (рис. 2).

Процесс физиологического старения хвои в 2016 г. могли задержать высокая температура и осадки в сентябре (Estrella, Menzel, 2006). Количество выпавших за сентябрь осадков в 2016 г. – 37 мм, что составило 76% от нормы (49 мм) (Погода в Красноярске, 2022). Недостаточная увлажненность территории, однако, не привела к ускоренному пожелтению хвои. Таким образом, фактор осадки можно исключить из регуляции листопада у лиственницы в 2016 г., а основным фактором считать температуру. Высокие средние температуры в сентябре 2016 г. могли замедлить процессы пожелтения хвои (разрушение хлорофилла) (Galvagno et al., 2013; Xie et al., 2018) и подготовки к низким отрицательным температурам (закалка) (Туманов, Красавцев, 1959).

Прерывание процесса осеннего старения хвои у лиственницы в 2016 г. в Красноярске и в заповеднике “Столбы”, вероятно, могло быть вызвано сильными заморозками до -7.5 и -8 °C, отмеченными 2-го и 4-го октября соответственно (рис. 3, б). Понижение $T_{\text{мин}}$ до $-3...-4$ °C в конце сентября 2016 г. можно исключить из возможной причины остановки процесса старения хвои, поскольку даже неподготовленные к заморозкам растения способны выдерживать от -2 до -6 °C (Туманов, Красавцев, 1959; Öquist, 1983). Наступившее небольшое потепление до 13 октября, где $T_{\text{с.с.}}$ поднимались выше нуля 5 дней, максимум до 1.1 °C, оказалось

Таблица. Средние, средние минимальные температуры воздуха ($^{\circ}\text{C}$) и их разница в сентябре и октябре 2016–2020 гг. в Красноярске, среднегорье заповедника “Столбы” и д. Верхняя Есауловка

Год	Параметр Локация	Сентябрь		Октябрь		Разница	
		средняя	минимальная	средняя	минимальная	средняя	минимальная
2016	Красноярск	11.5	6.0	–4.0	–7.2	15.5	13.2
	Столбы	10.7	6.5	–4.7	–7.1	15.4	13.6
	Верхняя Есауловка	10.2	3.4	–4.8	–8.6	15.0	12
	Лалетино	10.6	5.4	–4.0	–7.4	14.6	12.8
2017	Красноярск	8.3	5.4	1.6	–1.2	6.7	6.6
	Столбы	6.5	3.8	0.0	–2.2	6.5	6
	Верхняя Есауловка	7.6	4.5	–0.9	–2.1	8.5	6.6

недостаточным для полного завершения хвоепада. После 13 октября $T_{\text{с.с}}$ окончательно переходит за ноль, $T_{\text{мин}}$ ни разу не поднималась выше 0°C за весь октябрь.

Трудно сказать, когда наступили необратимые последствия. Например, заморозок до -9°C 12 октября 2020 г. (Архив погоды в опытном поле, 2022) не привел к прерыванию процесса старения, несмотря на то, что хвоя была зеленая. Вероятно, сильные заморозки в первой половине октября 2016 г. задержали процесс старения, а необратимые последствия наступили в поздние морозы, когда $T_{\text{мин}}$ опускалась до -17°C .

Сентябрь в Красноярске 2016 г. по среднемесячной температуре оказался самым теплым месяцем за последние 100 лет, в то время как следующий за ним октябрь стал самым холодным месяцем за аналогичный период (Погода в Красноярске, 2022), сентябрь 2016 г. в Сибири был самым теплым в истории метеонаблюдений. $T_{\text{с.с}}$ воздуха неоднократно достигали экстремальных максимумов в две первые декады месяца, а среднедекадные температуры были выше нормы на $4-8^{\circ}\text{C}$. В то же время октябрь в 2016 г. был аномально холодным. Зарегистрированы рекордные суточные минимумы на Алтае и в Кемеровской области. В Красноярском крае и Иркутской области ночные температуры достигли -30°C .

