

ОРИГИНАЛЬНАЯ СТАТЬЯ



Реакция лиственницы на потепление на севере Сибири

Харук Вячеслав Иванович^{1,2,3} · Петров Илья Александрович^{1,2,3} · Кривобок Леонид Владимирович¹ · Голков Алексей Сергеевич^{1,2,3}
Двинская Мария Львовна^{1,3} · Им Сергей Т.^{1,2,3,4} · Александр Цушанов^{1,3,4} · Кевин Т. Смит⁵

Получено: 23 декабря 2021 г. / Принято: 10 декабря 2022 г.
© Автор(ы), по изданию с лицензией Springer-Verlag GmbH Germany, часть Springer Nature 2022

Абстрактный

Дендрология лиственницы (*Larix gmelinii* Rupr.) в самом северном лесу мира дала представление о сложной взаимосвязи роста деревьев, устоявшегося лесонасаждения и изменения экологического климатического факторов. Лес Арымас на севере Сибири (72°с.ш.) представляет собой экологический остров, окруженный тундрой. Мы выдвинули гипотезу, что экологические ограничения, ограничивающие рост лиственницы в этой суровой среде обитания, включают влажность почвы зимой ветры а также низкую температуру воздуха. Мы построили и проанализировали хронологический индекс роста лиственницы (GI) с восемнадцатого века до 2019 года. Мы обнаружили, что GI лиственницы зависел от температуры воздуха, аномалий влажности почвы и скорости зимнего ветра, и эта зависимость существенно различалась до и после 2000-х годов. Лиственница GI отреагировала на начало климатического потепления в 1970-х годах незначительным увеличением GI, за которым последовало уменьшение GI до конца 1990 года. Повышение температуры воздуха в начале вегетационного периода способствовало увеличению GI, тогда как повышенная скорость зимнего ветра отрицательно влияла на рост лиственницы. После потепления в 2000-х годах продолжительность вегетационного периода увеличилась на 15 дней, а лиственница GI была чувствительна к температуре воздуха как в начале, так и в конце вегетационного периода. Неблагоприятное влияние зимних ветров постепенно уменьшалось с 1970-х годов, став незначительным фактором в 2000-х годах.

Влажность почвы «мокрых, холодных почвах» отрицательно влияла на рост лиственницы. Между тем, снижение влажности почвы в северных низинах способствовало увеличению роста лиственницы. Мы обнаружили, что увеличение роста лиственницы тесно коррелировало с GPP и NPP (валовая и чистая первичная продуктивность) на участке Арымас и в центральной части Сибирской Арктики. Мы делаем вывод, что этот арктический регион продолжает оставаться поглотителем углерода.

Ключевые слова Рост лиственницы · *Larix gmelinii* · Вечная мерзлота · Рост, обусловленный потеплением · Воздействие ветра · GPP · NPP · Влажность почвы · Сибирская Арктика

Сообщение от Хосе Валентина Росес-Диаса

* Илья А. Петров
petrovilsoran@gmail.com
Харук Вячеслав Иванович v7sib@mail.ru
Кривобок Леонид Владимирович leo_kr@mail.ru
Алексей Сергеевич Голков jedirevan@ya.ru
Двинская Мария Львовна mary_dvi@ksc.krasn.ru
Сергей Т. Я stim@ksc.krasn.ru
Александр С. Цушанов alexandr01061987@gmail.com

Кевин Т. Смит
kevin.smith3@usda.gov
1 Институт леса им. В.Н. Сукачёва, Федеральный научный Центр Российской академии наук, Сибирское отделение, Академгородок, 50/28, Красноярск 660036, Россия
2 Сибирский федеральный университет, ул. Свободного, 79, 660041 Красноярск, Россия
3 Томский государственный университет, ул. 36, 634050 Томск, Россия
4 Решетнева, Красноярский рабочий, ул. 31, 660014 Красноярск, Россия
5 Лесная служба Министрства сельского хозяйства США, 271 Mast Road, Дарем, Нью-Гэмпшир 03824, США

Введение

Леса из лиственнич (Larix sibirica Ledeb., L. gmelinii и L. cajanderi Mayr) доминируют на севере России и в арктической зоне леса и занимают 70% зоны вечной мерзлоты в основном в редких насаждениях (Бондарев 1997; Лесной фонд России 2003). В зоне вечной мерзлоты лиственничная ель сибирскую сосну (Pinus sibirica Du Tour), ель (Picea obovata Ledeb.) и сибирскую ель (Abies sibirica Ledeb.) из-за ее листовой характеристики и плотной коры от огня защищает от зимнего выжигания, снежной эрозии и пожаров.

Как пиофильный вид, лиственница хорошо приспособлена к периодическим естественным лесным пожарам благодаря устойчивости к огненным повреждениям и способности легко восстановиться на выжженных участках (Абаимов и др. 2002; Харук и др. 2021а).

Эффекты глобального потепления были наиболее значимыми в высоких широтах (Гулев и др. 2021). С началом потепления климата в 1970-х годах рост лиственнич в зоне вечной мерзлоты увеличился, что сопровождалось увеличением плотности насаждений в северных Уральских горах (Шиятов и др. 2007; Эспер и др. 2010), при этом аналогичные закономерности наблюдались в северной Сибири (Харук и др. 2006; Кирдянов и др.

2013; Wiczorek et al. 2017). Повышенные температуры воздуха в начале вегетационного периода считались основным фактором увеличения роста лиственнич (Kharuk et al. 2019). В более общем плане валовая и чистая первичная продуктивность (GPP и NPP соответственно) увеличились в арктической и субарктической зонах (Vickers et al. 2016; Bhatt et al. 2017; Hember et al. 2017; Kharuk et al. 2021a).

Увеличение радиального роста лиственнич коррелирует с увеличением оценок GPP из удаленных

анализ зондирования (Kharuk et al. 2015, 2019). Это относится к атмосферного потепления в более низких широтах, которое вызвало широкое масштабное уязвление и гибель хвойных деревьев из-за совокупного эффекта стресса от засухи и атак насекомых (например, Allen et al. 2015; Kharuk et al. 2017, 2021b).

За последние десятилетия потепления лиственница мигрировала в полупустынные высокогорные унды (Харук и др. 2013). Сдвиги вверх по линии альпийских деревьев происходят значительнее в субарктических регионах, чем в умеренных (Лу и др. 2021). В зоне вечной мерзлоты Арктики и потепление способствовало миграции менее холодоустойчивых «южных хвойных» (Pinus sibirica, Abies sibirica и Picea obovata) в зону доминирования лиственнич (Харук и др., 2005). За пределами зоны вечной мерзлоты климатическая стимуляция роста была описана для многих бореальных видов деревьев (например, Кулман и Кьяллен, 2006; Харши и др., 2009; МакМахон и др., 2010).

Однако в последние десятилетия рост лиственнич в сибирской Арктике был меньше, чем предсказывали дендроклиматические модели. Снижение чувствительности и роста лиственнич и других хвойных пород включает перерыв в климатической реакции в 1990-х и 2000-х годах (Харук и др., 2019). В более широком смысле,

отклонение недавно наблюдавшегося роста от дендроклиматических моделей, разработанных на основе более ранних наблюдений («феномен дивергенции») был описан и по-разному интерпретирован для других бореальных и суббореальных видов деревьев (например, Smith et al. 1999; Andreu-Hayles et al. 2011; Lebourgeois et al. 2012). Сложность может заключаться в том, что, хотя температура оказывает важное влияние на рост, это не единственный фактор, который контролирует рост в вечной мерзлоте в изменяющемся климате. Другие переменные, такие как водный и ветровой режимы, также влияют на рост растительности, и их значимость может быть изменена продолжающимися изменениями климата (например, Kullman 2005; Kirilyanov et al. 2013; Kharuk et al. 2015; Zhang et al. 2016).

В этой статье мы анализируем климатическую и обусловленную изменениями индексом роста лиственнич (GI) и продуктивность и рост растительности на «лесном острове» Арымас, самом северном лесном массиве в мире (72°+ с.ш.). Мы предполагаем, что в условиях вечной мерзлоты реакция лиственнич на изменение климата может быть смоделирована не только по потеплению, но и режимами влажности и ветра. Мы ищем ответ на следующие вопросы

- Как изменился рост лиственнич в ходе продолжающегося изменения климата?
- Как лиственница отреагировала на изменения температуры, влажности и ветрового режима за последние десятилетия?
- Связан ли рост лиственнич на исследуемом участке с более широкими масштабными тенденциями в GPP и NPP?

Зона обучения

Арымас в Центральная Сибирь содержит самые северные известные лесные массивы (72°26' N/102°02' E; рис. 1). Это лес состоит из лиственнич (Larix gmelinii), пограничного вида деревьев в Северной Сибири. Лиственница занимает террасы на высоком южном берегу рек и Новая на высоте до 80 м над уровнем моря. Деревья встречаются полосами шириной 0,5–1,5 км и длиной около 20 км вдоль рек и. Редкие насаждения распространяются вдоль ручьев, соединенных с Новой, примерно на 3–4 км. В заболоченной низменности на севере лиственнич встречается в защищенных от ветра местах (например, вокруг озер) и могут быть найдены в десяти километрах к северу.

