



Реакция роста лиственницы (*Larix dahurica* Turcz) на изменение климата в зоне вечной мерзлоты Сибири

Вячеслав И. Харук^{1,2}, Кеннет Дж. Рэнсон³, Илья А. Петров¹, Мария Л. Двинская¹, Сергей Т. Им^{1,2,4} и Алексей С. Голуков^{1,2}

Получено: 25 апреля 2018 г. /Принято: 31 июля 2018 г. /Опубликовано онлайн: 17 августа 2018 г.

Springer-Verlag GmbH Германия, часть Springer Nature 2018

Аннотация

Лиственнично-доминантные сообщества являются самыми обширными высокоширотными лесами в Евразии и испытывают самые сильные воздействия потепления температур. Мы проанализировали реакцию индекса роста (GI) лиственницы (*Larix dahurica* Turcz) на изменение климата. Изучаемые лиственнично-доминантные сообщества расположены в зоне вечной мерзлоты Северной Сибири на северной границе леса (приблизительно 67° 38' с.ш., 99° 07' в.д.). Методы включали дендрохронологию, анализ климатических переменных, влажности корневой зоны и спутниковую валовую (GPP) и чистую (NPP) первичную продуктивность. Было обнаружено, что реакция лиственницы на потепление включала период увеличения годового прироста (GI) (с 1970-х годов до приблизительно 1995 года) с последующим снижением GI. Увеличение GI коррелировало с летней температурой воздуха, тогда как наблюдаемое снижение GI было вызвано водным стрессом (дефицитом давления пара и увеличением засухи). Влияние водного стресса на рост лиственницы в вечной мерзлоте не наблюдалось до начала потепления (около 1970 г.). Ограничение воды также было отмечено зависимостью GI от влажности почвы, накопленной в течение предыдущего года. Водный стресс был особенно выражен для насаждений, растущих на каменистых почвах с низкой водоудерживающей способностью. GPP лиственничных сообществ показал тенденцию к росту, тогда как NPP стагнировал. Похожая картина реакции GI на потепление климата также наблюдалась для *Larix sibirica* Ledeb, *Pinus sibirica* Du Tour и *Abies sibirica* Ledeb в лесах южной Сибири. Таким образом, потепление в зоне вечной мерзлоты северной Сибири привело к первоначальному увеличению роста лиственницы с 1970-х до середины 1990-х годов. После этого прирост прироста лиственницы снизился. Примерно с 1990 г. водный стресс в начале вегетационного периода стал, наряду с температурой воздуха, основным фактором, влияющим на рост лиственницы в зоне вечной мерзлоты.

Ключевые слова *Larix dahurica*. Радиальный рост деревьев. Лиственничные леса. Северная граница леса. Реакция деревьев на потепление. Лиственница и вечная мерзлота. Индекс роста. Влияние климата на деревья

Редактор: Вольфганг Крамер

Пули

Первоначальное увеличение роста лиственницы, за которым последовал спад с середины 1990-х годов.

Снижение роста, вызванное повышенным водным стрессом

Водный стресс стал одним из основных факторов, влияющих на рост лиственницы.

GPP лиственничных сообществ увеличивается, тогда как NPP стагнирует

* Вячеслав Иванович Харук

v47sugen@gmail.com

Кеннет Дж. Рэнсон

kenneth.j.ranson@nasa.gov

Илья А. Петров

petrovilsoran@gmail.com

Двинская Мария Львовна

mary_dvi@ksc.krasn.ru

Сергей Т. Я

stim@ksc.krasn.ru

Алексей Сергеевич

Голуков jedirevan@yandex.ru

¹ Институт леса им. В.Н. Сукачева, Федеральный научный центр, Россия
Академия наук, Сибирское отделение, Академгородок 50/28,
Красноярск 660036, Россия

² Сибирский федеральный университет, ул. Свободного, 79, Красноярск 660041,
Россия

³ Центр космических полетов имени Годдарда НАСА, код 618,
Гринбелт, Мэриленд 20771, США

⁴ Решетнева, Красноярский рабочий, ул. 31, Красноярск 660014, Россия

Введение

Листоенничные насаждения, состоящие из *Larix dahurica* Turcz., *L. sibirica* Ledeb. и *L. cajanderi* Mayr, покрывают около 70% площади вечной мерзлоты в России (примерно треть из них покрыта *Larix dahurica*). Северную границу леса Сибири образуют последовательно (с запада на восток) *Larix sibirica*, *L. dahurica* и *L. cajanderi*. На границе южного ареала лиственница смешивается с вечнозелеными хвойными (сосна сибирская, *Pinus sibirica* Du Tour, пихта, *Abies sibirica* Ledeb., ель, *Picea obovata* Ledeb., *Pinus sylvestris* L.) и лиственными породами (*Populus tremula* L., *Betula pendula*). Рот., Б. опушение Эрх.). В районах вечной мерзлоты лиственница эффективно конкурирует с темнохвойными породами[^] (сосна сибирская, пихта и ель) из-за своей листопадной природы и плотной коры, которая защищает от зимнего высыхания и снежного истирания (Харук и др., 2013). Виды лиственницы также более устойчивы к лесным пожарам по сравнению с *Bdard* игольчатыми хвойными.[^] Кроме того, лиственница является пиропитным видом, т.е. лесные пожары способствуют прорастанию семян и росту за счет сокращения мохового и лишайникового покрова. Следовательно, возраст лиственничных насаждений регулярно соответствует датам Интенсивные (смена древостоя) низовые пожары. На свежих гари также произрастают берёза повислая (*Betula pendula*) и ольха кустарниковая (*Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar).

В зонах вечной мерзлоты лиственница образует преимущественно разреженные насаждения. Сомкнутые насаждения обычно располагаются на хорошо дренированных почвах вдоль ручьев и рек.

Известно, что сообщества с преобладанием лиственницы являются углеродными sink (например, Schuur et al. 2015). Между тем, повышение температуры вечной мерзлоты в Сибири (например, Romanovsky et al. 2017) приводит к увеличению высвобождения углерода (C). Растительность и лиственничные насаждения, в частности, могут влиять на скорость высвобождения C за счет ассимиляции углерода из-за потенциального увеличения первичной продуктивности в результате более длительных вегетационных периодов и удобрения почвы (Schuur et al. 2008).

Larix dahurica Turcz — высокоадаптивный в экологическом отношении вид, распространенный от 72° + северной широты до южносибирских и монгольских лесостепей (~48° с.ш.). Это быстрорастущий, засухоустойчивый, солеустойчивый, теневыносливый вид. Лиственница — олиготрофный вид, может расти на различных типах почв. При благоприятных условиях лиственница достигает высоты 35 м при диаметре до 1 м. Максимальный возраст лиственницы может превышать 500 лет (по данным Коропачинского и Встовской 2012 г., до ~ 1000 лет). Шишки раскрываются весной, разбрасывая семена по снежному покрову; фертильные семена могут сохраняться в шишках до 4 лет. *L. dahurica* также может восстанавливаться отводками (Коропачинский и Встовская 2012 г.). Рост лиственницы в районах вечной мерзлоты ограничен плохим дренажем и неглубокой корневой зоной, которая сжата в неглубоком талом слое вечной мерзлоты. Этот слой обычно составляет около 30–50 см или меньше в местах с густым мхом, хотя на солнечных хорошо дренированных склонах он может превышать 1,0 м.

На участках с густым моховым покровом лиственница образует подчиненные корни. Лиственница даурская, из-за неглубокой корневой системы, более

уязвим к низовым пожарам по сравнению с *Larix sibirica*, которая населяет в основном районы, не покрытые вечной мерзлотой, и более устойчива к пожарам за счет образования толстой коры вокруг основания ствола.

Значительное потепление, наблюдаемое в зоне вечной мерзлоты в Сибири, предполагает увеличение роста деревьев, поскольку температура является основным параметром, ограничивающим рост в высоких широтах (например, Ллойд и Банн 2007; Ричардсон и Фридланд 2009). Действительно, имеются сообщения о уплотнении лиственничных насаждений, увеличении прироста и продвижении регенерации в тундре (Харук и др. 2006; Шиятов и др. 2007; Эспер и др.

