

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В.ЛОМОНОСОВА

На правах рукописи



БАБУШКИНА Елена Анатольевна

**Факторы динамики радиального прироста и структуры годичных колец
древесных растений в семиаридных экосистемах Юга Сибири**

Специальность: 03.02.08 – Экология (биологические науки)

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Москва – 2020

Работа выполнена в научно-образовательной лаборатории «Дендрэкология и экологический мониторинг» Хакасского технического института – филиала Федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Сибирский федеральный университет»

Научный консультант: **Ваганов Евгений Александрович,**
доктор биологических наук, академик РАН

Официальные оппоненты: **Замолодчиков Дмитрий Геннадьевич,** *доктор биологических наук, главный научный сотрудник, Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН*
Соломина Ольга Николаевна, *доктор географических наук, член-корреспондент РАН, директор Института географии РАН*
Агафонов Леонид Иванович, *доктор биологических наук, заведующий лабораторией дендрохронологии Института экологии растений и животных УрО РАН*

Защита диссертации состоится «28» апреля 2020 г. в 15 часов 30 минут на заседании диссертационного совета МГУ.03.05 Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова по адресу: 119991, ГСП-1, Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, МГУ имени М.В.Ломоносова, факультет почвоведения, аудитория М-2.

E-mail: mmakarov@soil.msu.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в отделе диссертаций научной библиотеки МГУ имени М.В.Ломоносова (Ломоносовский просп., д. 27) и на сайте ИАС «ИСТИНА»: <http://istina.msu.ru/dissertations/240030381/>

Автореферат разослан «20» февраля 2020 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
доктор биологических наук



Н.О. Ковалева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Текущее потепление наиболее сказывается на росте, состоянии и выживаемости древесных растений, произрастающих в условиях недостаточного увлажнения (Bindi, Olesen, 2011; Dulamsuren et al., 2013; Peltonen-Sainio et al., 2016; Booth, 2017). Согласно расчетам многих климатических моделей, такие экосистемы могут стать зоной риска вследствие увеличения частоты и интенсивности засух, и естественной пластичности видов будет недостаточно, чтобы сохранить имеющиеся ареалы (Шмакин, Попова, 2006; Davi et al., 2006; Евдокименко, 2011; Залибеков, 2011; Мохов, 2011; Mueller, Seneviratne, 2012; Sun, Liu, 2014; Porter et al., 2014; Balducci et al., 2016; Ren et al., 2018). На юге Сибири располагаются несколько семиаридных регионов (200-400 мм осадков в год при высоких летних температурах): Алтайские ленточные боры, Хакасско-Минусинская котловина, Бурятская степь.

Эффективным инструментом исследования реакции древесных растений на текущие и прошлые изменения климатических факторов являются дендрохронологические методы, позволяющие рассмотреть эту реакцию (отклик) на разных временных шкалах: от нескольких столетий и десятилетий до отдельных месяцев сезона роста (Methods of Dendrochronology..., 1990). Это связано с расширением спектра методов дендроклиматического анализа: к традиционным измерениям радиального прироста (ширины годичных колец, ШГК) добавляются методы денситометрии, анатомического (гистометрического) анализа, измерения стабильных изотопов и химических элементов в годичных кольцах (Шиятов и др., 2000; Dendroclimatology..., 2011; Ваганов и др., 2013). Совершенствуются и используемые методы статистического анализа (например, Vaganov et al., 2011; Ziaco, Biondi, 2016). Тем не менее, в регионах Сибири с недостаточным увлажнением систематические дендрохронологические исследования и анализ возможностей их применения до сих пор не проводились, за исключением измерений прироста и построения хронологий ШГК для отдельных местообитаний (Андреев и др., 1999, 2001a, 2001b; Магда, Ваганов, 2006; Агафонов, Кукарских, 2008; Knorre et al., 2010; Магда и др., 2011; Малышева и др., 2013; Рыгалова, Быков, 2015). Вышеперечисленные регионы интересны не только тем, что имеют свои особенности в климато-географическом отношении (например, горное окружение), но и располагаются в одной из наиболее континентальных частей Евразии, существенно подверженной влиянию глобальных климатических факторов, таких как Сибирский антициклон.

