



Увеличение скорости роста радиальной и поздней древесины *Larix cajanderi* Mayr. и *Pinus sylvestris* L. в зоне сплошной мерзлоты Центральной Якутии (Россия)

Альберто Арзак¹ и Маргарита Попкова¹ и Алтынай Анарбекова¹ и Хосе Мигель Олано² и Эмилия Гутьеррес³ и
 Анатолий Николаев^{4,5} и Владимир Шишов^{1,6}

Получено: 15 апреля 2019 г. /Принято: 27 августа 2019 г. /Опубликовано онлайн: 17 октября 2019 г.
 # INRA и Springer-Verlag France SAS, часть Springer Nature 2019

Абстрактный

& Ключевое сообщение Ежегодный радиальный прирост и формирование поздней древесины увеличиваются в период 1966–2015 гг. у *Larix cajanderi* Mayr. и *Pinus sylvestris* L. вдоль широтного градиента на вечной мерзлоте Сибири. Более высокие температуры и осадки в начале сезона роста благоприятствуют росту обоих видов.

& Контекст Обширная территория сибирского бореального леса покрыта сплошной вечной мерзлотой, где радиальный рост деревьев сильно ограничен низкими температурами. Понимание того, как климат управляет ростом сибирских хвойных, имеет решающее значение для прогнозирования их реакции на продолжающееся изменение климата.

& Цели Изучить изменения в радиальном росте и формировании ранней/поздней древесины деревьев *Pinus sylvestris* L. и *Larix cajanderi* Mayr. вдоль климатического градиента в зоне сплошной вечной мерзлоты в Центральной Якутии (Россия), регионе, испытывающем ускоренное потепление.

& Методы Мы оценили пространственно-временные различия в ширине годовых колец и поздней древесины среди участков, используя обобщенные аддитивные смешанные модели. Корреляции Пирсона использовались для анализа влияния местного климата (температура, осадки) и засухи (SPEI) на формирование ранней и поздней древесины.

& Результаты Оба хвойных дерева показали увеличение радиального роста в последние десятилетия. Радиальный рост контролировался температурой и осадками у обоих видов вдоль градиента, причем более ранние осадки были критическими для формирования широких колец.

& Заключение Хотя температура считается основным ограничивающим фактором, стимулирующим рост деревьев в зоне сплошной вечной мерзлоты, наши результаты показали, что наличие воды также играет ключевую роль в радиальном росте деревьев даже в самых холодных местах.

Ключевые слова Центральная Якутия. Климат. Общие аддитивные смешанные модели. Годы пойнтера. SPEI. Рост деревьев.

Эта статья является частью тематической подборки «Формирование древесины и адаптация деревьев к климату».

Редактор-редактор: Сирил Б. Ратгебер

Вклад соавторов А. Арзак участвовал в разработке проекта, анализе данных и написании рукописи. М. Попкова, А.

Анарбекова и А. Арзак отвечали за измерения и хронологию RW, EW и LW. JM Olano и E. Gutiérrez внесли вклад в интерпретацию результатов и помогли в написании рукописи. А. Николаев и В. Шишов отвечали за полевые работы. В. Шишов также внес вклад в разработку проекта и получение финансирования. Все авторы рецензировали статью.

* Альберто Арзак
aarzac@gmail.com

¹ Сибирский федеральный университет, 660041, г. Красноярск, Свободный пр., 79

² iuFOR-EiFAB, Университет Вальядолида, 42004 Сория, Испания

³ Кафедра эволюционной биологии, экологии и охраны окружающей среды наук, биологический факультет, университет Барселоны, Барселона, Испания

⁴ Северо-Восточный федеральный университет, Якутск, Россия

⁵ Институт вечной мерзлоты имени П.И. Мельникова, Якутск, Россия

⁶ UMR 588 БИОФОР, Центр ИНРА Валь де Луар, Нузилли, Франция

1 Введение

Бореальные леса играют ведущую роль в региональных и глобальных климатических системах, влияя на глобальный баланс углерода и водный цикл (Мельников и Дроздов 2006; Фальковский и др. 2010; Шлезингер и Ясечко 2014). Однако до 80% этих лесов находятся в зоне вечной мерзлоты (Хельбиг и др. 2016) и, таким образом, крайне чувствительны к изменениям климата (Гартенр 1995; Сперри и др. 2006). Обширная территория сибирских бореальных лесов в высоких широтах покрыта сплошной вечной мерзлотой (Дучков, 2006), где активный слой почвы остается замёрзшим большую часть года (Лопес и др., 2010; Николаев и др., 2011), а рост деревьев сильно ограничен весенне-летними температурами (Брифф и др., 1998, 2008; Ваганов и др., 1999; Хеллман и др., 2016).

Ускоренное потепление, наблюдаемое в северо-восточной Сибири в последние десятилетия (Горохов и Федоров 2018), привело к увеличению глубины активного слоя почвы, что способствовало росту деревьев (Босиков 1998; Федоров и Константинов 2003). Таким образом, влияние потепления (МГЭИК 2014) может быть положительным для роста деревьев в этой среде из-за удлинения вегетационного периода (Николаев и др. 2011). Однако повышение температуры выше определенного порогового значения может также привести к избытку почвенной влаги, что вызовет деградацию вечной мерзлоты и приведет к фрагментации и потере лесов (Лопес и др.

2008; Baltzer et al. 2014; Jorgenson and Osterkamp 2005; Carpino et al. 2018), что потенциально ставит под угрозу роль бореальных лесов в глобальных циклах углерода и воды. Поэтому понимание реакции деревьев на широкий спектр условий окружающей среды в зоне непрерывной вечной мерзлоты может дать более четкое представление о факторах, контролирующих производительность деревьев и, в конечном итоге, функционирование леса.

Клетки трахеид составляют более 90% ксилемы хвойных (Ваганов и др. 2006), сочетая гидравлические (ранняя древесина) и структурные (поздняя древесина) функции (Тайри и др. 2002). Поскольку формирование, анатомия и функционирование трахеид тесно связаны с климатическими условиями (Антонова и Стасова 1993, 1997; Цвайфель и др. 2006; Олано и др. 2012; Бабушкина и др. 2018), они кодируют различную экологическую информацию (Ваганов 1990; Фонти и др. 2010; Арзак и др. 2018a, b; Попкова и др. 2018).

Таким образом, независимый анализ климатических факторов, контролирующих формирование различных секторов годовых колец (т. е. ранней и поздней древесины), имеет решающее значение для определения степени изменения влияния климата на рост деревьев в течение вегетационного периода.

Внутрисезонное изменение морфологии ксилемы (от клеток ранней древесины к клеткам поздней древесины) может быть обусловлено необходимостью структурного усиления поздней древесиной (например, Gartenr 1995; Sperry et al. 2006), фотопериодом (например, Gyllenstrand et al. 2007) или изменениями в доступности воды.

(например, Антонова и Стасова 1997; Олано и др. 2014) в течение всего вегетационного периода. Поскольку клетки ранней и поздней древесины связаны с различными функциями (Бьёрклунд и др. 2017), соотношение между двумя секторами годовых колец играет решающую роль во взаимодействии воды и углерода в деревьях (Хакке и др. 2001; Домек и Гартнер 2002).

В зоне вечной мерзлоты температура определяет продолжительность вегетационного периода из-за сроков таяния вечной мерзлоты (Лопес и др., 2010; Николаев и др., 2011), контролирует образование клеток и радиальное расширение клеток (Ваганов и др., 1999), а также утолщение вторичной стенки и образование клеток поздней древесины, о чем свидетельствуют высокие корреляции между максимальной плотностью поздней древесины и летней температурой в зоне вечной мерзлоты (Брифф и др.).

1998; Ваганов и др. 1999).

В данной работе мы проанализировали климатические факторы, контролирующие радиальный прирост (ширину годового кольца) и формирование ранней/поздней древесины двух доминирующих хвойных деревьев сибирских бореальных лесов, листопадного и морозостойкого *Larix cajanderi* Mayr и вечнозеленого *Pinus sylvestris* L. вдоль градиента юго-запад-северо-восток в зоне сплошной мерзлоты в Центральной Якутии. *P. sylvestris* растет в основном на сухих песках или супесях с высокой степенью таяния вечной мерзлоты (Николаев 2003; Николаев и др. 2011), тогда как *L. cajanderi* растет на умеренно влажных суглинках (Николаев и др. 2009) и является доминирующим хвойным деревом в зоне вечной мерзлоты (Абаимов 2010). Кроме того, эти два хвойных дерева развивают поверхностную корневую систему, что позволяет им процветать, несмотря на наличие вечной мерзлоты в более глубоких горизонтах почвы (Николаев и др., 2009, 2011).

В Центральной Якутии в последние годы наблюдается ускоренный рост температур (Горохов и Федоров, 2018), что могло привести к увеличению продолжительности вегетационного периода деревьев. Вдоль высотно-широтного градиента в Центральной Якутии мы исследовали (а) увеличился ли радиальный рост в ответ на более теплые условия. Кроме того, мы оценили относительную роль температуры и доступности воды у двух хвойных деревьев. Мы предположили, что (b) температура и доступность почвенной влаги будут иметь решающее значение для формирования ранней древесины, в то время как температура будет основным фактором, запускающим формирование поздней древесины вдоль градиента. Наконец, мы предположили, что (c) более высокие темпы роста, связанные с широкими кольцами, будут связаны с более ранним выпадением осадков, расширяя период доступности почвенной влаги.

