

Влияние климата на радиальный рост *Pinus sylvestris* на юге и Западные границы распространения

Стелла Богино, Мария Хосе Фернандес Ньето и Фелипе Браво

Богино, С., Фернандес Ньето, М. Дж. и Браво, Ф. 2009. Влияние климата на радиальный рост *Pinus sylvestris* на южных и западных границах ареала *Silva Fennica* 43(4): 609–623.

В средиземноморских условиях на Пиренейском полуострове изучались связи между шириной годичных колец и климатическими переменными, влияние возраста дерева на связь между климатом и ростом, а также влияние индекса засухи и на радиальный рост сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.).

Для построения шести хронологий ширины годичных колец для *P. sylvestris* были применены дендрохронологические методы. Связь между ростом деревьев и климатом была проанализирована с помощью коэффициентов корреляции и бутстрепированных функций отклика. Индекс засухи (DRI) использовался для выявления эффектов засухливости. Ширина годичных колец положительно коррелировала с осадками в вегетационный период, но эта связь была установлена ранее на самых низких высотных участках. Эффекты температуры варьировались в зависимости от участка. Реакция на климатические переменные зависела от возраста деревьев: большая часть изменчивости объяснялась климатическими переменными в молодых насаждениях, чем в старых. Значительная связь между радиальным ростом и DRI предполагает, что засуха является определяющим фактором в радиальном росте *P. sylvestris*. Сценарии прогнозирования климата показывают увеличение нерегулярности осадков в средиземноморском регионе, поэтому дифференциальную реакцию деревьев на осадки на разных высотах можно использовать для прогнозирования роста деревьев с целью определения лесоводческих мероприятий.

Ключевые слова: дендроклиматология, сосна обыкновенная, годичное кольцо, импульс и интеримпульс

Адреса: Университет Вальядолида, Отдел производства овощей и лесных ресурсов, Объединенное подразделение UVA-INIA «Устойчивое управление лесами», Avda. de Madrid 44, 34004 Паленсия, Испания. Электронная почта: sbogino@fices.unsl.edu.ar

Получено 12 декабря 2008 г. / Исправлено 29 мая 2009 г. / Принято 2 июля 2009 г.

Доступно по адресу <http://www.metla.fi/silvafennica/full/sf43/sf434609.pdf>

1 Введение

Взаимосвязь между ростом и климатом имеет решающее значение для понимания и моделирования процесса поглощения углерода в лесах, а также для разработки стратегий лесного хозяйства в соответствии с последствиями изменения климата. Для изучения взаимосвязей роста деревьев и климата можно использовать различные методологические подходы, но дендроклиматологические исследования являются ценными инструментами для обнаружения долгосрочных изменений радиального роста древесных пород в связи с изменчивыми климатическими реакциями в результате более теплых условий и переменного количества осадков (Andreu et al. 2007). Экстремальные участки, такие как верхняя граница леса или сухие участки, считаются наиболее ценными для дендроклиматологических исследований, поскольку здесь меньше определяющих факторов, что позволяет лучше интерпретировать закономерности роста (Фриттс, 1976).

В засушливых и полувзасушливых экосистемах, где вода является ограничивающим ресурсом, доступность воды проходит две различные фазы: импульс, когда ресурс доступен, и интергюльс, когда доступность воды слишком мала для использования растениями (Noy-Meir 1973, Goldberg and Novoplansky 1997). Средиземноморские сосны на Пиренейском полуострове, которые являются экосистемами с ограниченным количеством воды, характеризуются летними засухами и высокой межодовой изменчивостью осадков и температуры. В летние месяцы, когда температура благоприятна для роста, влажность является ограничивающей; тогда как зимой, когда влажно, доступность низкая температура ограничивает дальнейший рост (Mooney and Dunn 1970).

Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) является наиболее широко распространенным видом сосны во всем мире (Blanco et al. 1997) и представляет собой один из важнейших дендрологических видов в Европе (Schweingruber 1996). *P. sylvestris* является одним из важнейших видов деревьев в Испании как с точки зрения покрытой площади (1280000 га), так и с точки зрения разнообразных функций насаждений вида (Montero et al. 2008). Леса *P. sylvestris* в Испании занимают южную и западную границы мирового распространения вида (Barbéro et al. 1998), при оценке воздействия глобального потепления на экосистемы будут изменения в росте деревьев, вероятно, произойдут в первую очередь в тех насаждениях деревьев, которые расположены на экологической границе вида (Tessier et al. 1997).

Прогнозируемое влияние изменения климата на разнообразие и распространение европейских высших растений к 2050 году указывает на то, что Испания может стать одним из

из наиболее уязвимых районов с точки зрения потери видов, в основном из-за ожидаемой изменчивости климатических условий (Bakkenes et al. 2002). Предыдущие исследования на Пиренейском полуострове пришли к выводу, что в условиях суровой засухи и виды кустарников, которые развиваются в умеренном климате, сильнее повреждаются засухой, чем ранее эволюционировавшие до средиземноморские виды, в основном деревья (Peñuelas et al. 2001); кроме того, среди видов сосен *P. sylvestris* показал самый высокий уровень смертности при сильных засухах в 1990-х годах (Martínez-Vilalta and Piñol 2002).

С другой стороны, возрастные физиологические изменения деревьев (Бонд 2000, Бонд и Франклин 2002) также указывают на важность учета возраста деревьев при анализе реакции роста на изменение климата. Были получены противоречивые результаты по возрасту деревьев и реакции роста на климат для разных проанализированных видов: например, не было обнаружено различий между молодыми и старыми образцами *Pinus aristata* Engelm (Fritts 1976) или *Larix laricina* DuRoi (Colenutt and Luckman 1991), но было обнаружено, что климатический эффект оказывает большее влияние на старые образцы *Larix decidua* Mill. и *Pinus cembra* L. в итальянских Альпах (Carrer and Urbinati 2004) и *Abies lasiocarpa* (Hook.) Nutt. в Северной Америке (Peterson and Peterson 1994), чем на молодые образцы. Предыдущие дендроклиматологические исследования *P. sylvestris* на Пиренейском полуострове пришли к выводу, что этот вид уязвим к колебаниям количества осадков в течение вегетационного периода (Gutierrez 1990, Richter et al. 1991, Fernández et al. 1996), хотя авторы не установили влияние возраста на реакцию климата.

Хотя прогнозы, полученные с помощью климатических моделей, не совсем точны, очевидно, что будущие климатические условия могут характеризоваться большими экстремальными явлениями и, возможно, более беспорядочными колебаниями, потенциально сильными эффектами на межодовую и внутрисезонную изменчивость осадков (Schiwinning et al. 2004). Поэтому важно понимать, как различные виды могут быть затронуты временными изменениями в водоснабжении (Easterling et al. 2000). Кроме того, в засушливых и полувзасушливых условиях важно интерпретировать краткосрочные реакции отдельных особей и популяций на осадки (Chesson et al. 2004). Различные реакции видов на изменения в подпитке в течение сезона были зарегистрированы для трав и кустарников (Jobbágy and Salas 2000, Oesterheld et al. 2001) и для

однолетние виды, произрастающие в средиземноморской среде (Sher et al. 2004), однако, насколько нам известно, не проводилось исследований по изучению влияния импульсно-межимпульсных событий на рост древесных пород в средиземноморской среде на Пиренейском полуострове.

Целью данной статьи было проанализировать на примере *P. sylvestris* а) взаимосвязь между *P. sylvestris* шириной годичных колец и климатические переменные (осадки и температура), б) связь между климатом и возрастом камбия и в) влияние засух и межгодовой доступности воды (импульс и интеримпульс) на радиальный рост.