В Арымассе лиственничные насаждения, как правило, разрежены сомкнутой кроной (CC < 0,3), хотя на отдельных участках может быть CC > 0,5. Средняя высота и диаметр деревьев на высоте груди (1,3 м над уровнем земли, DBH) составляли 5–8 м и 10–14 см соответственно, отдельные особи достигали 10–12 м и 25 см соответственно. Шихообразование начинается примерно в возрасте 30 лет. Шихоистановятся обильными, хотя всхожесть семян низкая. Возраст деревьев может достигать 500–700 лет. Лиственница происходит как от семян, так и от вегетативных отводков. Кроме того, Арымасс является государственным заповедником и сакральным лесом и важным

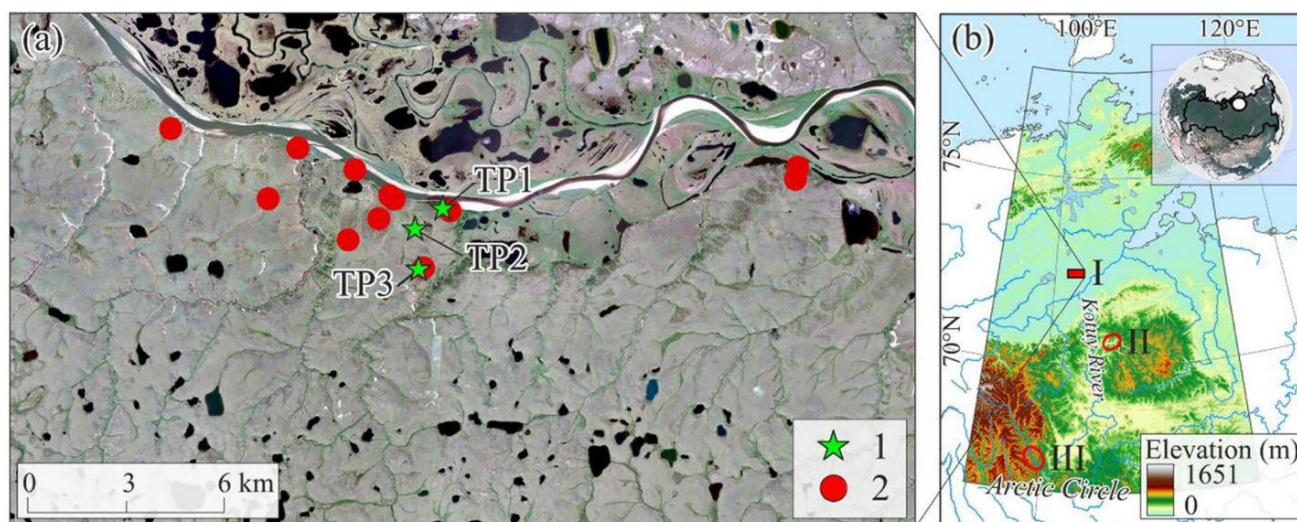


Рис. 1 а Район исследований АрыМас и его о расположение в пред елах Ц ент раль но-Сибирск ой Арк т ик и. Звезд ы(1) —т ест овье площ ад и(Т П1–Т П3), з аложенные в 2020 г. Т оч к и(2) —Т П, з аложенные в 1970 и 1990 г.г. БУч аст ок АрыМас (I) и дополнит ель ныеуч аст к иК от уйк ан (II) и К от уй (III) (Харук и др. 2013, 2019)

культуры ресурс для коренных народов. Таким образом, деревья редко, если вообще когда-либо, вырубались (АрыМас 1978). Кроме того, мы сравниваем лиственницу в АрыМас с дополнительными участками в Котуе и Котуй-кане (рис. 1б), как описано ранее (Харук и др. 2013, 2019). Эти последние дополнительные участки и типичны для лиственных насаждений (*Larix gmelinii*) в зоне вечной мерзлоты.

Климат

Климат района исследования резко континентальный, годовое количество осадков составляет 250 мм, средняя температура воздуха -12°C . Оносительная влажность воздуха летом составляет около 75%. Снежный покров держится около 245 дней, максимальная высота снежного покрова (30–60 см) приходится на март. Средняя температура июля составляет $+12^{\circ}\text{C}$ (максимальные значения до $+37^{\circ}\text{C}$). Период с положительными температурами длится около 110 дней. Однако в течение всего лета возможны отрицательные температуры и снегопады. Самые холодные месяцы — январь и февраль (средняя месячная температура составляет -32°C , абсолютный минимум -59°C). Средняя скорость ветра зимой составляет 4 м/с; сильные ветры (>10 м/с) наблюдаются в течение 40 дней в году. В зоне вечной мерзлоты глубина сезонного оттаивания почвы достигает 50–70 см на минерализованных участках, до 1 м на крутых склонах редколесий и 10–30 см под моховым покровом (АрыМас, 1978).

Методы

Полевые исследования

Полевые исследования в АрыМасе проводились в июле 2020 года. Были заложены опытные участки (примерно по 0,5 га каждый).

Вдоль градиента высот первой террасы до вершины водораздела, общее расстояние ~ 1 км (рис. 1а). Тестовый участок 1 (TP1) был заложён в сомкнутом пологом насаждении ($\text{CC} > 0,3$). Из-за плотности деревьев и возраста (см. ниже) мы считаем TP1 «лиственничным рефугиумом», где деревья выжили, несмотря на суровые условия окружающей среды. TP2 и TP3 были заложены в редких насаждениях молодых деревьев, которые мы считаем свидетелями более позднего пополнения из-за изменений окружающей среды вклиняющиеся потепление. Были определены характеристики деревьев и насаждений (диаметр ствола, высота дерева, плотность насаждения, регенерация, почвенный покров и тип почвы). Для дендрохронологического анализа мы случайным образом выбрали деревья в пределах $\sim 0,5$ га от центра TP. Мы выбрали отдельные берёзовые и еловые деревья для представления каждого TP. Берёзы были взяты на высоте DBH (1,3 м над уровнем земли) от ствола, обращенного на юг. Кроме того, в анализе также использовались данные прежней инвентаризации для двенадцати TP (Норина, 1978; Летопис Государственного заповедника «Таймырский» (б.д.) <http://taimyrsky.ru/letopis/letopis.htm>).

Дендрохронологический анализ

Инкрементные берёзы (20 кернов на TP; всего 60 кернов) были устанавлены тонко отшлифованы обработаны порошком для улучшения визуализации границ годовых колец. Ширина колец была измерена на пластине LINTAB-6 с точностью $\pm 0,01$ мм. Ширина колец была перекрестно датирована с последующей оценкой качества с помощью юпрограммного обеспечения COFECHA (<https://www.ldeo.columbia.edu/tree-ring-laboratory/resou>).

р/программное обеспечение; Холмс 1983).

Мы обнаружили высокую степень согласованности между сериями измерений годовых колец деревьев от TP1-3 со средней корреляцией с объединенной основной серией 0,68, с локально отступающими

колебания на 1,14%. Следовательно, объединенные серии измерений от TP1–3 легли в основу дендроклиматического анализа. Поскольку у разницы в возрасте листенниц между DBH и уровнями корневой составляющей около 60 лет (Norina 1978), мы оценили возраст дерева по количеству колец, а также добавили к этому поправочный коэффициент возраста. Хронология листенниц Арымас была разработана с использованием программного обеспечения ARSTAN (Cook and Holmes 1986; <https://www.ideo.columbia.edu/tree-ring-laboratory/resources/software>).

Чтобы учесть влияние долгосрочных тенденций, несвязанных с текущими факторами климата, каждый ряд ширины колец был дополнен отрицательной экспоненциальной или отрицательной линейной линией тренда. Затем была построена остаточная хронология Арымас (хронология RES в ARSTAN) с использованием авторегрессионного моделирования для удаления всех авторегрессионных эффектов первого порядка и болей авторегрессионных эффектов второго порядка от нулевой зависимости радиального роста, связанной с годовыми изменениями климата. Для статистического анализа остаточная хронология была нормализована путем преобразования в Z-оценки со средним значением ноль и стандартным отклонением 1,0 для создания индекса роста листенниц (GI). Мы проверили вписываемость GI с климатическими переменными с помощью корреляции за 20-дневного среднего окна с 5-дневным шагом приращения (Fakhrutdinova et al. 2017).

Экспликативные переменные

GI листенниц анализировался по отношению к основным экспликативным переменным: температуре воздуха, осадкам, индексу засухи SPEI (стандартизированный индекс осадков-эвапотранспирации), скоростью ветра, продолжительностью и периодом роста и EWTA (аномалии эквивалентной доли воды). Последний представлял собой аномалии общего запаса воды на суше и является характеристикой режима влажности. Продолжительность сезонного периода роста определялась как количество дней с $T > 0^{\circ}\text{C}$.

Ежедневные данные о температуре воздуха, осадках и скорости ветра были получены близлежащей станцией Хатанга Всемирной метеорологической организации (станция 20 891, примерно в 55 км от TP; $72^{\circ}59'$ с.ш/ $102^{\circ}28'$ в.д.).

Данные были получены с веб-сервиса AISORI (<http://aisori-m.meteo.ru/waisori/>).