2 Материалы и методы

2.1 Область исследования и дизайн выборки

Мы выбрали четыре места отбора проб вдоль 1500-километрового климатического градиента с юго-запада на северо-восток с увеличением

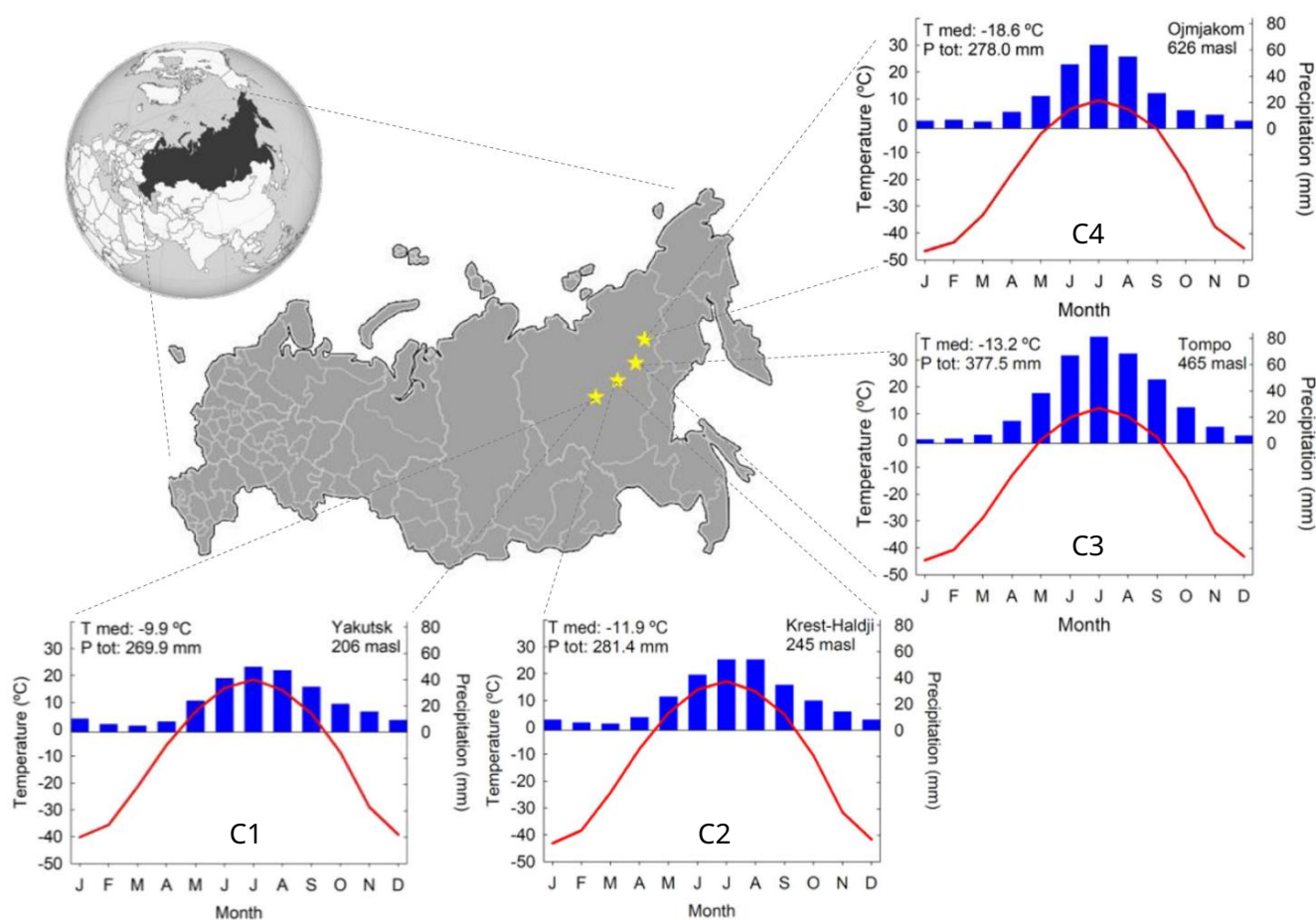


Рис. 1 Район исследования и сравнение среднегодовой температуры и годового количества осадков среди мест отбора проб. Метеорологические данные охватывают общий период 1966–2015 гг. и был получен из сеток CRU с разрешением 0,5°

высота в пределах зоны сплошной вечной мерзлоты в Центральной Якутии, от Якутска до Оймякона (северо-восток). Сибирь, Россия; Рис. 1). Регион характеризуется экстремально холодный и сухой континентальный климат (с годовым Тепловая амплитуда 60 °C). Первый участок (S1), наиболее юго-западный, расположен на высоте 206 м над уровнем моря недалеко от населенного пункта Якутск. Вторая площадка (S2) расположена на высоте 245 м над уровнем моря. близ местности Крест-Халджай. Третий участок (S3) расположена на высоте 465 м над уровнем моря недалеко от населенного пункта Томпо. Наконец, четвертый участок (S4), самый северо-восточный, расположен на высоте 626 м над уровнем моря недалеко от населенного пункта Оймякон. Средняя годовая температура вдоль градиента колебалась от 9,9 до 18,6 °C, а общее годовое количество осадков от 269–377 мм, причем S3 является самым влажным участком (см. Таблица 1 для получения более подробной информации). Климатические данные были получены из набора данных CRU с высоким разрешением (сетки 0,5°) для 50-летний период (1966–2015), доступен по адресу https://crudata.uea.ac.uk/cru/data/hrg/cru_ts_3.23/ge/.

На каждом участке (за исключением S4) мы отбирали образцы моноспецифических Лесные насаждения *L. sajanderi* и *P. sylvestris* летом 2015 года. Лесные насаждения на каждом участке составляли около 10–20 км друг от друга. Лиственницы были отобраны на всех участках,

тогда как сосны были отобраны во всех регионах, кроме самых прохладных S4. Всего было 125 доминирующих или кодоминантных деревьев.

отобраны образцы (74 лиственницы и 51 сосна; таблица 1) и два керна

Таблица 1 Характеристика мест отбора проб. Метеорологические данные было получено с помощью сеток CRU с разрешением 0,5° для общего периода 1966–2015. Lc, Ларикс Каяндери; Ps, *Pinus sylvestris*

	C1	C2	C3	C4
Деревья	Лк 21 Пс 21	19 15	14 15	20 -
Возраст (среднее значение + SD)	Lc 112 ± 33 Пс 128 ± 34	91 ± 22 84 ± 8	148 ± 29 90 ± 41	75 ± 16 -
Широта	62°9'с.ш.	62°19'с.ш.	63°21'с.ш.	64°25'с.ш.
Долгота	130°31' Э	133°31' Э	137°58' Э	144°3'в.д.
Высота (м над уровнем моря)	206	245	465	626
Среднегодовая температура (°C)	9,9	11,9	13,2	18,6
Среднее значение МЖА Т (°C)	13,7	12,4	7,4	5,2
Общее годовое количество Р (мм)	269	281	377	278
МДЖА Р (мм)	161	174	254	191

с каждого дерева брали на высоте груди с помощью сверла с шагом 5 мм. Сердцевины высушивали на воздухе и полировали последовательно более мелкими градациями наждачной бумаги до тех пор, пока структура ксилемы не становилась видимой под увеличением.

2.2 Измерения годичных колец деревьев и хронологии

После визуального перекрестного датирования ширина годичного кольца (RW), ширина ранней древесины (EW) и ширина поздней древесины (LW) были измерены с точностью до 0,01 мм с помощью микрометра с подвижным столиком LINTAB-5, сопряженного с программным обеспечением TSAP Win (RINNTECH, Гейдельберг, Германия), в общей сложности для 12 156 годовых колец. Точность перекрестного датирования проверялась с помощью программного обеспечения COFECOA (Grissino-Mayer 2001), а каждая необработанная серия была стандартизирована с помощью программного обеспечения ARSTAN (Cook and Holmes 1996). Сплайн-функции были подогнаны к необработанной серии к сплайн-функции с 50%-ным срезом частоты на 32 году, что было достаточно гибким для снижения неклиматической дисперсии, сохраняя высокочастотную климатическую информацию (Cook and Peters 1981). Кроме того, дендрохронологические статистические измерения (например, средняя чувствительность и выраженный популяционный сигнал) были получены из ARSTAN. Из-за высокой корреляции между хронологиями EW и LW (средняя корреляция $r = 0,7$ для лиственницы и $r = 0,5$ для сосны) была использована линейная регрессия для устранения зависимости LW от EW (Babst et al. 2016), получив скорректированный индекс поздней древесины (LWadj) (Meko and Baisan 2001), не коррелирующий с хронологией EW (Stahle et al. 2009).

2.3 Пойнтер лет

Мы проанализировали климатические факторы, влияющие на формирование широких и узких колец деревьев (годы пойнтера) для каждого вида и участка в течение 50-летнего периода (1966–2015 гг.). Определение лет пойнтера основывалось на отклонении от средних значений хронологий индекса ширины годичных колец. Таким образом, годы с индексом RW на 1 SD выше средней хронологии RW считались широкими кольцами, тогда как годы с индексом RW на 1 SD ниже средней хронологии RW считались узкими кольцами (Shi et al. 2008; Tushkov et al. 2019). После определения лет пойнтера были усреднены ежемесячные осадки и температура для лет пойнтера, чтобы сравнить условия окружающей среды, вызывающие появление широких и узких колец.

2.4 Статистический анализ

Мы выполнили обобщенные аддитивные смешанные модели (GAMM, Zuur et al. 2009) для оценки межсайтовых различий в ширине целого кольца и поздней древесины (абсолютные значения), а также временных тенденций в росте деревьев. Мы оценили тенденции в скорости роста, используя Vyear^{\wedge} как линейный фактор; если

рост увеличился/уменьшился в течение изучаемого периода, Vyear^{\wedge} имел бы положительный/отрицательный эффект, а отсутствие значительного эффекта Vyear^{\wedge} означало бы отсутствие временной тенденции. Уменьшение роста с возрастом дерева может скрыть эффект временной тенденции роста. Поэтому, чтобы устранить этот мешающий фактор, мы смоделировали возрастные изменения радиального роста с помощью нелинейной функции, используя сглаживатель. Кроме того, мы рассмотрели измерения, вложенные в дерево и темпорально автокоррелирован. Таким образом, каждый признак годичных колец оценивался как функция участка (номинальная переменная), года (линейная переменная, представляющая временную тенденцию), возраста дерева (моделировался с использованием сглаживателя) и вложен в дерево с временной автокорреляцией. Анализы проводились в R, версии 3.3.1 (R Development Core Team 2016) с пакетом `Bnmle`.

Был проведен климатический анализ для оценки тенденции изменения среднегодовой температуры и общего годового количества осадков за период 1966–2015 гг. на всех участках. Кроме того, мы также оценили сезонные тенденции климата. Мы использовали корреляции Пирсона для изучения взаимосвязи между остаточными хронологиями RW, EW и LWadj и ежемесячными климатическими факторами для общего периода (1966–2015) на каждом участке для временного окна с августа предыдущего года по сентябрь года роста (июль в случае EW). Ряды климатических данных были стандартизированы в соответствии с той же процедурой, что и для хронологий годичных колец деревьев.