2 Материалы и методы

2.1 Места исследований, полевые работы и лабораторные методы

Были выбраны шесть участков вдоль естественной зоны распространения *Pinus sylvestris* на Пиренейском полуострове (рис. 1, таблица 1). Особи старше

100-летние особи присутствовали на трех участках, а особи моложе 100 лет — на двух других участках. Обычно деревья с оснью обыкновенной в средиземноморской среде вырубались в возрасте 120 лет (максимум), поэтому в исследуемой области нелегко найти деревья старше 140 лет.

Летом 2006 года на каждой пробоборной площадке из пятнадцати доминирующих и одоминируемых деревьев были извлечены два керна на высоте 1,30 м над уровнем земли. Сердцевины были наклеены на наклейки из древесины, высушены в течение двух недель и отполированы наждачной бумагой все более мелкой зернистости. Годичные кольца были датированы, чтобы установить календарный год, в котором образовалось годичное кольцо, путем анализа образцов под биноклем с микроскопом с использованием стандартных дендрохронологических методов (Stokes and Smiley 1968, Fritts 1976, Cook and Kairiukstis 1990). Поперечные сечения (сердечники) были отсканированы с высоким разрешением (2000 точек на дюйм) с помощью сканера Epson Expression 1640 XL (точность 0,01 мм), а кольца были измерены с помощью программного обеспечения WinDENDRO (Regent Instrument Inc. 2002). Программа v6.06P COFECHA (Holmes 2001, Grissino-Mayer 2001, доступна на сайте www.ltrr.arizona.edu) была применена для

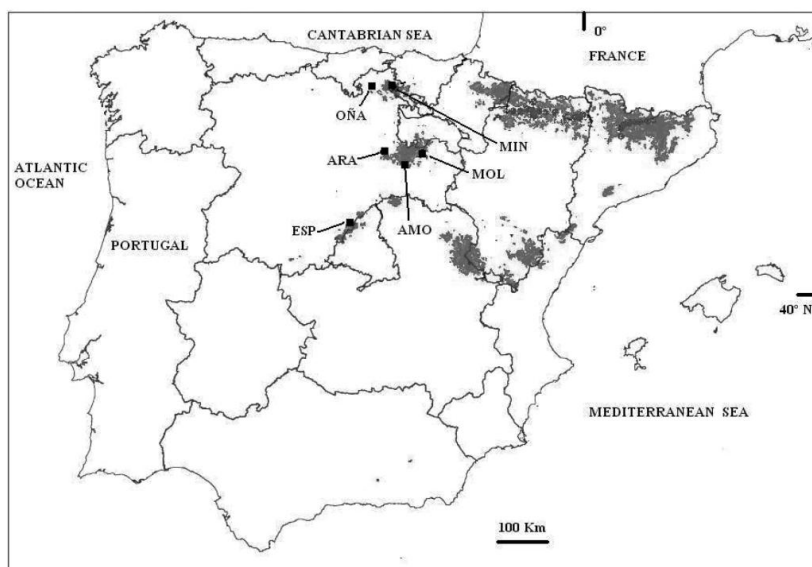


Рис. 1. Места отбора проб, расположенные в естественной зоне распространения лесных массивов *Pinus sylvestris* в Испании [Заштрихованная область (Catalán 1991)]. Коды сайтов: MIN: Миньон; ОНА: Онья; ESP: Эль-Эспинар; МОЛ: Молинос Пикерас; АМО: Аморельный; АРА: Араузо.

Таблиц а 1. Г еог рафичес кое положение шес ти мес т отбора проб Pinus sylvestris в Пиренейс ком полуострове .
Полуостров.

Навание с айт а	Код	Широта С	Долг от аЗ	Выс от а(мнум)
Миньон	МИН	42°54'46"	03°21'27"	860
Онья	ОÑА	42°58'22"	03°18'12"	760
Эль Эс пинар	ЭСП	40°38'58"	04°12'07"	1426
Молино Пикерас MOL		42°04'36"	02°30'18"	1676
Эль Амог абль	АМО	41°50'44"	02°55'48"	1134
Араус од е Миэль	АРА	41°53'04"	03°21'32"	1081

оценивать точность измерений и датирования .

Эта программа вычисляет индексы корреляции Пирсона между индексированным рядом колец деревьев и эталонной хронологией в серии послевоенных , час тично перекрывающихся сегментов длины, указанной пользователем.

Программа v6.05P ARSTAN (Кук и Холмс 1984, Холмс 2001; доступна на сайте www.ltrr.arizona.edu) использовался для устранения биологических тенденций в рядах годовичных колец деревьев и минимизации вариаций в росте, которые не совпадают с большинством деревьев (Fritts 1976). Стандартизация устраняет геометрические и экологические тенденции, сохраняя при этом межодовые выскокастые вариации, предположительно связанные с климатом. Каждая хронология годовичных колец деревьев была стандартизирована в два этапа путем подгонки с начала к отрицательной экспоненциальной или прямой линии, а затем к кубическому сплайну с 50% частотной характеристикой 64 года, что было достаточно гибким, чтобы значительно уменьшить любые неклиматические отклонения (Cook and Peters 1981). Стандартизированные ряды были усреднены для получения основной хронологии для каждого участка исследования путем применения двух весовой надежной оценки функции с среднего значения (Cook et al. 1990). Наконец , хронологии были предварительно отбелены с помощью авторегрессионного моделирования . Преобразование сырой хронологии в индексы ширины колец а выразило годовые вариации радиального роста P. sylvestris на уровне популяции и в каждом участке отбора проб. Качество хронологии оценивалось по средней чувствительности (MS), отношению сигнал-шум (SNR) и выраженному популяционному сигналу (EPS) (Wigley et al. 1984, Fritts and Swetnam 1989, Briffa 1995, Schweingruber 1996).

Для сравнения с климатическими переменными использовался индекс годовичных колец деревьев.

2.2 Климатические данные

Для оценки связи между климатом и ростом были выбраны месячные осадки и среднесуточная температура, представленные Agencia Estatal de Meteorología (Национальное метеорологическое агентство, Испания). Записанные метеорологические данные, которые варьировались от 61 до 71 года, относящиеся к четырем метеорологическим станциям, расположенным на расстоянии менее 30 км от мест отбора проб: Miranda del Ebro (Бургос), Villafria (Бургос), Observatorio (Сория) и Aldea del Rey Niño (Авила) (таблица 2, рис . 2). Климатические ряды считались однородными после применения процедуры HOM (однородность метеорологических данных) DPL [Библиотека программы дендрохронологии (Холмс , 1983; доступна на сайте www.ltrr.arizona.edu)].

2.3 Анализ взаимосвязи роста и климата

Для определения климатических переменных , контролирующих радиальный рост P. sylvestris, среднесуточная температура и месячное количество осадков сравнивались с локальными хронологиями для каждого места отбора проб. Локальные хронологии сравнивались с ближайшей к анализируемому участку метеорологической станцией . Исследуемый период охватывал период с июня до текущего года роста по сентябрь текущего года роста . Программа v 5.17 PRECON (Fritts 1999; доступна на сайте www.ltrr.arizona.edu) использовалась для вычисления реакции роста деревьев на климат с помощью множественной пошаговой регрессии. Коэффициенты считались значимыми при *p<0,05 и **p<0,01. Анализ методом бутстрэпа, который оценивает ошибку набора данных путем повторных случайных

Таблица 2. Метеоролог ические данные, использованные в этом исследовании. Количество осадков: годовое количество осадков; Темпл: средне годовая температура; Место: код мест отбора проб, с в я занных с метеоролог ической станц ией; Период: время , по которому имеются данные (Agencia Estatal de Meteorología, Испания).