Стандартизированный индекс осадков-эвапотранспирации (SPEI) представлял собой разницу между осадками и потенциальным эвапотранспирацией и обратно пропорционален степени засухи (Vicente-Serrano et al. 2010). Все TP1–3 были расположены в пределах одного пикселя SPEI $0,5^{\circ} \times 0,5^{\circ}$ (что соответствует площади 17×55 км), а данные были получены из Глобального мониторинга засух (<http://sac.csic.es/spei>). Изменение влажности почвы было получено как эквивалентные аномалии доли воды (EWTA), предоставленные NASA-JPL в пакете данных GRACE L3 RL06 (версия 4) за 2002–2019 гг. из NASA-JPL (<https://podaacopendap.jpl.nasa.gov/openp>

[ap/hyrax/allData/tellus/L3](http://hyrax/allData/tellus/L3)). Все TP1–3 были расположены в пределах одного пикселя GRACE (34×111 км на широте мест исследования).

Мы рассчитали средние годовые значения GPP (Running and Zhao 2015) и средние годовые значения NPP (Running and Zhao 2019) (в кг/га) для участка Арымас (период 2000–2020 гг.). Мы использовали область 3×3 пикселя (т.е. $0,45$ га) для каждой из TP1–TP3; центральная пиксель совпадал с заданной TP. Кроме того, мы рассчитали временные линейные тренды GPP и NPP в пределах всей центральной но-сибирской Арктики для

Период 2000–2020 гг. (рис. 1б, 9). Тенденции были рассчитаны на основе оценщик Тейла-Сена, непараметрического метода, который проводит линейную регрессию через медиану наклонов, определенных всеми парами точек выборки (Сен 1968; Кновер 1999). Этот оценщик менее чувствителен к выбросам, чем простая линейная регрессия (Фернандес и Леблан 2005). Мы получили оценщик Тейла-Сена на языке программирования Python из библиотек `pymannkendall` 1.4.2 (<https://pypi.org/project/pymannkendall>). Мы применили оценщик в программном обеспечении ESRI ArcGIS для анализа пространственного распределения многополосных растительных наборов данных GPP и NPP за 2000–2020 гг.

Статистический анализ

Четыре набора статистического анализа были применены GI и экологическим переменным. Корреляционный анализ Пирсона выявил значимые связи между GI и другими климатическими переменными. Прямая пошаговая регрессия выявила подмножества климатических переменных, связанных с изменением GI.

Статистический значимый регрессии ($p < 0,05$) включали 1–3 независимые переменные, выбранные на основе наличия самого низкого информационного критерия Акаике (AIC) (Akaike 1974).

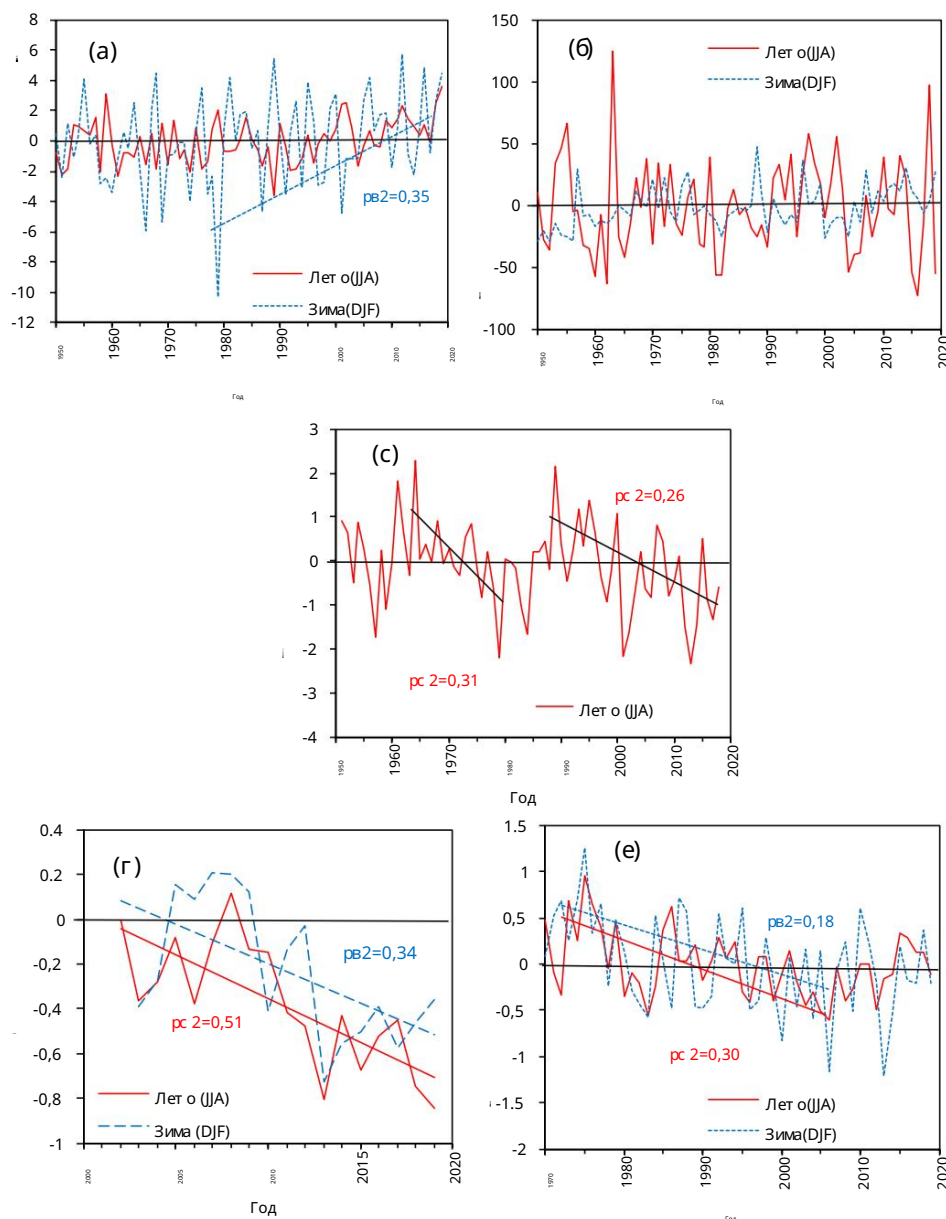
Мы также применили иерархический множественный регрессионный анализ, в котором дополняется независимая переменная была добавлена в уравнение регрессии на каждом шаге («блок-е») анализа (Tabachnick and Fidell 2013). Иерархический множественный регрессионный анализ определил вклад каждой переменной в вариацию GI. Кросс-регрессионный анализ был использован для обнаружения точек разрыва во временных рядах листенниц GI, GPP и NPP (Ryan and Porth 2007). Мы использовали StatSoft Statistica (<http://statsoft.ru>) и IBM SPSS Statistics Base V27 (<https://www.ibm.com/analytics/spss-statistics-software>) программное обеспечение для статистического анализа.

Результаты

Динамика эколого-климатических факторов

Для Арымаса зимние температурные минимумы увеличились с 1980 года (рис. 2а). Не было обнаружено никаких существенных тенденций в осадках (рис. 2б), тогда как индекс засухи SPEI стал все более отрицательным с конца 1980-х годов, что указывает на усиление засухи (рис. 2в). Аномалии запаса воды (EWTA) стали все более отрицательными в протяжении

Рис. 2 Динамика аномалий температуры воздуха (а), осадков (б), индекса засухливости SPEI (в), влагозапасов (по EwTa) (г) и скорости ветра (д) в пределах участка АрыМас. Тренды значимы при $p < 0,05$



период доступных данных (с 2001 г.), который показал снижение запасов воды в любую влажность почв (рис. 2д). Аномалии скорости ветра (как летом, так и зимой) уменьшились с 1970 г. примерно до 2005 г. (рис. 2е). Зимнее потепление сопровождалось увеличением продолжительности вегетационного периода с более ранним началом на 8 дней весной и с задержкой окончания на 5 дней осенью (рис. 3).

Характеристики деревьев и тестовых участков

Larix gmelinii был единственным видом деревьев на тестовых участках, встречающимся на влажных глеевых почвах.

Характеристики деревьев варьировались между TP1–3, включая среднюю высоту дерева (4,5–6,1 м), DBH (13–16 см) и возраст (140–300 лет на высоте DBH) с

плотность регенерации варьировалась от 3000 до 10 000 стеблей га⁻¹ (таблица 1). Регенерация выглядела в целом здоровой (смертность <5%). Примечательно, что укоренение сеянцев в основном происходило в голой почве (например, в микроучастках кротовых нор, рис. S1).

Кустарниковая и травянистая растительность была довольно схожей для TP1–3. Кустарниковый состав состоял из ивы и березы (*Salix glauca* L., *S. pulchra* Cham., *Betula exilis* Sukaczew). Низкокустарниковый и травянистый почвенный покров включал *Ledum palustre* L., *Vaccinium vitis-idaea* L., *Carex arctisibirica* (Jurtzev) Czerep., *Cassiope tetragona* (L.) D. Don, *Eriophorum vaginatum* L. и *Equisetum arvense* L. Почти сплошной моховой или лишайниковый покров состоял из *Dicranum acutifolium* (Lindb. &

Arnell) CEOJensen., Aulacomnium turgidum (Wahlenb.)
Schwä gr., Ptilidium ciliare (L.) Hampe, Hylocomium splendens (Hedw.)
Bruch et al., Tomentypnum nitens (Hedw.)
Loeske и ряд видов лишайников рода Cladonia P. Browne.