Разница между $T_{\text{с.с}}$ сентября и октября являлась рекордной за 120 лет и составила 15.5°C . За эти годы $T_{\text{с.с}}$ воздуха в сентябре в г. Красноярске поднималась выше $+11^{\circ}\text{C}$ 9 раз. $T_{\text{с.с}} = +11.5^{\circ}\text{C}$ в сентябре 2016 г., по данным сайта “Погода и климат”, находится на 4 месте, уступая значениям $+12.8^{\circ}\text{C}$ (1966 г.), $+12.5^{\circ}\text{C}$ (1900 г.) и $+12.0^{\circ}\text{C}$ (1953 г.). Среднемесячные температуры октября за тот же период опускались ниже -3.0°C 8 раз. Среднемесячная

температура октября в 2016 г. составляла -4.0°C и была выше лишь $T_{\text{с.с}} = -5.5^{\circ}\text{C}$ в 1912 г. Только 2016 г. попал в оба списка. Различия среднемесячных температур сентября и октября 2016 г. составили 15.5°C . Это наибольшие различия температур для периода после 1900 г. Близкие по величине различия между средними температурами сентября и октября зарегистрированы в 1912 г. (13.6°C), 1901 г. (13.4°C), 1961 г. (13.1°C). Во всех указанных случаях среднемесячная температура октября была ниже -3.1°C . Для сравнения, различия между средними температурами сентября и октября в заповеднике “Столбы” и в д. Верхняя Есауловка в 2016 г. составляли 15.4°C и 15.0°C соответственно (Погода в Красноярске, 2022).

Самое близкое значение по разнице температур, где данные по фенологии можно проверить в летописи природы заповедника “Столбы” (летопись ведется с 1925 г.) составляет 13.1°C в 1961 г., что, по данным летописи природы (Гончарова, 2016–2020), не привело к нарушению хвоепада в заповеднике “Столбы”. При этом сентябрь выделялся не так значительно, отклонение от нормы среднесуточной температуры сентября составило $+2.1^{\circ}\text{C}$, а отклонение от нормы среднесуточной температуры октября составило -5.6°C (Погода в Красноярске, 2022). Таким образом, сочетание аномально теплого сентября и аномально холодного октября привели к нарушению осеннего старения лиственницы в 2016 г. В литературе о подобном случае в 1994 г. было сообщено в статье R.G. Norby et al. (2003), когда из-за высоких температур осенью на возвышенностях листья остались зелеными до первых устойчивых минусовых температур. Вследствие этого листья были убиты и опали до завершения реутилизации азотистых соединений.

Дополнительно необходимо обсудить динамику осеннего старения хвои лиственницы в д. Верхняя

Есауловка, так как, несмотря на амплитуду между средними температурами сентября и октября в 15.0°C и еще более сильное снижение температуры в начале октября и в целом более холодный октябрь, деревья успели сбросить хвою. В 2016 г., к моменту резкого снижения температуры в начале октября (рис. 3, б), неопавшая хвоя лиственницы имела выраженную желтую окраску (рис. 1, в). В 2017 г. содержание хлорофилла *a* в хвое деревьев в районе Верхней Есауловки 26 сентября проецируется на содержание хлорофилла *a* в хвое деревьев в г. Красноярске, зарегистрированное 6 октября 2017 г. (рис. 2). Раннее, по сравнению с г. Красноярском, старение хвои у деревьев в районе Верхней Есауловки могло происходить и в 2016 г., когда динамику старения хвои могли ускорить низкие среднесуточные и особенно минимальные температуры сентября (рис. 3, а, б).

В д. Верхняя Есауловка в сентябре различия в $T_{\text{мин}}$, в среднем по сравнению с г. Красноярском и заповедником "Столбы", которые составляли 2.6 и 3.1°C соответственно, даже меньше, чем в Красноярске в 2017 г. (в котором хвоепад прошел нормально), на 2.0°C . Кроме этого, близкие к нулю значения минимальных температур в первую и вторую декаду сентября могли инициировать процесс закалки (рис. 3, б) и усилить морозостойкость хвои к моменту заморозка в начале октября 2016 г. (Туманов, Красавцев, 1959). Все это позволило лиственнице в д. Верхняя Есауловка завершить листопад не позднее середины октября 2016 г. Подобные условия могли проявить себя и в нижнегорье заповедника "Столбы", где, как отмечено выше, листопад у лиственницы прошел нормально.

Меньшие различия имеются между нижнегорьем (метеостанция "Лалетино") и среднегорьем (метеостанция "Столбы") заповедника "Столбы" в сентябре 2016 г., где $T_{\text{мин}}$ в нижнегорье была на 1.1°C меньше, чем в среднегорье. Также разница между $T_{\text{с.с}}$ и $T_{\text{мин}}$ сентября и октября в низкогорье была на 0.8°C ниже, чем в среднегорье, а разница между $T_{\text{с.с}}$ — самой низкой из всех исследуемых вариантов в 2016 г., что указывает на то, что даже этой разницы могло хватить для прохождения хвоепада у лиственницы. Однако нельзя исключать и влияние не учтенных в исследовании факторов (распределение осадков, тип почвы, рельеф, освещенность на участке и т. д.).