2010 г.; Кирдянов и др. 2013). Увеличение роста *Larix dahurica* также было зарегистрировано в альпийской зоне вечной мерзлоты (Zhang et al.

2016). Кроме того, инвазия южных видов (например, *Pinus sibirica* du Tour, *Abies sibirica* Ledeb), вызванная изменением климата, в леса с преобладанием лиственницы была задокументирована Харуком и др.

(2005). Эти теневыносливые виды могут расти под пологом лиственницы и, следовательно, со временем могут заменить теневыносливую лиственницу в верхнем пологе.

Климатически обусловленное увеличение роста было также отмечено для некоторых видов деревьев в лесах Европы и Северной Америки (например, Kullman и Kjällgren 2006; Lenoir и др. 2008; Harsch и др. 2009; McMahon и др. 2010). Кроме того, было отмечено снижение чувствительности индексов роста деревьев к температуре в течение последних десятилетий (D'Arrigo и др. 2005; Andreu-Hayles и др. 2011; Lebourgeois и др. 2012), включая лиственницу европейскую (*Larix decidua* Mill.) (Corròla и др. 2012). Этот эффект может быть связан с повышенным водным стрессом, вызванным повышенными температурами (Kharuk и др. 2015). Снижение прироста лиственницы сибирской во время перерыва в потеплении[^] (т. е. с конца 1990-х годов до примерно 2013 года) было зафиксировано в полусухих районах (Лю и др., 2013), тогда как в районах с достаточным количеством осадков (т. е. на больших высотах) наблюдалось устойчивое увеличение прироста (Харук и др., 2015).

Целью данного исследования является анализ реакции роста лиственницы даурской (*Larix dahurica* Turcz) на потепление в типичной зоне вечной мерзлоты в Центральной Сибири. Мы предполагаем, что реакция роста лиственницы на потепление должна быть чувствительна как к изменениям температуры, так и к изменению водного режима.

Зона обучения

Район исследования расположен в пределах водораздела реки Котуй на плато Путорана. Этот район подстилается многолетней мерзлотой и находится на северном ареале лиственницы в Центральной Сибири (рис. 1). Среднегодовое количество осадков составляет 375 мм (195 мм в июне, июле и августе (ИИА)) в период с 1980 по 2016 год.

Средние температуры июля и января составили +14 °C и -34 °C соответственно. На данной территории лиственница даурская образует преимущественно низкосомкнутые заросли на криосолях (глинистых многолетнемерзлых почвах).

Средняя верхняя граница леса находится на высоте около 500 м над уровнем моря. Наряду с лиственницей в защищенных от ветра местах встречается кустарниковая форма ольхи (*Duschekia fruticosa*; средняя высота около 2 м). Почвенный покров

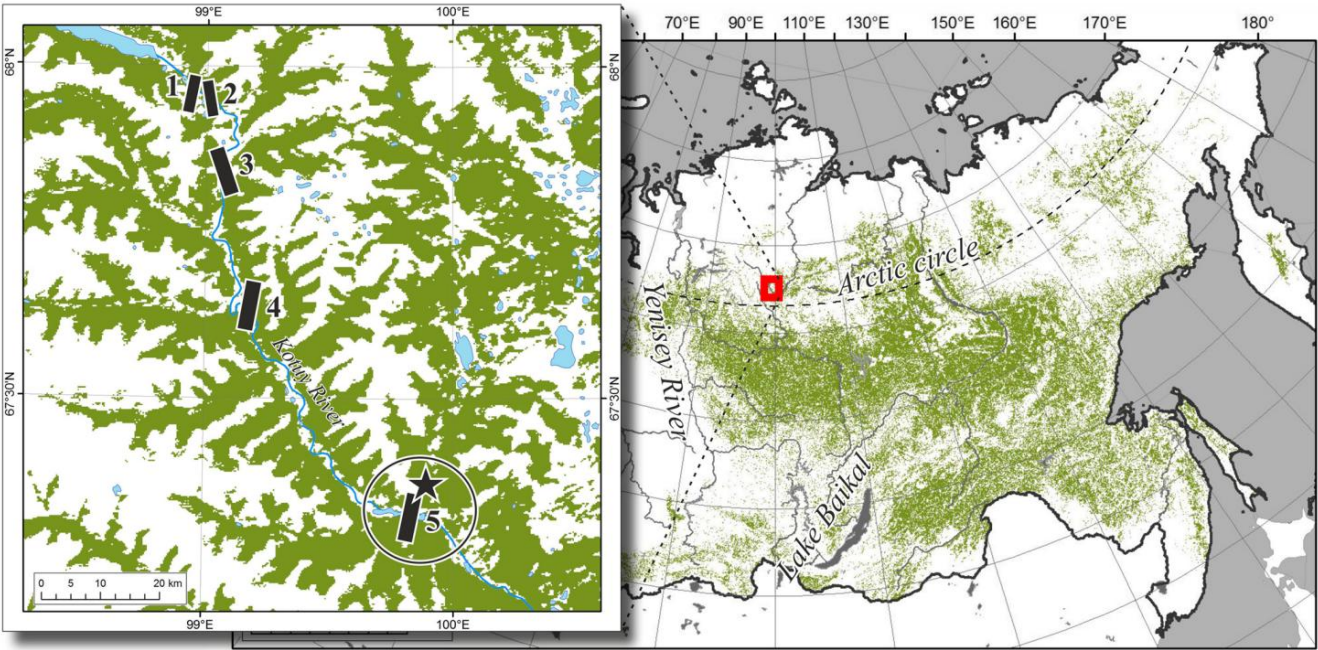


Рис. 1 Расположение исследуемой территории (прямоугольник). Фон: насаждения с преобладанием лиственницы (по Барталеву и др., 2011). Вставка: исследуемая трансекта (1–5) и участок Бхилл^ (звезда) расположение

состоит из осои, лишайника и мха. Небольшие кустарники включают *Betula nana* L., *Salix* sp. и *Vaccinium* sp. Исторически сложилось так, что Активность лесных пожаров в этом районе низкая (интервалы повторения пожаров около 200 лет) (Харук и др., 2016а).

Материалы и методы

Мы использовали полевые исследования, дистанционное зондирование (Terra/MODIS и спутниковые данные GRACE) и данные дендрохронологии наш анализ. Полевые измерения проводились в пределах Долина реки Котуй в диапазоне высот 270–480 м и уклонами до 7° (см. рис. 1). Мы использовали небольшие лодки для перевозки личного состава и грузов вниз по течению Река Котуй между высадкой и посадкой вертолета точек. Общее пройденное расстояние составило 135 км. Площадь исследовано по пяти трансектам (средняя длина 2,6 км) расположены поперек речной долины и охватывают различные

лиственничных насаждений в пределах исследуемой территории. Кроме того, образцы были взяты с участка Бхилл^ (высота 450 м с крутой (около 15°) склон, обращенный на юго-запад; рис. 1). Временные испытательные площадки (ВИП; Таблица 1) располагались вдоль трансекты с расстоянием между ними около 170 м (общее количество = 55). Радиус TS ($R = 9,8$ м или 15 м) был выбран в зависимости от закрытия насаждения. Данные, собранные в TS, включали геолокацию, высоту дерева, DBH (диаметр на уровне груди) высота = 1,3 м), сила роста (для деревьев с $DBH > 3$ см), вечная мерзлота и толщина мохового и лишайникового покрова, кустарники, почва Описание покрытия и почвы. Глубина мерзлоты измерялась металлическим стержнем. Образцы для дендрохронологического исследования анализы были сделаны с помощью инкрементного бура в DBH высота в каждом ТС. Всего сто шестьдесят два дерева были отобраны образцы (около 32 образцов на трансекту). Причина выбора участка Бхилл^ (HS) заключалась в том, что были визуальные признаки различного состояния здоровья деревьев в близком близость. Таким образом, деревья, расположенные в пределах каналов