Хронология индекса роста лиственницы

Лиственничный GI периодически колебался в течение последних трех столетий, минимальные значения наблюдались в начале девятнадцатого века (рис. 4). Лиственничный GI имел тенденцию увеличиваться после окончания «малого ледникового периода» (около 1850 г.), достигнув максимальных значений происходила в три фазы до, после и во время

значения в 1930-х и 1940-х годах. Начало потепления в 1970-х годах привело к незначительному увеличению GI в 1980-х годах, за которым последовало снижение GI до начала двадцать первого века. Более сильный рост GI произошел с 2008 по 2020 год после окончания «перерыва в потеплении». Недавний рост значений GI все еще ниже, чем в 1930-х и 1940-х годах (рис. 4).

Временная динамика индекса роста и климата

Для лиственницы в АрыМасе климатическая реакция GI

Рис. 3 Динамика среднесуточной температуры воздуха (май-сентябрь) в периоды 1970–1997 и 2005–2019 гг. Столбчатая диаграмма разницы (ΔT) температур между этими периодами. Период с T>0 °C увеличился на 8 дней весной и на 5 дней осенью. Черные и серые точки обозначают различия приуровня значимости p<0,05 и p<0,1 соответственно.

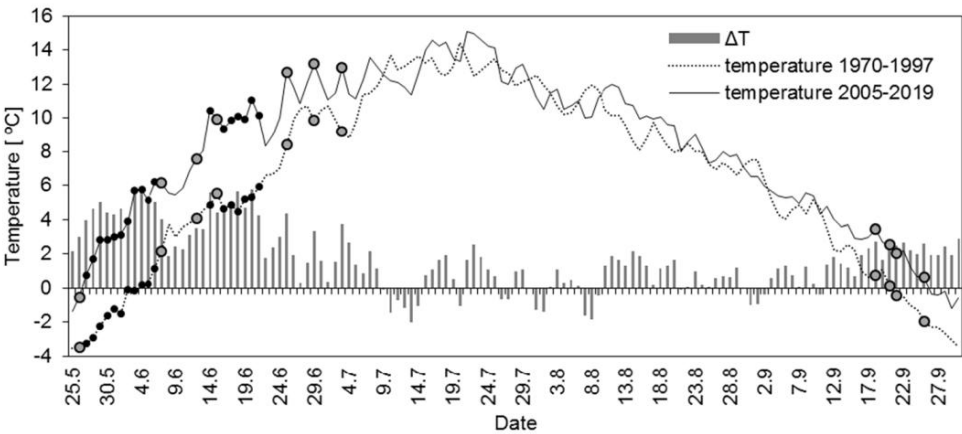


Таблица 1 Данные инвентаризации по опытным участкам АрыМас

Координаты П	Высота, м над уровнем моря	Уклон, градус	Средняя ДГП, см*	Средний рост, м	Средний возраст, г # Стблига 1	Регенерация, стблига 1	Закрывает кроны	
1 72°27' 19" с.ш 101°57' 00" в.д. 25		2.5	16±1	6,1±0,4	307±15	370	3000-5000	0.3
2 72°27' 00" с.ш 101°55' 50" в.д. 35		1.5	13±2	5,0±0,2	200±16	60	4000-6000	0.1
3 72°26' 23" с.ш/101°56' 06" в.д. 60		3.0	13±2	4,5±0,7	143±3	230	8000-10 000 0,1	

*Доверительные интервалы указывают стандартную ошибку среднего значения.

Рис. 4 Индекс роста лиственницы (ИП) для АрыМаса увеличился с конца Малого ледникового периода (ок. 1850 г.) и во время потепления в 1930–1940-х гг. на тестовых участках TP1–TP3. Потепление с 1970-х гг. привело к незначительному увеличению ИП перед его снижением во время «перерыва в потеплении» (ок. 1998–2004 гг.). Климатические данные, представленные в хронологии, указаны на правой оси

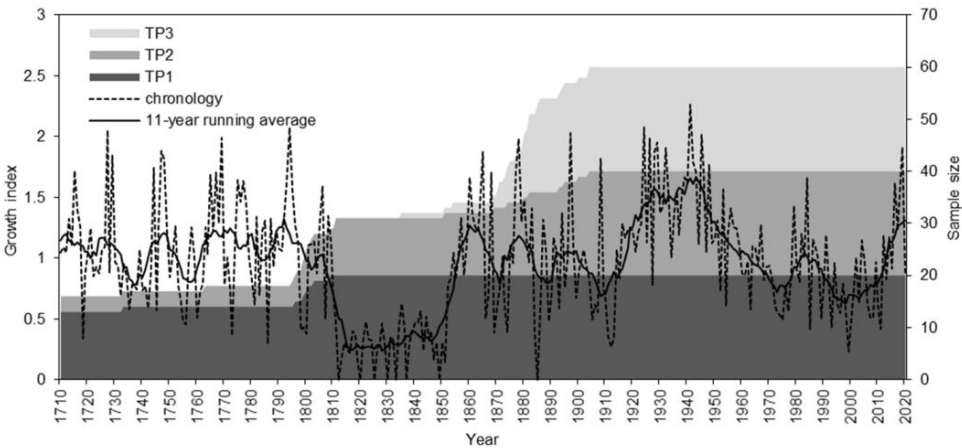
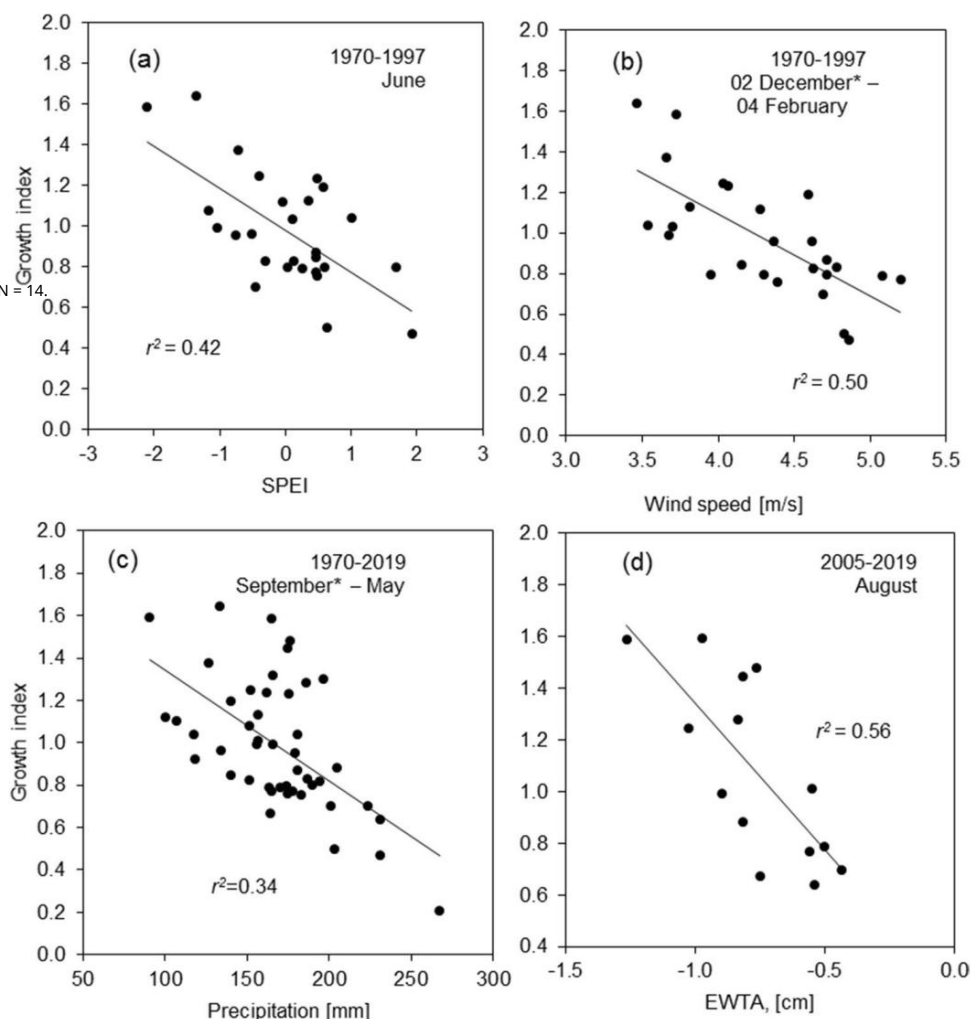


Рис. 5 Корреляция индекса засухи лиственный с климатическими переменными. а) Июньский индекс засухи SPEI (период 1970–1997; N (количество точек) = 27), б) Предыдущая скорость ветра в декабре–феврале (период 1970–1997; N = 26), в) Осадки (период 1970–2019; N = 47), г) Август EWTA (аномалии запасов воды). Период 2005–2019; N = 14. Символ * обозначает месяц предыдущего года. Тенденция значима при $p < 0,05$



перерыв в потеплении около 1998–2004 гг. Первая фаза аппроксимировала временной интервал от начала потепления в 1970-х годах до минимальных значений GI в 1997 году (рис. 4). GI коррелировал с температурами воздуха в начале периода роста (конец июня – середина июля; рис. 6). GI не коррелировал с летними осадками, тогда как отрицательная корреляция наблюдалась с осадками холодного периода (сентябрь – май) ($r^2 = 0,34$; рис. 5c). Последнее от носилось к задержке таяния снежного покрова. Отрицательные корреляции наблюдались между GI и значениями индекса засухи SPEI (июнь) ($r^2 = 0,42$; рис. 5a). Значимые отрицательные корреляции наблюдались с воздействием зимнего ветра ($r^2 = 0,50$; рис. 5b).