В целом полученные результаты подтвердили мнение авторов статьи (Xie et al., 2018) о том, что в процессе осеннего старения хвои лиственницы сибирской участвует несколько механизмов, учитывающих динамику средних и минимальных температур (Galvagno et al., 2013). В 2016 г. особую роль сыграли высокие средние и минимальные температуры в сентябре, задержавшие старение хвои, и резкий спад температуры в начале октября без последующего потепления, который нарушил

фотосинтез в хвое лиственницы, остановил смену окраски у хвои и подготовку к листопаду.

Учитывая климатические прогнозы, ожидаемое глобальное потепление увеличит период активной вегетации листопадных деревьев, в течение которого также усилятся резкие колебания температур (Richardson et al., 2013; Xie et al., 2018). В этих условиях явление нарушения осеннего старения хвои у лиственницы сибирской, имевшее место в Сибири в 2016 г., возможно, станет более частым. Однако для загородной местности, такой как Манский район, подобные явления будут менее заметными, так как, несмотря на аномальное понижение температуры в начале октября, лиственница успела завершить листопад. Также стоит отметить, что жаркий сентябрь повторялся в последующие годы, однако не было такого холодного октября, что указывает на то, что октябрь был главной аномалией и большую опасность представляют именно резкие спады температуры в начале октября. Если принять, что доля реабсорбированных полезных веществ в стареющей хвое сопоставима с долей распавшихся молекул хлорофилла в 2016 г. в г. Красноярске, то отдельные деревья лиственницы сибирской не успели реутилизировать более половины содержащихся в хвое веществ и в соответствии с опубликованными результатами (May, Killingbeck, 1992) снизили свой вегетативный и репродуктивный потенциал.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исходя из вышеизложенного, главным фактором, вызвавшим нарушение хвоепада в Красноярске и в заповеднике "Столбы" в 2016 г., следует считать не резкий заморозок в начале октября, а общую динамику температур в сентябре и октябре, где аномально теплые температуры в сентябре, задержав процесс осеннего старения, сменились аномально холодными температурами в октябре, что привело к нарушению процесса листопада. Однако это не вызвало нарушение хвоепада в д. Верхняя Есауловка и в районе метеостанции "Лалетино", так как из-за более низких минимальных температур даже при схожей динамике дерева смогли выработать устойчивость к низким температурам и завершить процесс листопада.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Архив погоды в опытном поле [Электронный ресурс] // rp5.ru Расписание погоды.
URL: <https://rp5.ru/> (дата обращения: 27.04.2022).
Барнаульские ботаники рассказали, почему листья на деревьях до сих пор зеленые и не опали [Электронный ресурс] // Altapress.ru. 2016.
URL: <https://altapress.ru/zhizn/story/barnaul->

skie-botaniki-rasskazali-pochemu-listya-do-sih-por-ze-lenie-i-ne-opali-189438 (дата обращения: 27.04.2022).

Гончарова Н.В. Сезонная динамика растительных сообществ // Летопись природы государственного природного заповедника "Столбы". Книга 73. 2015. С. 58–65.

Гончарова Н.В. Сезонная динамика растительных сообществ // Летопись природы государственного природного заповедника "Столбы". Книга 74. 2016. С. 71–79.

Гончарова Н.В. Сезонная динамика растительных сообществ // Летопись природы государственного природного заповедника "Столбы". Книга 75. 2017. с. 98–105.

Гончарова Н.В. Сезонная динамика растительных сообществ // Летопись природы государственного природного заповедника "Столбы". 2016–2020.

Зеленые листья в декабре удивили новосибирцев [Электронный ресурс] // Новосибирские новости. 2016. URL: <https://nsknews.info/materials/zelenye-listya-v-dekabre-udivili-novosibircev-164191/> (дата обращения: 27.04.2022).

Кемеровские биологи рассказали, почему листья на деревьях до сих пор зеленые [Электронный ресурс] // A42.ru. 2016. URL: <https://gazeta.a42.ru/lenta/show/keмеровskie-biologi-rasskazali-pochemu-listya-na-derevyah-do-sih-por-zelyonyie.html> (дата обращения: 27.04.2022).