Метеоролог ическая станция	Широта	Долг ота	Выс ота) Количество осадков (мм)	Темпл место (°C)	Период
Миранда-дель-Эбро (Бургос)	42°40'42" 02°57'20"	520 529,97	12,08 MIN-OÑA	1936–2005 г г .	
Вилья-фриа (Бургос)	42°21'22" 03°37'57"	890 564,67	10,15 APA	1943–2005 г г .	
Обсерватория (Сория)	41°46'00" 02°28'00"	1082 529,85	10,59 MOL-AMO	1944–2005 г г .	
Альде-дель-Рей-Ниньо (Авила)	41°34'35" 04°42'02"	1160 522,24	1935–2005 г г .	9.17 ЭСП	

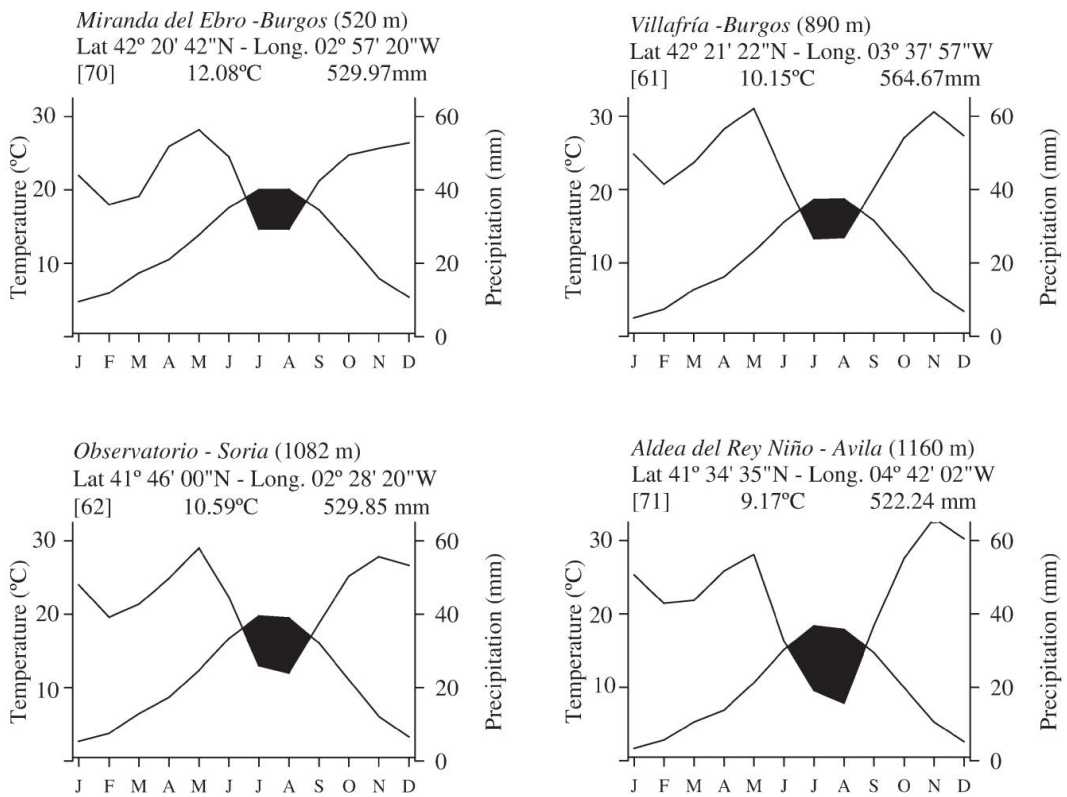


Рис . 2. Климатические диаграммы Миранды-дель-Эбро(Бургос), Вилья-фриа(Бургос), Обсерватории (Сория) и Альде-дель-Рей-Ниньо(Авила).

выборка данных для искусственного увеличения размера выборки также применялась для повышения надежности коэффициентов корреляции. В анализе расматривалось в общей сложности 1000 взаимодействий бутстрапа (Mooney and Duval 1993).

2.4 Влияние индекса засухи и анализ импульсов и интеримпульсов

Индекс засушливости (DRI) Торнтвейта (1948) применялся для обнаружения эффекта импульса-межимпульса на

радиальный рост Pinus sylvestris. DRI на каждом участке отбора проб рассчитывался помесячно, в которых анализ функции отклика показал значительную связь между осадками и радиальным ростом (май и июнь на участках Миньон, Онья и Араусоде Миель; июнь и июль на Эль Эспиналь; июль на участке АморABLE и июль и август на участке Молино Пикерас).

Ежемесячный DRI рассчитывался по формуле (уравнение 1):

DRI=P-PET (1)

Где DRI - индекс засухи, P = месячные осадки и PET = потенциальное испарение, рассчитанное по среднемесячной температуре и географическому положению метеорологической станции. Корреляция Пирсона

Коэффициент рассчитывался для DRI и ширины годовых колец (Sokal and Rohlf 1995).

3 результата

Все шесть проанализированных хронологий (рис. 3) показали высокие значения SNR (10,67–24,74) и EPS (0,91–0,96), тогда как дисперсия, учитываемая для первого собственного вектора, составила более 35 % (таблица 3). Средняя чувствительность варьировалась от 0,15 до 0,26, а стандартное отклонение от 0,18 до 0,35 в зависимости от места отбора проб.

Связь между радиальным ростом и климатическими переменными (среднемесячная температура и месячные количества осадков) на участках Миньон и Онья показала, что количество осадков в вегетационный период (май

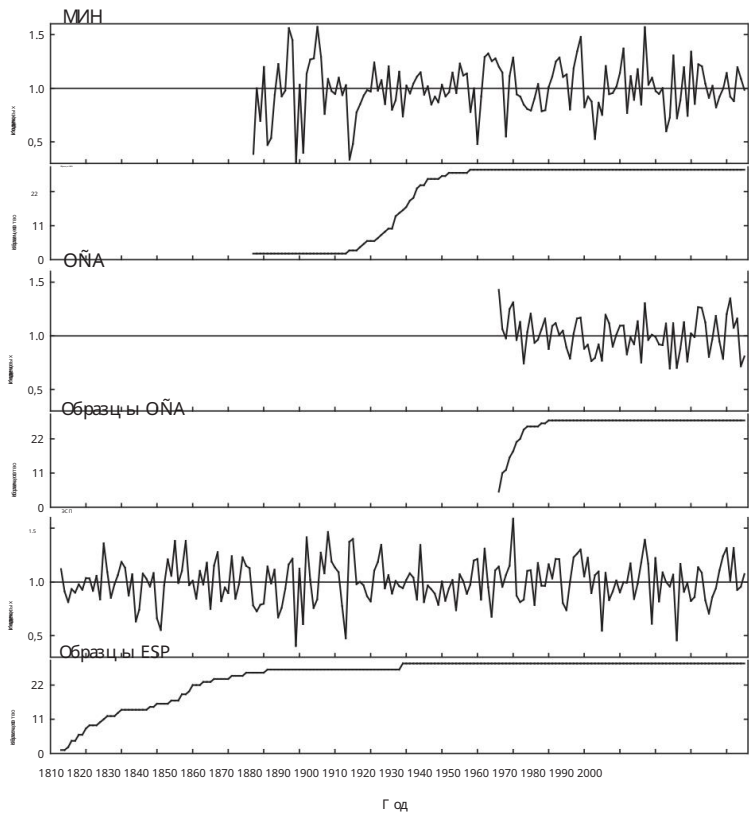
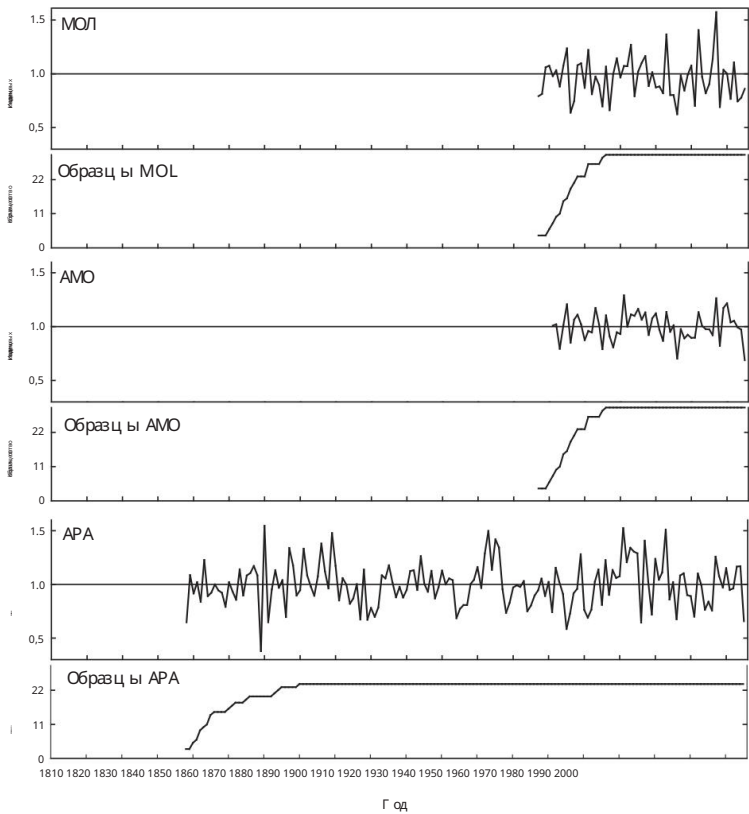