Вторая фаза совпала с ранее описанным периодом «перерыва в потеплении» (ок. 1998–2004 гг.), для которого не было выявлено значимых корреляций с какими-либо экологическими факторами.

Третья фаза динамики и GI лиственный (с 2005 г.) совпала с потеплением после перерыва. Мы наблюдали значительный сдвиг между температурами в третьей (2005–2019 гг.) и первой (1970–1997 гг.) фазах (рис. 6). В течение этой фазы GI

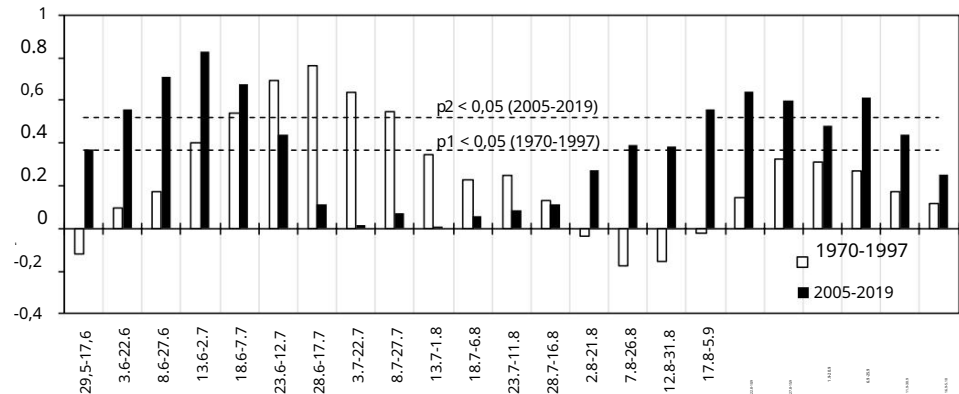
также коррелировал с температурами июня–июля, хотя корреляции были смещены на более ранние даты (рис. 6). Более слабая (но значимая) корреляция проявилась с осенними (06–12 сентября) температурами воздуха (рис. 6). GI лиственный отрицательно коррелировал с EWTA (аномалии запасов воды) (рис. 2d; 5d), что следует от нестичного неблагоприятного эффекта «влажного холодного почвы» на корневую функцию деревьев. При этом воздействие ветра становится незначительным; последнее связано с уменьшением скорости ветра (рис. 2d).

Реакция индекса роста лиственный на климатические переменные: обобщенные линейные модели

Временной интервал 1970–1997 гг.

Корреляционный анализ выявил экологические переменные, имеющие значимость в связи с GI лиственный, включая температуру воздуха в начале периода роста, скорость ветра зимой и индекс засухи SPEI. Зависимость GI лиственный от этих переменных описывается следующим уравнением

Рис. 6 Текущие корреляции между индексом роста и температурой воздуха (окно 20 дней, лаг 5 дней). GI значимо коррелировал с температурой в начале и конце периода роста. По сравнению с 1970–1997 гг., корреляции в период 2005–2019 гг. сместились на ранние даты весны и на более поздние даты осени



$$GI = 0,49T - 0,33SPEI - 0,24V + 0,09, \quad (1)$$

где T – температура воздуха (период времени 25.06–19.07), $SPEI$ – значение $SPEI$ в июне, а V – скорость ветра в зимний период (02.12–04.02). Коэффициент регрессии значимы при $p < 0,01$.

Эта модель объяснила приблизительно 85% вариации GI (рис. 7а; $R^2 = 0,85$; $p < 0,01$). Переменные входив в перехватную дисперсию были следующими: $T = 66\%$, $SPEI = 5\%$ и $V = 11\%$. Таким образом, GI лиственницы увеличился с повышением температуры воздуха в июне-июле и уменьшился с повышением скорости из зимнего ветра и повышением $SPEI$, последнее указывает на снижение стресса от влаги.

Временной интервал 2005–2019 гг.

В этот временной интервал значимыми были температура воздуха в начале и конце вегетационного периода и аномалии влажности почвы. Таким образом, зависимость GI лиственницы от климатических переменных описывается следующим уравнением:

$$GI = 0,462T_1 + 0,387T_2 - 0,552W - 0,016, \quad (2)$$

где T_1 и T_2 – температура воздуха в начале (10 июня – 4 июля) и конце (6–12 сентября) годового периода роста; W – аномалия водной поверхности в августе.

Коэффициент регрессии значимы при $p < 0,01$.

Эта модель перехватила примерно 97% GI изменчивости ($R^2 = 0,97$, $p < 0,01$; рис. 7б). Вклад коэффициентов влияния отдельных климатических переменных на модельный тренд составлял: $T_1 = 58,1\%$, $T_2 = 14,5\%$, $W = 24,8\%$.

Тенденции ВВП и ЧПП на участке АрыМас и в центральном и восточном Сибирском Арктике

В пределах АрыМаса GI лиственницы тесно коррелирует с валовым (GPP) и чистым (NPP) первичным растительным покровом.

продуктивность (рис. 8а, б). Тенденции к снижению GPP и NPP наблюдались до переломного момента в 2008 г. с последующим ростом (рис. 8в). Аналогичные тенденции к повышению GPP были обнаружены ранее на участке Котуй (рис. 9; Харук и др. 2019).

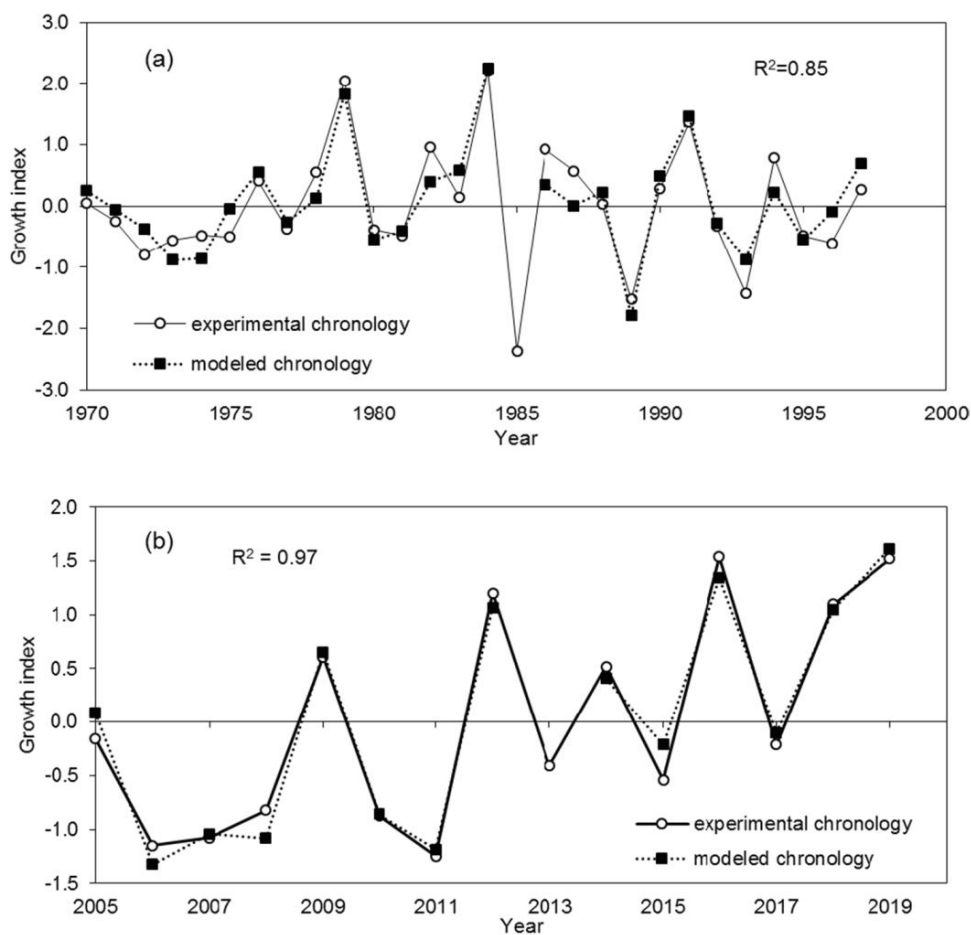
Рост показателей GPP и NPP наблюдался не только на участке АрыМас, но и по всей Среднесибирской Арктике. Положительные тенденции GPP и NPP наблюдались на 14% и 22% территории соответственно.

Негативные тенденции охватили менее 1% территории (рис. 9).

Обсуждение

Самый северный «лесной остров» АрыМас предоставил уникальную возможность исследовать экоклиматические ограничения роста деревьев. Недавнее увеличение радиального роста *L. gmelinii* было частью общего увеличения производительности, которую мы описали для GPP и NPP, как для АрыМаса, так и для всего Центрально-Сибирского Арктического региона. Из моделей пополнения деревьев мы видим, что лиственница давно обосновалась в «лиственничном рефугиуме» TP1, рефугиуме с закрытым пологом на полосе земли вдоль рек и Новой, защищенной от экстремального воздействия ветра. Мы интерпретируем более поздние даты пополнения в TP2 и TP3 как доказательство того, что лиственницы мигрировали вверх по склону от рефугиума, чтобы сформировать разреженные насаждения, которые продолжают увеличивать плотность деревьев (рис. S2). Регенерация в лиственничном рефугиуме была плохой, в то время как пополнение в разреженных насаждениях (3000–10 000 деревьев/га) было хорошим (например, рис. S2, S3). Из-за толстого мохово-лишайникового напочвенного покрова, который препятствует проникновению орнейсея для восстановления лиственницы, отбрасывая минеральная почва (как в результате кротовых нор) (Kharuk et al. 2021a; рис. S1, S3). Сеянец в основном орошается в защищенных от ветра элементах рельефа (например, микрорельефах, за валунами или мертвыми деревьями; рис. S2, S4). Похожая схема укоренения была описана для видов кустарников

Рис. 7 Экспериментальные и смоделированные хронологии индекса роста для периода 1970–1997 гг. и для периода 2005–2019 гг.