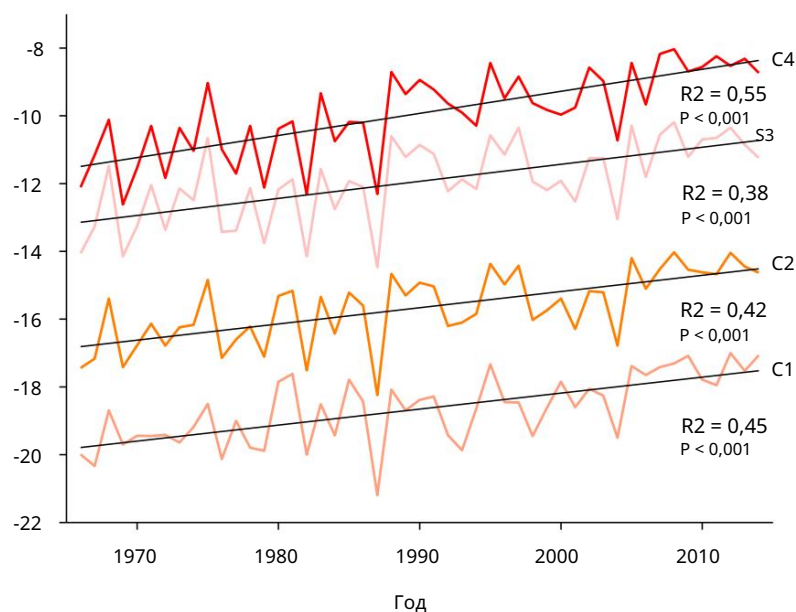
Наконец, мы использовали стандартизированный индекс осадков-эвапотранспирации (SPEI, Vicente-Serrano et al. 2010), доступный по адресу <http://spei.csic.es/database.html>, для оценки дифференциального эффекта водного баланса почвы на анализируемые хронологии в различных временных масштабах, в которых накапливается дефицит воды. Мы рассчитали корреляцию Пирсона между хронологиями RW, EW и LWadj и SPEI с сентября, предшествующего году роста, до текущего (год роста) августа в различных временных масштабах (1–18 месяцев), которые также доступны в базе данных SPEI.

3 результата

3.1 Климатические тенденции

В период 1966–2015 гг. среднегодовая температура увеличивалась со скоростью от 0,47 °C/десятилетие ($R^2 = 0,45$; $P < 0,001$) на участке S4 до 0,65 °C/десятилетие ($R^2 = 0,55$; $P < 0,001$) на участке S1 (рис. 2). Сезон роста деревьев, определяемый среднесуточной температурой выше 5 °C, продолжался с мая по сентябрь на участках S1 и S2 и с июня по август на участках S3 и S4. Интересно, что нижние юго-западные участки (S1 и S2) испытали большее повышение летних и зимних температур, в то время как более высокие

Рис. 2 Среднегодовые тренды температуры для четырех участков отбора проб в течение общего периода 1966–2015 гг. Среднегодовые тренды температуры (а). Изменение температуры по сезонам (б)



Северо-восточные участки (S3 и S4) испытали самые высокие темпы повышения температуры весной и осенью (данные не показаны). Ни на одном из участков не было обнаружено существенной тенденции в осадках за исследуемый период.

3.2 Изменение радиального прироста и ширины поздней древесины

Возраст деревьев варьировался от 75 до 148 лет (103 ± 36 ; среднее значение \pm SD) для лиственницы до 84–128 лет (105 ± 37) для сосны. RW составлял 0,57–1,11 мм ($0,78 \pm 0,23$; среднее значение \pm SD) у лиственницы и 0,56–1,29 мм ($0,94 \pm 0,37$) у сосны (см. Таблицу 4 Приложения для получения дополнительной информации). Хронологии ширины колец показали значения средней корреляции между деревьями (rbt) от 0,32 до 0,43 для лиственницы и от 0,18 до 0,40 для сосны, в то время как средняя чувствительность остаточных хронологий RW (msx) варьировалась от 0,17 до 0,21 для лиственницы и от 0,09 до 0,16 для сосны. Выраженный популяционный сигнал (EPS) был более 0,85 для всех участков, за исключением сосен в S3 (таблица приложения 4), что предполагает адекватную репликацию и высокий общий сигнал в каждой местности, за исключением хронологии сосны в S3. Внутривидовые корреляции RW показали незначимые значения для участков лиственницы и умеренные, но значимые значения для участков сосны ($r = 0,34\text{--}0,48$; $P < 0,001$, таблица приложения 5). Межвидовая корреляция была значимой только на самом нижнем участке (S1, $r = 0,56$; $P < 0,001$, таблица приложения 6).

GAMM создала удовлетворительную модель для возраста дерева как по видам, так и по параметрам, что свидетельствует об отрицательном влиянии возраста дерева на радиальный и поздний рост древесины (таблица 2; приложение, рис. 6). В то же время, Vuyear^{\wedge} (как линейная переменная, представляющая временную тенденцию) оказала положительное влияние во всех моделях, указывая на то, что темпы роста RW и LW увеличились на протяжении всей жизни отобранных деревьев для обоих

виды. RW увеличился со скоростью 1,7 мкм/декаду у сосны и 3,5 мкм/декаду у лиственницы, тогда как LW увеличился со скоростью 0,4 и 1,2 мкм/декаду у сосны и лиственницы соответственно (таблица 2). Парные сравнения также выявили различия в скорости роста между участками. RW сосны показал самую низкую скорость роста в S1, будучи незначительно выше в S3, чем в S2. Скорость роста поздней древесины сосны была самой высокой в S3, без каких-либо различий между S1 и S2. Рост RW лиственницы был выше в S3, чем в S1 и S2, при этом S4 был промежуточным (незначительно ниже, чем S3, и выше, чем S1, S2).

Наконец, прирост лиственницы LW также был выше в S3, но различия между другими участками не было (таблица 2; рис. 3).

3.3 Реакция на климат и рост

Корреляции Пирсона между стандартизованными климатическими переменными и хронологиями годовичных признаков были значимыми для обоих видов за общий период 1966–2015 гг. Поскольку RW и EW были сильно коррелированы во всех случаях ($r > 0,86$; $P < 0,001$), связи между климатом и ростом показаны только для EW и LWadj (рис. 4 и 5). Влияние температуры на EW лиственницы зависело от участка, с положительным ответом на температуру в предыдущем ноябре в S2 и марте и июле текущего года в S3, тогда как отрицательное влияние температуры мая проявилось в S4. Напротив, температуры с марта по май оказали положительное влияние на LWadj на всех участках, кроме S1 (март), тогда как отрицательное влияние было отмечено для температуры в октябре предыдущего года и июне текущего года в S4, июле в S1 и августе в S3. Влияние температуры на рост сосны было более четким (рис. 4). Температура апреля положительно повлияла

Таблица 2 Оценочные параметры обобщенной аддитивной модели для радиальный рост и поздняя древесина у *Larix cajanderi* и *Pinus sylvestris*

	Оценка SE	т	п
Ширина кольца Лиственница Пересечение	628,222	170,609	3,682 < 0,001
Год	0.349	0,087	4.011 < 0.001
C1	0		а
C2	1.203	5.519	0,218 а
C3	30.214	6.214	4.862 б
C4	10.887	6.132	1.775 аб
Возраст	эдф	Ф	
	1	78.07	< 0,001
Сосна Интерсепт	287,121	134,246	2,139 0,032
Год	0,174	0,069	2,528 0,011
C1	0		а
C2	21.623	5.834	3.706 аб
C3	32.121	5.749	5.587 б
Возраст	эдф	Ф	
	5.325	17.06	< 0,001
Поздняя древесина лиственницы Пересечение	212,486	77,530	2,741 < 0,01
Год	0,121	0,039	3.080 < 0.01
C1	0		а
C2	2.655	2.512	1,057 а
C3	10.212	2.813	3.630 б
C4	2.996	2.789	1,074 а
Возраст	эдф	Ф	
	5.232	15.95	< 0,001
Сосна Интерсепт	72,062	30,709	2,374 0,018
Год	0,043	0,015	2,768 < 0,01
C1	0		а
C2	1.769	1.411	1.253 а
C3	6.318	1.361	4.640 б
Возраст	эдф	Ф	
	1	52.47	< 0,001

EW, с увеличением климатического сигнала от теплее к самым холодным местам. Однако, отрицательный эффект наблюдалось в декабре прошлого года и январе текущего года температуры в S2 и S3 соответственно. Положительный эффект температуры на LWadj продлился два месяца (апрель и май) во всех случаях, кроме S3, где температура не показали значимого сигнала (рис. 5).

Осадки также показали тесную корреляцию с два сектора годовых колец, хотя закономерности были менее четкими в лиственница, чем сосна. EW благоприятствовали осадки в июне на участках S1, S3 и S4, февральские осадки на участке S2 (но с отрицательным эффектом в S3), и осадки в апреле в S1. Майские осадки также негативно повлияли на EW в S2. Предыдущие осадки в сентябре были положительно связаны с LWadj в S1 и S3. Март, июнь и июль

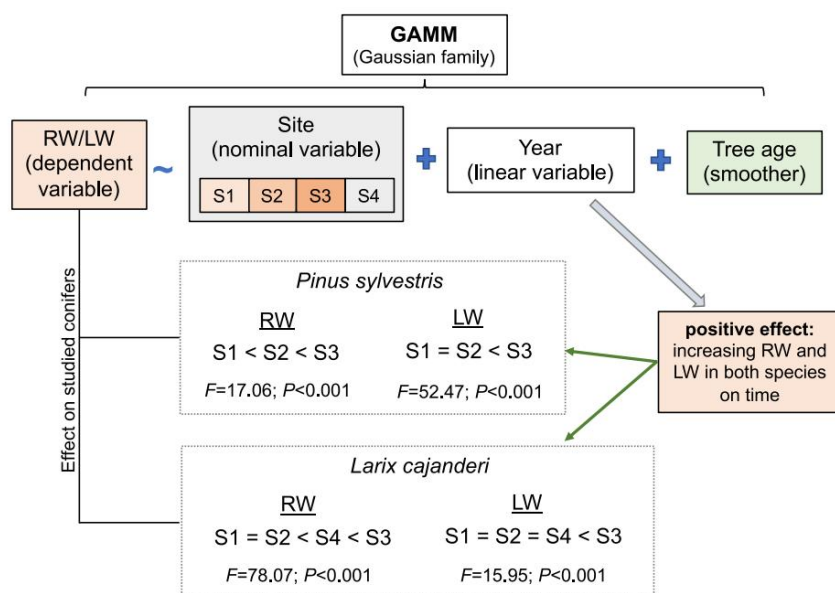
осадки коррелировали с более высокими значениями LWadj в S2, S3 и S4 соответственно. Предыдущий декабрь (S3), Мартовские (S1) и апрельские (S2) осадки показали отрицательное влияние на LWadj. Напротив, влияние осадков было более ясно в соснах, с осадками в мае, благоприятствующими рост в S2 и S3, а также благоприятные осадки в июне рост в S1. LWadj ответил на июнь (S1), июль (S2), и августовские (S3) осадки (рис. 4 и 5).