Рис. 3. Стандартизированные хронологии Pinus sylvestris вдоль естественной зоны распространения в Центральной Испании. Верхняя часть каждого рисунка показывает индексы годовых колец во времени, а нижняя часть — количество образцов, использованных в каждой хронологии.

Таблиц а 3. Опис ательная с тагис тика ш ести х ронолог ий Pinus sylvestris в И с п ании. SD: с та ндартное отклонение; MS: с редня я чув ствительнос ть; SNR: отноше ние с иг нал/шум; EPS: выраженные с иг налы популя ц ии. Var.: дис пер сия в первом с обс твенном векторе и Mean. Corr.: с редня я корреля ц ия между деревь я ми.

	МИН	ОНА	Э С П	МОЛ	АМО	АРА
Временной диапазон	1867–2005	1932–2005	1811–2005	1945–2005	1949–2005	1846–2005
Номер я дра		28	29	30	30	24
29 Номер кольц а 2956		1845	4803	1528	1538	4490
Возрас тной диапазон		55–74	99–195	40–61	46–57	127–160
SD 0,28 MS 0,26 SNR 18,82		0,18	0,24	0,35	0,19	0,30
EPS 0,95 Var. 43,17 Cor.		0,20	0,19	0,25	0,15	0,18
0,40		20,13	19,89	24,74	15,30	10,67
		0,95	0,95	0,96	0,93	0,91
		46,41	45,95	54,99	38,23	35,88
		0,43	0,43	0,51	0,34	0,30



Продолжение рис . 3 .

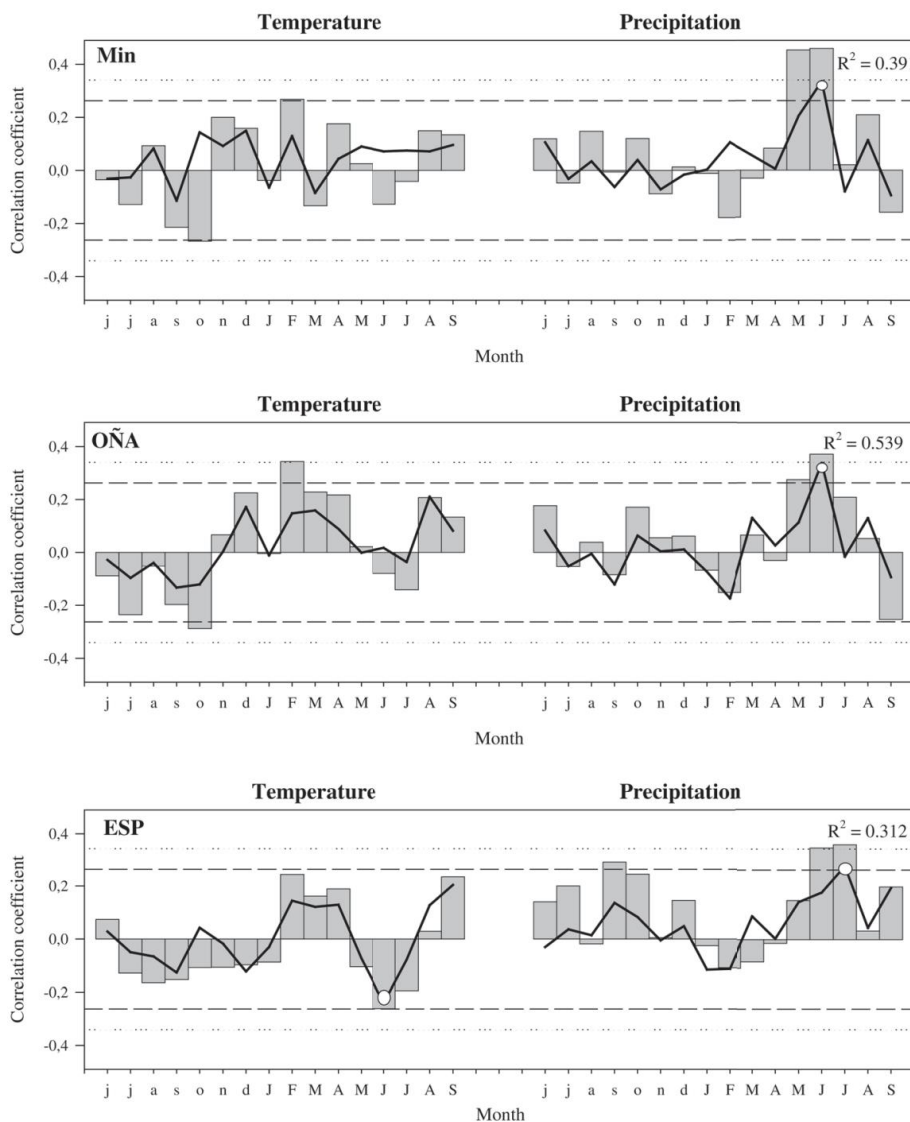


Рис. 4. Коэффициенты корреляции (столбцы) и бутстрепированная функция отклика (линии), которые вызывают влияние региональных климатических переменных (средняя месячная температура – месячное количество осадков) и рост *Pinus sylvestris* в период 1950–2005 гг. на участках: Миньон, Онья; Эль-Эспинар, Молино-Пикерас и Араус-де-Миль. Участок Амог абл анализировался с 1960 по 2005 гг. Анализируемый период – с июня предыдущего вегетационного периода по сентябрь текущего вегетационного периода. Столбцы выше пунктирных линий показывают значимый коэффициент при $p < 0,05$. Столбцы выше пунктирных линий показывают значимый коэффициент при $p < 0,01$. Белые кружки обозначают месяцы, в которые коэффициенты бутстрепированной функции отклика значимы при $p < 0,05$. Значения R^2 показывают общую дисперсию, объясняемую обеими переменными. Строчные буквы обозначают месяцы, предшествующие вегетационному периоду. Прописные буквы обозначают месяцы вегетационного периода.