в североамериканской тайге (Tape et al. 2006; Myers-Smith et al. 2019). Наряду с суровыми условиями, доступность и качество семян также сильно ограничивали продвижение деревьев в тайгу (Kharuk et al. 2013; Wiczorek et al.

2017). Регенерация в основном наблюдалась вблизи «материнских деревьев», за пределами которых плотность побегов была низкой (рис. S4). Листовница также образует новые стволы путем отводков (рис. S5).

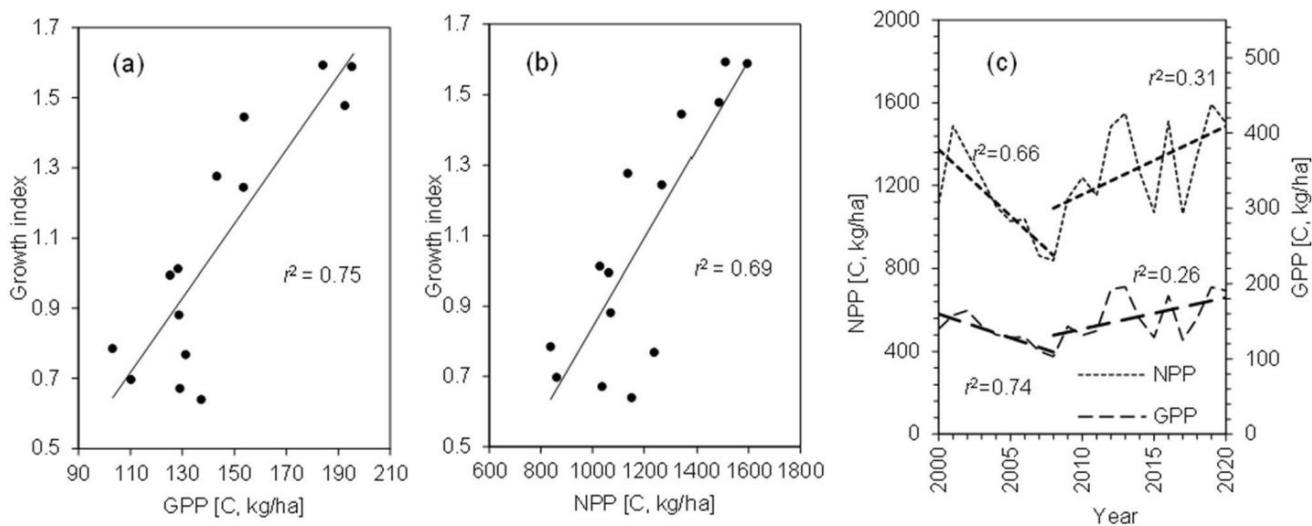


Рис. 8 а, б Корреляция индекса роста листовницы (GI) с GPP и NPP соответственно. в Регрессия от эк разрыва GPP и NPP. GPP и NPP были усреднены по контрольным точкам TP1–TP3 (рис. 1). Регрессия значимы при $p < 0,05$

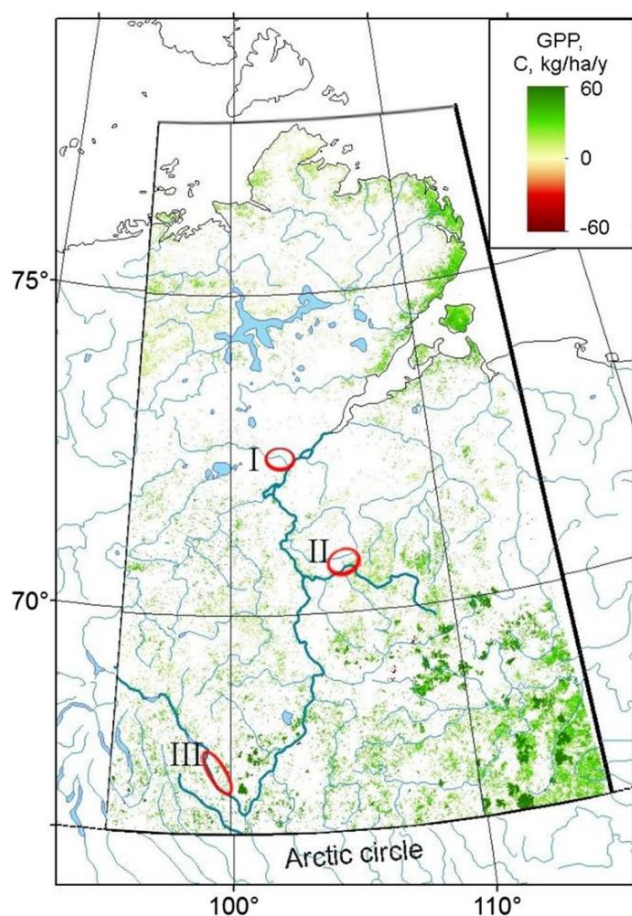
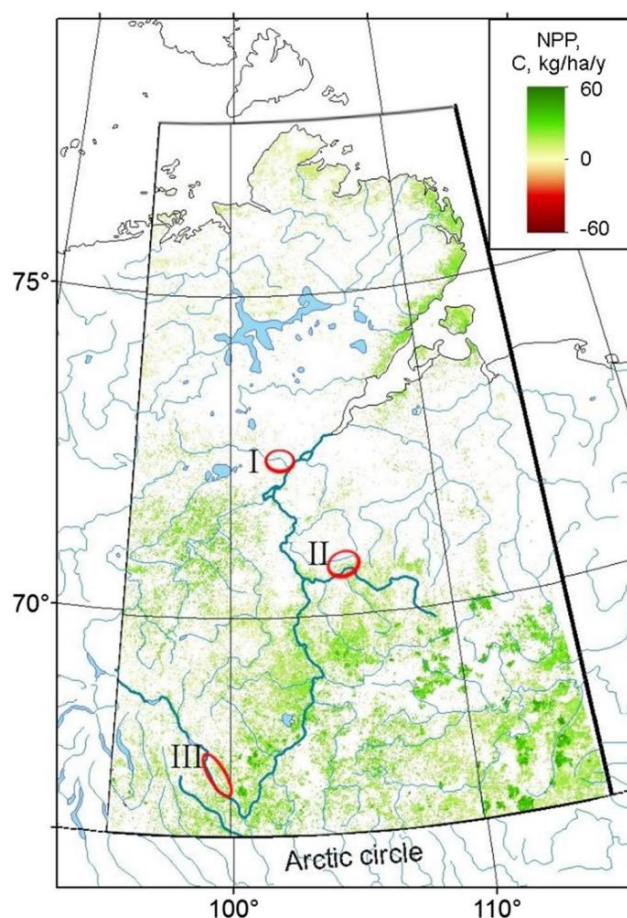


Рис. 9 Средние тенденции GPP (слева) и NPP (справа) в центральной части Сибирской Арктики за период 2000–2020 гг. Значительные тенденции роста GPP и NPP ($p < 0,05$) наблюдались на 14% и 22% территории соответственно. Отрицательные тенденции в продуктивности были обнаружены менее чем



1% территории. Обедненные кустами места указывают на местонахождение Арымас (I) и дополняют бывшие участки исследований в Котуйке (II) и Котуе (III) (Харук и др. 2013, 2019)

Реакция ГИ лиственницы на потепление происходила в три фазы. В течение первой фазы 1970-х до середины 1990-х годов ГИ увеличился в ответ на потепление в начальной вегетационного периода и уменьшился в ответ на увеличение скорости зимнего ветра (уравнение (1)). Вторая фаза с 1995 по 2005 год совпала с ранее описанным «перерывом в потеплении», когда ГИ не менялся в зависимости от температуры воздуха. В обеих фазах наблюдалось неблагоприятное влияние зимнего ветра на рост лиственницы, к которому приписывалось усыхание веток под воздействием ветра и снежной абразии, как ранее было описано для березы на северной границе леса в шведских Скандинавских горах (Кульман, 2005).

В течение третьей фазы с 2005 по 2020 гг. ГИ был связан с температурой воздуха как в июне, так и в конце вегетационного периода (уравнение (2)). Временные изменения в чувствительности и росте деревьев к климату были отмечены последние десятилетия и приписаны различным факторам (например, Brifa et al. 1998; Smith et al. 1999; Lebourgeois et al. 2012). Между тем, с 1970-х годов скорость ветра постепенно снижалась, что привело к снижению воздействия высушивания и истощения снегом на рост деревьев (рис. 5b).