Таблица 1 Данные по тестовым участкам

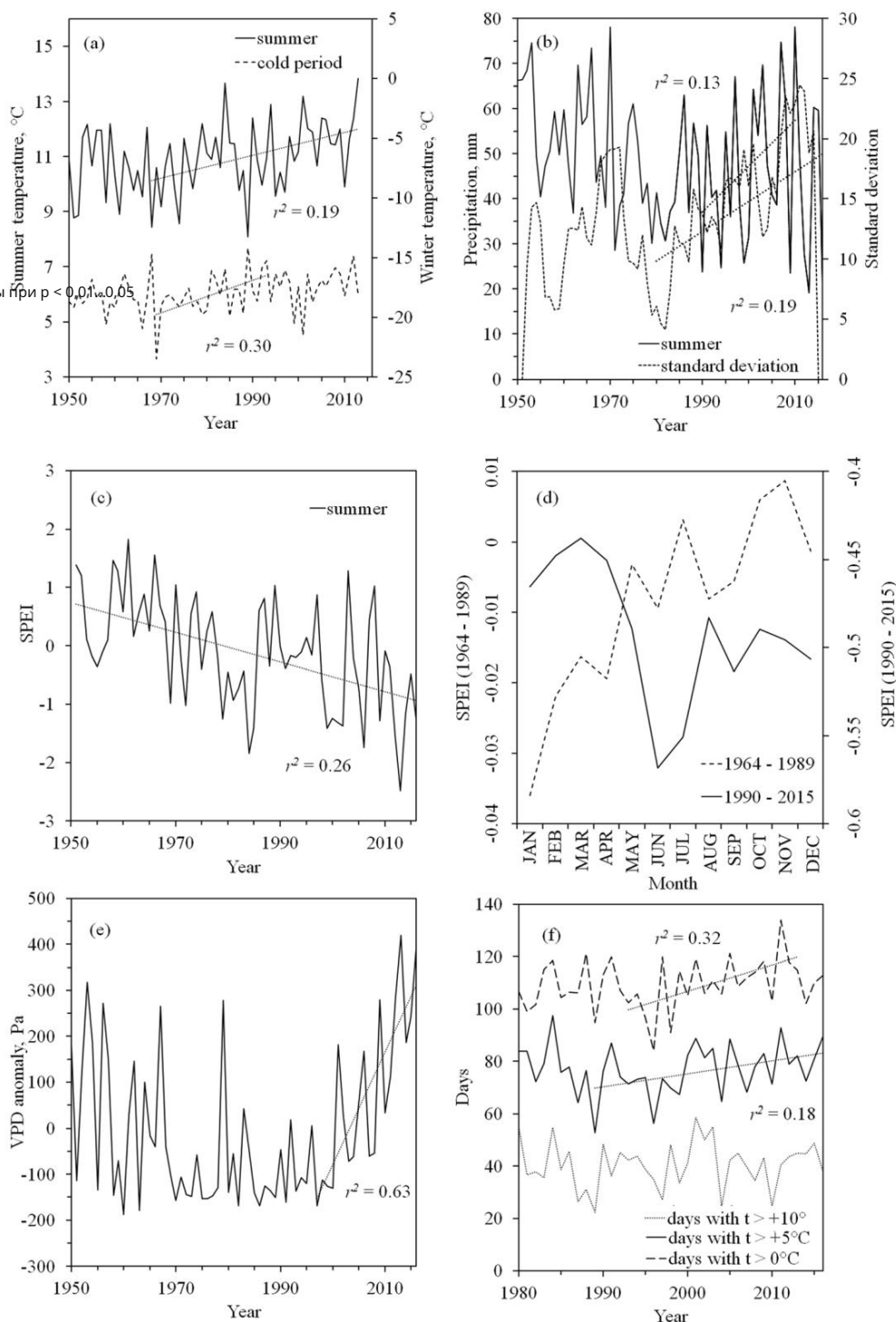
Количество трансект		Количество отобранных образцов деревья	Возраст дерева (год.)	Высота (м)	ДБХ, (см)	Глубина вечной мерзлоты, (см)
участки						
1	8	32	168 ± 14	4,7 ± 0,3	6,3 ± 0,4	28
2	8	41	188 ± 32	5,8 ± 0,5	6,9 ± 0,4	–
3	8	34	186 ± 21	5,0 ± 0,2	6,5 ± 0,3	36
4	8	20	176 ± 26	6,8 ± 0,5	8,3 ± 0,5	41
5	9	33	168 ± 22	5,7 ± 0,4	7,4 ± 0,4	36

Эфемерные ручьи имели зеленую здоровую хвою (Вздоровая когорта[^]), тогда как хвоя деревьев, расположенных между соседними каналами, была хлоротичной (Вубывающая когорта[^]). Почвы внутри каналов представляли собой коричнево-глинистую вечную мерзлоту, тогда как почвы между каналами были каменистыми с плохой водоудерживающей способностью. Для сравнительного анализа характера роста было отобрано двадцать деревьев для обеих когорт.

Дендрохронологический анализ

Ширина годичных колец измерялась с помощью прибора LINTAB III (точность 0,01 мм). Перекрестное датирование проводилось стандартными методами, описанными Ринном (1996). Для статистического анализа перекрестного датирования и построения обобщенных хронологий использовались программы ARSTAN (v.44), COFECHA и TSAP.

Рис. 2 Динамика климатических переменных для района Котуя: а – средняя температура, б – летние осадки и стандартное отклонение, в – индекс засушливости SPEI и $t > +5^\circ\text{C}$, г – климатограмма SPEI, д – дефицит упругости водяного пара (VPD), е – число дней с $t > (0^\circ, +5^\circ \text{ и } +10^\circ\text{C})$. Уменьшение SPEI свидетельствует об усилении засухи. Все тренды значимы при $p < 0,01$ и $0,05$.



Отдельные хронологии с низкой корреляцией с мастер-хронологией были удалены из дальнейшего анализа. Метод региональной стандартизации кривой (RCS) (ARSTAN v.44) был применен для построения стандартных хронологий и устранения тенденций роста (Esper et al.

2003; Sullivan et al.

2016). В результате были получены индексы роста (ИР), то есть относительные показатели радиального прироста.

Климатические переменные и данные GPP/NPP

Рост лиственницы анализировался по отношению к основным климатическим переменным: температуре воздуха, осадкам, индексу засухи, дефициту давления пара (ДПД) и продолжительности вегетационного периода. Последняя определялась как количество дней с $t > +10^\circ\text{C}$. Хотя России и др. (2008) показали, что камбий хвойных деревьев активируется при температурах в диапазоне $+4... +6^\circ\text{C}$, мы обнаружили, что использование $t > +10^\circ\text{C}$ обеспечивает наилучшее соответствие. Содержание влаги в почве оценивалось на основе ежемесячных данных GRACE-выведенных эквивалентов аномалий толщины воды (EWTA). Точность EWTA составляет $10\text{--}30\text{ мм}$ месяц⁻¹ с пространственным разрешением $1^\circ \times 1^\circ$ (Long et al. 2014; <http://www.grace.jpl.nasa.gov>). Климатические переменные были получены из баз данных NASA MERRA2 (сетка $0,5^\circ \times 0,625^\circ$; <https://disc.sci.gsfc.nasa.gov/datasets>) и с ближайшей метеорологической станции (WMO 23383 BAga, 66.88°N , 83.47°E , $\sim 250\text{ км}$ от места исследования). Индекс засухи SPEI (стандартизированный индекс осадков и эвапотранспирации) определяется как разница (D_i) между количеством осадков (P_i) и потенциальным эвапотранспирацией (PET_i), где данные за i -период нормализованы в пространстве и времени (Vicente-Serrano et al. 2010). Данные SPEI были получены с <http://sac.csic.es/spei> (сетка $0,5^\circ \times 0,5^\circ$).