В соответствии со значительным влиянием осадков на остаточные хронологии, SPEI был значительно коррелирован у обоих видов (таблица 3). Остаточные хронологии лиственницы EW показали умеренные корреляции с SPEI ($r = 0,39-0,53$; $P < 0,01$), при этом максимальная интенсивность наблюдается в июне на всех участках, кроме S2 (февраль), с временным шкала варьируется от 1 месяца в S2 до 12 месяцев в S4. Остаточные хронологии EW сосны были сопоставлены с SPEI ($r = 0,31-0,38$; $P < 0,05$) с максимальными сигналами, возникающими раньше, чем у лиственницы (май) во всех, кроме S1 (июнь) с временная шкала от 8 месяцев в S3 до 15 месяцев в S1 (Таблица 3). У обоих видов самые сильные сигналы были найдено в более сухом и теплом месте S1. Хронологии лиственницы LWadj также показали значительную корреляцию с SPEI ($r = 0,33-0,54$; $P < 0,01$), с максимальными сигналами, возникающими с марта в S2 по июль в S3 (таблица 3). Самый высокий Интенсивность сигнала была обнаружена на самом сухом участке S1 в июне. Временные масштабы варьировались от 1 месяца в S1 до 11 месяцев. в S3. В сосне обыкновенной корреляции между SPEI и LWadj хронологии были ниже, но все еще значимы во всех местах за исключением S3 ($r = 0,33-0,38$; $P < 0,01$). Сроки сигнал был раньше в S1 (январь), чем в S2 (июль), с более короткие временные масштабы (1–2 месяца), чем на лиственничных участках.

3.4 Влияние климата на частоту появления пойнтеров

На каждом участке от семи до девяти лет соответствовали требованиям считаться указательными годами (т.е. 1 SD выше или ниже средние хронологии индекса RW), выявляющие различия между участками и видами (см. Приложение, рис. 7). Хотя некоторые годы указателей были разделены между сайтами, мы также найдены уникальные указатели лет (как узкие, так и широкие кольца) на каждом из участков, подчеркивая местные различия в Условия окружающей среды. Влияние осадков, вызывающих образование узких и широких колец (Приложение Рис. 8) показал общую закономерность между участками и видами (за исключением лиственницы S2), с более широкими кольцами, встречающимися в годы с большим количеством осадков в конце весны и в начале лета (май–июнь), тогда как узкие кольца наблюдались в годы с меньшим количеством весенних осадков. события, связанные с осадками, которые произошли позже в период роста сезон (июль–август), по-видимому, не повлиял на формирование более широких колец, как показано на примере сосны на участках S2 и S3.

Рис. 3 Описательная диаграмма основных результатов обобщенной аддитивной смешанной модели, показывающая компоненты модели и ее влияние на ширину годичного кольца (RW) и ширину поздней древесины (LW) у *Pinus sylvestris* и *Larix cajanderi*



4 Обсуждение

Температура и радиальный рост *L. cajanderi* и *P. sylvestris* увеличились с 1966 по 2015 год вдоль изучаемого градиента в Центральной Якутии (северо-восточная Сибирь). Весенне-летние температуры были критическими для радиального роста деревьев, хотя на радиальный рост также влияла доступность воды, поскольку EW и LWadj коррелировали с осадками. Кроме того, возникновение широких колец температурный порог (Rossi et al. 2008, 2013), который в зоне сплошной

было связано с более ранним выпадением осадков в годы пойнтера.

Рост деревьев сильно лимитируется низкими температурами на территории Якутии (Tchekakova et al. 2006) из-за переохлаждения корневой системы в зимний период (Sugimoto et al. 2003; Николаев и др. 2009, 2011), которое может продолжаться до мая и июня. Для начала камбиальной активности необходим минимальный температурный порог (Rossi et al. 2008, 2013), который в зоне сплошной

Рис. 4 Корреляции (коэффициент Пирсона) между хронологиями ранней древесины (EW) и поздней древесины с поправкой (LWadj) *Larix cajanderi* с общим количеством осадков и минимальной температурой за период 1966–2015 гг. Корреляции рассчитывались с августа предыдущего года (заглавные буквы) по сентябрь текущего года роста (строчные буквы).

Пунктирные линии обозначают $P < 0,05$, а пунктирные линии обозначают $P < 0,01$. Цвета полос указывают на четыре участка, на которых были взяты образцы

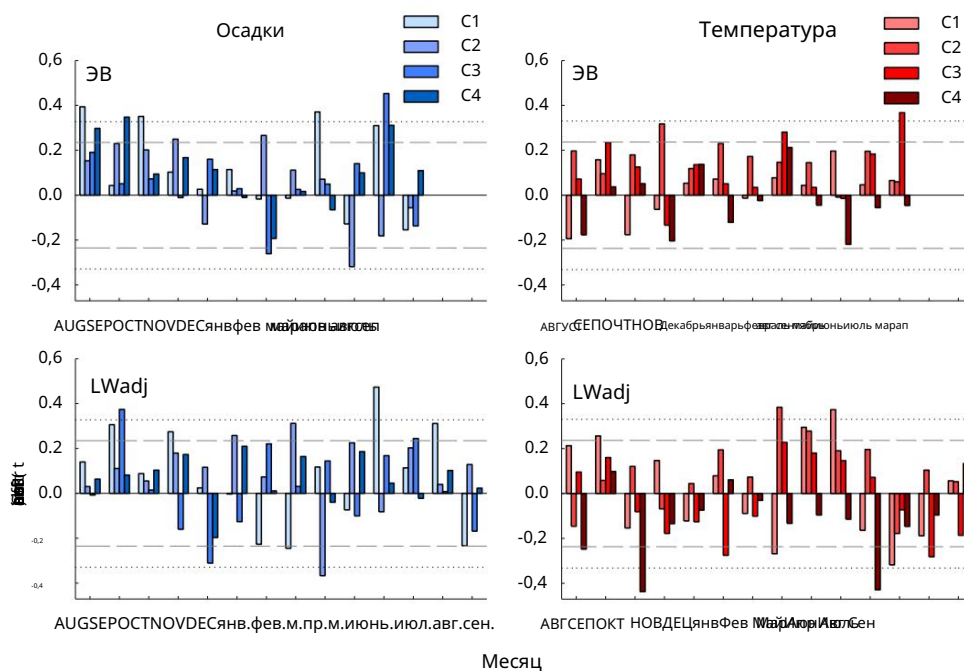
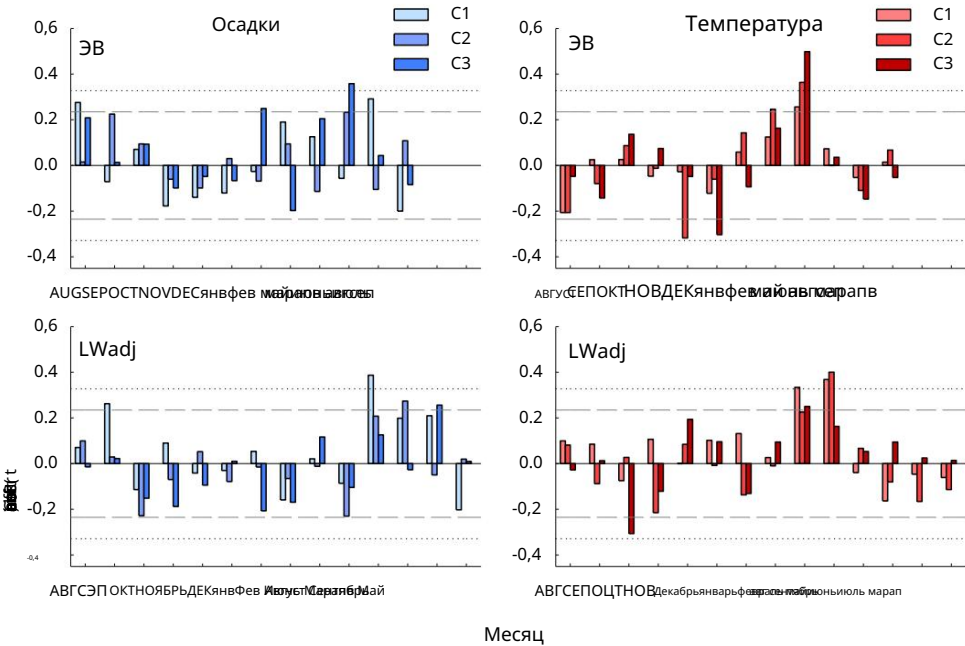


Рис. 5 Корреляции (коэффициент Пирсона) между хронологиями ранней древесины (EW) и поздней древесины с поправкой (LWadj) Pinus sylvestris с общим количеством осадков и минимальной температурой за период 1966–2015 гг. Корреляции рассчитывались с августа предыдущего года (заглавные буквы) по сентябрь текущего года роста (строчные буквы).