В отличие от благоприятного воздействия повышенной температуры воздуха, температура роста лиственцы отрицательно коррелировала с содержанием влаги в почве (рис. 5d). В зоне вечной мерзлоты такие называемые влажные холодные почвы широко распространены в низинах. Низкие температуры почвы замедляют активность корней с последующим снижением роста деревьев. Другим негативным фактором является ограниченное снабжение корней кислородом в плохо дренированных почвах. Обратите внимание, что ГИ также отрицательно коррелирует с «твердыми осадками».

(Рис. 5с), что объясняется задержкой таяния снега. Между тем, наблюдаемое снижение уровня почвенной воды способствовало более активному росту лиственцы (Рис. 2d). Напротив, ограничение роста доступностью воды было описано в зонах вечной мерзлоты (например, в местах произрастания лиственцы на горных склонах) (Kharuk et al.

2015, 2019; Zhang et al. 2016). Лиственца может испытывать дефицит влаги в начальной период роста, когда повышенная температура воздуха достаточна для фотосинтеза, в то время как почва все еще в основном промерзла (Kharuk et al. 2019). В экстремальных случаях лиственцы могут сбрасывать хвою до таяния снега. Подводя итог, можно сказать, что рост лиственцы в Арымас

достаточно хорошо объяснялось температурой воздуха в период роста и аномалия почвенной влаги ($R^2 = 0,95$; Рис. 7b). Неопределенности могут быть связаны с CO_2

эффект оплодотворения. Однако этот эффект невелик в холодных местобитаниях (Zhu et al. 2016).

Наконец, увеличение роста лиственничья «лесномострове» Арымас совпало с увеличением GPP и NPP, что указывает на увеличение фиксации углерода (C) в потеплении арктического климата. Аналогичные корреляции ранее были зарегистрированы для других лиственничных участков в зоне вечной мерзлоты (участок Котуй, рис. 1, и участок Эмбенчимо; Харук и др. 2015, 2019). Между тем, тенденция к увеличению GPP и NPP наблюдалась не только на этих участках, но и на боковых участках Центральной-Сибирской Арктики (рис. 9). Эти тенденции указывали на увеличение фиксации углерода арктических растений.

На тундрах, где преобладает лиственничья, лиственничья, вероятно, является одним из основных факторов, способствующих наблюдаемому росту производства. Даже в арктической лесотундре, где лиственничья является второстепенным компонентом, увеличение роста деревьев совпадает с влиянием «зеленеющей тундры» (например, Bhatt et al. 2017). Аналогичные наблюдения были зарегистрированы для северных канадских лесов, где увеличилось чистое производство биомассы эфирных растений черной ели (Hember et al. 2017, 2019). В более широком плане увеличение роста лиственничья в сочетании с положительно меняющейся тенденцией в GPP и NPP предполагает, что самая северная зона вечной мерзлоты продолжает оставаться поглощающей углерода.

Выводы

Мы обнаружили сложную зависимость времени связи между GI лиственничья и экоклогическим климатическими факторами леса Арымас.

Атмосферное потепление в 1970-х годах оказало лишь незначительное влияние на GI , в то время как сильное увеличение GI было связано с потеплением в 2000-х и 2019 годах. Скорость зимнего ветроотрицательного влияния на рост лиственничья с 1970 по конец 1990-х годов, после чего не было существенного эффекта в период 2005–2019 годов. На рост лиственничья отрицательно влияли холодные, влажные почвы. Рост лиственничья увеличился с уменьшением влажности почвы в естественном лесномострове в Арымасе.

Временные сдвиги в реакции роста на климат могут быть обусловлены пороговыми эффектами экоклогического климатических факторов.

Мы ожидаем, что продолжающееся потепление будет способствовать дальнейшему распространению лиственничья ранее безлесной тундры. Наши результаты указывают, что самый северный вечномерзлый лиственничный лес остается надземным поглощающим углерода.

Дополнительная информация Электронная версия содержит дополнительные материалы доступны по адресу <https://doi.org/10.1007/s10113-022-02016-9>.

Благодарности и Выводы из заключения принадлежат авторам и не должны толковаться как представляющие официальные позиции или политики правительства США.

Финансирование Исследование финансировалось Программой развития Томского государственного университета («Приоритет-2030»). КТ Smith поддерживался Министерством сельского хозяйства США, Лесной службой.

Ссылки

- Абаимов А.П., Зырянова О.А., Прокунин С.Г. (2002) Многолетние исследования лиственничных лесов криволинейной Сибири: краткая история, современные результаты возможных изменений при глобальном потеплении. *Eur J For Res* 5–2: 95–106. <http://hdl.handle.net/2115/22155>
- Акайе Х (1974) Новый взгляд на идентификацию атмосферной модели. *IEEE Trans Autom Control* 19(6):716–723. <https://doi.org/10.1109/TAC.1974.1100705>
- Аллен К.Д., Бреширс Д.Д., Макдауэлл Н.Г. (2015) Онеоценке глобальной взаимосвязи гибели деревьев и вымирания лесов из-за более жаркой засухи в антропогенное. *Экосфера* 6:1–55. <https://doi.org/10.1890/ES15-00203.1>
- Андре-Хейлс Л., Д'Арриго Р., Анчутайс К.Дж., Бек П.С., Фрэнк Д. и др. (2011) Различная реакция бореальных лесов на изменение окружающей среды Арктики и в районе рек и Ферт, Аляска. *Environ Res Lett* 6:041004. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/6/4/049502>
- Летпись Государственного заповедника «Таймырский» (бд.) <http://taimyrsky.ru/летпись/летпись.htm>
- Бхатт США, Уокер Д.А., Рейнольдс М.К., Биеник П.А., Эшгейн Х.Э. и др. (2017) Изменение сезонности и растительности и ланарктической тундры в связи с климатическими переменными. *Environ Res Lett* 12(5):055003. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa6b0b>
- Бондарев А (1997) Закономерности распределения возрастов отрядов бореальных лиственничных лесов Даурии Центральной Сибири. Для *Ecol Manag* 93:205–214. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(96\)03952-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03952-7)
- Briffa KR, Schweingruber FH, Jones PD (1998) Деревья рассказывают о климате прошлого: оговорят ли они сегодня менее ясно? *Philos Trans R Soc Lond B* 353:65–73. <https://doi.org/10.1098/rstb.1998.0191>
- Conover WJ (1999) Практическая непараметрическая статистика, Ряды Уайли в верооятности и математической статистике: прикладная верооятность и статистика. Wiley, 608 стр.
- Кук Э.Р., Холмс Р.Л. (1986) Руководство по использованию программы ARSTAN. В: Холмс Р.Л., Адамс Р.К., Фриттс Х.К. (ред.) Древесные хронологии Западной Северной Америки и Калифорния, Восточный Орегон и Северный Большой Бассейн. Хронологическая серия 6, Лаборатория исследований древних колец, Тусон, стр. 50–65
- Эспер Дж., Франк Д.К., Бюнген У., Верстеге А., Хант-Эммиров Р.М. и др. (2010) Тенденции и неопределенности в сибирских индикаторах потепления 20-го века. *Glob Change Biol* 16:386–398. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01913.x>
- Фахрутдинова В.В., Бенькова В.Е., Шакин А.В. (2017) Климатический сигнал в анатомической структуре годичных колец лиственничья меланина, произрастающей в континентальных гидротермических условиях экотона лесотундры. *Бюл. биол. наук*, 44:634–642. <https://doi.org/10.1134/S1062359017050089>
- Фернандес Р., Леблан С.Г. (2005) Параметрическое (модифицированные наименьшие квадраты) и непараметрическое (Тейла-Сена) линейные регрессии для прогнозирования биофизических параметров при наличии ошибок измерений. *Remote Sens Environ* 95(3):303–316. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2005.01.005>
- Gulev SK, Thorne PW, Ahn J, Dentener FJ, Domingues CM и др. (2021) Изменение состава климатической системы В: Изменение климата 2021: физическая научная основа. Вклад Рабочей группы I в Шестой оценочный доклад Межправительственной группы экспертов по изменению климата. Cambridge University Press. В печати. https://www.ipcc.ch/report/ar6/wg1/downloads/report/IPCC_AR6_WGI_Полный_Отчет.pdf