Основные погодно-климатические особенности на северном полушарии земли в октябре 2016 г. [Электронный ресурс] // Гидрометцентр России. URL: https://meteoinfo.ru/?option=com_content&view=article&id=13463 (дата обращения: 27.04.2022).

Погода в Красноярске [Электронный ресурс] // Погода и климат. URL: <http://www.pogodaiklimat.ru/> (дата обращения: 27.04.2022).

Туманов И.И., Красавцев О.А. Закаливание северных древесных растений отрицательными температурами // Физиология растений. 1959. № 6. С. 654–667.

Estrella N., Menzel A. Responses of leaf colouring in four deciduous tree species to climate and weather in Germany // Climate Research. 2006. V. 32. P. 253–267.

Fracheboud Y., Luquez V., Björkén L. et al. The Control of Autumn Senescence in European Aspen // Plant Physiology. V. 149. № 4. 2009. P. 1982–1991. <https://doi.org/10.1104/pp.108.133249>

Galvagno M., Rossini M., Migliavacca M. et al. Seasonal course of photosynthetic efficiency in *Larix decidua* Mill. in response to temperature and change in pigment composition during senescence // International Journal of Biometeorology. 2013. V. 57. № 6. P. 871–880. <https://doi.org/10.1007/s00484-012-0614-y/>

Hörtensteiner S., Feller U. Nitrogen metabolism and remobilization during senescence // Journal of Experimental Botany. 2002. V. 53. № 370. P. 927–937.

Kitajima M., Butler W.L. Quenching of chlorophyll fluorescence and primary photochemistry in chloroplasts by dibromothymoquinone // Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics. 1975. V. 376. №. 1. P. 105–115.

Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes // Methods in Enzymology. 1987. V. 148. P. 350–382. [https://doi.org/10.1016/0076-6879\(87\)48036-1](https://doi.org/10.1016/0076-6879(87)48036-1)

Matile P. Biochemistry of Indian summer: Physiology of autumnal leaf coloration // Experimental Gerontology. 2000. V. 35. P. 145–158. [https://doi.org/10.1016/s0531-5565\(00\)00081-4](https://doi.org/10.1016/s0531-5565(00)00081-4)

May J.D., Killingbeck K.T. Effects of Preventing Nutrient Resorption on Plant Fitness and Foliar Nutrient Dynamics // Ecology. 1992. V. 73. № 5. P. 1868–1878.

Norby R.G., Hartz-Rubin J.S., Verbrugge M.J. Phenological responses in maple to experimental atmospheric warming and CO₂ enrichment // Global change biology. 2003. V. 9. № 12. P. 1792–1801. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2003.00714.x>

Öquist G. Effects of low temperature on photosynthesis // Plant Cell and Environment. 1983. V. 6. P. 281–300.

Prochazkova D., Wilhelmova N. Leaf senescence and activities of the antioxidant enzymes // Biologia Plantarum. 2007. V. 51. № 3. P. 401–406. <https://doi.org/10.1007/s10535-007-0088-7>

Richardson A.D., Hufkens K., Milliman N. et al. Ecosystem warming extends vegetation activity but heightens vulnerability to cold temperatures // Nature. 2018. V. 560. P. 368–371. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0399-1/>

Richardson A.D., Keenan T.F., Migliavacca M. et al. Climate change, phenology, and phenological control of vegetation feedback to the climate system // Agricultural and Forest Meteorology. 2013. V. 169. P. 156–173. <http://dx.doi.org/10.1016/j.agrformet.2012.09.012>

Rosenthal S., Camm E. Photosynthetic decline and pigment loss during autumn foliar senescence in western larch (*Larix occidentalis*) // Tree Physiology. 1997. V. 17. P. 767–775. <https://doi.org/10.1093/treephys/17.12.767/>

Thomas H., Huang L., Young M., Ougham H. Evolution of plant senescence // BMC Evolutionary Biology. 2009. V. 9. № 163. P. 1–33. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-9-163>

Xie Y., Wang X., Wilson A.M., Silander J.A. Predicting autumn phenology: How deciduous tree species respond to weather stressors // Agricultural and Forest Meteorology. 2018. V. 250–251. P. 127–137. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.12.259>

Disruptions of the Autumnal Aging of Larch Needles in the Krasnoyarsk City and Its Surroundings