Пунктирные линии обозначают $P < 0,05$, а пунктирные линии обозначают $P < 0,01$. Цвета полос указывают на четыре участка, на которых были взяты образцы



таяние вечной мерзлоты (Ваганов и др. 1999; Брюханова и др. 2013). Этот эффект был замечен у сосен, которые показали больший рост ранней древесины в теплых условиях марта-апреля и больший рост поздней древесины, когда было тепло в апреле-мае. Таким образом, наблюдаемое потепление в последние десятилетия могло способствовать более раннему таянию вечной мерзлоты, вызывая более раннее начало роста и

удлинение общего вегетационного периода (Николаев и др., 2011), что приводит к более высоким темпам роста и поддерживает более высокий рост, демонстрируемый GAMM с течением времени, после устранения эффекта возраста. Температура не была единственным фактором, определяющим рост деревьев на территории Якутии. Осадки показали высокую корреляцию с ростом: сосны отреагировали на позднюю весну

Таблица 3 Коэффициенты корреляции между остаточными хронологиями и месячным стандартизированным индексом осадков и испарения (SPEI) в различных временных масштабах за период 1966–2015 гг. Корреляции рассчитывались с сентября предыдущего года по август текущего года. Значения указывают максимальную и минимальную корреляцию, указывая месяц с самым высоким сигналом (предыдущий год заглавными буквами) и временной лаг в месяцах (м)

	Сайт	РВ			ЭВ			ЛВадж		
		г	месяц	лаг	г	месяц	лаг	г	месяц	лаг
Дубовая	C1	0,20	ДЕКАБРЬ	4	0,25	март	2	0,32	март	1
		0,47	июнь	15	0,53	июнь	11	0,54	июнь	1
	C2	0,23	Может	2	0,27	сентябрь	5	0,35	апрель	1
		0,53	Янв	18	0,48	февр.	1	0,40	март	10
	C3	0,27	февр.	1	0,25	февр.	1	0,27	Янв	2
		0,42	июнь	1	0,39	июнь	2	0,35	Июль	11
	C4	0,21	авг.	1	0,25	сентябрь	2	0,23	ДЕКАБРЬ	2
		0,51	июнь	11	0,48	июнь	12	0,33	Может	10
Сосна	C1	0,25	ДЕКАБРЬ	6	0,29	Июль	1	0,20	Может	4
		0,39	июнь	18	0,38	июнь	15	0,35	Янв	2
	C2	0,12	апрель	1	0,12	ОКТ	4	0,33	Может	8
		0,32	июнь	12	0,30	Может	11	0,33	Июль	1
	C3	0,21	авг.	2	0,25	сентябрь	3	0,29	март	6
		0,30	ОКТ	1	0,33	Может	8	0,18	ОКТ	1

Коэффициенты, выделенные жирным шрифтом, значимы при $P < 0,001$, подчеркнутые коэффициенты значимы при $P < 0,01$, а курсивные коэффициенты значимы при $P < 0,05$.

количество осадков, с более поздним временем сигналов в более прохладных местах. Лиственница также показала сильную корреляцию с осадками, но без четкой закономерности в климатическом сигнале. Это отсутствие общего сигнала может отражать влияние локальных факторов, таких как топография на доступность воды, и может объяснить отсутствие региональной синхронности для этого вида. Однако использование SPEI выявило общее влияние доступности весенней воды на ширину кольца. Этот результат был подкреплен анализом года указателя. Широкие кольца наблюдались в годы с более ранними событиями осадков (май–июнь) на шести из семи участков. Сезонный слой таяния является критическим фактором для доступности воды (Lopez et al. 2007), и любое дополнительное поступление воды от осадков в начале вегетационного периода может усилить рост деревьев. Кроме того, жидкая вода от осадков может также вызывать более глубокий активный слой почвы в результате теплопередачи и, таким образом, увеличивать количество питательных веществ, доступных для роста деревьев. Этот результат согласуется с предыдущим экспериментальным исследованием, которое показало, что орошение, проводимое в зоне вечной мерзлоты, увеличило скорость транспирации деревьев в начале обработки, но этот эффект снизился позже, когда осадки обеспечили потребность леса (Lopez et al. 2010). Таким образом, связь более ранних событий выпадения осадков с широкими кольцами может быть следствием положительного эффекта дополнительной доступности воды. Мы наблюдали ту же самую картину у обоих видов, что означает, что, хотя лиственницы лучше приспособлены к росту в зоне непрерывной вечной мерзлоты, их радиальный рост также может реагировать на более раннюю доступность почвенной воды. С другой стороны, узкие кольца наблюдались в годы с более поздними осадками (июль), когда продолжительность вегетационного периода сокращалась до того, как температура снова становилась ограничивающим фактором (Янг и др., 2017).

Устранение эффекта EW на LW усилило климатический сигнал в последней части кольца, усилив климатический сигнал поздней древесины (Arzac et al. 2018b). Температура оказала положительное влияние на LWadj в соответствии с высокими корреляциями, обнаруженными между максимальной плотностью поздней древесины и летней температурой в более высоких широтах (Briffa et al. 1998 год; Ваганов и др. 1999 год; Кирдянов и др. 2008). Интересно, что осадки также показали корреляцию с ростом: сосны отреагировали на поздние весенние дожди, с более поздним временем сигналов в более прохладных местах и месячной задержкой сигнала от EW до LWadj. Опять же, реакции лиственницы были сильными, но показали идиосинкразические результаты для каждого места. В целом, эти результаты указывают на то, что доступность воды летом также может ограничивать рост в конце вегетационного периода в этих прохладных условиях.

Продолжающееся изменение климата окажет значительное влияние на зону вечной мерзлоты в северных регионах (Гройсман и др. 2017). Потепление вызывает ускоренное таяние вечной мерзлоты (Гройсман и др. 2013; Романовский и др. 2017), влияя на водный и углеродный циклы (Гройсман и др. 2017), а также на растительность

распространение (Tchebakova et al. 2006). Наши результаты показали значительное увеличение роста у обоих видов, несмотря на предыдущие прогнозы роста на территории Якутии, предсказывающие, что увеличение *P. sylvestris* будет в ущерб распространению *L. sajaneri*, из-за увеличения глубины активного слоя почвы, что отрицательно скажется на росте более приспособленного к вечной мерзлоте *L. sajaneri* (Tchebakova et al. 2006). Будущие прогнозы должны учитывать доступность воды; хотя в теплые и сухие периоды вечная мерзлота может служить дополнительным источником воды для роста деревьев (Sugimoto et al. 2002; Saurer et al. 2016), если тенденции потепления сохранятся с течением времени, таяние вечной мерзлоты и увеличение эвапотранспирации могут ухудшить водный баланс в течение вегетационного периода, потенциально ограничивая радиальный рост (Groisman et al. 2013).

5 Выводы

Изучение факторов окружающей среды, контролирующих рост деревьев и формирование ранней и поздней древесины у хвойных пород, произрастающих на вечной мерзлоте в Центральной Якутии, выявило усиление роста по участкам у двух видов с различной жизненной стратегией (вечнозеленых и листопадных).

Температура была критическим фактором роста для обоих хвойных, но доступность почвенной воды также влияла на радиальный рост. Формирование широких колец было вызвано более ранними осадками у обоих, что подчеркивает важность доступности почвенной воды для начала вегетационного периода в северных широтах.

Благодарности Мы хотим поблагодарить А. В. Кирдянова и Е. А. Ваганова за многочисленные полезные обсуждения и предложения, а также редакторов и анонимных рецензентов за их комментарии и предложения, которые значительно улучшили рукопись. Мы благодарим Дэвида Брауна за издание на английском языке.

Информация о финансировании Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда (грант 14-14-00219П, сбор данных) и Министерства науки и высшего образования Российской Федерации BScience of Future[^] (проект 5.3508.2017/4.6, измерение данных). А. Арзак был поддержан Российским научным фондом (грант 18-74-10048, анализ данных и подготовка рукописи). М. Попкова была поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (грант 18-34-00530).

Доступность данных Наборы данных, созданные и/или проанализированные в ходе текущего исследования, доступны в репозитории Harvard Dataverse (Arzac et al. 2019) по адресу <https://doi.org/10.7910/DVN/BWIFOX>.

Соблюдение этических норм

Конфликт интересов Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Приложения

Таблица 4 Среднее годовичное кольцо,

ширина ранней древесины и поздней древесины

для измеренного *Larix cajanderi* идеревья *Pinus sylvestris* и

резюме дендрохронологического

статистика для остаточных хронологий

для каждого сайта и параметра.

Показанная статистика соответствует

общий период 1966–2015 гг. в

какие климатические анализы были

выполненный

	Параметры	Сайт	Среднее значение \pm СД (мм)	МСХ	рбт	EPS	AC1
Лиственница Каяндера	РВ	C1	0,57 \pm 0,20	0,19	0,401	0,915	0,009
		C2	0,73 \pm 0,19	0,19	0,333	0,889	0,004
		C3	0,79 \pm 0,27	0,17	0,431	0,914	0,144
		C4	1,11 \pm 0,53	0,21	0,325	0,891	0,099
	ЭВ	C1	0,31 \pm 0,13	0,19	0,374	0,905	0,027
		C2	0,45 \pm 0,09	0,18	0,280	0,862	0,017
		C3	0,41 \pm 0,16	0,19	0,432	0,914	0,385
		C4	0,74 \pm 0,38	0,22	0,314	0,886	0,117
	ДВ	C1	0,26 \pm 0,09	0,24	0,396	0,913	0,272
		C2	0,27 \pm 0,11	0,27	0,315	0,880	0,099
		C3	0,32 \pm 0,17	0,19	0,324	0,871	0,009
		C4	0,36 \pm 0,17	0,24	0,281	0,869	0,069
Сосна обыкновенная	РВ	C1	0,56 \pm 0,22	0,16	0,405	0,935	0,147
		C2	1,29 \pm 0,74	0,13	0,385	0,904	0,046
		C3	0,97 \pm 0,50	0,09	0,179	0,739	0,472
		C4	0,97 \pm 0,50	0,09	0,179	0,739	0,472
	ЭВ	C1	0,43 \pm 0,18	0,17	0,359	0,922	0,172
		C2	0,96 \pm 0,54	0,17	0,348	0,889	0,034
		C3	0,76 \pm 0,39	0,17	0,170	0,727	0,076
		C4	0,76 \pm 0,39	0,17	0,170	0,727	0,076
	ДВ	C1	0,12 \pm 0,05	0,16	0,260	0,881	0,084
		C2	0,33 \pm 0,23	0,17	0,286	0,857	0,049
		C3	0,20 \pm 0,11	0,16	0,204	0,769	0,028
		C4	0,20 \pm 0,11	0,16	0,204	0,769	0,028

msx, средняя чувствительность; rbt, средняя корреляция между растениями; EPS, выраженный популяционный сигнал; AC1, первый порядок автокорреляция

Таблица 5. Межсайтовые корреляции

(Пирсона r) между *Larix**cajanderi* и сосна обыкновенная

Хронологии РВ.

		C2	C3	C4
Лиственница Каяндера	C1	0.10	0.20	0,04
	C2		0	0,11
	C3			0,07
Сосна обыкновенная	C1	0.4	0,34	-
	C2		0,48	-
	C3			-

Коэффициенты, выделенные жирным шрифтом, значимы при $P < 0,001$, а коэффициенты, выделенные курсивом, значимы при $P < 0,05$.