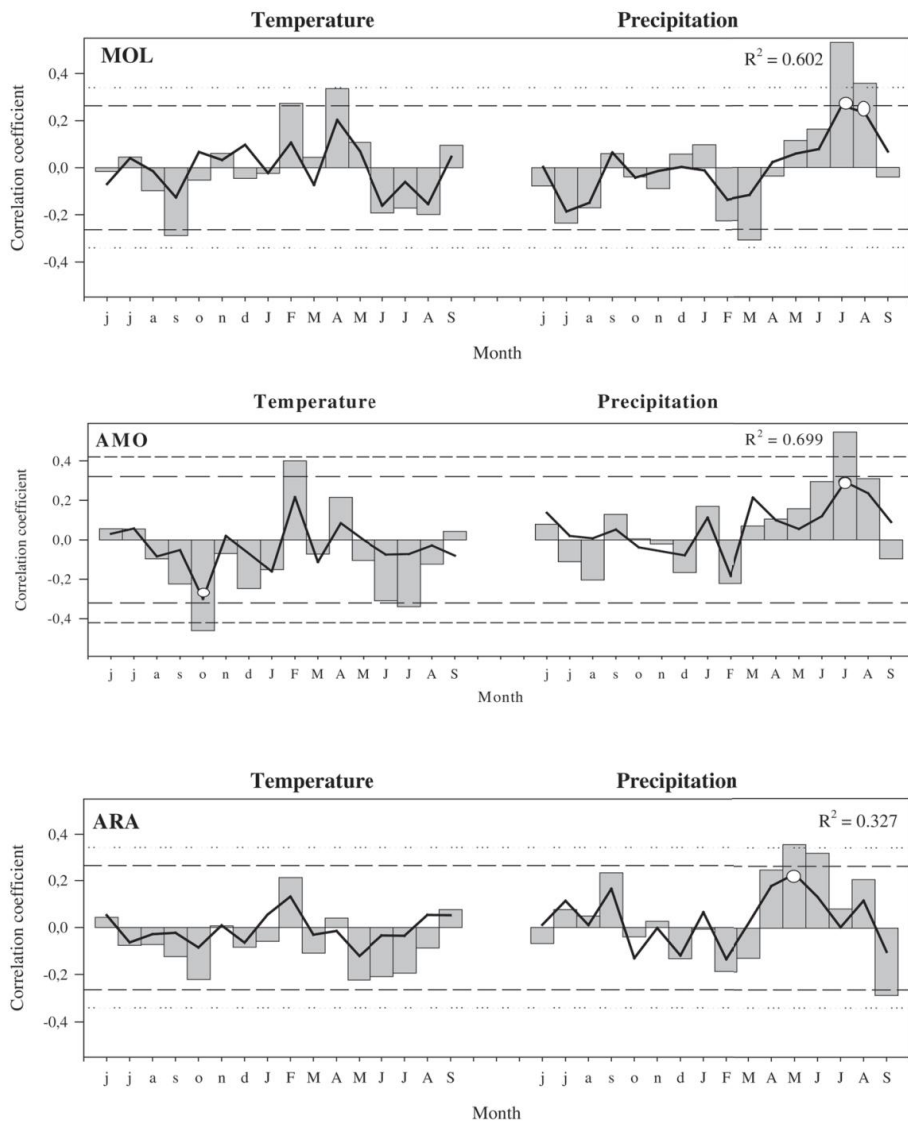


Рис . 4 продолжение .

и июнь) оказали положительное влияние на рост этого вида. С другой стороны, температура положительно коррелировала с радиальным ростом в феврале и отрицательно в октябре перед вегетационным периодом (рис. 4). Связь между радиальным ростом и климатическими переменными на участке Эль-Эспинар показала, что осадки в течение вегетационного периода (июнь и июль) оказали положительное влияние на рост этого вида. Высокие температуры в течение вегетационного периода ограничивали рост (рис. 4). В

Научахте Молино Пикерас наблюдалась положительная связь между ростом и количеством осадков в течение вегетационного периода (июль и август); температура имела значительную отрицательную связь с ростом в сентябре и положительную связь в феврале и апреле перед вегетационным периодом. Научахте Амораль также наблюдалась положительная связь между ростом и количеством осадков в вегетационный период (июль), а также между ростом и средней температурой в феврале. Температурный лимит

с стабилизировал рост в октябре перед вегетационным периодом (рис. 4). Наконец, осадки в мае и июне не оказали значительное влияние на рост в Араузо де Милье (рис. 4). Общая дисперсия, объясняемая обеими переменными, варьировалась от 31,2% до 60,2% в зависимости от места отбора проб и возраста дерева (рис. 4). Дисперсия для участка Амогаль была выше по сравнению с другими проанализированными участками, хотя период следования был короче, чем на других участках [с 1960 по 2005 год (рис. 4)].

Зависимость от возраста реакция на климат в анализе функции отклика показала, что молодые насаждения имеют более высокую изменчивость, объясняемую климатическими переменными (от 53 до 69%), чем старые насаждения [от 31 до 39% (таблица 3, рис. 4)]. Коэффициент корреляции Пирсона между индексом годовых колец и DRI выявил значительную связь для всех участков отбора проб [$*p < 0,05$; $**p < 0,01$; $***p < 0,001$ (таблица 4)]. С помощью примера, двух хронологий из старых насаждений (участок Миньон) и

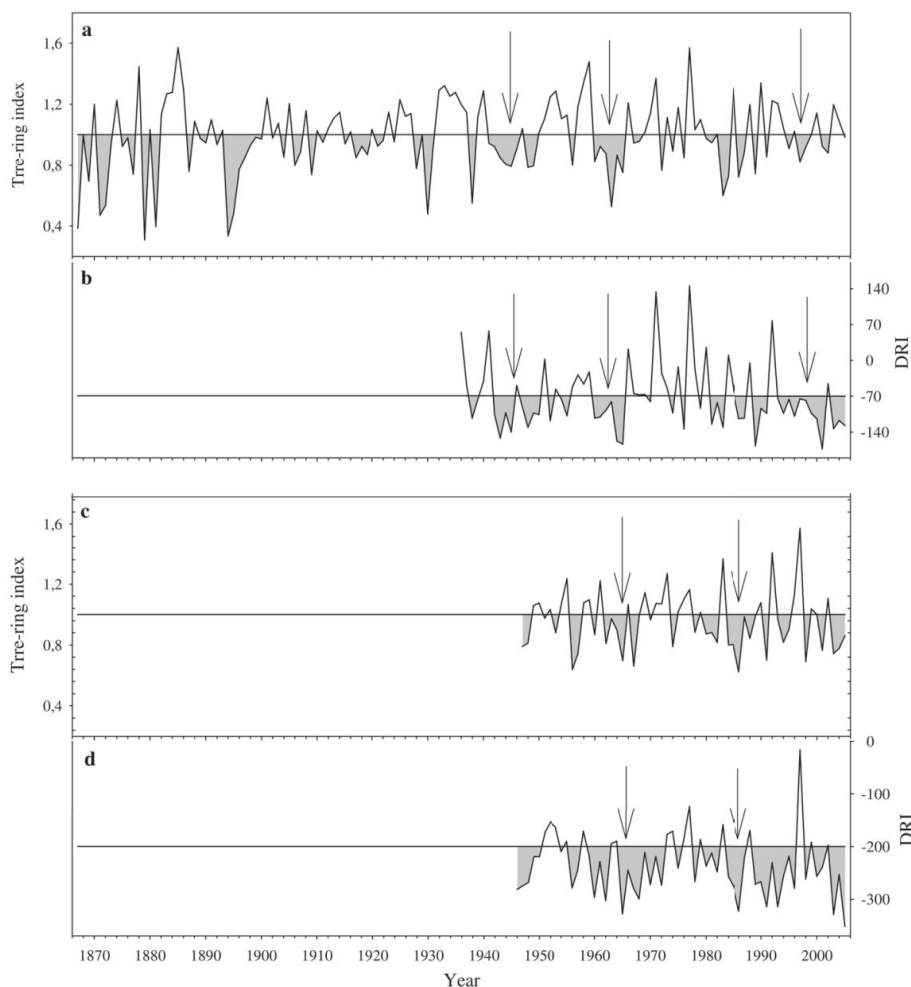


Рис. 5. Индекс радиального прироста *Pinus sylvestris* на участке Миньон (a); DRI за май и июнь с метеорологической станцией Миранда-дель-Эбро (b) и индекс радиального прироста на участке Молино-Пикерас (c); и DRI за июль и август с метеорологической станцией Обсерватории Сории (d). Стрелки указывают на низкий прирост годовых колец, совпадающий с низкими значениями DRI.