SPEI рассматривался для вегетационного периода с июня по август в пределах исследуемой области. Данные о валовой первичной продуктивности (GPP) и чистой первичной продуктивности (NPP) были получены из Terra/MODIS NASA в виде 8-дневных композитных продуктов (https://lpdaac.usgs.gov/dataset_discovery/modis/modis_products_table, см. таблицы mod17a2h и mod17a3h).

Результаты

Динамика климатических переменных

Летние температуры и количество дней с температурами $t > 0^\circ\text{C}$ и $t > +5^\circ\text{C}$ увеличились с 1970 года (рис. 2а, ф). Незначительное увеличение летних осадков произошло в 1980–1990 годах вместе с сильным увеличением изменчивости осадков, наблюдаемым с 1970-х годов (рис. 2с). Индекс засухи, SPEI, показал непрерывную тенденцию к снижению (рис. 2е), что указывает на усиление влияния засушливых условий с 1950-х годов. Сезонный SPEI

Картина также существенно изменилась с 1990-х годов, и июнь стал самым сухим месяцем (рис. 2д). Дефицит давления пара сильно увеличился с 2000 года (рис. 2е).

Динамика индекса роста лиственницы (ИПЛ)

Хронологии индекса роста были высоко коррелированы ($r = 0,82$) для всех пяти трансект. Кроме того, характер роста когорты Bhealthy[^] в пределах участка Bhill[^] был аналогичен этим хронологиям. На основании этого образцы когорты Bhealthy[^] были объединены с данными трансект (общий размер выборки $N = 182$). Увеличение GI лиственницы наблюдалось с середины 1970-х годов, за которым последовала депрессия GI с конца 1990-х годов (рис. 3). Минимальные значения GI соответствовали сильным засухам (например, 1989, 1999 и 2010) и чрезвычайно холодным годам (например, 1989). Когорта деревьев, находящихся в упадке, отреагировала на потепление общей депрессией GI без какого-либо периода стимуляции GI повышенной температурой (рис. 3).

Лиственница GI в сравнении с климатическими переменными и GPP

Индекс роста лиственницы (GI) коррелировал с температурой воздуха, параметрами водного режима (июньские осадки, дефицит давления пара VPD, индекс засухи и аномалии почвенной влаги предыдущего года) и продолжительностью периода роста (рис. 4). За последние десятилетия (примерно с 1990 года) лиственница показала повышенную чувствительность к атмосферной засухе (на что указывают VPD и SPEI) (рис. 4с, f и 5а, b). Это особенно заметно для уменьшающейся когорты деревьев, которая показала чувствительность к засухе даже в зимние месяцы из-за зимнего высыхания. Связь GI с SPEI изменилась с отрицательной в 1980-х годах на положительную в середине 1990-х годов. Вода, сохраненная в почве в течение предыдущего года, также имеет значение д

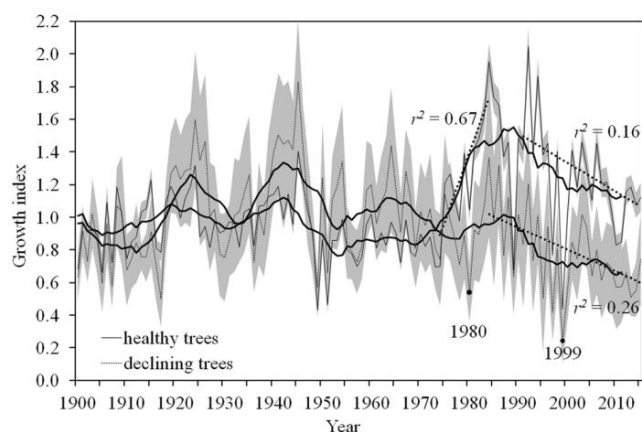
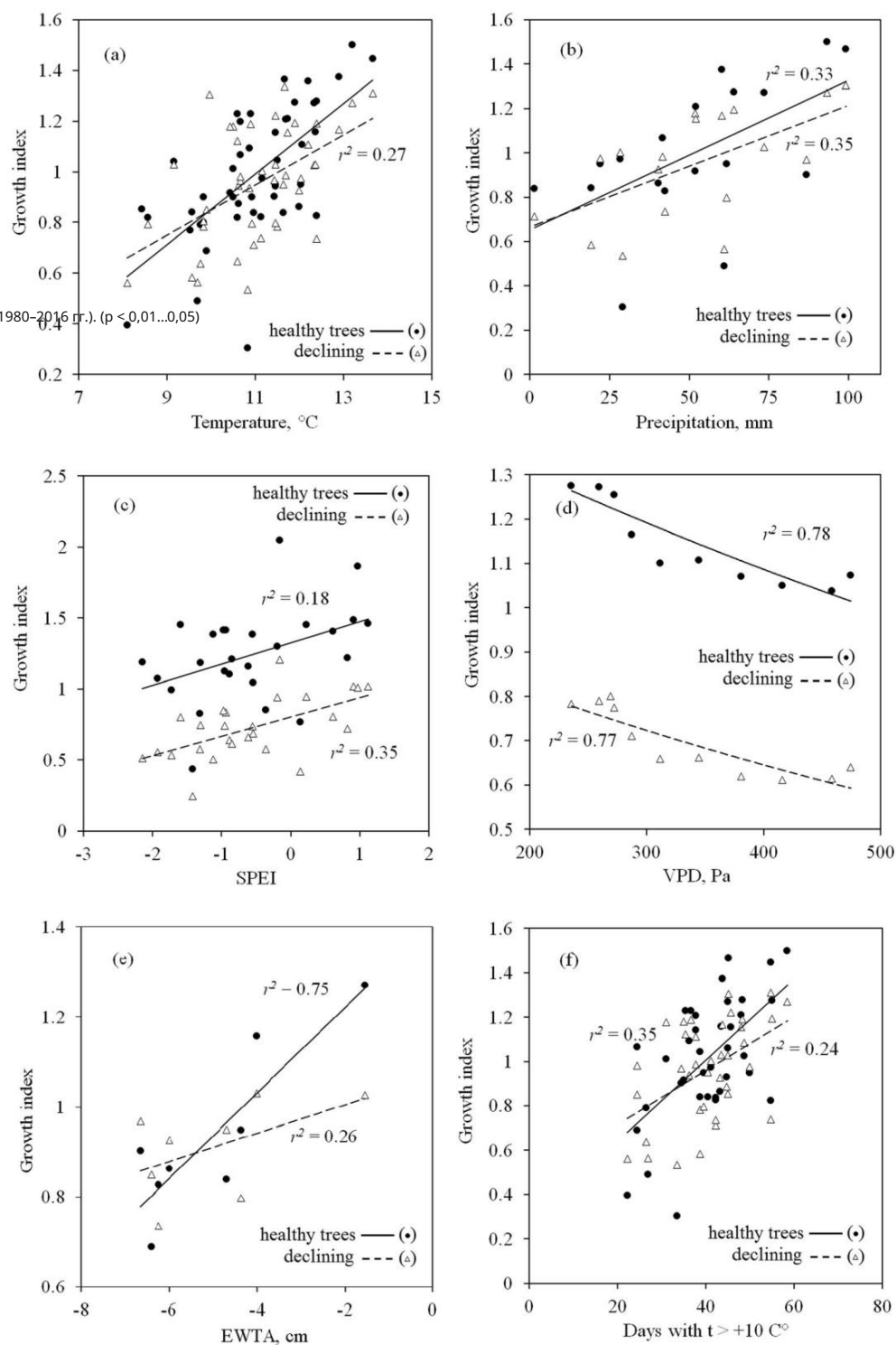


Рис. 3. Хронология среднего индекса роста для когорты здоровых деревьев (1, $N = 182$) и для когорты деревьев с дефектами (2, $N = 20$). Красные и зеленые линии отфильтрованные (11 лет) хронологии (r^2 (рассчитано на основе необработанных данных)). Точки обозначают годы экстремальной засухи. Уровень достоверности ($p < 0,05$) показан серым фоном

Рис. 4 Индекс роста лиственницы в зависимости от климатических переменных (периоды наилучших корреляций указаны в скобках). а летняя температура (1965–2012 гг.), б июньские осадки (1992–2009 гг.), с июньский индекс засухи SPEI (1990–2015 гг.), d дефицит давления пара в июне–августе (VPD; 2000–2016 гг.), е аномалии влажности почвы предыдущего года (октябрь; 2005–2012 гг.) и f количество дней с $t > +10\text{ }^{\circ}\text{C}$ (1980–2016 гг.). ($p < 0,01...0,05$)



рост (рис. 4е). GI когорты увядающих деревьев чувствителен к осадкам августа предыдущего года ($r = 0,33$, $p < 0,1$).