Таблица 6 Межвидовые корреляции (коэффициент Пирсона r) между *Larix**cajanderi* и *Pinus sylvestris* RW хронологии по видам

		Лиственница Каяндера сайты			
		C1	C2	C3	C4
Pinus sylvestris сайты	C1	0,56	0,08	0,01	0,04
	C2	<u>0,25</u>	0,11	0,03	0,13
	C3	0,17	0,00	0,05	0,03

Коэффициенты, выделенные жирным шрифтом, значимы при $P < 0,001$, коэффициенты

Подчеркнутые коэффициенты значимы при $P < 0,01$, а курсивные коэффициентызначимы при $P < 0,05$.

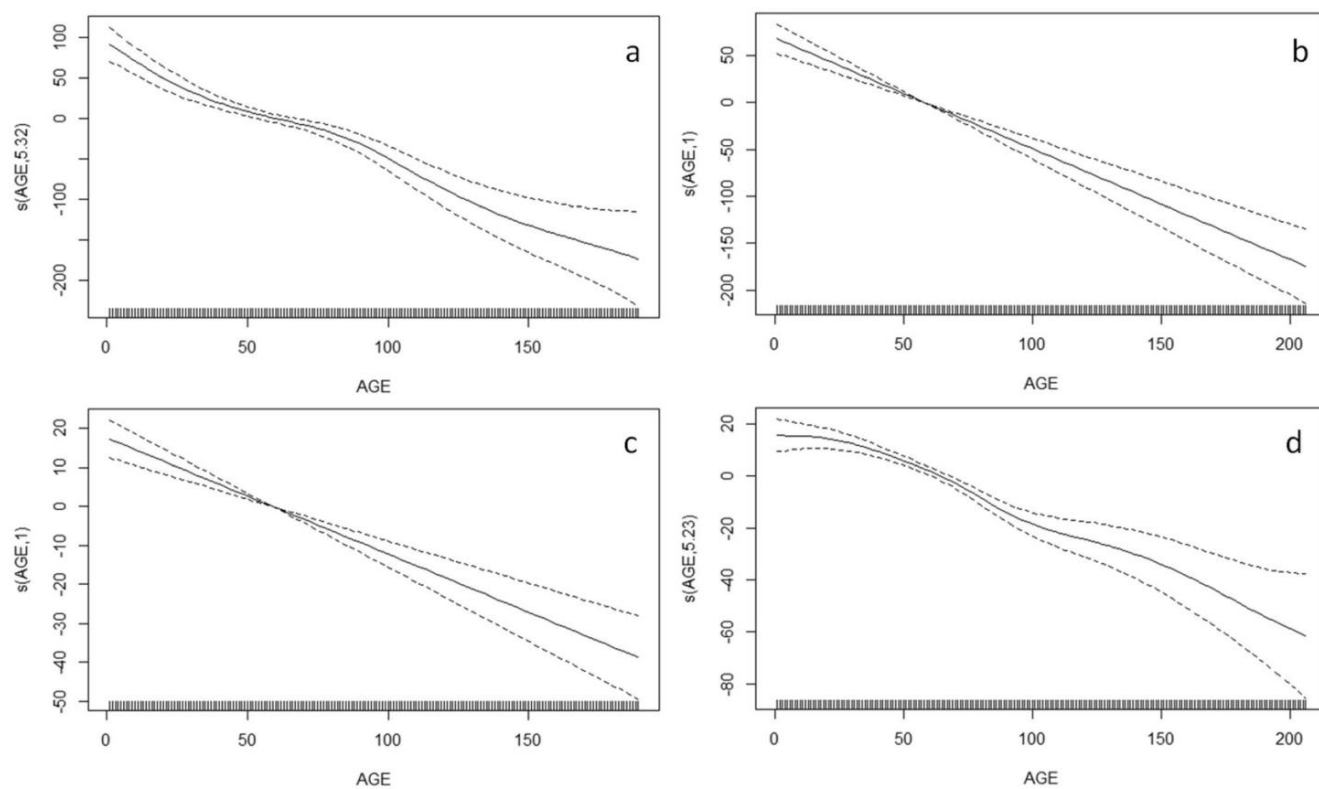
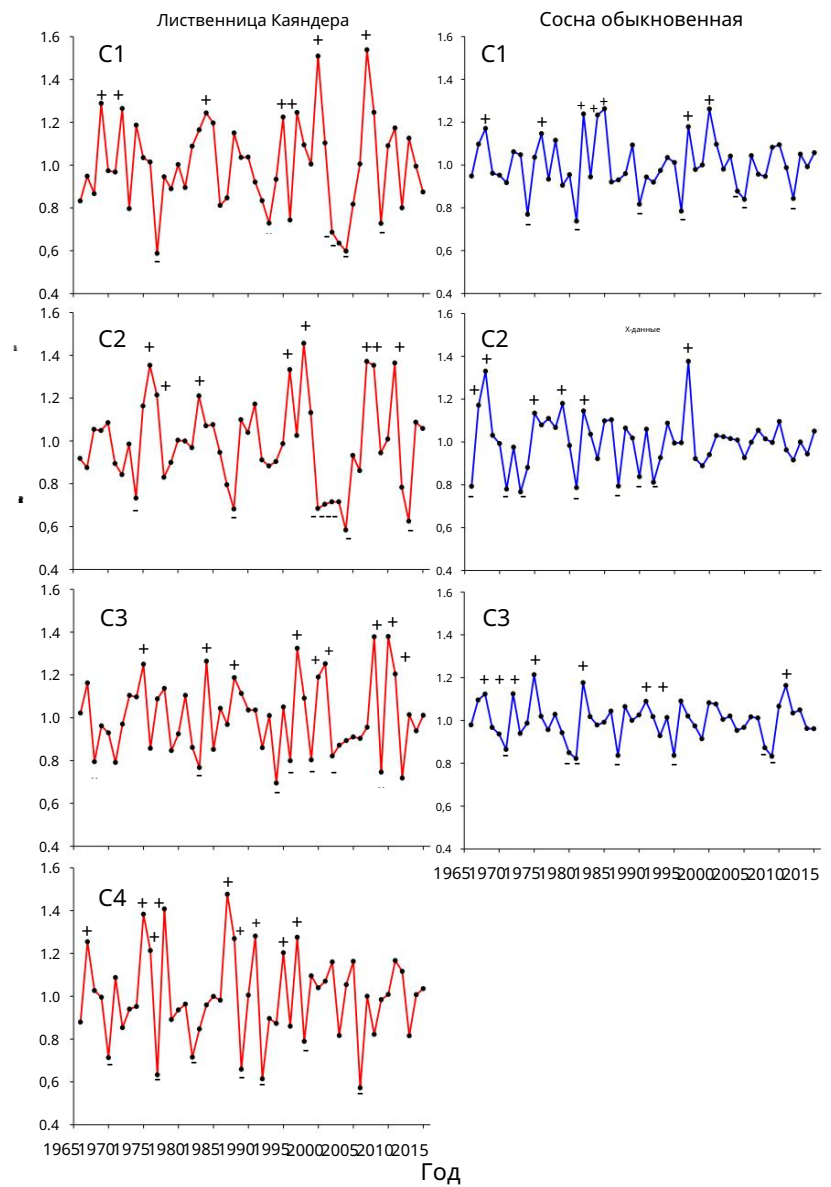


Рис. 6 Влияние возраста дерева, смоделированное с помощью GAMM, на ширину годичных колец дерева (а и b, сосна и лиственница соответственно) и ширину поздней древесины (с и d, сосна и лиственница соответственно).

Рис. 7 Годы указателя в хронологиях ширины кольца (RW) (узкие и широкие кольца). Красные линии показывают *Larix* хронологии каджандери RW и синие линии *Pinus sylvestris* RW хронологии. Указательные годы были рассчитаны как 1 SD выше (широкий кольца) и ниже (узкие кольца) средний



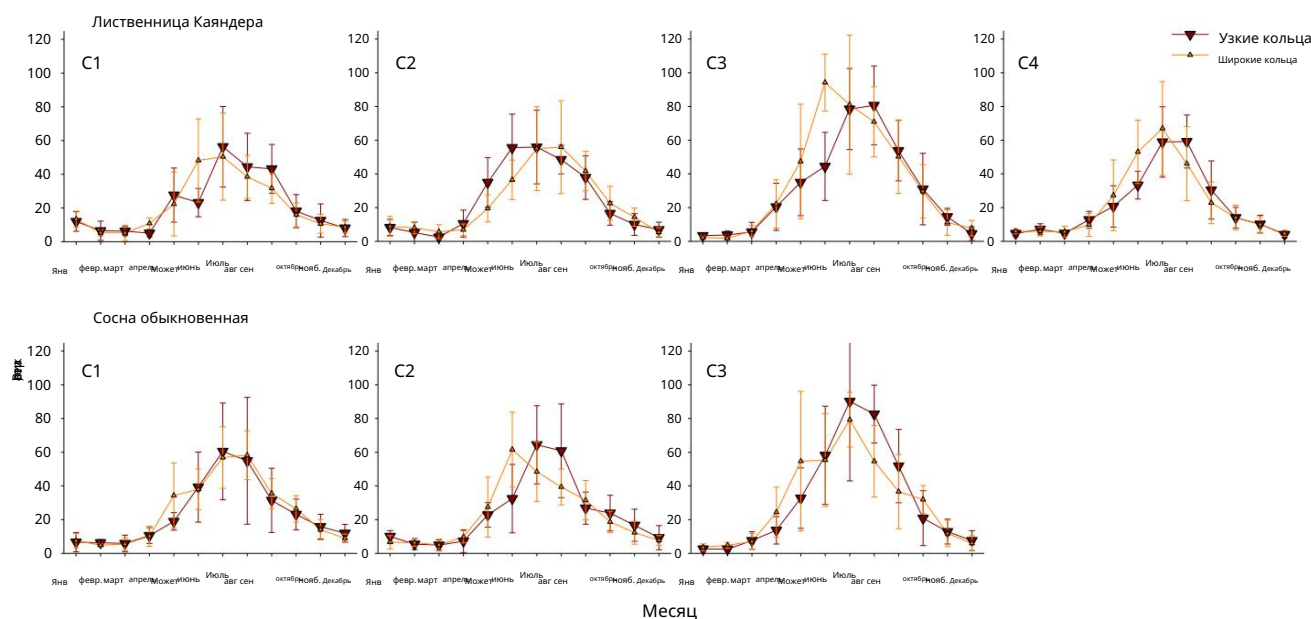


Рис. 8 Влияние осадков на формирование пойтерных лет. Линии с направленными вверх треугольниками и направленными вниз треугольниками обозначают широкие и узкие кольца соответственно.

