

Реакция *Pinus sylvestris* L. на недавние климатические события во французском Средиземноморье

Али Табит, Мишель Веннетье, Клод Гадбен-Анри,
 Николь Денель, Морис Ру, Ив Каральо,
 Бруно Вила

Получено: 12 сентября 2008 г. / Исправлено: 15 января 2009 г. / Принято: 13 марта 2009 г. / Опубликовано онлайн: 9 апреля 2009 г.
 Springer-Verlag 2009

Аннотация Исключительные климатические события с 2003 по 2005 год (палящая жара и засуха) повлияли на всю растительность французского средиземноморского региона и, в частности, на сосну обыкновенную (*Pinus sylvestris* L.), один из важнейших видов лесных деревьев в этой области. Чтобы понять ее реакцию на эти экстремальные условия, мы исследовали ее радиальный рост, рост длины ветвей, архитектурное развитие и воспроизводство в период 1995–2005 годов и связали эти переменные с климатическими параметрами. Мы использовали четыре участка, расположенных на юго-востоке Франции и представляющих различные уровни качества участка и потенциальной продуктивности леса. Результаты показывают, что: (1) климатический эпизод 2003–2005 годов был крайне губительным для роста (ствола и ветвей), развития кроны и образования шишек, но способствовал образованию мужских цветков; (2) эти переменные зависят от климатических факторов как

текущий и предыдущие годы; (3) воздействие палящей жары 2003 года было сильным, но в основном проявилось с 2004 года; оно было частью 6-летнего неблагоприятного цикла, начавшегося в 2000 году, который характеризовался высокими минимальными и максимальными температурами и очень сухими веснами; (4) несмотря на значительное влияние качества участка, реакция сосны обыкновенной на экстремальные климатические условия была однородной во французском Средиземноморье; и (5) стресс, вызванный плохими условиями участка, в целом привел к тем же последствиям для роста, архитектуры и воспроизводства деревьев, что и в неблагоприятных климатических условиях.

Ключевые слова *Pinus sylvestris* L. Палящий зной
 Засуха Рост Воспроизводство

Введение

Средиземноморский климат характеризуется сильным летним дефицитом воды, связанным с высокими температурами в сочетании с малым количеством осадков (Le Houérou 2005). Однако во французском средиземноморском регионе летняя палящая жара 2003 года (Rebetez et al. 2006) считается исключительной за последние пять столетий, как и в большинстве стран Европы (Luterbacher et al. 2004). Ежемесячные максимальные и минимальные температуры мая, июня и августа превысили нормальные значения (1961–2002) на 4–6°C, июля на 2°C, при очень небольшом количестве осадков в течение 4 месяцев. Засуха продолжилась в 2004 и 2005 годах, при этом дефицит осадков достигал соответственно 50 и 40% за первые 6 месяцев (Venetier et al. 2009).

Из-за быстрого потепления климата и прогнозируемого на 21 век уменьшения количества осадков весной и летом в Средиземноморском бассейне (Hesselbjerg-Christiansen and Hewitson 2007) и связанного с этим увеличения изменчивости климата (Schar et al. 2004), такие экстремальные события и последовательности

Сообщил Р. Матиссек.

А. Табит
 ИМЭП, Университет Поля Сезанна, дом 441, авеню Эскадрилья
 Нормандия Неман, 13397 Марсель Седекс 20, Франция

А. Табет М. Веннетье CEMAGREF,
 3275 Route de Cezanne CS 40061, 13182 Экс-ан-Прованс,
 Франция

К. Гадбен-Анри Н. Денель М. Ру, Университет
 Поля Сезанна, boîte 441 Avenue Escadrille Normandie, Неман,
 13397 Марсель Седекс 20, Франция

Ю. Каральо
 СИРАД, UMR AMAP, 34000 Монпелье, Франция

Б. Вила (&)
 Университет Прованса, корпус 4, 3, площадь Виктора Гюго,
 13331 Марсель Седекс 03, Франция
 электронная почта: bruno.vila@univ-provence.fr

Засушливые годы станут более частыми в ближайшие десятилетия (Beniston and Diaz 2004). Эти периоды низкой доступности воды и высоких температур, которые ограничивают физиологические процессы, будут иметь большое значение, ограничивая фотосинтетическую активность и рост деревьев. Поскольку большинство средиземноморских почв подвергаются эрозии (Butzer 2005), их водоудерживающая способность часто низкая, что может продлить периоды ограничения воды и усилить воздействие засух. Выживание деревьев может оказаться под угрозой в случае экстремального истощения почвенной воды (Landmann et al. 2003; Breda et al. 2006). Таким образом, наблюдение и измерение последствий климатического эпизода 2003–2005 гг. для средиземноморских лесов полезно для внесения вклада в дебаты относительно их будущего.

В глубине французского Средиземноморья сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), которая с конца XIX века была заброшена из-за запустения сельскохозяйственных угодий, является наиболее распространенным хвойным деревом. Но в этом регионе, на самом пределе ареала ее распространения (Price et al. 1998), летний дефицит воды и высокие температуры являются основными факторами, ограничивающими ее географическое распространение. Эти ограничения превысили жизненно важные пороговые значения в 2003 году, что привело к ухудшению ее состояния здоровья: потере значительной доли хвои, увяданию веток и частичному отмиранию кроны. С 2005 года обширное отмирание целых насаждений на площади в несколько тысяч гектаров было сообщалось во французских южных Альпах (Pauly and Belrose 2005), что подтверждает наблюдения Rebetez и Dobbertin (2004) в швейцарских Альпах. Но влияние таких климатических событий может также зависеть от условий на месте. Высокая доступность воды в почве может частично компенсировать ухудшение климата. Вот почему необходимо учитывать качество участка в таких исследованиях.

В связи с изменением климата сосна обыкновенная может оказаться под угрозой в районе Средиземноморья. Поэтому крайне важно оценить ее реакцию на недавние экстремальные климатические явления.

Известно, что индексы годовичных колец являются хорошими индикаторами здоровья дерева в долгосрочной перспективе (Fritts and Swetnam 1989; Dobbertin 2005). В предыдущем исследовании сосны обыкновенной, расположенной на горе Сент-Бом, Вила и др. (2008) продемонстрировали сильные долгосрочные тенденции в отношении радиального роста за период 1900–2000 гг. Чтобы лучше понять характер роста и потенциальную реакцию этого вида на изменение климата, необходимо было дополнить предыдущее исследование несколькими новыми, дополнительными параметрами и проанализировать влияние недавних экстремальных климатических событий.

Целью данного исследования было оценить влияние аномальной жары 2003 года и последующих повторных засух (2004–2005 гг.) на сосну обыкновенную во французском средиземноморском регионе в зависимости от различных условий на месте. Мы проанализировали не только архитектурное развитие ветвей и рост в длину, размер и количество иголок, а также воспроизводство (цветение, плодоношение) как показатели здоровья дерева и состояния стресса в краткосрочной перспективе, но и радиальный рост, чтобы связать результаты с предыдущим исследованием, связав все эти переменные с климатическими факторами.

Материалы и методы

Учебные сайты

Район исследования включает два участка в Провансе (юго-восток Франции). Они характеризуются средиземноморским климатом, смягченным высотой, в среднем с одним-двумя сухими месяцами летом, но до пяти сухих месяцев каждые 5–10 лет. Были отобраны четыре участка сосны обыкновенной.