Корреляции прироста роста с температурой воздуха изменились с положительных на незначимые для обеих когорт и даже на отрицательные (апрель–май; рис. 5в, г).

Корреляция показала положительную корреляцию между GI и температурой воздуха примерно до 1990 года с последующим снижением корреляции (рис. 6).

Наблюдалась хорошая корреляция GI и GPP лиственницы ($r^2 = 0,64$), тогда как корреляция с ЧПП слабая ($r^2 = 0,19$;

Рис. 7а). Примечательно, что в пределах исследуемой территории GPP лиственницы показала сильную положительную временную тенденцию, тогда как значения NPP остались на прежнем уровне (рис. 7б).

Обсуждение

Результаты показывают, что в исследуемой области температура воздуха с 1970 года повышалась на $+0,4\text{ }^{\circ}\text{C}$ за десятилетие летом ($+0,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ в среднем за год), что соответствует зарегистрированным значениям для высокоширотных регионов ($+0,4\text{ }^{\circ}\text{C}$ за десятилетие; Хартманн и др. 2013). Общая картина реакции лиственницы на это потепление была двухфазной: GI увеличился с начала потепления в 1970-х годах, которое продолжалось примерно до 1990 года с последующей депрессией роста. Период увеличения GI коррелировал с летней температурой воздуха, тогда как депрессия роста была вызвана увеличением водного стресса (дефицит давления пара и усиление засухи). Феномен воздействия засухи на рост деревьев в вечной мерзлоте не наблюдался до начала потепления. В пределах Сибири аналогичная двухфазная картина

Реакция роста на потепление была обнаружена у *Larix sibirica* в полусухих районах южной Сибири (Харук и др., 2018) и у чувствительных к осадкам видов (например, *Pinus sibirica* Du Tour, *Abies sibirica* Ledeb) в более влажных южнотаяжных местообитаниях (Харук и др. 2016, 2017).

В более ранних исследованиях (например, Ваганов и Кирдянов 2010) считалось, что рост лиственницы в высоких широтах и на больших высотах ограничен температурой. Согласно нашему исследованию, рост лиственницы следовал за температурой только в начале потепления. Дальнейшее потепление вызвало угнетение роста из-за увеличения водного стресса в начале вегетационного периода. Сезонный характер индекса засухи SPEI изменился с 1990-х годов, что указывает на сильное увеличение атмосферной засухи в июне. Согласно Новичу и др. (2016), атмосферный спрос ограничивает эвапотранспирацию в большей степени, чем влажность почвы. Изменения SPEI и особенно быстрое увеличение дефицита давления пара привели к отрицательному влиянию на рост как здоровых, так и увядающих деревьев (рис. 4с, d). Ограничение роста из-за водного стресса также указывается зависимостью GI от количества почвенной воды, приобретенной в течение

Рис. 5 Сравнительная реакция когорт увядающих и здоровых деревьев на климатические переменные. Сравнимые периоды (1966–1989 и 1990–2015) аппроксимировали периоды увеличения и депрессии прироста роста (GI). Уменьшение индекса засухи SPEI указывает на увеличение засухи

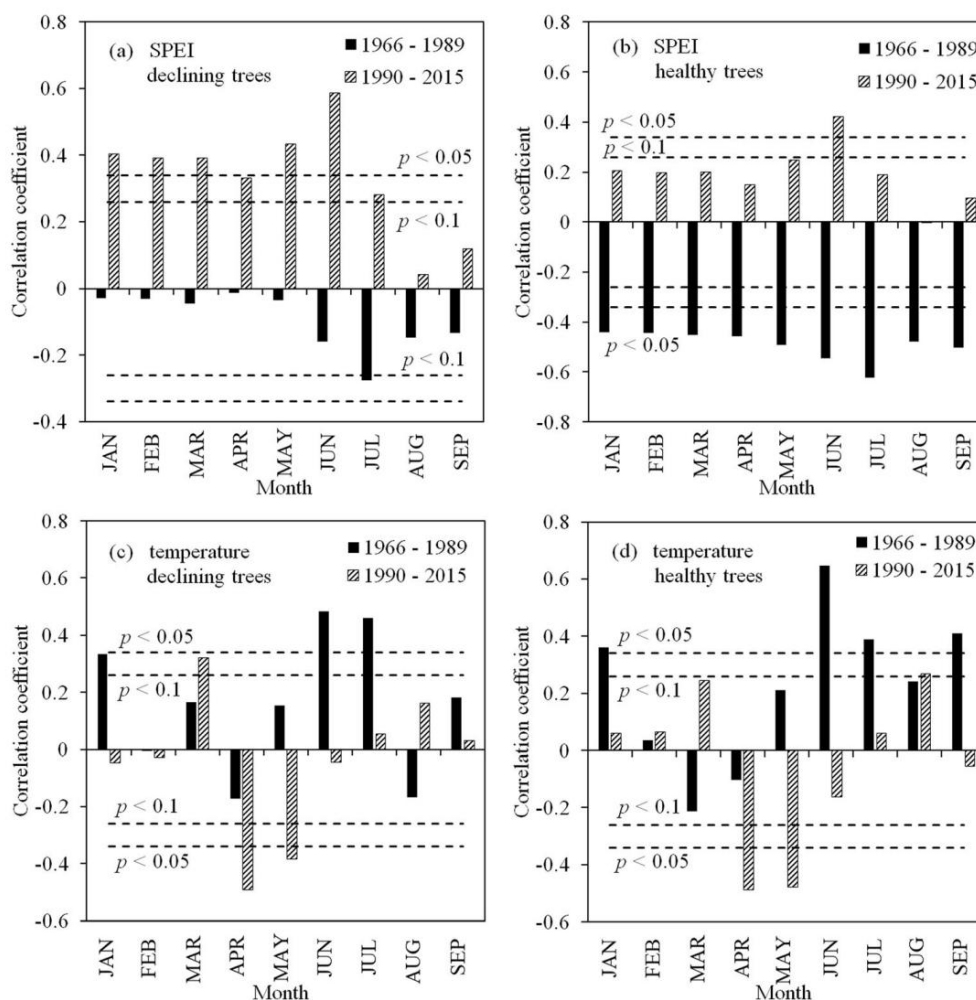
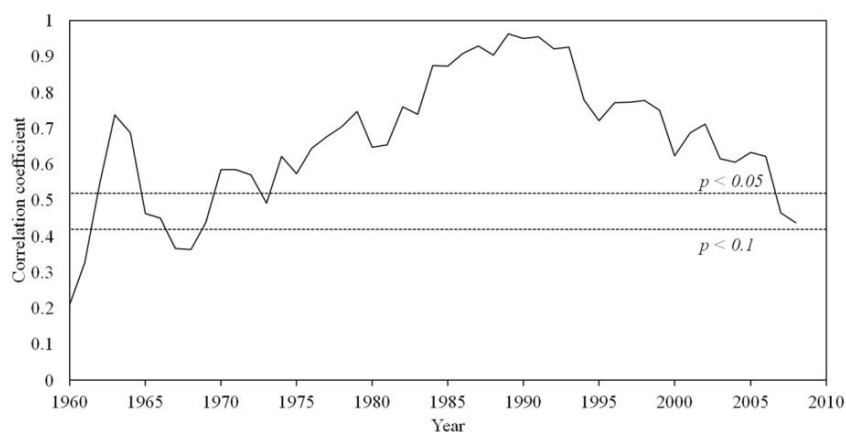


Рис. 6. Текущая корреляция прироста роста здоровых деревьев когорты (11-летнее окно) с летней температурой



В предыдущем году (рис. 4е). Действительно, исследуемые насаждения получили ограниченное количество летних осадков (195 мм, полученных в основном в августе), что сопровождалось увеличением дефицита давления пара и засухой. Более того, высокая межгодовая изменчивость осадков вызывала периодические засухи (рис. 2b, c). Полученные результаты совпали с наблюдениями Restaino et al. (2016) за лесами на западе США, где повышенная температура подавляла рост пихты Дугласа (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) за счет увеличения дефицита давления пара. Расхождение между ростом деревьев и повышенной температурой также обсуждалось для лесов Аляски (Andreu-Hayles et al. 2011).