Таблиц а4. Коэффиц иент корреля ц ии Гирс она между индекс ом г одичных колец Pinus sylvestris и DRI (май и ию нь на учас тках Миньон, Онья и Араус о де Миель ; ию нь и ию ль на учас тке Эль-Эс пиналь и ию ль и авг уст на учас тках Молино Пикерас и Амог абль) (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$).

	Период	Корреля ц ия
МИН	1936–2005	0,47***
OÑA	1936–2005	0,31**
ЭС П	1944–2005	0,31*
МОЛ	1944–2005	0,56***
АМО	1935–2005	0,46**
АРА	1935–2005	0,43***

предс тавлены данные по молодому древос току (учас ток Молино Пикерас) (рис. 5), иллюс трирующие, как малая ширина г одичног о кольца с опадает с отриц ательными значения ми DRI.

4 Обс уждение

Pinus sylvestris я вля ется полезным видом в дендрох ронолог ичес ких ис следования х , пос кольку точные статис тичес кие значения , полученные с помощью этог о метода, указывают на четкие реакц ии на эколог ичес кие причинные факторы. В наст оя щем ис следовании была выя влена с вяз ь между климатичес кими переменными и радиальным рос том у P. sylvestris. нас ажде ний в Ис пании дендрох ронолог ичес кими методами. Ше с т изученных х ронолог ий показали выс окую с редню ю чувс твительность (MS), отношение с иг нал/шум (SNR), выраженный популя ц ионный с иг нал (EPS) и проц ент дис персии, ученный первым с обс твенным вектором, что предполагает с ильный общ ий с иг нал для с вяз анных климатичес ких факторов окружающ ей с реды. Средние значения чувс твительнос ти с опос тавимы с диапазоном (0,16–0,34), наблюдаем ым для четырех различных видов с ос ен, рас тущих на Пиренейс ком полуос трове (Рих тер и др., 1991 г .), и для двух нас аждений P. sylvestris, рас тущих в Центральной г орной с истеме Ис пании (MS от 0,13 до 0,20; Фернандес и др., 1996 г .).

Значения выраженного популя ц ионног о с иг нала (EPS) были выше 0,85, что г оворит о том, что х ронолог ии дос таточно х орошо опис ывают бес конечную г ипотетичес кую популя ц ию P. sylvestris в каждом месте отбора проб (Wigley et al. 1984). Выс кие значения отношения с иг нал/шум (SNR) г оворя т о том, что доля

объя с нимых вариаций, вызванных климатом или друг ими причинными факторами, дос таточно выс ока для вс ех учас тков отбора проб. Первая дис персия с обс твенног о вектора показала х орошую однородность в пределах каждог о учас тка, что с опос тавимо с означения ми от 35 до 64%, рас с читанными для четырех видов с ос ен в Ис пании (Рих тер и др., 1991).

С вяз ь между рос том и климатом показывает, что ос адки в вег етац ионный период оказали значительное положительное влия ние на радиальный рос т на вс ех учас тках , независимо от выс отног о положения , географичес ког о положения или возраста камбия . Ос адки оказали различное влия ние на рос т в течение вег етац ионног о периода на учас тках , рас положенных на с амой низкой выс отной позиц ии (Миньон, Онья и Араус о де-Миэль), положительный эффект наблюдалс я вес ной (май и ию нь), в отличие от учас тков, рас положенных на более выс оких выс отах , г де положительная с вяз ь наблюдалас ь в конц е вес ны и начале лета [ию нь и ию ль (учас ток Эль-Эс пинар)] и летом [ию ль и авг уст (Молино-Пикерас и Амог абле

sites)]. Эти различия мог ут быть обус ловлены температурой. Мес та, рас положенные на с амых низких выс отных позиц ия х , теплее, вег етац ионный период начинается рано, и, таким образом, вес енние ос адки я вля ютс я движущим фактором, влия ю щим на рос т. Однако, мес та, рас положенные на с амых выс оких выс отных позиц ия х , х олоднее, вег етац ионный период начинается позже, и рос т завис ит от летних ос адков. Эти результаты указывают на важность динамики ос адков в течение с езона, которая может быть такой же или более важной, чем с езонная илиг одовая с умма для рос та рас тений (Fay et al. 2000, Knapp et al. 2002).

Эти результаты также дополня ю т результаты предыдущих ис следований, которые подчеркнули с ущ ественное влия ние ос адков на радиальный рос т различных видов с ос ен, произрас тающ их на Пиренейс ком полуос трове в с редиземноморс ких климатичес ких ус ловия х , таких как, например, Pinus nigra Arnold, P. halepensis Mill. и P. pinaster Ait. (Génova 1994, Fernández et al. 1996, Raventós et al. 2001, Martín-Benito et al. 2008, Bogino and Bravo 2008).

Предыдущие ис следования в Ис пании показыва ю т, что как уменьшение количес тва ос адков, так и увеличение с редней температуры температура должна рас с матриватс я как наиболее важный фактор, влия ю щий на рос т с ос ны обыкновенной (Gutiérrez 1989); предыдущие ис следования четырех видов с ос ен, включая P. sylvestris, проанализированные вместе, также показали положительное влия ние зимних температур (декабрь и февраль) на радиальный рос т (Rich-ter et al. 1991). Более тог о, ис следование в Центральной

Пиренеи, соответствующие периоду 1952–1993 гг., также показали положительное влияние температур (в ноябре и мае) на радиальный рост *P. sylvestris* (Tardif et al. 2002). В этом исследовании было обнаружено, что осадки важны на всех проанализированных участках, но влияние температуры варьировалось в зависимости от расклативаемого участка от положительного зимой перед вегетационным периодом (участки Miñón, Oña, Molino Piqueras и Amogable) до отрицательного осенью перед вегетационным периодом (участки Miñón, Oña, Molino Piqueras и Amogable), а также летом в вегетационный период (участки El Espinar и Amogable). Таким образом, был сделан вывод, что локальная картина роста этого вида является результатом изменяющейся связи с осредненной температурой, которая варьируется в зависимости от анализируемого участка.

Предыдущие исследования показывают, что виды, произрастающие в умеренных зонах (Tessier et al. 1994, Dittmar et al. 2003, Pederson et al. 2004), не демонстрируют общей реакции на климатические переменные, и что реакция *P. sylvestris* в Испании на климатические переменные варьируется в зависимости от места отбора проб (Gutierrez 1989).

Зависимость от возрастной реакции на климат показывает, что молодые насаждения имеют более высокую изменчивость, объясняемую климатическими переменными, чем старые насаждения. Экофизиологические изменения, связанные с возрастом дерева, указывают на снижение фотосинтеза и устойчивой проводимости, изменения в структуре листьев и структуре полога (Bond 2002, Bond and Franklin 2002), что может подразумевать изменчивую связь между радиальным ростом и климатом в зависимости от возраста. Исследование *Pinus ponderosa* Douglas ex. C. Lawson в Орегоне показало, что по мере того, как деревья становятся старше, способность охлаждать воду в стволах увеличивается, что обеспечивает буфер против краткосрочного водного стресса (Anthoni et al. 2002) и может подразумевать, как в настоящее исследование, меньшую зависимость климатических условий от старых деревьев.