Три из них расположены на высоте 850 м на северном склоне массива Сент-Бом (Буш-дю-Рон) недалеко от Средиземного моря, а последний — на высоте 1360 м во внутренних районах около деревни Куршон (таблица 1). В массиве Сент-Бом и районе Куршон годовое количество осадков составляет соответственно 826 мм и 936 мм, а средняя годовая температура — 10,3 и 9,7 °C (данные за 1961–2005 гг.). Три участка Сент-Бом расположены на известняковом субстрате. Они были выбраны в качестве репрезентативных для трех уровней качества участка в соответствии с индексом участка, разработанным для французского Средиземноморья Веннетье и др. (2008), который, как оказалось, тесно связан с продуктивностью лесов и доступностью воды для растений. Этот индекс вычисляется на основе шести переменных, описывающих почву (глубина, % крупных обломков и камней, водоудерживающая способность мелкозема, топография (в локальном и ландшафтном масштабе) и геология (выходы материнской породы). Согласно этому топоэдафическому индексу участка (SI), значения которого охватывают интервал от -80 до 780 (Ripert and Vennetier 2002), мы отобрали участки, характеризующиеся (таблица 1) резко контрастирующим качеством участка (участок с классом А, SI = 24; участок с классом В, SI = -11; и участок с классом С, SI = -40). Почва в Куршоне, классифицированная как В (SI = 10), происходит из твердой глинистой известняковой коренной породы, покрытой коллювием.

Измерения

Для изучения радиального роста были собраны три керна с каждого дерева из 15 доминирующих деревьев на каждом участке на высоте 1,3 м. После шлифования и перекрестного датирования ширина кольца была точно измерена с помощью устройства Эклунда (1/1000 мм), предоставляющего элементарные серии кернов. Три элементарных серии каждого дерева были усреднены для получения индивидуальных хронологий. Они были стандартизированы (программное обеспечение PPPhalos, <http://www.imep-cnrs.com/>, окно в 15 лет), чтобы сохранить только межгодовые изменения (Guiot и Goeury 1996).

Стандартизированная средняя хронология была рассчитана по сайту из 15 деревьев. Для каждого года был отмечен индекс радиального роста R_w .

Для изучения всех переменных кроны (архитектура, рост, хвоя, воспроизводство) с каждого дерева в период с апреля по июнь 2006 г. было собрано по шесть веток возрастом не менее 11 лет с пяти деревьев на участке. Эти ветки были выбраны в соответствии с их положением в кроне (две наверху, две в

Таблица 1 Описание участков

Сайт	3А	3Б	3С	КОУ1
Диаметр (см)	39,94 ± 9,44	36,17 ± 5,09	30,64 ± 7,12	21,99 ± 4,21
Высота (м)	14,585 ± 1,88	10,8 ± 2,08	9,75 ± 1,79	10,73 ± 0,84
Плотность (дерево/га)	210	190	220	250
Возраст (среднее значение ± стандартная ошибка)	114 ± 14	104 ± 10	83 ± 29	43 ± 5
Длинный (W)	43200 4200.97	43200 4000.13	43200 2200.15	43550 1700.62
Широта (с.ш.)	5490 7600.65	5490 8000.14	5500 2100.84	6290 5500.70
Высота (м)	860	875	850	1,360
Склон (°)	10	20	10	18
Аспект (Гр)	400	400	400	400
Глубина почвы (см)	[100	50	15	75
Поверхностный слой почвы	Коллювий	Альтерит	Лапиаз	Коллювий
Текстура	Глинистый ил	Илистый глинистый	Ил	Илистый глинистый
Крупные фрагменты (%)	40	75	95	70
Топография	Вогнутый	Самолет	Выпуклый	Самолет
Запас почвенной влаги (мм/см)	1.95	1.8	1.5	1.95
Индекс сайта	24	-11	-40	10

средний, два у основания) и ориентация (солнечная или затененная). Измерения проводились по четырем осям. ветвь: главная ось (A1), одна вторичная ось мутовка ветвей от основания годичного побега 1995 г. (A2) и две третичные оси (A3) от завитков ветвей на база годового прироста 2000 года, соответственно, на главная и второстепенная ось. Мы измеряли для каждого года с 1995 по 2005 год и каждая ось (рис. 1): общая длина годичного побега [прирост длины ветви (Blg)], длина зоны начальных стерильных чешуек у основания стрелять [Длина шкалы (Sl)], длина зоны, несущей мужские цветки (Мц), количество ежегодных вторичных осей с конусами (Nbc) и без конусов (Nbx), а также общее количество шишек на годичных побегах, главных и второстепенных оси (Nc). Из этих переменных мы вычислили общую количество годовых вторичных осей ($N_{by} = N_{bc} + N_{bx}$), давая скорость ветвления главной оси для данного года, и процент вторичных осей с конусами ($\%bc = N_{bc}/N_{by}$). На участках 3А и 3С общее число игл (Nn), включая живые иглы и шрамы опавшая хвоя, подсчитывалась за последние 6 лет (2000–2005) на всех измеренных побегах. На всех участках хвоя Длина (NI) измерялась на каждом из однолетних побегов где иголки остались, взяв наугад десять иголок в ежегодный прирост, если он доступен, или все существующие или оставшиеся иглы.

Статистический анализ

Анализ главных компонент (PCA) был впервые проведен для обеспечения общей оценки роли времени. (год измерения) и корреляции между

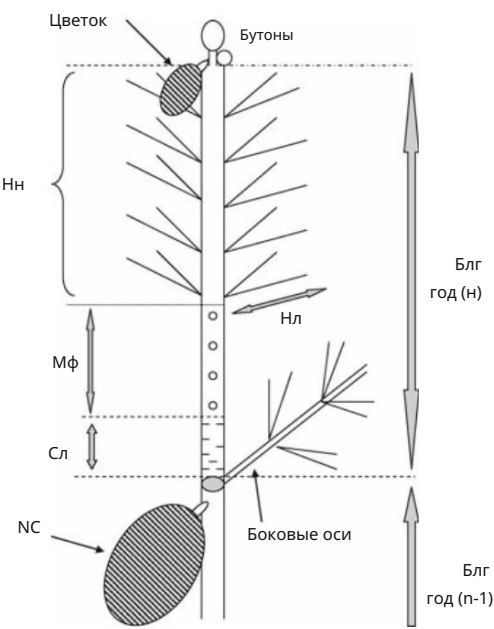
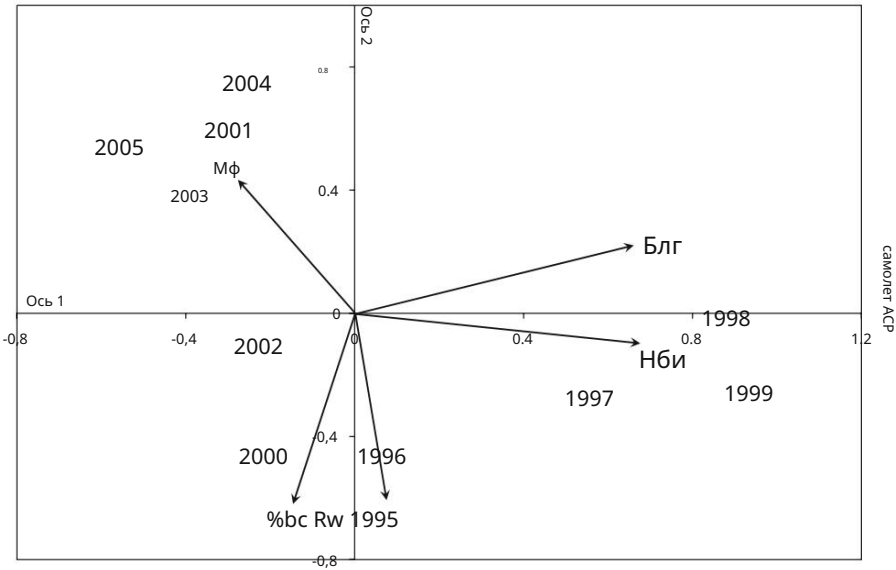