Отрицательное влияние потепления было также описано для *Larix sibirica* Ledeb и *Pinus silvestris* L., произрастающих в ползасушливых лесах Внутренней Азии (Liu et al. 2013).

Чувствительность индекса роста *Larix dahurica* к температуре снизилась примерно с 1990 г., тогда как чувствительность к засухе возросла (рис. 5 и 6). Потеря температурного сигнала в хронологиях годовичных колец была также описана для лиственницы европейской (*Larix decidua* Mill.) (Coppola et al. 2012).

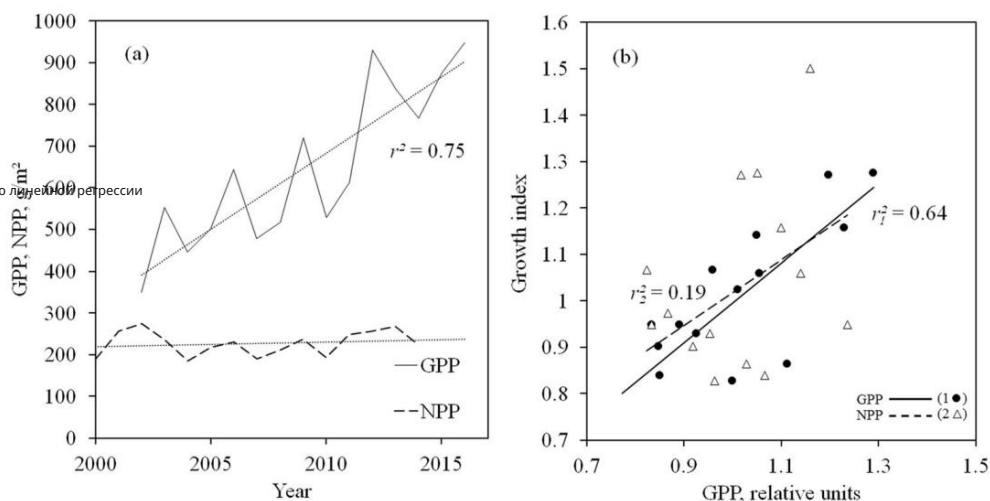
Франческини и др. (2013) также указали, что индексы годовичных колец деревьев

отслеживали повышение температуры до определенной точки, а затем начали снижаться по мере того, как температура продолжала расти. Изменение первичного фактора роста от температуры к доступной воде было также описано для *Pinus mugo* Turra на более высоких высотах в Альпах (Churakova et al. 2016).

В районе нашего исследования переход от ограничения роста температурой к ограничению водой в первую очередь наблюдался в когорте увядающих деревьев, расположенных на почвах с низкой водоудерживающей способностью (рис. 5а). Кроме того, повышенные весенние температуры (апрель–май) оказали негативное влияние на рост обеих когорт (рис. 5b, г). Это может быть связано с активацией камбия, вызванной ранним весенним потеплением, за которым последовало повреждение заморозками.

Дальнейшее увеличение частоты засух (как предсказывают, например, Raschauri et al. 2014) может привести к упадку лиственницы и ее гибели в районах, подверженных засухе (например, в местах произрастания деревьев с южными склонами и почвами с низкой водоудерживающей способностью). Этот эффект также был отмечен для хвойных деревьев с темной хвоей (*Pinus sibirica*, *Abies sibirica*) в южной Сибири (Kharuk et al. 2016b). В то же время дефицит воды может быть частично смягчен за счет увеличения таяния вечной мерзлоты

Рис. 7. Валовая первичная продуктивность (GPP; среднеемесячное значение за июнь–август) и чистая первичная продуктивность (NPP; годовая) в зависимости от прироста лиственницы (GI; здоровые деревья). Данные GPP детрендированы с помощью линейной регрессии



глубина, которая стимулирует рост деревьев (Sugimoto et al. 2002; Romanovsky et al. 2017). По данным Zhang et al. (2016), этот эффект наблюдался для высокогорных насаждений *Larix dahurica* в Северном Китае, где синергия таяния вечной мерзлоты и повышения температуры воздуха стимулировала рост лиственницы.

Между тем, GPP лиственничных сообществ в зонах вечной мерзлоты показали сильную положительную тенденцию в 2000-х годах на фоне стагнации NPP (рис. 7); последнее следует отнести к возросшим потребностям в дыхании, вызванным повышенными температурами и атмосферной засухой. Стагнация NPP была аппроксимирована снижением GI лиственницы в XXI веке, что понятно, поскольку GI является прокси NPP. Несмотря на снижение GI лиственницы с конца 1990-х годов, средние декадные значения GI лиственницы были выше в XXI веке, чем в период до потепления (1950–1970) ($0,84 \pm 0,03$ и $1,24 \pm 0,06$ соответственно).

Моделирование деградации вечной мерзлоты предсказывает более высокие потоки углерода в результате повышения температуры (Шур и др., 2015). Однако разложение, происходящее в условиях оттаивания вечной мерзлоты, может привести к увеличению удобрения почвы, что может интенсифицировать рост растений и смягчить потери углерода (Ковен и др., 2015). Лесные пожары в лесах с вечной мерзлотой приводят к таянию вечной мерзлоты и увеличению деятельного слоя. Это воздействие может служить косвенным показателем (в смысле глубины протаивания) воздействия потепления на вечную мерзлоту. Таким образом, после лесных пожаров глубина сезонного протаивания вечной мерзлоты может увеличиться до 3–4 раз с увеличением GI в 2–3 раза (до 7–8 на осушенных почвах; Харук и др., 2011). Частота пожаров сама по себе в районе исследования была довольно низкой до потепления (с интервалами повторения пожаров около 200 лет, Харук и др., 2016a). Между тем, в лиственничной тайге наблюдается (и прогнозируется) вызванная потеплением частота пожаров и увеличение площади выгорания (Харук и Пономарев 2017). Увеличение скорости лесных пожаров должно быть благоприятным для лиственницы, поскольку это способствует возобновлению, устраняя конкурирующие виды (например, сибирский кедр и пихту). Однако все еще есть неопределенности. Например, потепление усиливает конкуренцию лиственницы с менее холодостойкими захватчиками, такими как *Pinus sibirica*, *Abies sibirica*, *Picea obovata* и *Pinus sylvestris*. Суровые условия благоприятствуют морозостойким видам лиственницы и ее доминированию в зоне вечной мерзлоты. Таким образом, одним из ожидаемых последствий потепления и таяния вечной мерзлоты является уменьшение доли лиственницы в пределах северной сибирской тайги (Харук и др., 2005).

Выводы

1. В зоне вечной мерзлоты на севере Сибири потепление климата оказало двухфазное воздействие на лиственничные деревья: увеличение роста с 1970-х годов примерно до 1990 года, за которым последовало снижение роста.
2. Увеличение роста коррелировало с летней температурой, тогда как угнетение роста было вызвано повышением

водный стресс (дефицит давления пара и усиление засухи). До начала потепления это явление не наблюдалось.