Ссылки

- Абаимов А (2010) Географическое распространение и генетика видов лиственницы сибирской. В: Осава А., Зырянова О., Мацура Ю. и др. (ред.) Экосистемы вечной мерзлоты. Сибирский лиственничный лес. Springer, Дордрехт, стр. 41–55
- Антонова ГФ, Стасова ВВ (1993) Влияние факторов внешней среды на формирование древесины в стволах сосны обыкновенной. *Деревья* 7:214–219. <https://doi.org/10.1007/BF00202076> Антонова
- ГФ, Стасова ВВ (1997) Влияние факторов внешней среды на формирование древесины у стволов лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ldb.). *Деревья* 11:462–468. <https://doi.org/10.1007/s004680050108>
- Арзак А., Бабушкина Е.А., Фонт П., Слободчикова В., Сви́дерская И.В., Ваганов Е.А. (2018a) Свидетельства более широкой поздней древесины у *Pinus sylvestris* из лесостепи юга Сибири. *Дендрохронология* 49:1–8. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2018.02.007>
- Arzac A, Rozas V, Rozenberg P, Olano JM (2018b) Доступность воды контролирует рост и плотность ксилемы *Pinus pinaster*: многопрокси-подход вдоль ее экологического диапазона. *Agric For Meteorol* 250–251:171–180. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.12.257> Арзак А, Полкова М, Анарбекова А,
- Олано Дж. М., Гутьеррес Е, Николаев А, Шишов В (2019) Увеличение скорости роста радиальной и поздней древесины *Larix sibirica* Mayr. и *Pinus sylvestris* L. в сплошной криолитозоне Центральной Якутии (Россия). В1. Гарвардская вселенная данных. [Набор данных]. <https://doi.org/10.7910/DVN/BWIFOX> Babst
- F, Wright WE, Szejner P, Wells L, Belmecheri S, Monson RK (2016) Параметры интенсивности синего цвета, полученные из колец сосны желтой, характеризуют внутригодовые колебания плотности и выявляют сезонно различающиеся ограничения по воде. *Trees* 30:1403–1415. <https://doi.org/10.1007/s00468-016-1377-6> Бабушкина
- Е.А., Белокопытова Л.В., Костякова Т.В., Кокова В.И. (2018) Особенности ранней и поздней древесины *Pinus sylvestris* в ползасушливых природных зонах Южной Сибири. *Russ J Ecol* 49:209–217. <https://doi.org/10.1134/S1067413618030013>
- Бальцер Дж., Венесс Т., Часмер Л.Е., Снидерхан А.Е., Куинтон В.Л. (2014) Леса на тающей вечной мерзлоте: фрагментация, краевые эффекты и чистая
- Потеря лесов. *Glob Chang Biol* 20:824–834. <https://doi.org/10.1111/gcb.12349>
- Бьёрклунд Дж., Сефтиген К., Швайнгрубер Ф., Фонт П., фон Аркс Г., Брюханова М.В., Кюни Х.Э., Каррер М., Кастаньери Д., Франк Д.К. (2017) Размер клеток и размеры стенок обуславливают выраженную изменчивость плотности ранней и поздней древесины у хвойных деревьев Северного полушария. *Новая Фитол.* 216:728–740. <https://doi.org/10.1111/nph.14639> Босиков
- Н.П. (1998) Изменчивость увлажненности и динамика термокарстовых процессов. Труды Седьмой международной конференции по мерзлотоведению. С. 71–74.
- Briffa KR, Schweingruber FH, Jones pD, Osborn TJ, Shiyats SG, Vaganov EA (1998) Снижение чувствительности недавнего роста деревьев к температуре в высоких северных широтах. *Nature* 391:678–682. <https://doi.org/10.1038/35596>
- Briffa KR, Shishov VV, Melvin TM, Vaganov EA, Grudd H, Hantemirov RM, Eronen M, Naurzbaev MM (2008) Тенденции в недавней температуре и радиальном росте деревьев за 2000 лет по всей северо-западной Евразии. *Philos Trans R Soc Lond Ser B Biol Sci* 363:2271–2284. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2199>
- Брюханова М.В., Кирдянов А.В., Прокушкин А.С., Силкин П.П. (2013) Особенности ксилогенеза у лиственницы даурской *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr., произрастающей на вечномёрзлых почвах Средней Сибири. *Расс Дж. Экол* 44: 361–366. <https://doi.org/10.1134/S1067413613050044> Карпино О.А., Берг
- А.А., Квинтон В.Л., Адамс Дж.П. (2018) Изменение климата и потеря бореальных лесов, вызванная таянием вечной мерзлоты на северо-западе Канады. *Environ Res Lett* 3:084018. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aad74e>
- Кук Э.Р., Холмс Р. (1996) Руководство по компьютерной программе ARSTAN. В: Гриссино-Майер HD, Холмс Р.Л., Фриттс Х.К. (ред.) Руководство пользователя библиотеки программ международного банка данных о кольцах деревьев версии 2.0. Лаборатория исследований годичных колец, Университет Аризоны, Тусон, стр. 75–87
- Кук Э.Р., Питерс К. (1981) Сглаживающий сплайн: новый подход к стандартизации ряда ширины годичных колец внутри леса для дендроклиматических исследований. *Tree-Ring Bull* 41:45–53
- Domes J, Gartner BL (2002) Как транспортировка и хранение воды различаются в ранней и поздней древесине хвойных? *J Exp Bot* 53:2369–2379. <https://doi.org/10.1093/jxb/erf100>