Рис. 1 Переменные, измеренные на ветвях сосны обыкновенной: (1) Blg total длина годичного побега; (2) Sl длина базальных стерильных чешуек; (3) Nc число шишек, (4) Mf длина области с мужскими цветками; (5) Nn годовое количество хвои; (6) NI длина хвои. Количество вторичные оси в мутовке ветвей у основания годичного побега с конусами (Nbc) и без конусов (Nbx). Обратите внимание, что последний изученный параметр, ширина кольца (Rw), измерялся на высоте 1,3 м, на боле

измеряемые переменные. Он был вычислен для всех деревьев для которые восемь переменных (Blg, Sl, Mf, Nbc, Nby, Nc, Rw, %bc) были доступны за период 1995–2005 гг.

Затем, разница между годами и между участками для все измеренные переменные были проверены с двухфакторной дисперсией

Рис. 2 Основная плоскость PCA (оси 1 и 2), период 1995–2005 гг., для каждого дерева и всех участков с использованием пяти избыточных переменных (Rw, Blg, Nby, Mf и %bc). Первые две оси объясняют, соответственно, 31 и 22% общей инерции.



анализ и тест Тьюки с доверительным интервалом 95%. Наконец, связь между этими переменными и климатом была исследована с помощью регрессии методом частичных наименьших квадратов (PLS). Регрессия PLS была выбрана, поскольку она позволяет обрабатывать много переменных с относительно небольшим количеством наблюдений (Cramer et al. 1988) и справляется с коррелированными переменными (Wold 1995). Количество компонентов было выбрано с помощью теста перестановки (Good 1994) с порогом 5% для объясненной дисперсии. Переменные были проверены с помощью 1000-шагового теста перекрестной проверки (Amato and Vinzi 2003): переменные принимались только тогда, когда доверительный интервал (P\5%) для их частичного коэффициента корреляции не включал 0. Развитие органов дерева в течение одного года (n) зависит от климатических условий текущего года и от климатических условий предыдущего года (n - 1): климатическими параметрами, проверенными для регрессии, были количество осадков (P), максимальная температура (Tmax) и минимальная температура (Tmin) с января года (n - 1) по июнь года (n) за период 1994–2005 гг., согласно фенологии этого вида на юго-востоке Франции (Orshan 1989). Синтетический индекс засухи ($S = P - 2T_{max}$) также использовался, когда переменные дождя и температуры не были значимыми по отдельности. Статистический анализ был выполнен с помощью программного обеспечения R (R_Development_Core_Team 2004).

Результаты

Распознавание лет по параметрам развития деревьев

В конечном итоге для PCA мы использовали группу из пяти не избыточных переменных, описывающих радиальный рост, развитие кроны, мужское цветение и плодоношение. Nbc, NC и SI, избыточные,

соответственно, с Nby, %bc и Blg, были исключены после первого теста со всеми переменными.

Первая ось PCA (рис. 2), сильно коррелирующая с Nby и Blg, четко соответствовала развитию кроны (рост ветвей, скорость ветвления). Ось 2 противопоставляла мужское цветение (Mf) обильному плодоношению (%bc), связанному с широкими кольцами (Rw). Мужское цветение в целом противопоставлялось всем переменным, связанным с хорошим ростом (крона и кольца).

В плоскости PCA годы были представлены как бари-центр соответствующих наблюдений (одно наблюдение = одно измерение всех параметров на одном дереве для данного года).

Появились три группы лет:

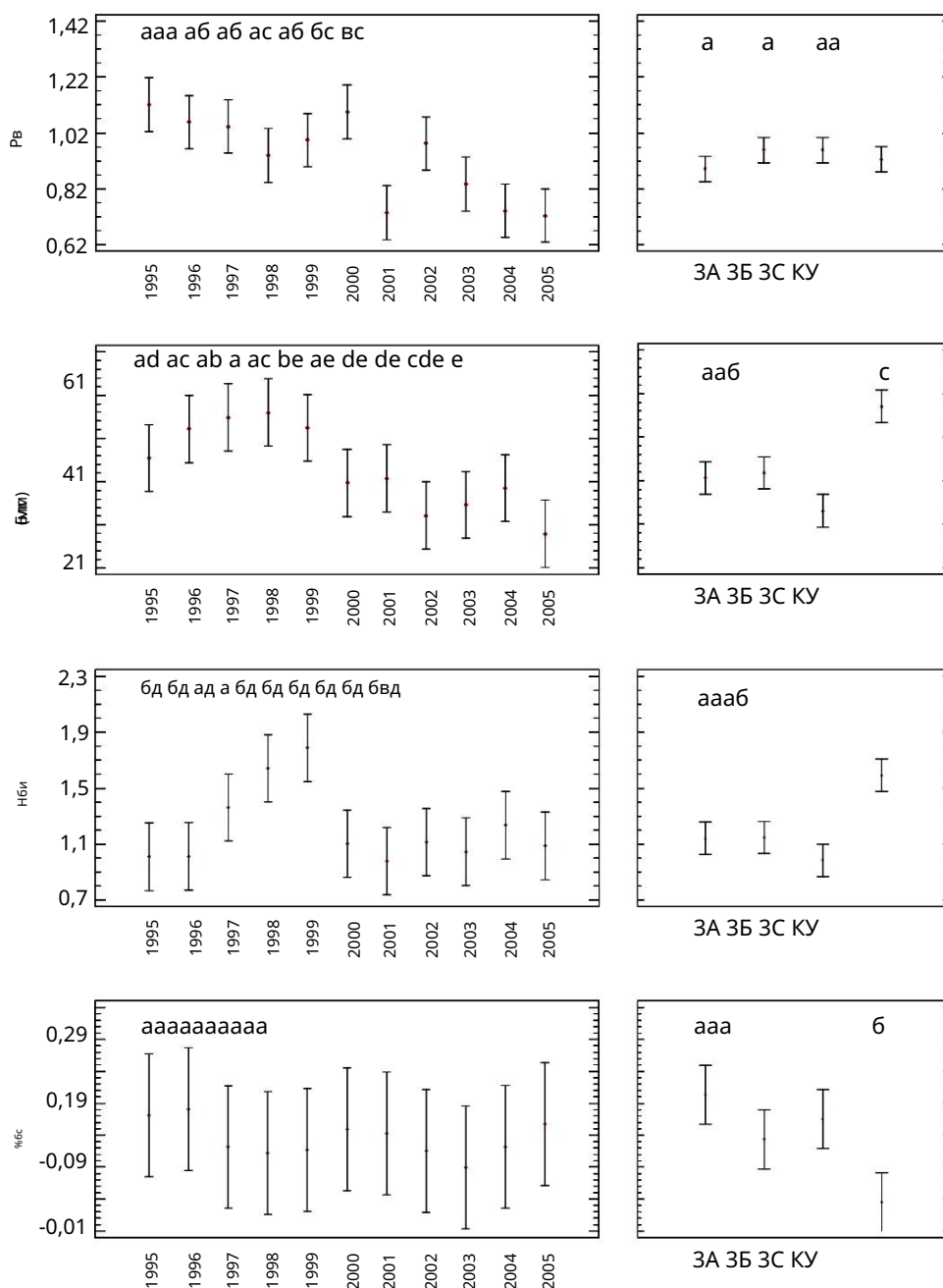
- 1995–1996–2000 гг. характеризовались хорошим плодоношением, связанным с широкими кольцами, но со слабым развитием кроны и небольшим количеством или отсутствием мужских цветков.
- 1997–1998–1999 гг. характеризовались хорошим развитием кроны, промежуточным радиальным ростом и плодоношением, отсутствием мужских цветков.
- 2001–2003–2004–2005 гг. характеризовались интенсивным мужским цветением, отсутствием плодоношения и очень медленным ростом (колец и кроны).