3. Чувствительность роста лиственницы к температуре снизилась примерно с 1990 года и возросла к осадкам.
4. GPP лиственничных сообществ увеличился с 2000-х годов, тогда как значения NPP остались на прежнем уровне.

Благодарности Авторы выражают благодарность П. Монтеано и CSR Neigh за помощь в проведении полевых измерений.

Финансирование. Данное исследование финансировалось Российским фондом фундаментальных исследований РФФИ 18–05–00432\18 и программой НАСА «Экология Земли» при поддержке полевых измерений на реке Кутуй.

Соблюдение этических норм

Конфликт интересов Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Ссылки

- Андреу-Хейлс Л., Д'Арриго Р., Анчукайтис К.Дж., Бек П.С., Фрэнк Д., Гетц С. (2011) Различная реакция бореальных лесов на изменение окружающей среды в Арктике на реке Ферт, Аляска. *Environ Res Lett* 6:041004. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/6/4/049502> Барталев СА, Егоров ВА,
- Ершов ДВ, Исаев АС, Лупян ЕА, Плотноков ДЗ, Уваров ИА (2011) Картографирование растительности на территории России с использованием данных спутникового спектрорадиометра MODIS. Современные методы дистанционного зондирования Земли из космоса 8:285–302.
- Чуракова СО, Заурер М, Брюханова МВ, Зигвольф РТ, Биглер К (2016) Стратегии водопользования горной сосны и лиственницы в зависимости от местоположения для преодоления недавних изменений климата. *Tree Physiol* 36:942–953. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpw060> Коппола А,
- Леонелли Дж, Сальваторе МС, Пелфини М, Барони С (2012) Ослабление климатического сигнала с середины 20-го века в хронологиях колец лиственницы в Европе на разных высотах от массива Адамелло-Презанелла (Итальянские Альпы). *Quat Res* 77(3):344–354. <https://doi.org/10.1016/j.yqres.2012.01.004>
- D'Arrigo R, Mashig E, Frank D, Wilson R, Jacoby G (2005) Изменчивость температуры за последнее тысячелетие, выведенная из колец деревьев северо-западной Аляски. *Clim Dyn* 24:227–236. <https://doi.org/10.1007/s00382-004-0502-1>
- Esper J, Cook ER, Krusic PJ, Peters K, Schweingruber FH (2003) Тесты метода RCS для сохранения низкочастотной изменчивости в длинных древесно-кольцевых хронологиях. *Tree-Ring Res* 59(2):81–98 Esper J, Frank DC,
- Büntgen U, Verstege A, Hantemirov RM, Kirdyanov AV (2010) Тенденции и неопределенности в сибирских индикаторах потепления 20-го века. *Glob Chang Biol* 16:386–398. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01913.x> Franceschini T, Bontemps J, Perez V, Leban J (2013) Расхождение в реакции плотности поздней древесины норвежской ели на температуру не разрешается расширенными наборами климатических предикторов и их нелинейностями. *Agric Forest Meteorol* 180:132–141. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2013.05.011>
- Харш М., Халм П., МакГлон М., Дункан Р. (2009) Продвигаются ли границы леса? Глобальный метаанализ реакции границ леса на потепление климата. *Ecol Lett* 12:1040–1049. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01355.x>
- Хартманн DL, Кляйн Танк AMG, Рустикуччи М, Александр LV, Брённиманн С., Чараби Й., Дентенер Ф.Дж., Длугокенски Э.Дж.,