Значимая связь между радиальным ростом и DRI в вегетационный период позволяет предположить, что этот индекс является точным инструментом для прогнозирования ограничений радиального роста *P. sylvestris*. DRI обеспечивает точные оценки ограничений роста и смертности *P. sylvestris* и применялся в Швейцарии с таким же коэффициентом корреляции, как и в нынешних местах отбора проб (Bigler et al. 2006).

Оценки влияния засушливых явлений на рост *P. sylvestris* становятся важной, учитывая

ering, что предыдущие исследования в Испании показали, что среди всех видов с осен *P. sylvestris* демонстрирует самый высокий уровень смертности при сильных засухах (Martínez-Vilalta and Piñol 2002), и что в Швейцарии засушливые процессы считаются основным фактором гибели *P. sylvestris* (Eilmann et al. 2006). Учитывая прогнозируемую более высокую изменчивость осадков в будущем и то, что средняя годовая температура увеличилась на 1,6 °C за последнее столетие на Пиренейском полуострове (IPCC 2007), применение этих результатов в моделях для прогнозирования будущего роста может иметь важное значение для подтверждения прогноза изменения климата, который предполагает, что Испания может быть одной из территорий, наиболее уязвимых к потере видов из-за климатической изменчивости (Bakkenes et al. 2002).

5 Заключение

Связь между климатом и радиальным ростом *Pinus sylvestris* варьировалась в зависимости от анализируемой климатической переменной: количество осадков в вегетационный период было основной климатической переменной, определяющей рост на температурой варьировалась в зависимости от участка и была положительной или отрицательной. Связь между возрастом камбия и климатом предполагает важность учета этой переменной при анализе связи между ростом и климатом. Было обнаружено, что засушливость является определяющим фактором для роста деревьев и должна учитываться в моделях, прогнозирующих влияние изменения климата в средиземноморских условиях.

Благодарности

Авторы благодарят Кристиану Ордоньеса за помощь.

В полевых работах редактор и два

анонимным рецензентам за улучшение оригинальной рукописи. Также выражаем благодарность Мариано Моралесу, Эстебану Джоббаги и Хавьеру Геньеге за их полезные комментарии к рукописи, Agencia Estatal de Meteorología за предоставление метеорологических данных и Марселе Перес Каннингс за улучшение английской версии. Это исследование было

поддержаны исследованиями проектами регионального правительства Кастилии и Леона (Испания) (код проекта VA096A05), министерства науки и образования Испания (код проекта AGL2007-65795-C01-01) и программой Alβan, программой Европейского Союза по представлению с типендий высокогорья для стран Латинской Америки (с типендий E05D049920AR).

Ссылки

- Андреу, Л., Гутьеррес, Э., Масиас, М., Рибас, М., Бош, О. и Камареро, Дж. 2007. Климат увеличивает региональную изменчивость роста деревьев в иберийских сосновых лесах. *Global Change Biology* 13: 804–815.
- Баккенес, М., Алкемаде, Дж. Р. М., Айле, Ф., Лимананд, Р. и Латур, Дж. Б. 2002. Оценка влияния прогнозируемого изменения климата на разнообразие и распространение высших растений Европы к 2050 году. *Биологическая глобальных изменений* 8: 390–407.
- Барберо, М., Луазель, Р. и Кезель, П. 1998. Сосны Средиземноморского бассейна. В: Ричардсон Д.М. (ред.). *Экология и биогеография сосны*. Издательство Кембриджского университета, Кембридж, Великобритания. С. 153–170.
- Биглер, К., Ульрих Бреккер, О., Бугманн, Х., Дорббертин, М. и Риглинг, А. 2006. Засуха как фактор, вызывающий гибель в насаждениях сосны шотландской в кантоне Вале, Швейцария. *Экологические темы* 9: 330–343.
- Бланко, Э., Касардо, М., Коста, М., Эскрибано, Р., Гарсия Антон, М., Дженова, М., Гомес Мансанеке, Г., Гомес Мансанеке, Ф., Морено, Х., Морла, К., Регато, П. и Сайнс Оплеро, Х. 1997. *Лос-боскес иберикос*. Редакционная Планета, Барселона, Испания.
- Бокс, Г. Э. П. и Дженкинс, Г. М. 1976. Анализ временных рядов, прогнозирование и контроль. Пересмотренное издание. Holden-Day, Сан-Франциско, Калифорния.
- Бог ино, С. и Браво, Ф. 2008. Реакция роста *Pinus pinaster* Ait. на климатические переменные в лесах центральной Испания. *Annals of Forest Sciences* 65: 506–518.
- Бонд, Б. 2000. Возрастные изменения фотосинтеза древесных растений. *Тенденции в науке о растениях* 5: 349–353.
- & Franklin, J. 2002. Старение в лесах Тихоокеанского Севера Запада: выборка после ледниковых ледников. *Tree Physiology* 22: 73–76.
- Бриффа, К. Р. 1995. Интерпретация косвенных климатических данных высокого разрешения — пример дендроклиматологии. В: фон Шторх, Х. и Наварра, А. (ред.). *Анализ изменчивости климатических данных, применение статистических методов*. Нью-Йорк, Springer. с. 77–94.
- Каррер, М. и Урбинанти, К. 2004. Зависимость от возрастной реакции роста одиночных колец на климате *Larix decidua* и *Pinus cembra*. *Экология* 85: 730–740.
- Киян, Г. 1991. Las Regiones de procedencia de *Pinus sylvestris* L. y *Pinus nigra* Arn. Под редакцией Зальцманни (Дюналь) Франков в Испания. ИКОНА, Мадрид.
- Чессон, П., Гебауэр, Р., Швиннинг, С., Хэнтли, Н., Виганд, К., Эрнест, М., Шер, А., Новопланский, А. & Weltzin, J. 2004. Импульсы ресурсов, взаимодействие видов и поддержание разнообразия в засушливых и полувлажных лесах. *Oecologia* 141: 236–253.
- Коленайт, М. и Лакман, Б. 1991. Дендрохронологические характеристики альпийской лиственницы. *Канадский журнал лесных исследований* 25: 777–789.
- Кук, Э. Р. и Холмс, Р. Л. 1984. Руководство пользователя программы ARSTAN. Лаборатория исследований ледниковых колец, Университет Аризоны, Тусон, Аризона, США.
- & Kairiukstis, L. A. 1990. Методы дендрохронологии: применение в науках об окружающей среде. Kluwer, Дордрехт.
- & Peters, K. 1981. Стандартизация глянцев: новый подход к стандартизации ширины годовых колец внутри леса для дендроклиматических исследований. *Tree-Ring Bulletin* 41: 45–53.
- Кук, Э., Бриффа, К., Шиятов, С. и Мэзела, В. 1990. Стандартизация годовых колец и оценка тенденций роста. В: Кук, Э., Кайрюкстис, Л. (ред.). *Методы дендрохронологии: применение в науках об окружающей среде*. Kluwer Academic Publishers, Дордрехт, С. 104–132.
- Ди Риенцо, Дж., Бальзарини, М., Казановес, Ф., Гонсалес, Л., Таблада, Э. и Робледо, К. 2002. Статистическая версия программного обеспечения InfoStat 2. Grupo infoStat, FCA, Национальный университет Кордовы, Аргентина.
- Диттмар, К., Цех, В. и Эллингер, В. 2003. Изменения роста бука обыкновенного (*Fagus sylvatica* L.) в различных климатических и экологических условиях в Европе — дендрохронологическое исследование. *Лесная экология и управление* 173: 63–78.
- Истерлинг, Д. Р., Мил, Г. А., Пармезан, К., Чан-нон, С. А., Карл, Т. Р. и Мирнс, Л. О. 2000. Климатические экстремальные явления: наблюдение, моделирование и воздействие. *Science* 289: 2068–2074.
- Фэй, П. А., Карлайл, Дж. Д., Кнапп, А. К., Блэр, Дж. М. и Коллинз, С. Л. 2000. Изменение времени и количества осадков в экосистеме мезических лугов: проектирование и эксплуатационные характеристики укрытий для управления осадками.