2002 год был промежуточным по большинству параметров, развитие кроны довольно слабое.

Различия между участками и между годами

Дисперсионный анализ и тест Тьюки (рис. 3) показали широкие и часто значимые различия между участками для большинства переменных, обусловленные либо участком Куршона (Blg, Nc, Nby), либо различиями между участками в Сент-Боме (Blg, Mf, Nn, NI). В массиве Сент-Боме участок ЗС отличался от двух других для Blg и

Рис. 3 Два фактора ANOVA для всех измеренных переменных, среднее значение и доверительный интервал (95%) по годам и графикам



Мф, тогда как для NI переход был прогрессивным. Качество сайта в целом было дискриминирующим фактором.

При тестировании ANOVA годы различались в основном по R_w , Blg и Nby . Даже если плодоношение (Nc) казалось более сильным с 1995 по 1999 год и снизилось до очень низкого в последние годы, и мужские цветки (Mf) не были обнаружены до 2000 года, различия не были значительными для этих двух параметров.

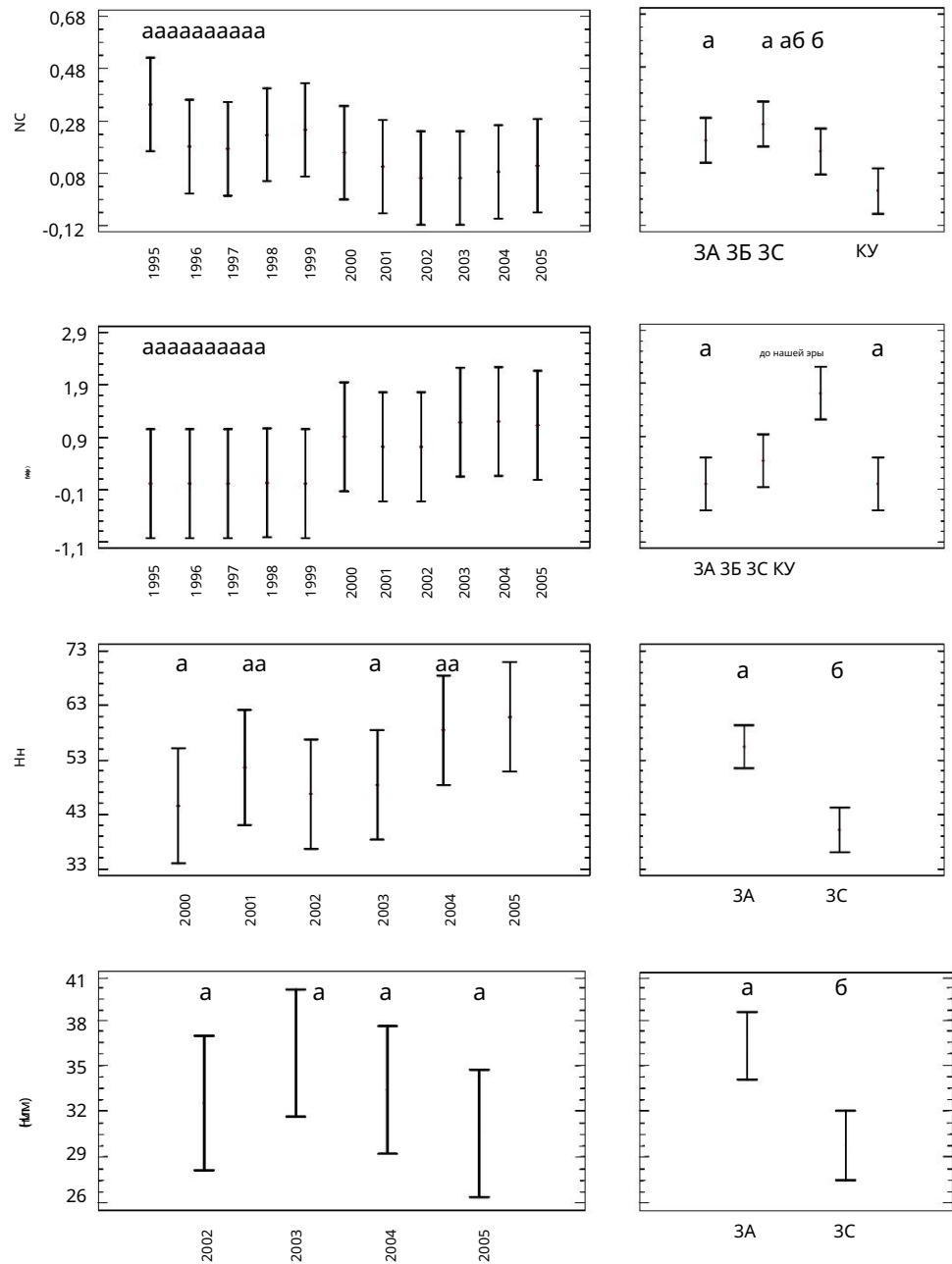
Вероятно, это связано, с одной стороны, с несколькими выбросами в данных, увеличивающими дисперсию, а с другой — с большим количеством нулевых значений. Тенденции, наблюдаемые для этих переменных на рис. 3 подтверждают и наглядно объясняют группы лет, дифференцированные с помощью PCA.

Связь между параметрами деревьев и климатом

В регрессии PLS малое количество наблюдений (16) и высокая годовая изменчивость климата сделали группировку месячных климатических параметров необходимой для получения значимых переменных. Мы сгруппировали месяцы, имеющие одинаковый знак для их индивидуальных коэффициентов корреляции.

Рисунок 4 показывает связи между переменными деревьев и климатическими параметрами. В целом, климатические условия года ($n - 1$), осадки, а также температура, по-видимому, играют важную роль в росте, развитии кроны и воспроизводстве сосны обыкновенной.

Рис. 3 продолжение



Обсуждение

Влияние климата и времени на развитие деревьев и воспроизводство

В главной плоскости PCA развитие короны (Blg и Nbu), по-видимому, не зависит от радиального роста (Rw). Эта независимость также очевидна в относительном весе объясняющие переменные, выделенные PLS: радиальные рост более чувствителен к климатическим параметрам текущий год (n), в то время как развитие кроны зависит больше от климата предыдущего года (n - 1). Мужское цветение

противодействует плодоношению и в целом хорошему росту дерева. Эти оппозиции объясняют распределение лет в трех группах в плоскости PCA.