- Истерлинг DR, Каплан А, Соден BJ, Торн PW, Уайлд М, Чжай РМ (2013) Наблюдения: Атмосфера и поверхность. В: Стокер ТФ, Цинь Д, Платтнер GK, Тигнор М, Аллен SK, Бошунг J, Науэлс А, Ся Y, Бекс V, Мидгли РМ (ред.) Изменение климата 2013: Физическая научная основа. Вклад Рабочей группы I в Пятый оценочный доклад Межправительственной группы экспертов по изменению климата. Издательство Кембриджского университета, Кембридж, Соединенное Королевство и Нью-Йорк, штат Нью-Йорк, США, стр. 159–254. http://www.ipcc.ch/pdf/assessment-report/ar5/wg1/WG1AR5_Chapter02_FINAL.pdf. Доступно 25 июля 2018 г. Харук В.И., Двинская М.Л., Рэнсон К.Дж., Им СТ. (2005) Экспансия вечнозеленых хвойных в зону доминирования лиственных и климатические тенденции.
- Русь J Ecol 36: 164–170. <https://doi.org/10.1007/s11184-005-0055-5> Харук В.И., Рэнсон К.Дж., Им СТ., Двинская М.Л. (2006) Лесотундровые лиственничные леса и климатические тенденции. Rus J Ecol 37(5):291–298. <https://doi.org/10.1134/S1067413606050018>
- Харук VI, Рэнсон KJ, Двинская ML, Им СТ (2011) Лесные пожары в северо-сибирских лиственничных сообществах. Environ Res Lett 6: 045208. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/6/4/045208> Харук В.И., Рэнсон К.Дж., Им СТ., Оскорбин П.А., Овчинников Д.В. (2013) Структура и динамика линии роста деревьев на северной границе лиственничного леса: Анабарское плато, Сибирь, Россия. Arct Antarct Alp Res 45: 526–537. <https://doi.org/10.1657/1938-4246-45.4.526> Харук VI, Рэнсон KJ, Им СТ, Петров IA (2015) Реакция роста лиственницы на климат в зоне вечной мерзлоты Центральной Сибири. Environ Res Lett 10:125009. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/10/12/125009>
- Харук В.И., Двинская М.Л., Петров И.А., Им СТ., Рэнсон К.Дж. (2016a) Лиственничные леса Средней Сибири: долгосрочные тенденции в интервалах повторяемости пожаров. Рег Энвайрон Чанг 16: 2389–2397. <https://doi.org/10.1007/s10113-016-0964-9>
- Харук ВИ, Им СТ, Петров ИА, Голюков АС, Рэнсон КДж, Ягунов МН (2016b) Климатически-индуцированная гибель сибирской сосны и пихты в бассейне озера Байкал, Сибирь. Для Ecol Manag 384:191–199. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.10.050>
- Харук В.И., Им СТ., Петров И.А., Двинская М.Л., Федотова Е.В., Рэнсон К.Дж. (2017) Снижение численности и гибель пихты в горах Южной Сибири. Reg Environ Chang 17(3):803–812. <https://doi.org/10.1007/s10113-016-1073-5>
- Харук В.И., Пономарев Е.И. (2017) Пространственно-временные характеристики частоты лесных пожаров и относительной площади пожаров в лиственничных лесах Центральной Сибири. Российский экологический журнал 48(6):507–512. <https://doi.org/10.1134/S1067413617060042> Харук В.И., Петров И.А., Двинская М.Л., Им СТ., Сушпанов А.С. (2018) Сравнительная реакция радиального прироста лиственницы (Larix sibirica Ledeb) на изменение климата в лесостепи и высокогорьях юга Сибири. Contemp Probl Ecol 11(4):388–395. <https://doi.org/10.15372/sej20180405> (на русском)
- Кирдянов А.В., Прокушкин А.С., Табакова МА (2013) Годичный прирост лиственницы Гмелина в контрастных локальных условиях севера Средней Сибири. Дендрохронология 31:114–119. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2012.10.003> Koven CD, Lawrence DM, Riley WJ (2015) Обратная связь между углеродом вечной мерзлоты и климатом чувствительна к разложению углерода в глубине почвы, но не к динамике азота в глубине почвы. Proc Natl Acad Sci USA 112:3752–3757. <https://doi.org/10.1073/pnas.1415123112> Коропачинский ИЮ, Встовская ТН (2012) Древесные породы Русской Азии, 2-е изд. Гео, Новосибирск, Россия.
- Куллман Л., Кьялгрэн Л. (2006) Эволюция линии произрастания сосны в голоцене в Шведских Скандинавских горах: недавний подъем линии произрастания деревьев и изменение климата в долгосрочной перспективе. Борей 35:159–168. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3885.2006.tb01119.x> Lenoir J, Gegout JC, Marquet PA, de Ruffray P, Brisse H (2008) Значительный сдвиг вверх оптимальной высоты видов растений в течение 20-го века. Science 320(5884):1768–1771. <https://doi.org/10.1126/science.1156831>
- Лебуржуа Ф, Мериан П, Курдые Ф, Ладье Ж, Дрейфус П (2012) Нестабильность климатического сигнала в ширине годовых колец в горах Средиземноморья: многовидовый анализ. Деревья 26:715–729. <https://doi.org/10.1007/s00468-011-0638-7> Ллойд АН, Банн AG (2007) Реакция циркумполярного бореального леса на изменчивость климата в 20 веке. Environ Res Lett 2:045013. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/2/4/045013> Лонг Д., Лонгвернь Л., Скэнлон Б. Р. (2014) Неопределенность в эвапотранспирации по данным моделирования поверхности суши, дистанционного зондирования и спутников GRACE. Water Resour Res 50:1131–1151. <https://doi.org/10.1002/2013WR014581>
- Лю Х, Уильямс А.П., Аллен С.Д., Го Д., Ву Х, Аненхонов О.А., Лян Э., Санданов Д.В., Инь Ю, Ци З, Бадаева Н.К. (2013) Быстрое потепление ускоряет снижение роста деревьев в полусухих лесах внутренней Азии. Глоб Чанг Биол 19:2500–2510. <https://doi.org/10.1111/gcb.12217> Макмахон SM, Паркер GG, Миллер DR (2010) Свидетельства недавнего увеличения роста лесов. Proc Natl Acad Sci 107:3611–3615. <https://doi.org/10.1073/pnas.0912376107> Novick KA, Ficklin DL, Stoy PC, Williams CA, Bohrer G, Oishi AC, Paruga SA, Blanken PD, Noormets A, Sulman BN, Scott RL, Wang L, Phillips RP (2016) Растущая важность атмосферного спроса на воду экосистемы и потоки углерода. Nat Clim Chang 6:1023–1027. <https://doi.org/10.1038/nclimate3114> Пачаури Р.К., Аллен М.Р., Баррос В.Р., Брум Дж., Крамер В., Крайст Р., Чёрч Дж.А., Кларк Л., Дахе К., Дасгупта П., Дубаш Н.К., Эденхофер О., Эльзигули И., Филд С.Б., Форстер П., Фридрихштейн П., Фуглестведт Дж., Гомес-Эчеверри Л., Халлегатт С., Хегерл Г., Хоуден М., Цзян К. Хименес Сиснерос Б, Катцов В, Ли Х, Мах К.Дж., Мароке Дж., Мастрандреа М.Д., Мейер Л., Минкс Дж., Мулугетта Ю., О'Брайен К., Оппенгеймер М., Перейра Дж.Дж., Пич-Мадруга Р., Платтнер Г.К., Портнер Х.О., Пауэр С.Б., Престон Б., Равиндранат Н.Х., Райзингер А., Риахи К., Рустикуччи М, Скоулз Р, Seyboth K, Sokona Y, Stavins R, Stocker TF, Tschakert P, van Vuuren D, van Ypersele JP (2014) Изменение климата 2014: сводный отчет. Вклад рабочих групп I, II и III в пятый оценочный отчет межправительственной группы экспертов по изменению климата, МГЭИК, Женева, Швейцария http://epic.awi.de/37530/1/IPCC_AR5_SYR_Final.pdf. Доступно 23 апреля 2018 г. Restaino CM, Peterson DL, Littell J (2016) Увеличенный дефицит воды снижает рост пихты Дугласа в лесах западной части США. Proc Natl Acad Sci 113:9557–9562. <https://doi.org/10.1073/pnas.1602384113> Ричардсон АД, Фридланд АДЖ (2009) Обзор теорий, объясняющих арктические и альпийские линии распространения деревьев по всему миру. J Sustainable For 28: 218–242. <https://doi.org/10.1080/10549810802626456> Rinn F (1996) Tsap V 3.6. Справочное руководство: компьютерная программа для анализа и представления годовых колец деревьев. Гейдельберг, Германия Романовский ВЕ, Смит СЛ, Шикломанов НИ, Стрелецкий ДА, Исаксен К, Холодов АЛ, Кристиансен ХХ, Дроздов ДС, Малкова ГВ, Марченко СС (2017) Земная вечная мерзлота [в Bstate of the climate in 2016⁺]. Bull Am Meteorol Soc 98(8):147–149. <https://doi.org/10.1175/2017BAMSStateoftheClimate.1>
- Rossi S, Deslauriers A, Gričar J, Seo JW, Rathgeber CBK, Anfodillo T, Morin H, Levanic T, Oven P, Jalkanen R (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>
- Шиятов С.Г., Терентьев М.М., Фомин В.В., Циммерман Н.Е. (2007) Высотные и горизонтальные смещения верхних границ редколесий и сомкнутых лесов на Полярном Урале в XX веке. Русский экологический журнал 38:223–227. <https://doi.org/10.1134/S1067413607040017> Шуур ЕАГ, Бокхайм Дж, Канаделл Дж., Ойскирхен Е, Филд СВ, Горячкин С.В., Хагеманн С., Кухри П., Лафлер П.М., Мажитова Х.Л., Нельсон Ф.Е., Ринке А., Романовский В.Е., Шикломанов Н., Тарнокай С., Веневский С., Фогель Ю.Г., Зимов С.А. (2008)

Уязвимость углерода вечной мерзлоты к изменению климата: последствия

- для глобального цикла углерода. *BioScience* 58(8):701–714. <https://doi.org/10.1641/B580807>
- Schuur EAG, McGuire AD, Schädel C, Grosse G, Harden JW, Hayes DJ, Hugelius G, Koven CD, Kuhry P, Lawrence DM, Natali SM, Olefeldt D, Romanovsky VE, Schaefer K, Turetsky MR, Treat CC, Vonk JE (2015) Изменение климата и обратная связь по углероду вечной мерзлоты. *Nature* 520:171–179. <https://doi.org/10.1038/nature14338> Сугимото А., Янагисава Н., Найто Д., Фудзита Н., Максимов Т.С. (2002)
- Значение вечной мерзлоты как источника воды для растений восточносибирской тайги. *Ecol Res* 17:493–503. <https://doi.org/10.1046/j.1440-1703.2002.00506.x>
- Салливан П.Ф., Паттисон Р.Р., Браунли А.Х., Кахун С.М., Холлингсворт Т.Н. (2016) Влияние метода удаления тренда годовичных колец на видимые тенденции роста черной и белой ели во внутренних районах Аляски. *Environ Res Lett* 11:114007. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/11/11/114007>
- Ваганов Е.А., Кирдянов А.В. (2010) Денрохронология лиственничных деревьев, растущих на вечной мерзлоте Сибири. В: Osawa A, Zyryanova OA, Matsuura Y, Kajimoto T, Wein RW (ред.) Экосистемы вечной мерзлоты: леса лиственницы Сибири, Экологические исследования, т. 209. Гейдельберг, Берлин, Springer-Verlag, Нью-Йорк, стр. 347–363. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9693-8_18
- Висенте-Серрано С.М., Бегерия С., Лопес-Морено Дж.И. (2010) Мультишкалярный индекс засухи, чувствительный к глобальному потеплению: стандартизированный индекс суммарного испарения осадков. *Дж Клим* 23: 1696–1718. <https://doi.org/10.1175/2009JCLI2909.1>
- Чжан Х, Ба Х, Чан У, Чэнь З (2016) Повышение чувствительности радиального роста лиственницы даурской к летней температуре в связи с быстрым потеплением на северо-востоке Китая. *Деревья* 30:1799–1806. <https://doi.org/10.1007/s00468-016-1413-6>