N. S. Pomytkin^{1, 3, *}, N. A. Gayevskiy², A. A. Knorre^{2, 4}

¹Forest Institute, Siberian Branch of the RAS,
Akademgorodok 50 bldg. 28, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation

²Siberian Federal University,
Svobodny ave. 79, Krasnoyarsk, 660041 Russian Federation

³Krasnoyarsk Research Institute of Agriculture,
Svobodny ave. 66, Krasnoyarsk, 660041 Russian Federation

⁴Krasnoyarsk Pillars National Park
Karyernaya st. 26a, Krasnoyarsk, 660006 Russian Federation

*E-mail: nspomytkin@yandex.ru

A disruption of the needle fall in Siberian larch was recorded during the autumn of 2016 in the Krasnoyarsk city, the Krasnoyarsk Pillars National Park, and, according to media reports, in other Siberian cities. To determine the causes of this phenomenon, the chlorophyll *a* content and the quantum yield of photosystem II (PS II) were assessed in Siberian larch trees of the Krasnoyarsk city under natural growing conditions (Mansky District, Krasnoyarsk Territory) during the autumn of 2016 and compared with the data obtained in the autumn of 2017. Data on air temperature and precipitation for September and October in Krasnoyarsk city, the Mansky District, and the Krasnoyarsk Pillars National Park over the entire course of observations were also analysed. Based on the analysis of the weather data, it can be assumed that the main cause of the needle fall disruptions were the abnormally warm average and average minimum air temperatures in September 2016 and the abnormally cold average and average minimum temperatures that followed them in October 2016.

Keywords: *Siberian larch, stress, autumnal aging, extreme weather conditions, needle fall disruptions.*

REFERENCES

- Arkhiv pogody v opytном pole* (Past weather of opytное pole), available at: <https://rp5.ru/> (April 27, 2022).
- Barnaul'skie botaniki rasskazali, pochemu list'ya na derev'yakh do sikh por zelenye i ne opali (Barnaul botanists explained why the leaves on the trees are still green and have not fallen), 2016, available at: <https://altapress.ru/zhizn/story/barnaulskie-botaniki-rasskazali-pochemu-listya-do-sih-por-zelenie-i-ne-opali-189438> (April 27, 2022).
- Estrella N., Menzel A., Responses of leaf colouring in four deciduous tree species to climate and weather in Germany, *Climate Research*, 2006, Vol. 32, pp. 253–267.
- Fracheboud Y., Luquez V., Björkén L. et al., The Control of Autumn Senescence in European Aspen, *Plant Physiology*, 2009, Vol. 149, No. 4, pp. 1982–1991. <https://doi.org/10.1104/pp.108.133249>
- Galvagno M., Rossini M., Migliavacca M. et al., Seasonal course of photosynthetic efficiency in *Larix decidua* Mill. in response to temperature and change in pigment composition during senescence, *International J. of Biometeorology*, 2013, Vol. 57, No. 6, pp. 871–880. <https://doi.org/10.1007/s00484-012-0614-y>
- Goncharova N.V., Sezonnaya dinamika rastitel'nykh soobshchestv (Seasonal dynamics of plant communities), In: *Letopis' prirody gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika "Stolby"* (Nature records of the state nature reserve "Stolby"), Book 73, 2015, pp. 58–65.
- Goncharova N.V., Sezonnaya dinamika rastitel'nykh soobshchestv (Seasonal dynamics of plant communities), In: *Letopis' prirody gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika "Stolby"* (Nature records of the state nature reserve "Stolby"), Book 74, 2016, pp. 71–79.
- Goncharova N.V., Sezonnaya dinamika rastitel'nykh soobshchestv (Seasonal dynamics of plant communities), In: *Letopis' prirody gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika "Stolby"* (Nature records of the state nature reserve "Stolby"), Book 75, 2017, pp. 98–105.
- Goncharova N.V., Sezonnaya dinamika rastitel'nykh soobshchestv (Seasonal dynamics of plant communities), In: *Letopis' prirody gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika "Stolby"* (Nature records of the state nature reserve "Stolby"), 2016–2020.
- Hörtensteiner S., Feller U., Nitrogen metabolism and remobilization during senescence, *Journal of Experimental Botany*, 2002, Vol. 53, No. 370, pp. 927–937.
- Kemerovskie biologi rasskazali, pochemu list'ya na derev'yakh do sikh por zelenye (Kemerovo biologists explained why the leaves on the trees are still green), 2016, available at: <https://gazeta.a42.ru/lenta/show/>

kemerovskie-biologi-rasskazali-pochemu-listya-na-derevyah-do-sih-por-zelyonyie.html (April 27, 2022).