Потенциал плодоношения (%bc) и разветвленность (Nbu) предполагается, что это предопределено в конечных почках, сформированных в предыдущего года (n - 1), и, следовательно, связаны с климатом месяцев, предшествующих и сопровождающих формирование почек. Фактически, каждый конус занимает место одной вторичной оси. в мутковке ветви на главной оси. Вот почему хорошо В плодоносящие годы наблюдалась низкая или средняя скорость ветвления. Поэтому плодоношение и ветвление независимы в Плоскость PCA и частично объясняется разным климатом

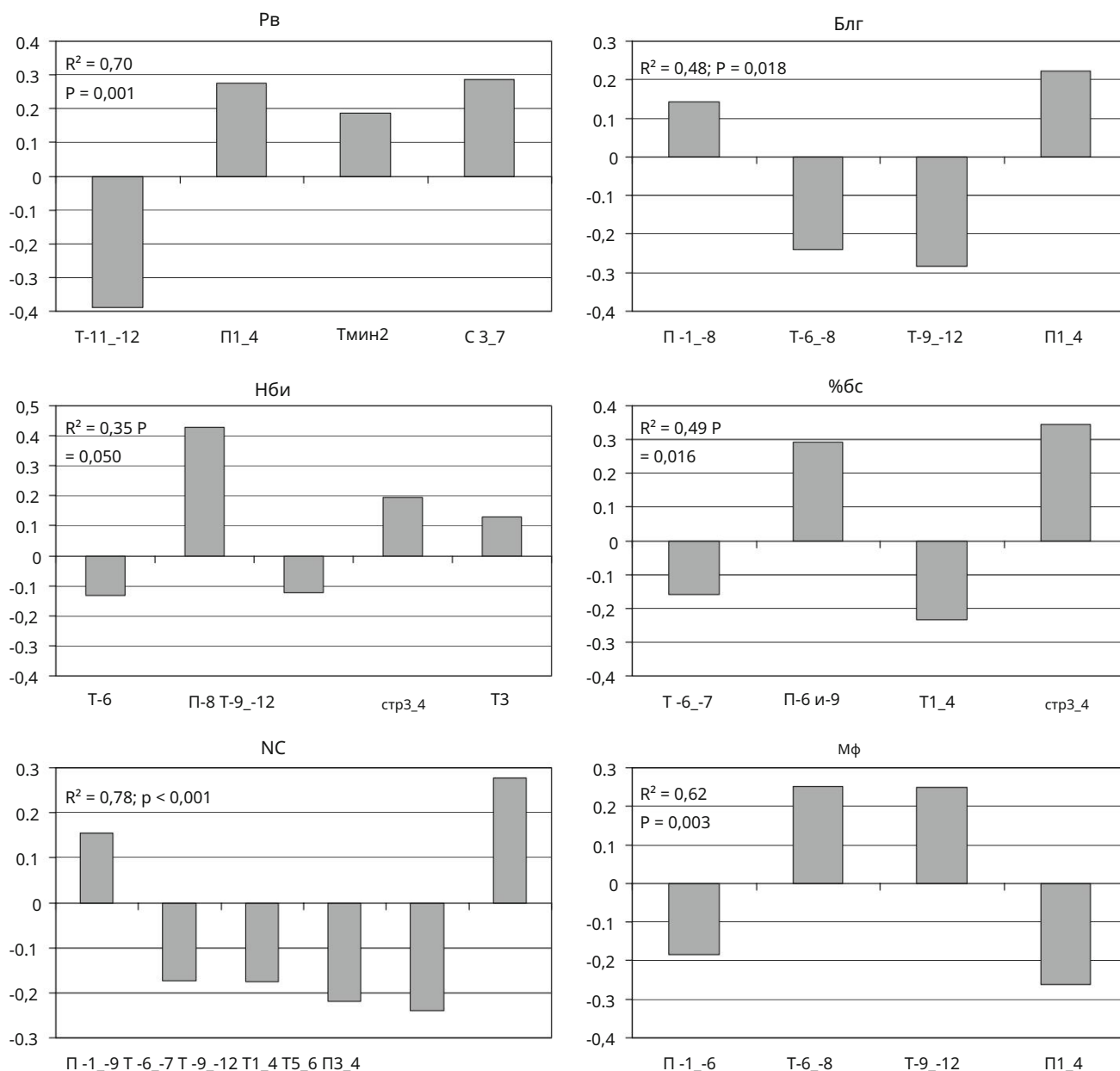


Рис. 4 Значимые климатические параметры R^2 и значения P в регрессии PLS (один значимый компонент) для основных измеряемых переменных. P осадки, T среднемесячная максимальная температура, T_{min} среднемесячная минимальная температура, $S = (P - 2T)$. 4 и -4 означают, соответственно, апрель текущего года (n) и предыдущего

год ($n - 1$). $T-9_-12$ и $P1_4$ означают, соответственно, среднее (для температур) или сумму (для осадков) месячных климатических параметров между сентябрем и декабрем года ($n - 1$) и с января по апрель года (n). $P-6$ и -9 означают сумму осадков июня и сентября года ($n - 1$)

параметры в регрессии PLS. Климатические условия, определяющие потенциальные женские цветки в почках, могут частично отличаться от условий, индуцирующих только потенциальную вторичную ось. Потенциал плодоношения (%бс) в некоторой степени противоположен росту длины ветвей (Блг), хотя регрессия PLS показала, что они частично зависят от тех же климатических параметров. Когда развиваются шишки, они используют большое количество ресурсов оси. Конкуренция между фруктами и побегами, по-видимому, увеличивается с увеличением стресса, так как несколько

основные оси окончательно прервались на измеренных ветвях, когда в последние 5 лет у их основания развились шишки.

Индекс ширины кольца рухнул с 2003 по 2005 год, значительно ниже уровней 1995–2000 годов, что подтверждает реакцию сосны обыкновенной на палящую жару 2003 года в Австрии (Pichler and Oberhuber 2007). Ранее в нашей области исследования Тессье (1984, 1989) наблюдал сокращение ширины кольца для предыдущих сильных засух, эквивалентных засухам 2003 или 2001 годов, но деревья восстанавливались через 1 или 2 года. Подтверждение

эти результаты, после очень плохого года в 2001 году, 2002 год был благоприятным и позволил деревьям восстановиться. Влияние палящей жары 2003 года очевидно, но было меньше, чем в 2001 году. Маленькое кольцо 2003 года в основном обусловлено очень узкой поздней древесиной, радиальный рост дерева был внезапно остановлен постоянными экстремальными температурами и водным стрессом с конца мая, когда большая часть ранней древесины уже сформировалась. В конце лета 2003 года на большинстве деревьев осталась только хвоя текущего года. Повторная засуха в 2004 и 2005 годах привела к тому, что они не смогли восстановить свою листовую поверхность. Кумулятивное воздействие лет 2001–2005 объясняет непрерывное снижение R_w с 2003 года, а также ту же тенденцию и очень низкие значения B_{lg} и N_{bu} за последние 5 лет. В результате небольшого количества наблюдений (11 лет) иногда широкая сезонная группировка месячных климатических параметров в регрессии PLS варьируется от одной изучаемой переменной к другой, даже когда эти переменные сильно коррелируют. Месяцы мая были дождливыми дважды в середине периода в целом очень сухих весен и лет с 2000 по 2005 год. Эти два выброса, в противовес сезонному общему водному балансу (рис. 5), исключают использование этого параметра по отдельности или включение его в небольшую группу с предыдущими или последующими месяцами. В предыдущих исследованиях на тех же участках майские осадки и температура рассматривались как ключевые параметры радиального роста сосны обыкновенной (Vila et al. 2008).