- Экосистемы 3: 308–319.
- Фернандес А, Женова М, Креус Х. и Гутьеррес Э. 1996. Дендроклиматологическое исследование, охватывающее последние 300 лет в Центральной Испании. Годиные кольца деревьев, окружающие с редкой человеческой. Дин Дж, Мексика и Суэтам Т. (ред.). Радиоуглерод. С. 181–190.
- Фриттс, Х К 1976. Годиные кольца деревьев и климат. Academic Press Inc, Лондон.
- 1999. PRECON версия 5.17. [Онлайн-документ]. Доступно по адресу: <http://www.ltrr.arizona.edu/webhome/hal/dlprecon.html>.
- & Swetnam, T. 1989. Дендроклиматология: инструмент для оценки изменений в прошлой и настоящей лесной среде. *Advances in Ecological Research* 19: 111–188.
- Генова, М 1994. *Dendroecologia de Pinus nigra Arnold subsp. salzmannii* (Дюналь) Франко и *Pinus sylvestris* L. в Центральной Испании и в Серрани-де-Куэнка (Испания). Тезис докторской. Департамент биологии Автономного университета Мадрида.
- Голдберг, Д. и Новоплански, А. 1997. Об относительной важности конкуренции в непродуктивных лесах. *Журнал экологии* 85: 409–418.
- Грис-ино-Майер, HD 2001. Оценка точности перекрестного датирования: руководство и учебник для компьютерной программы COFECHA. *Tree-Ring Research* 57: 205–221.
- Гутьеррес, Э. 1989. Дендроклиматологическое исследование *Pinus sylvestris* L. на юге Каталонии (Испания). *Бюллетень годичных колец* 49: 1–9.
- 1990. Дендроклиматология *Pinus sylvestris* L. en. Каталония. *Орхис* 5: 23–41.
- Холмс, Р. Л. 1983. Компьютерный контроль качества при датировании и измерении колец деревьев. *Tree-ring Bulletin* 43: 69–78.
- 2001. Библиотека программы «Дендроклиматология». Доступно в Лаборатории исследований годичных колец, Университет Аризоны, Тусон, США.
- МГ ЭИК. 2007. Четвертый ежегодный доклад Межправительственной группы экспертов по изменению климата. Cambridge University Press, Кембридж, Соединенное Королевство и Нью-Йорк, штат Нью-Йорк, США.
- Jobbágy, E. & Sala, O. 2000. Контроль за надземной продукцией трав и кустарников в пагубной среде. *Экологические приложения* 10: 541–549.
- Кнапц, АК, Фэй, РА, Блэр, JM, Коллинз, SL, Смит, MD, Карлайл, JD, Харпер, CW, Дэннер, BT, Летт, MS и Мак Каррон, JK 2002. Изменчивость осадков, круговорот углерода и разнообразие видов растений в мезических лесах. *Science* 298: 2202–2205.
- Мартин Бенито, Д., Керубини, П., дель Рио, М. и Канель-лас, И. 2008. Реакция роста на климат и засуху у деревьев *Pinus nigra* Arn. с различными классами кроны. *Деревья* 22: 263–273.
- Мартинес-Вилалта, Х. и Пиньо, Х. 2002. Смертность, вызванная засухой на северо-востоке Пиренейского полуострова. *Лесная экология и управление* 161: 247–256.
- Монтеро, Г., дель Рио, М., Ройс, С. и Рохас, А. 2008. *Silvicultura de Pinus sylvestris* L. В: Серрада Р., Монтеро Г. и Реке Дж. (ред.). *Compendio de Sель-культура Aplicada в Испании*. INIA, Министерство образования и науки, Испания. п. 503–534.
- Муни, Х. и Данн, Л. 1970. Конвергентная эволюция вечнозеленых хлорофилловых кустарников с редиземноморского климата. *Эволюция* 2: 292–303.
- Mooney, CZ & Duval, RD 1993. Bootstrapping: a nonparametric approach to statistics inference. Серия статей Sage University по количественным приложениям в социальных науках, 07–095.
- Сейдж, Нью-Бери Парк.
- Ной-Мер, И. 1973. Пустынные экосистемы: окружающая среда и производители. Ежегодный обзор экологии и систематики 4: 25–41.
- Остерхельд М, Лорети Дж, Семмартин М и Сала О. 2001. Межгодовые колебания первичной продукции ползучих растений по сравнению с продукцией предыдущего года. *Журнал науки о растительности* 12: 137–141.
- Педерсон, Н, Кук, Э., Якоби, Г., Питт, Д. и Гриффин, К. 2004. Влияние зимней температуры на годовой радиальный прирост шести видов деревьев с северной окраины ареала. *Dendrochronologia* 22: 7–29.
- Петерсон, ДУ. и Петерсон, ДЛ. 1994. Влияние климата на радиальный рост субальпийских хвойных деревьев в Северных Каскадных горах. *Канадский журнал Лесных исследований* 24: 1921–1932.
- Peñuelas, J., Lloret, F. & Montoya, R. 2001. Влияние сильной засухи на редиземноморскую древесную флору в Испании. *Forest Science* 47: 214–218.
- Равентос Х., Де Луис М, Грас М, Куфар К., Гонсалес-Идальго Х., Бонет А. и Санчес Х. 2001. Рост *Pinus pinea* и *Pinus halepensis* под воздействием засухи, морских брызг и изменений в землепользовании в редиземноморской ползучей экосистеме. *Дендроклиматология* 19: 211–220.
- Regent Instrument Inc. 2002. Windendo TM v.2002a. Квебек, Квебек.
- Рихтер, К., Экштейн, Д. и Холмс, Р.Л. 1991. Дендроклиматический сигнал осен (Pinus

spp.) в Испании. Tree-Ring Bulletin 51: 1–13.

Швайнг рубер, Ф. 1996. Годичные кольца деревьев и окружающая среда дендрэкология. Хэупт, Берн.

Швиннинг С., Сала О., Лойк М. и Элеринг ер Дж.

2004. Пороги, память и сезонность: понимание динамики импульсов в засушливых /полузасушливых экосистемах. Oecologia 141: 191–193.

Шер, А., Голдберг, Д. и Новоплански, А. 2004. Влияние среднего значения и дисперсии в обеспечении ресурсами на выживаемость однолетних растений Средиземноморья и пустынь. Окружающая среда. Экология 141: 353–362.

Сокал, Р.Р. и Рольф, Ф.Дж. 1995. Биометрия: принципы и практика статистики в биологических исследованиях. 3-е изд. WH Freeman and Co., Нью-Йорк, США.

Стокс, М. и Смайли, Т. 1968. Введение в датирование по годичным кольцам. Издательство Университета Аризоны, Тусон, США.

Тардиф Дж., Камареро Дж., Рибас М. и Гутьеррес Э.

2002. Пространственно-временная изменчивость роста деревьев в Центральных Пиренеях: климатические и местные влияния. Экологические монографии 73: 241–257.

Тессье, Л., Нола, П. и Серр-Баше, Ф. 1994. Листопадный Quercus в Средиземноморском регионе: связь годичных колец и климата. New Phytologist 126: 355–357.

—, Гибаль, Ф. и Швайнг рубер, Ф. 1997. Стратегии исследований в дендрэкологии и дендроклиматологии в горных условиях. Изменение климата 36: 499–517.

Thornthwaite, CW. 1948. Подкорректированная классификация климата. Geographical Review 38: 55–94.

Wigley, TML, Briffa, KR & Jones, PD 1984. О среднем значении коррелированных временных рядов с приложениями в дендроклиматологии и гидрометеорологии. Журнал климата и прикладной метеорологии 23: 201–213.

Всего 59 ссылок