Kitajima M., Butler W.L., Quenching of chlorophyll fluorescence and primary photochemistry in chloroplasts by dibromothymoquinone, *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1975, Vol. 376, No. 1, pp. 105–115.

Lichtenthaler H.K., Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes, *Methods in Enzymology*, 1987, Vol. 148, pp. 350–382.

[https://doi.org/10.1016/0076-6879\(87\)48036-1](https://doi.org/10.1016/0076-6879(87)48036-1)

Matile P., Biochemistry of Indian summer: Physiology of autumnal leaf coloration, *Experimental Gerontology*, 2000, Vol. 35, pp. 145–158.

[https://doi.org/10.1016/S0531-5565\(00\)00081-4](https://doi.org/10.1016/S0531-5565(00)00081-4)

May J.D., Killingbeck K.T., Effects of Preventing Nutrient Resorption on Plant Fitness and Foliar Nutrient Dynamics, *Ecology*, 1992, Vol. 73, No. 5, pp. 1868–1878.

Norby R.G., Hartz-Rubin J.S., Verbrugge M.J., Phenological responses in maple to experimental atmospheric warming and CO₂ enrichment, *Global change biology*, 2003, Vol. 9, No. 12, pp. 1792–1801.

<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2003.00714.x>

Öquist G., Effects of low temperature on photosynthesis, *Plant Cell and Environment*, 1983, Vol. 6, pp. 281–300.

Osnovnye pogodno-klimaticheskie osobennosti na severnom polusharii zemli v oktyabre 2016 g. (Main weather and climate features in the northern hemisphere of the earth in October 2016), available at: https://meteoinfo.ru/?option=com_content&view=article&id=13463 (April 27, 2022).

Pogoda v Krasnoyarske (Weather in Krasnoyarsk), available at: <http://www.pogodaiklimat.ru/> (April 27, 2022).

Prochazkova D., Wilhelmova N., Leaf senescence and activities of the antioxidant enzymes, *Biologia Plantarum*,

2007, Vol. 51, No. 3, pp. 401–406.

<https://doi.org/10.1007/s10535-007-0088-7>

Richardson A.D., Hufkens K., Milliman N., Donald M., Aubrecht D., Furze M.E., Seyednasrollah B., Krassovski M.B., Latimer J.M., Nettles W.R., Heiderman R.R., Warren J.M., Hanson P.J., Ecosystem warming extends vegetation activity but heightens vulnerability to cold temperatures, *Nature*, 2018, Vol. 560, pp. 368–371.

<https://doi.org/10.1038/s41586-018-0399-1>

Richardson A.D., Keenan T.F., Migliavacca M. et al., Climate change, phenology, and phenological control of vegetation feedback to the climate system, *Agricultural and Forest Meteorology*, 2013, Vol. 169, pp. 156–173.

<http://dx.doi.org/10.1016/j.agrformet.2012.09.012>

Rosenthal S., Camm E., Photosynthetic decline and pigment loss during autumn foliar senescence in western larch (*Larix occidentalis*), *Tree Physiology*, 1997, Vol. 17, pp. 767–775. <https://doi.org/10.1093/treephys/17.12.767>

Thomas H., Huang L., Young M., Ougham H., Evolution of plant senescence, *BMC Evolutionary Biology*, 2009, Vol. 9, No. 163, pp. 1–33.

<https://doi.org/10.1186/1471-2148-9-163>

Tumanov I.I., Krasavtsev O.A., Zakalivanie severnykh drevesnykh rastenii otritsatel'nyimi temperaturami (Hardening of northern woody plants with negative temperatures), *Fiziologiya rastenii*, 1959, No. 6, pp. 654–667.

Xie Y., Wang X., Wilson A.M., Silander J.A., Predicting autumn phenology: How deciduous tree species respond to weather stressors, *Agricultural and Forest Meteorology*, 2018, Vol. 250–251, pp. 127–137.

<https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.12.259>

Zelenye list'ya v dekabre udivili novosibirtsev (Green leaves in December surprised Novosibirsk residents), 2016, available at: <https://nsknews.info/materials/zelenye-listya-v-dekabre-udivili-novosibirtsev-164191/> (April 27, 2022).