Тем не менее, группы климатических параметров, выбранные с помощью регрессии PLS, можно считать репрезентативными для пяти экологически критических периодов:

1. Январь-июль, август или сентябрь года ($n - 1$): большое количество осадков, предшествующее или сопровождающее формирование почек, благоприятно для всех переменных, кроме M_f . Эта группа является наиболее изменчивой из-за высокой вариативности данных об осадках в мае (см. выше).
2. Июнь-август года ($n - 1$): высокие температуры непосредственно перед или во время формирования почек неблагоприятны для развития кроны (N_{bu} , B_{lg}) и плодоношения (N_c , $\%bc$).
3. Сентябрь-декабрь года ($n - 1$): высокие температуры в этот период неблагоприятны для всех переменных, кроме M_f .
4. Январь-апрель года (n): в этот период обильные осадки улучшают рост и плодоношение, тогда как высокие температуры неблагоприятны для развития кроны и плодоношения.
5. Апрель-июнь года (n): в этот последний критический период водный стресс (высокие температуры или малое количество осадков) ограничивает радиальный рост и количество выживших шишек.

Первые два периода определяют силу роста дерева и количество доступных резервов на момент формирования почек, когда все единицы роста и архитектура на следующий год уже предопределены (Debazac 1966; Junttila 1986; Philippe et al.

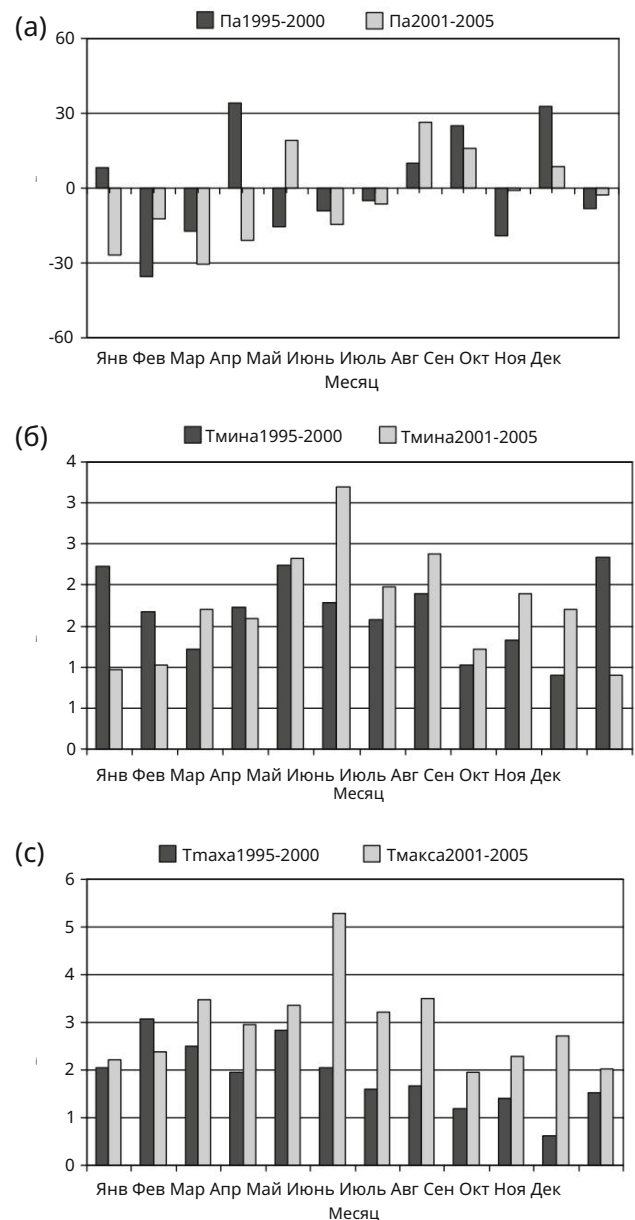


Рис. 5 Сдвиг среднемесячных осадков и температур в периоды 1995–2000 и 2001–2005 гг. по сравнению с 1961–2005 гг. на массиве Сент-Бом. а) P_a осадки (ливни); б) T_{min} минимальная температура; в) T_{max} максимальные температуры.

2006). Вот почему их коэффициенты высоки в регрессии PLS для развития кроны, плодоношения и мужского цветения. Неблагоприятные условия в первой половине года ($n - 1$) ограничивают потенциальный рост, ветвление и количество шишек даже в случае хороших условий в течение текущего года роста. В отличие от полициклических сосен, сосна обыкновенная, будучи моноциклической, не имеет возможности компенсировать это ограничение вторым или третьим годовым циклом роста (Serre 1976). Тенденция производить меньше шишек и больше мужских цветков является естественной со старением ветвей, у основания полого и на затененных ветвях, то есть как только

ветви теряют доминирование или испытывают нехватку ресурсов (Караглио и др. 2007). Внутри сложной почки главного побега мужские цветочные меристемы появляются в начале лета, а женские цветочные меристемы формируются в конце лета или

начало осени, согласно набору сложных взаимодействующих процессов (Philippe et al. 2006). При высокой температуре во втором периоде (лето $n - 1$) или когда их общее состояние здоровья плохое, деревья предпочитают производить мужские цветы в большей части кроны, менее ресурсоемкие, чем шишки, и обеспечивающие дальнейшее распространение их генов.

Третий критический период — конец года ($n - 1$), в основном для температуры. Cruiziat et al. (2002) показали, что недостаток холода зимой (последовательность теплых и холодных периодов) приводит к обратной кавитации в сосудах, снижая их проводимость при распускании почек. Это, вероятно, произойдет в Сент-Боме, где сильные морозы, чередующиеся с жаркими периодами, обычны зимой. Falusi and Cala-massi (1990) и Calamassi (1996) также показали, что недостаток холода зимой задерживает распускание почек. Эта задержка особенно пагубна для сосны обыкновенной в Средиземноморском регионе, где ее сезон роста и так очень короткий.

Наконец, высокие температуры поддерживают значительную физиологическую активность после сезона роста, что приводит к потере большого количества энергии (Damesin 2003). Holst et al. (2008) показали для сосны обыкновенной, что чистое поглощение CO_2 может происходить зимой при мягких погодных условиях. В то время как этот процесс может частично компенсировать потерю углерода в периоды летней засухи, резервы, используемые в этот период, больше не доступны для весеннего роста и развития органов. Это могло бы объяснить снижение N_c (аборт) без снижения $\%bc$.

Обильные осадки в четвертый период (первые месяцы года n) восполняют запасы почвенной воды, ограничивая стресс в начале периода роста и естественным образом улучшая все переменные роста, а также помогая шишкам развиваться и выживать. Высокие температуры в этот период губительны для плодоношения, но, вероятно, косвенно через ограниченную конкуренцию с шишками, улучшают скорость ветвления (N_{by}).

В последний критический период (весна года n) для хорошего радиального роста необходимы обильные осадки и умеренная температура (хороший индекс S). Индекс S имеет значение до июля. Высокие температуры в мае и июне (как и в предыдущие месяцы) снижают успешность плодоношения, что, вероятно, приводит к частичному абортации шишек.

Если число шишек, появляющихся у основания главной оси, предопределено летом года ($n - 1$), то их успешное развитие, по-видимому, в значительной степени зависит от климатических условий в начале их роста.

Хотя зарождение цветков контролируется не одним стимулом, а рядом взаимодействующих процессов, климатические условия года ($n - 1$) и года (n) соответственно, по-видимому, имеют значительное значение

управляя дифференциацией почки, а также фактором, определяющим рост. Однако рост и цветение/плодоношение также во многом зависят от других факторов, которые влияют на зарождение и развитие меристем, поддерживают их ориентацию в половых почках или нет, а в некоторых случаях и на их мужскую или женскую ориентацию (Philippe et al. 2006).

Различия между участками

Мы наблюдали значительный эффект графика для нескольких параметров.