- Дучков А (2006) Характеристики вечной мерзлоты в Сибири. В: Ломбарди С., Алтунина Л., Бобиен С. (ред.) Достижения в области геологического хранения углекислого газа. Springer, стр. 81–91
- Falkowski P, Scholes R, Boyle E, Canadell J, Candfield D, Elser J, Gruber N, Hibbard K, Hogberg P, Linder S, Mackenzie FP, Moore III, Pedersen T, Rosenthal Y, Seitzinger Y, Smetacek V, Steffen W (2010) Глобальный цикл углерода: проверка наших знаний о Земле как системе. *Science* 290:291–296. <https://doi.org/10.1126/science.290.5490.291>
- Федоров А, Константинов П (2003) Наблюдения за динамикой поверхности при термокарстовой
- инициации, участок Юкэчи, Центральная Якутия. В: Филлипс М, Спрингман С, Аренсон Л (ред.) Труды Восьмой международной конференции по вечной мерзлоте, стр. 239–243
- Фонти П., Фон Аркс Г., Гарсия-Гонсалес И., Эйльманн Б., Сасс-Классен У., Гертнер Х., Эшштейн Д. (2010) Изучение глобальных изменений посредством исследования пластических реакций анатомии ксилемы в годичных кольцах деревьев. *Новая Фитол.* 185:42–45. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03030.x>
- Gartner BL (1995) Паттерны вариации ксилемы в дереве и их гидравлические и механические последствия. В: Gartner BL (ред.) Стебли растений: физиологическая и функциональная морфология. Academic Press, Нью-Йорк, стр. 125–149 Горохов АН, Федоров АН (2018) Современные тенденции
- изменения климата в Якутии. *Geogr Nat Resour* 39:153–161. <https://doi.org/10.1134/S1875372818020087>
- Гриссино-Майер HD (2001) Оценка точности кросс-датирования: руководство и учебник для компьютерной программы COFECHA. *Tree-Ring Res* 57:205–221
- Гройсман П., Бляхарчук Т.А., Чернокульский А.В., Аржанов М.М., Маркезин Л.Б., Богданова Е., Борзенкова И.И., Булыгина О.Н., Карпенко А.А., Карпенко Л.В., Найт Р.В., Хон В.К., Коровин Г.Н., Мещерская А.В., Мохов И.И., Парфенова Е.И., Разуваев В.Н., Сперанская Н.А., Чебакова Н.М., Выгодская НН (2013)
- Изменения климата в Сибири. В: Гройсман П., Гутман Г. (ред.) Региональные изменения окружающей среды в Сибири и их глобальные последствия. Springer Environmental Science and Engineering.
- Спрингер, Дордрехт, стр. 57–109
- Гройсман П, Шугарт Х, Хиклайтер Д, Хенебри Г, Чебакова Н, Максютос С, Монье Е, Гутман Г, Гулев С, Ци Дж, Прищепов А, Кукавская Е, Порфирьев Б, Шикломанов А, Лобода Т., Шикломанов Н., Нгием С., Берген К., Альбрехтова Дж., Чен Дж., Шахгеданова М., Швиденко А., Сперанская Н., Соя А., де Берс К., Булыгина О., Маккарти Дж., Чжуан К., Золина О. (2017) Инициатива будущего Северной Евразии (NEFI): перед лицом вызовов и путей развития глобальные изменения в XXI веке. *Прог Планета Земля Sc* 4: 41. <https://doi.org/10.1186/s40645-017-0154-5>
- Gyllenstrand N, Skarpham D, Källman T, Lagercrantz U (2007) Гомолог локуса цветения Т норвежской ели участвует в контроле ритма
- роста хвойных. *Plant Physiol* 144:248–257. <https://doi.org/10.1104/pp.107.095802> Хак Ю.Г., Сперри Дж.Дж.С., Покман WTW, Дэвис С.Д., Маккалло Х.А. (2001)
- Тенденции плотности и структуры древесины связаны с предотвращением имплозии ксилемы за счет отрицательного давления. *Oecologia* 126:457–461. <https://doi.org/10.1007/s004420100628>
- Хельбиг М., Паппас К., Зоннентаг О. (2016) Таяние вечной мерзлоты и лесные пожары: одинаково важные факторы изменений бореального древесного покрова на таежных равнинах Канады. *Geophys Res Lett* 43:1598–1606. <https://doi.org/10.1002/2015GL067193>
- Хеллманн Л, Агафонов Л, Шарпантье Юнгквист Ф, Чуракова (Сидорова) О, Дютхорн Е, Эспер Дж, Хюльсманн Л, Кирдянов А.В., Моисеев П, Мыглан В.С., Николаев А.Н., Рейниг Ф, Швайнгрубер Ф.Х., Соломина О, Тегель В., Бюнтген У (2016) Разнообразные тенденции роста и реагирование на климат в странах Евразии бореальный лес. *Энвирон Рес Летт* 11:074021. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/11/7/074021> МГЭИК (2014) Изменение климата 2014: сводный отчет. Вклад рабочих групп I, II и III в Пятый оценочный доклад
- Мехправительственная группа экспертов по изменению климата. МГЭИК, Женева, Швейцария
- Йоргенсон МТ, Остеркамп ТЕ (2005) Реакция бореальных экосистем на различные режимы деградации вечной мерзлоты. *Can J For Res* 35:2100–2111. <https://doi.org/10.1139/x05-153>
- Кирдянов А.В., Трейде К.С., Николаец А., Хелле Г., Шлезер Г.Х. (2008) Климатические сигналы в ширине годичных колец, плотности и $\delta^{13}C$ лиственниц в Восточной Сибири (Россия). *Chem Geol* 252:31–41. <https://doi.org/10.1016/j.chemgeo.2008.01.023>
- Lopez MLC, Saito H, Kobayashi Y, Shiota T, Iwahana G, Maximov TC, Fukuda M (2007) Межгодовая вариация скорости оттаивания почвы под воздействием окружающей среды и ее влияние на транспирацию у *Larix cajanderi*, Центральная Якутия, Восточная Сибирь. 251–260. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2007.02.039>
- Lopez MLC, Gerasimov E, Machimura T, Takakai F, Iwahana G, Fedorov AN, Fukuda M (2008) Сравнение обмена углерода и водяного пара в лесах и лугах в районах вечной мерзлоты, Центральная Якутия, Россия. *J Hydrol* 148:1968–1977. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2008.09.013>
- Лопес МЛС, Шиота Т., Ивахана Г., Койде Т., Максимов Т.С., Фукуда М., Сайто Х (2010) Влияние увеличения количества осадков на динамику воды в лиственничном лесу (*Larix cajanderi*) в регионах вечной мерзлоты, Россия: ирригационный эксперимент. *J For Res* 15: 365–373. <https://doi.org/10.1007/s10310-010-0196-7>
- Meko DM, Baisan CH (2001) Пилотное исследование ширины поздней древесины хвойных как индикатора изменчивости летних осадков в североамериканском муссонном регионе. *Int J Climatol* 21:697–708. <https://doi.org/10.1002/joc.646>
- Мельников В., Дроздов Д. (2006) Распространение вечной мерзлоты в России. В: Lombardi S, Altunina L, Beaubien S (ред.) Достижения в области геологического хранения углекислого газа. Springer, стр. 69–80 Николаев
- А.Н. (2003) Влияние температуры почвы на радиальный прирост стволов лиственницы и сосны в Центральной Якутии. Труды Восьмой международной конференции по вечной мерзлоте. стр. 811–814
- Николаев АН, Федоров ПП, Десяткин АР (2009) Влияние климата и гидротермического режима почвы на радиальный рост *Larix cajanderi* и *Pinus sylvestris* в Центральной Якутии, Россия. *Scand J For Res* 24:217–226. <https://doi.org/10.1080/02827580902971181>
- Николаев АН, Федоров ПП, Десяткин А.Р. (2011) Влияние гидротермических условий многолетнемерзлых почв на радиальный прирост лиственницы и сосны в Центральной Якутии. Современные проблемы экологии и флоры 4:140–149. <https://doi.org/10.1134/S1995425511020044> Олано
- Х.М., Эухенио М., Гарсиа-Сервигон А.И., Фолч М., Розас В. (2012) Количественная анатомия трахеид выявляет сложный экологический контроль структуры древесины в континентальном средиземноморском климате. *Int J Plant Sci* 173:137–149. <https://doi.org/10.1086/663165> Олано JM, Linares
- JC, Garcí a-Cervigón AI, Arzac A, Delgado A, Rozas V (2014) Увеличение эффективности водопользования, вызванное засухой, снижает вторичный рост деревьев и толщину стенки трахеид у средиземноморских хвойных. *Oecologia* 176:273–283. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-2989-4> Попкова МИ, Ваганов ЕА, Шишов ВВ, Бабушкина ЕА, Росси С, Фонти
- МВ, Фонти П (2018) Смоделированные трахеидограммы раскрывают влияние засухи на структуру годичных колец сосны обыкновенной в лесостепи Сибири. *Front Plant Sci* 9:1144. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01144>
- R Core Team (2016) R: язык и среда для статистических вычислений. Фонд R для статистических вычислений, Вена URL. <https://www.R-project.org/> Романовский В.Е., Смит С.Л., Шикломанов
- Н.И., Стрелецкий Д.А., Исаксен К., Холодов А.Л., Кристиансен Х.Х., Дроздов Д.С., Малкова Г.В., Марченко С.С. (2017) Земная вечная мерзлота. *Bull Am Meteorol Soc* 98: 147–149
- Росси С., Делориерс А., Гричар Дж., Сео Дж. В., Ратгебер К., Андофилло Т., Морин Х., Леваник Т., Овен П., Ялканен Р. (2008) Критические температуры для ксилогенеза у хвойных деревьев холодного климата. *Glob Ecol*

- Biogeogr. 17:696–707. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00417.x>
- Rossi S, Anfodillo T, Cufar K, Cuny HE, Fonti P, Frank D, Gričar J, King GM, Krause G, Morin H, Oberhuber W, Prislan P, Rathgeber C (2013) Метаанализ фенологии и роста камбия: линейные и нелинейные закономерности у хвойных деревьев северного полушария. *Ann Bot* 112:1911–1920. <https://doi.org/10.1093/aob/mct243> Заурер М, Кирдянов А.В., Прокушкин А.С., Ринне К.Т., Зигвольф Р.Т. (2016) Влияние обратной климато-изотопной зависимости в почвенной воде на изотопно-кислородный состав лиственницы Гмелина в Сибири. *Новая фитол.* 209:955–9645. <https://doi.org/10.1111/nph.13759> Шлезингер
- WN, Ясечко (2014) Транспирация в глобальном круговороте воды. *Agric For Meteorol* 189–190:115–117. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2014.01.011> Ши Дж., Лю И., Ваганов
- Е.А., Цзиньбао Л., Цай Ц. (2008) Статистический и основанный на процессах анализ моделирования реакции роста деревьев на климат в полусухих районах северной части центрального Китая: исследование *Pinus tabulaeformis*. *J Geophys Res Biogeosci* 113:G01026. <https://doi.org/10.1029/2007JG000547>
- Sperry JS, Hacke UE, Pittermann J (2006) Размер и функция трахеид хвойных и сосудов покрытосеменных растений. *Am J Bot* 93:1490–1500. <https://doi.org/10.3732/ajb.93.10.1490> Стахл Д.В., Кливленд
- М.К., Гриссино-Майер Х.Д., Гриссин Р.Д., ФК Ф, Террелл М.Д., Бернетт DJ, Мекко Д., Вильянуэва Диас Дж. (2009) Реконструкции осадков в прохладный и теплый сезоны над западной частью Нью-Мексико. *J Clim* 22:3729–3750. <https://doi.org/10.1175/2008JCLI2752.1> Сугимото А., Янагисава Н., Найто Д., Фудзита Н., Максимов Т.С. (2002) Значение вечной мерзлоты как источника воды для растений в восточносибирской тайге. *Ecol Res* 17:493–503. <https://doi.org/10.1046/j.1440-1703.2002.00506.x>
- Сугимото А, Найто Д, Янагисава Н, Итиянаги К, Курита Н, Кубота Дж, Котакэ Т, Охата Т, Максимов Т.С., Федоров А.Н. (2003) Характеристики почвенной влаги в вечной мерзлоте, наблюдаемые в восточносибирской тайге с использованием стабильных изотопов воды. *Гидрол Процесс* 17: 1073–1092. <https://doi.org/10.1002/hyp.1180>
- Чебакова Н., Рехфельдт Г., Парфенова Е. (2006) Влияние изменения климата на распространение *Larix* spp. и *Pinus sylvestris* и их климатотипы в Сибири. *Mitig Adapt Strateg Glob Chang* 11: 861–882. <https://doi.org/10.1007/s11027-005-9019-0> Тычков И., Свидерская И.В., Бабушкина Е.А., Попкова МИ., Ваганов Е.А., Шишов В.В. (2019) Как параметризация процессной модели может помочь нам понять реальный рост деревьев. *Деревья* 33:345–357. <https://doi.org/10.1007/s00468-018-1780-2> Tyree MT, Zimmermann MH, Martin H (2002) Структура ксилемы и подъем сока. Springer, Берлин. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-04931-0>
- Ваганов Е.А. (1990) Метод трахеидограммы в анализе годовичных колец деревьев и его применение. В: Кук Э., Кайрюкстис Л. (ред.) Методы дендрохронологии. Springer, Нидерланды, стр. 63–76
- Ваганов Е.А., Хьюз М.К., Кирдянов А.В., Швайнгрубер Ф.Х., Силкин П.П. (1999) Влияние сроков выпадения и таяния снега на рост деревьев в субарктической Евразии. *Природа* 400:149–151. <https://doi.org/10.1038/22087>
- Ваганов Е.А., Хьюз М.К., Шашкин А.В. (2006) Динамика роста годовичных колец хвойных деревьев в образах прошлых и будущих условий. Springer-Verlag, Берлин. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
- Висенте-Серрано С.М., Бегерия С., Лопес-Морено Дж.И. (2010) Мультишкалярный индекс засухи, чувствительный к глобальному потеплению: стандартизированный индекс эвапотранспирации осадков — SPEI. *Дж Клим* 23: 1696–1718. <https://doi.org/10.1175/2009JCLI2909.1> Ян Б, Хе М, Шишов ВВ, Тычков И, Ваганов ЕА, Росси С (2017) Новый взгляд на фенологию весенней растительности и глобальное изменение климата на основе данных годовичных колец Тибетского нагорья. *PNAS* 114:6966–6971. <https://doi.org/10.1073/pnas.1616608114> Зуур А.Ф., Иено Э.Н., Уокер Н.Дж., Савельев А.А., Смит Г.М. (2009) Модели смешанных эффектов и расширения в экологии с Р. Спрингером, Нью-Йорк
- Цвайфель Р., Циммерманн Л., Цойгин Ф., Ньюбери Д.М. (2006) Внутригодовой радиальный рост и водные отношения деревьев: последствия для механизма роста. *J Exp Bot* 57:1145–1459. <https://doi.org/10.1093/jxb/erj125>
- Примечание издателя: Springer Nature сохраняет нейтралитет в отношении юрисдикционных претензий в опубликованных картах и институциональной принадлежности.