- Harsch M, Hulme P, McGlone M, Duncan R (2009) Продвигаяся лиграницы леса? Глобальный метаанализ реакции границ леса на потепление климата. *Ecol Lett* 12:1040–1049. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01355.x>
- Hember RA, Kurz WA, Coops NC (2017) Увеличение чистой продуктивной биомассы экосистем бореальных и умеренных лесов Канады несмотря на упадок в сухом климате. *Glob Biogeochem Cycles* 31:134–158. <https://doi.org/10.1002/2016GB005459>
- Хембер PA, Курц WA, Жирарден МП (2019) Реконструкция годовых колец биомассы ст воловой древесины указывает на увеличение скорости роста деревьев в черной ели в бореальных лесах Канады. *J Geophys Res Biogeosci* 124:2460–2480. <https://doi.org/10.1029/2018JG004573>
- Холмс Р.Л. (1983) Кольцевая роль качества при датировании и измерении колец деревьев. *Tree-Ring Bulletin* 44: 69–75
- IBM SPSS Statistics Base V27. IBM Corp. 220 стр. Доступно по адресу: https://www.ibm.com/docs/en/SSLVMB.27.0.0/pdf/en/IBM_SPSS_Statistics_Base.pdf
- Харук В.И., Двинская М.Л., Рэнсон К.Дж., Им С.Т. (2005) Экспансия вечных хвойных в зону доминирования лиственных климатических тенденций. *Russ J Ecol* 36:164–170. <https://doi.org/10.1007/s11184-005-0055-5>
- Харук В.И., Рэнсон К.Дж., Им С.Т., Двинская М.Л. (2006) Листовничные леса лесотундры и климатические тенденции. *Russ J Ecol* 37(5):291–298. <https://doi.org/10.1134/S1067413606050018>
- Харук В.И., Рэнсон К.Дж., Им С.Т., Оскарбин П.А., Двинская М.Л. и др. (2013) Структурная динамика линии роста деревьев на северной границе листовничного леса: Анабарское плато, Сибирь, Россия. *Arct Antarct Alp* 45(4):526–537. <https://doi.org/10.1657/1938-4246-45.4.526>
- Харук VI, Рэнсон KJ, Им ST, Петров IA (2015) Реакция роста листовничных выведенная климатом в зоне вечной мерзлоты центральной Сибири. *Environ Res Lett* 10:125009. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/10/12/125009>
- Харук ВИ, Им СТ, Петров ИА, Двинская МЛ, Федотова Е.В. и др. (2017) Снижение численности и гибели пихтовых горных Сибири. *Reg Environ Change* 17(3):803–812. <https://doi.org/10.1007/s10113-016-1073-5>
- Харук В.И., Рэнсон К.Дж., Петров И.А., Двинская М.Л., Им С.Т. и др. (2019) Реакция роста листовничных (*Larix dahurica* Turcz) на изменение климата в зоне вечной мерзлоты Сибири. *Reg Environ Change* 19:233–243. <https://doi.org/10.1007/s10113-018-1401-z>
- Харук В.И., Пономарев Е.И., Иванова Г.А., Двинская М.Л., Куган СР и др. (2021) Дикие леса в сибирской тайге. *Амбю* 50: 1953–1974. <https://doi.org/10.1007/s13280-020-01490-x>
- Харук В.И., Им С.Т., Петров И.А., Двинская М.Л., Шушпанов А.С. и др. (2021) Климатическая обусловленная гибель хвойных деревьев в Сибири. *Glob Ecol Biogeogr* 00:1–14. <https://doi.org/10.1111/geb.13243>
- Кирдянов А.В., Прокунин А.С., Табакова МА (2013) Годичный прирост листовничных Гемелина в континентальных условиях хребта Средней Сибири. *Дендрохронология* 31(2):114–119. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2012.10.003>
- Куллман Л. (2005) Снижение численности березовых лесов в Шведских Скандинавских горах в 20 век, выведенное ветром. *Арктика* 58(3):286–294. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2012.10.003>
- Куллман Л., Кьяллен Л. (2006) Эволюция границ произрастания сосновых голоценов в Шведских Скандинавских горах: недавний подъем границ произрастания деревьев и изменение климата в долгосрочной перспективе. *Борей* 35:159–168. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3885.2006.tb01119.x>
- Landerer F (2019) JPL TELLUS GRACE Level-3 Monthly LAND Water-Equivalent-Thickness Surface-Mass Anomaly Release 6.0 в форматах netCDF/ASCII/GeoTIFF. Версия 6.0. РО.ДААС, Калифорния, США. Доступно по адресу: https://doi.org/10.5067/T_ELLD-3AJ06
- Lebourgeois F, Merian P, Courdier F, Ladiere J, Dreyfus P (2012) Нестабильность климатического сигнала в ширине годовых колец деревьев в горах Средиземноморья: многовидовый анализ. *Дерево* 26:715–729. <https://doi.org/10.1007/s00468-011-0638-7>
- Lu X, Liang E, Wang Y, Babst F, Camarero JJ (2021) Горные линии деревьев медленно растут, несмотря на быстрое потепление климата. *Glob Ecol Biogeogr* 30:305–315. <https://doi.org/10.1111/geb.13214>
- Макмахон SM, Паркер GG, Миллер DR (2010) Свидетельство недавнего увеличения роста лесов. *Proc Natl Acad Sci* 107:3611–3615. <https://doi.org/10.1073/pnas.0912376107>
- Майерс-Смит И.Х., Томас Х.Дж.Д., Бюркман АД (2019) Характеристики и растительный дактиль информации прогноза реакции рынка глобальных изменений. *New Phytol* 221:1742–1748. <https://doi.org/10.1111/nph.15592>
- Норина Б.Н. (1978) Аризон. Экологические условия, формы растительности самого северного лесного массива мира. Ленинград: Наука. 190 с. <http://byrranga.ru/docs/015.pdf>
- Running SW, Zhao M (2015) Ежедневный GPP и годовой NPP (MOD17A2/A3) продукты NASA Earth Observing System MODIS Land Algorithm. Руководство пользователя. Версия 3.0 для коллекции 6
- Running SW, Zhao M (2019) Руководство пользователя по ежедневному GPP и годовому NPP (MOD17A2H/A3H) и заполнению пробелов на конец года (MOD17A2HGF/A3HGF) продукты NASA Earth Observing System MODIS Land Algorithm (для коллекции 6), версия 4.2, 10 июня 2019 г.
- Райан С.Э., Порт Л.С. (2007) Учебное пособие по усучно-регрессионному подходу, применяемому к данным о переносе наносов. Генеральный техникский предоставитель. RMRS-GTR-189. Форт-Коллинз, штат Колорадо: Министерство сельского хозяйства США, Лесная служба, Исследовательская станция Скалистых гор. 41 стр
- Сен П.К. (1968) Оценка коэффициента регрессии на основе т-ау Кендалла. *J Am Stat Assoc* 63(324):1379–1389. <https://doi.org/10.1080/01621459.1968.10480934>
- Шиятов С.Г., Терентьев М.М., Фомин В.В., Циммерман Н.Е. (2007) Высотные и горизонтальные смещения верхних границ редколесий и сомкнутых лесов на Полярном Урале в XX веке. *Russ J Ecol* 38: 223–227. <https://doi.org/10.1134/S1067413607040017>
- Смит К.Т., Чуфар К., Леванин Т. (1999) Временная стабильность дендроклиматологии ели серебристой и красной. *Phyton* 39:117–122
- Табачник Б.Г., Фиделл Л.С. (2013) Использование многомерной статистики (6-е изд.). Бостон, Массачусетс: Пирсон. 1072 стр.
- Таре К, Стурм М, Расин С (2006) Доклад о состоянии распространения кустарников на севере Аляски и в Пан-Арктике. *Glob Chang Biol* 12(4):686–702. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01128.x>
- Лесной фонд России (по состоянию на 1 января 2003 г.). Справочник. М.: ВНИИЛМ, 2003. 640 с.
- Висенте-Сеппано SM, Бегерия S, Лопес-Морено JJ (2010) Мульти-индекс засухи, чувствительный к глобальному потеплению стандартизированный индекс осадков и испаряющей способности. *J Clim* 23:1696–718. <https://doi.org/10.1175/2009JCLI2909.1>
- Викерс Х., Хогда К.А., Солбо С., Карсен С.Р., Томмервик Х. и др. (2016) Изменения в озеленении в высоких широтах Арктики: выводы из 30-летнего набора данных AVHRR max NDVI для Шпицбергена. *Environ Res Lett* 11(10):105004. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/11/10/105004>
- Вечерек М., Крузе С., Эппл С., Колмогоров А., Николов А.Н. и др. (2017) Неодинаковая реакция листовничных насаждений на севере Сибири на повышение температуры — полевое и имитационное исследование. *Экология* 98(9):2343–2355. <https://doi.org/10.1002/ecs.1887>
- Чжан Х, Ба Х, Чан Y, Чень Z (2016) Повышение чувствительности радиальной годовой роста листовничных деревьев к летней температуре в связи с быстрым потеплением на северо-востоке Китая. *Дерево* 30:1799–1806. <https://doi.org/10.1007/s00468-016-1413-6>
- Чжу З, Пяо С, Миньни Р, Хуан М, Цзэн З и др. (2016) Озеленение Земли и его движущие силы. *Nat Clim Chang* 6: 791–795. <https://doi.org/10.1038/nclimate3004>
- Примечание издателя: Springer Nature сохраняет нейтралитет относительно юрисдикционных претензий в опубликованных картах и институциональных связях.
- Springer Nature или его лицензиар (например, общество или другой партнер) обладают исключительными правами на данную статью в соответствии с соглашением с автором(ами) или другим(ими) правообладателем(ями); сама статья архивирована автором принятой рукописной версии данной статьи и регулируется исключительными условиями митакого издателя с его соглашения и применимым законодательством.

Дополнительный



Рис. S1. Сажень ылист венниц ы посаженные в основном на уч аст к ах голой поч выв АрыМасе (уч аст ок I) на рис. 1).



Рис. S2. В ветреной среде обитания саженцы лиственниц опирались на ветрозащитные сооружения в пределах микроландшафтных особенностей (например, мертвые деревья прошлой эпохи, валуны, местные впадины).
Котловина (участок II на рис. 1).



Рис. S3. В пределах рефугиума плотность регенерации низкая из-за толстой «моховой подушки».



Рис. S4. Большая часть возобновления произошла вблизи «материнской лиственницы», пережившей
Возраст Лигл-Эйс (участок II на рис. 1).





Рис. S5. Лист веннич ные ск опления , воз ник шие в резуль т ате вег ет ат ивно го я русно го раз мно же ния (уч аст ок II на рис. 1).