Развитие кроны (Blg и N_{by}) было лучше в Куршоне, чем в Сент-Боме. Разница, по-видимому, объясняется более молодым возрастом участка Куршона (таблица 1), поскольку рост длины ветвей и скорость ветвления постепенно уменьшаются с возрастом (Makela and Vanninen 1998) и, возможно, более благоприятным климатом в Куршоне.

Однако крах Blg и N_{by} с 2000 года не может быть объяснен этими естественными и медленными возрастными тенденциями. Он явно связан с изменением климата с 2000 года, с ростом минимальных и максимальных температур между 1995–2000 и 2001–2005 годами, а также с экстремальными климатическими условиями с 2003 года (рис. 5). В массиве Сент-Бом более низкие значения Blg на участке 3C объясняются неблагоприятными условиями участка, водным стрессом, возникающим ранней весной (рис. 5), ограничивающим женские цветки и индукцию вторичной оси в бутоне в год ($n - 1$), и благоприятствующим абортации шишек и осей в год (n). Тот же градиент ограничений объясняет, почему N_p и N_l выше на участках 3A по сравнению с 3C в Сент-Бом, как наблюдали Нийнемец и Лукьянова (2003) на контрастных участках. Существенной разницы между годами для N_p и N_l не обнаружено из-за высокой изменчивости между деревьями и между участками.

В массиве Сент-Бом мужское цветение тем более интенсивно, чем неблагоприятны условия на участке, что подтверждает ключевую роль стресса в этом цветении (Philippe et al. 2006), как уже было показано анализом PLS с климатическими параметрами. Тенденция к образованию большего количества мужских цветков с увеличением возраста (Peter et al. 1997, Caraglio et al. 2007) может объяснить в целом низкое производство мужских цветков в Куршоне, где это производство, однако, увеличилось в последние годы, как в Сент-Боме.

Запас почвенной воды уменьшается при переходе от участка А к участку С (таблица 1) с условиями, постепенно более неблагоприятными для роста и выживания. Ограничения по воде, вероятно, возникают раньше в сезон роста и выше во время засушливых эпизодов на участке С. На участках А и В запас почвенной воды, вероятно, становится ограничивающим фактором для физиологических процессов позже в сезон роста, вызывая более длительные сезоны роста и более высокие темпы роста. В 2003–2005 гг. ограничения по воде возникали раньше в сезон роста

сезон. Это значительно ограничило сезон роста, особенно для деревьев на участках А и В. На пределе своей способности к росту деревья на участках С не были затронуты больше, чем обычно. Следовательно, эффекты оказались слабее на плохих участках.

Результаты по краткосрочным тенденциям ширины кольца дополняют полученные Вилой и др. (2008) для долгосрочной перспективы. Они подчеркивают связь между развитием кроны и радиальным ростом через отсроченное воздействие климатических параметров предыдущих лет на состояние здоровья дерева и его жизнеспособность в год п. Они подтверждают роль засухи и палящего зноя и их повторяемость в отрицательной тенденции радиального роста, наблюдаемой в период 1900–2000 гг.

Заключение и перспективы

Непосредственное воздействие палящей жары и засухи 2003 года не было исключительным, но способствовало серии неблагоприятных лет, начиная с 2000 года. Из-за отсроченных эффектов водного или термического стресса на развитие кроны, воздействие 2003 года было особенно значительным в 2004 году. Повторная засуха в 2004 и 2005 годах усилила и продлила воздействие 2003 года, что привело к краху радиального роста и развития кроны сосны обыкновенной, а также к обширному усыханию на юго-востоке Франции. Трудно оценить соответствующий вес прямого воздействия 2003 года и воздействия повторных засух на усыхание лесов или плохой рост. В других странах отдельные сильные засухи вызывали среднесрочное снижение производительности и задерживали усыхание до 10 лет спустя (Bigler et al. 2006) без повторного или исключительного стресса в последующие годы.

Наше исследование расширяет наши знания о сосне обыкновенной. Мы выяснили относительный вес климатических параметров текущего и предыдущего года в росте деревьев, морфологическом развитии и воспроизводстве и показали, что стресс, вызванный плохими условиями участка, в целом приводит к тем же последствиям для деревьев, что и неблагоприятные климатические условия. Значительное взаимодействие между годами и участками продемонстрировало важность взаимодействия между условиями участка и климатом в реакции деревьев на изменение климата.

Серия неблагоприятных лет, включая экстремальные события, такие как 2003, вероятно, станет обычным явлением в ближайшие десятилетия и должна считаться по крайней мере столь же важным, как и средний климатический сдвиг для будущего сосны обыкновенной в Средиземноморском регионе. С прогнозируемым изменением климата сосна обыкновенная, по-видимому, находится под угрозой в этих регионах. Уменьшение площади листьев и плотности кроны после такого повторяющегося стресса следует учитывать в моделях роста деревьев и во всех моделях, использующих характеристики полога деревьев или площади листьев в качестве входных данных для расчета потоков газа, энергии и воды между растительностью и атмосферой.

Ссылки

Amato S, Vinzi V (2003) Bootstrap-based Q kh2 для выбора компонентов и переменных в перспессии PLS. *Chemometr intell Lab Syst* 68:5–16 Beniston M, Diaz HF (2004) Волна тепла 2003

года как пример лета в тепличном климате? Наблюдения и моделирование климатической модели для Базеля, Швейцария. *Glob Planet Change* 44:73–81

Биглер С., Бракер О.У., Багман Х., Доббертин М., Риглинг А. (2006) Засуха как фактор, вызывающий гибель в насаждениях сосны шотландской в кантоне Вале, Швейцария. *Экосистемы* (NY, Print) 9:330–343. doi: [10.1007/s10021-005-0126-2](#)

Бреда Н., Хак Р., Гранье А., Дрейер Э. (2006) Лесные деревья и насаждения умеренного пояса в условиях сильной засухи: обзор экофизиологических реакций, процессов адаптации и долгосрочных последствий. *Энн для Sci* 63(6):625–644. doi:[10.1051/forest:2006042](#) Бутцер К. В. (2005) История окружающей среды в Средиземноморье: междисциплинарное исследование причин и следствий деградации и эрозии почв. *J Archaeol Sci* 32(12):1773–1800. doi: [10.1016/j.jas.2005.06.001](#) Каламасси Р. (1996) Географические различия и покой почек у семян бука (*Fagus sylvatica* L). *Ann Sci* 53(5):967–979. doi: [10.1051/forest:19960505](#) Caraglio Y, Pimont F, Rigolot E (2007) *Pinus halepensis* Mill. архитектурный анализ для моделирования топлива. В: Lovreglio R, Leone V (ред.) MEDPINE 3. Сохранение, регенерация и восстановление средиземноморских сосен и их экосистем, стр. 43–60 Cramer RDI, Bunce JD, Paterson DE, Frank IE (1988) Crossvalidation, bootstrapping и partial least squares в сравнении с множественной регрессией в традиционных исследованиях QSAR. *Quant Struct Act Relat* 7:18–25. doi:[10.1002/qsar.19880070105](#) Cruiziat P, Cochard H, Ameglio T (2002) Гидравлическая архитектура деревьев: основные концепции и результаты. *Ann Sci* 59(7):723–752. doi: [10.1051/forest:2002060](#)

Damesin C (2003) Характеристики дыхания и фотосинтеза стеблей текущего года *Fagus sylvatica*: от сезонного паттерна к годовому балансу. *New Phytol* 158(3):465–475. doi: [10.1046/j.1469-8137.2003.00756.x](#)

Дебазак Э.Ф. (1966) Модальный круассан в длинных булавках. В: *Me'moires de la Socie'te' botanique de France, Colloque «Physiologie de l'arbre»* , стр. 1–14. Доббертин М. (2005). Пост деревьев как показатель жизнеспособности деревьев и реакции деревьев на стресс окружающей среды: обзор. *Eur J For Res* 124:319–333. doi:[10.1007/s10342-005-0085-3](#) Falusi M, Calamassi R (1990) Покой почек у бука (*Fagus sylvatica* L.). Влияние охлаждения и фотопериода на выход из состояния покоя у прибрежных саженцев. *Tree Physiol* 6(4):429–438 Fritts HC, Swetnam TW (1989) Дендрозкология : инструмент для оценки изменений в прошлой и настоящей лесной среде. Группа регулирования воздуха коммунальных служб, Комитет по кислотным осаджениям, Вашингтон, округ Колумбия, стр. 61 Хорошо Р (1994) Тесты перестановки. Springer, Нью-Йорк Guiot J, Goeury C (1996) PPPBase, а Программное обеспечение для статистического анализа палеоэкологических и палеоклиматологических данных. *Dendrochronologia* 14:295–300

Hesselbjerg-Christiansen J, Hewitson B (2007) Regional Climate Projection. В: IPCC (2007) *Climate change 2007: the physical science basis*. Вклад рабочей группы I в четвертый оценочный доклад межправительственной группы экспертов по изменению климата. Solomon S Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt KB Tignor M Miller HL (ред.) Cambridge University Press, Cambridge, стр. 872–887 Holst J, Barnard R, Brandes E, Buchmann N, Gessler A, Jaeger L (2008) Impacts of summer water limitation on carbon

- остаток леса из сосны обыкновенной на юге Верхней Рейнской равнины. Agric For Meteorol 148:1815–1826. doi:10.1016/j.agrformet. 2008.06.008 Junttila O (1986) Влияние температуры на рост побегов в северных местах произрастания *Pinus sylvestris* L. Tree Physiol 1:185–192 Landmann G, Bréda N, Houllier F, Dreyer E, Flot JL (2003) Se'cheresse et canicule de l'e'te' 2003: какие последствия для французских границ? Ред. Для LV-4:299–308 Ле Уэру Х.Н. (2005) Изоклиматические биомы Средиземноморья: биоклиматология, разнообразие и фитогеография. Публикация Sorutania, Монпелье, стр. 840 Лютербахер Дж., Дитрих Д., Ксоплаки Э., Грожан М., Ваннер Х. (2004). Европейские сезонные и годовые колебания температуры, тенденции и экстремальные значения с 1500 года. Science 303:1499–1503. doi:10.1126/science.1093877 Makela A, Vanninen P (1998) Влияние размера и конкуренции на форму дерева и распределение надземной биомассы у сосны обыкновенной. Can J For Res 28(2):216–227. doi:10.1139/cjfr-28-2-216 Нийнемец У., Лукьянова А. (2003) Продолжительность жизни хвои, рост побегов и частота ветвления в зависимости от плодородия участка и условий освещенности внутри полога у *Pinus sylvestris*. Ann Sci 60:195–208. doi:10.1051/forest:2003012
- Оршан Г. (1989) Феноморфологические исследования растений в Средиземноморье Тип экосистемы. Клувер, Дордрехт
- Поли Х., Белроуз В. (2005) La sante' des fres fran ç aises: actualite's de l'anne'e 2004 - Se'cheresse et canicule de l'e'te' 2003: наблюдение в 2004 г. des conse'quences sur les peuplements Forestiers Adultes. Доклад министра сельского хозяйства, питания, сельского хозяйства и сельского хозяйства, Департамент здравоохранения лесов, Париж, стр. 11
- Питер Г., Клинкамер Л., Джонг ДТЖ (1997) Распределение мужского и женского воспроизводства в зависимости от размера. В: Распределение ресурсов растений J, Bazzaz FA (редакторы), Academic Press, Сан-Диего, стр. 211–226. Филипп Г., Балде П., Хеуа Б., Джинисты С. (2006). Половое размножение хвойных деревьев и производство. похоже на зерно. Cemagref Collection Synthe'se, Энтони Пихлер
- П., Оберхубер В. (2007) Реакция радиального роста хвойных лесных деревьев во внутренней альпийской среде на волну тепла в 2003 году. For Ecol Manag 242:688–699 Price RA, Liston A, Strauss SH (1998) Phylogeny and systemics of *Pinus*. В: Richardson DM (ред.) Ecology and biogeography of *Pinus*. Cambridge University Press, Кембридж, стр. 49–68 R_Development_Core_Team (2004) R: язык и среда для статистических вычислений. R Foundation for Statistical Computing
- Rebetez M, Dobbertain M (2004) Изменение климата уже может угрожать насаждениям сосны шотландской в Швейцарских Альпах. Theor Appl Climat 79:1–9 Rebetez M, Mayer H, Dupont O, Schindler D, Gartner K, Kropp JP, Menzel A (2006) Жара и засуха 2003 года в Европе: климатический синтез. Ann For Sci 63:569–577
- Рипер С., Веннетье М. (2002) Руководство по технике лесного хозяйства во Средиземноморье во Франции. Глава 2-бис: Оценка потенциальных лесных угодий. Cemagref Edition, Экс-ан-Прованс Шар С., Видале П.Л., Лути Д., Фрей С., Хаберли С., Линигер М.А., Аппенцеллер С. (2004) Роль увеличения изменчивости температуры для европейских летних волн жары. Природа 427:332–336
- Сепп Ф (1976) Les rapports de la croissance et du climat chez le Pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.) II. L'allongement des pousses et des aiguilles и et le climat. Обсуждение общее. Oecol Plant 11:201–224 Tessier L (1984) Dendroclimatologie et Ecologie de *Pinus sylvestris* L. et *Quercus pubescens* Willd. в южной части Франции.
- Университет права, экономики и наук Экс-Марселя, Факультет наук и техники Сен-Жерома, Лаборатория исторической ботаники и палинологии, Докторская степень государственных наук
- Тессье Л. (1989) Пространственно-временной анализ взаимоотношений климата, деревьев и колец. New Phytol 111:517–529
- Веннетье М., Рипер С., Майль Э., Блан Л., Торре Ф., Рош П., Татони Т., Брюн Дж.Дж. (2008) Новая биоклиматическая модель, калиброванная с учетом флоры для лесных районов Средиземноморья. Ann For Sci 65:711 Веннетье М., Табит А, Гадбин-Генри С, Риперт С, Превосто Б, Борнье Л, Вила Б, Гибаль Ф, Рэй Р, Бурон, Занетти С (2009). Последствия собак и девочек, 2003 г., Sur les Pins Mediterraneens. В: Ландман Г. Ландо С. (ред.) «Se'cheresse et canicule 2003. Contribution des dispositifs de suivi et d'bservation des fores a la quantification des effets effets et a' Court terme» , QUAE, Париж (в печати)
- Vila B, Venetier M, Ripert C, Chandioux O, Liang E, Guibal F, Torre F (2008) Вызвало ли глобальное изменение противоположные тенденции в радиальном росте *Pinus sylvestris* и *Pinus halepensis* на их биоклиматическом пределе? Пример леса Сент-Бом (юго-восток Франции). Ann For Sci 65:709 Wold S (1995) PLS для многомерного линейного моделирования. В: хемометрические методы в молекулярном дизайне. Waterbeemd VD (ред.) Вайнхайм, Германия, стр. 195–218