Степень разработанности темы. Систематический подход в проведенном исследовании подразумевает создание для исследуемой территории сети длительных древесно-кольцевых хронологий, анализ отклика древесных растений на основные климатические факторы с учетом особенностей условий их произрастания, выявление возможностей оценки и реконструкции интегральных характеристик территории (например, гидрологического режима) по полученным длительным хронологиям, а также поиск новых возможностей использования древесно-кольцевых хронологий в анализе изменений климата и экологических условий в прошлом с различным временным разрешением. Такая работа до настоящего времени для перечисленных выше регионов Сибири с недостаточным увлажнением не проводилась. Поэтому в данном исследовании был проведен систематический дендроклиматический и дендрэкологический анализ для территории Хакасско-Минусинской котловины и окружающих ее горных систем, как основного полигона исследований по заявленной теме.

Цель исследования:

Используя территорию Хакасско-Минусинской котловины как полигон лесных экосистем недостаточного увлажнения, исследовать отклик в росте древесных растений на климатические факторы с разным временным разрешением и проанализировать возможные использования хронологий радиального прироста и других гистометрических характеристик годовичных колец как индикаторов экологических процессов в регионе.

Задачи исследования:

1. Создать пространственно-распределенную сеть длительных древесно-кольцевых хронологий как базу для осуществления дендрэкологических исследований и реконструкций.
2. Рассмотреть и количественно оценить климатический отклик радиального прироста основных древесных пород на разных трансектах (микро – топографический, макро – высотный и широтный).
3. Исследовать специфику климатического отклика, зависящего от энергии роста и генетических характеристик индивидуальных деревьев.
4. Выявить возможности использования длительных древесно-кольцевых хронологий для реконструкции динамики гидрологического режима территории и динамики засух.
5. Разработать математические подходы для реконструкции динамики урожайности зерновых по длительным древесно-кольцевым хронологиям на территории Хакасско-Минусинской котловины.

6. Рассмотреть основные и производные гистометрические характеристики древесных колец как показателей напряженности водного режима древесных растений.

7. Показать новые возможности трахеидограмм годовичных колец как инструмента высокого временного разрешения в анализе взаимосвязей «климат – реакция древесного растения».

Таким образом, **объектом** исследования являются лесные экосистемы в условиях дефицита увлажнения, а **предметом** – динамика радиального прироста и анатомических параметров структуры годовичных колец.

Научная новизна включает как общие, так и частные аспекты. Показаны перспективы систематических исследований на базе сети станций дендрозкологического мониторинга для исследуемой территории по реконструкции экологических условий роста древесных растений и влияния климатических факторов на рост деревьев на разных временных интервалах. Рассмотрены индивидуальные особенности динамики радиального прироста деревьев в сочетании с некоторыми их генетическими особенностями и иерархией по темпу роста в структуре древостоя. Оценены особенности нескольких методов, используемых в настоящее время в дендроклиматологии, для выявления климатического отклика древесных растений и реконструкции климатических факторов. Предложены математические модели для реконструкции динамики урожайности зерновых культур по длительным древесно-кольцевым хронологиям, учитывающие низко- и высокочастотные их составляющие. Обоснованы новые возможности использования анатомической структуры (трахеидограмм) годовичных колец для выявления и оценки влияния условий на рост и формирование годовичных колец в короткие интервалы сезона роста. Эти результаты также обосновывают перспективы более детального анализа и реконструкции условий сезона роста деревьев по анатомической структуре годовичных колец.

Теоретическая и практическая значимость. Теоретическая значимость работы, в первую очередь, определяется мультидисциплинарным подходом, который позволил получить ряд новых результатов, потенциально представляющих интерес для анатомии и физиологии древесных растений, экологии, наук о Земле. Во-первых, были оценены несколько методов анализа климатического отклика и реконструкции климата по древесным хронологиям и выявлены их преимущества и ограничения. Во-вторых, показаны новые причины дивергенции в росте деревьев в ответ на климатические изменения.

В-третьих, выявлен потенциал таких характеристик анатомии годовичных колец, как радиальный размер клеток и толщина клеточных стенок, для оценки влияния климатических, физиологических и экологических условий на сезонный рост деревьев. Наконец, четко показано, что параметры трахеидограмм годовичных колец фиксируют условия в соответствующие интервалы сезона роста, в течение которых происходит дифференцировка клеток; это открывает новые перспективы для дендроклиматических исследований с высоким временным разрешением.

Реконструкции длительных изменений гидрологического режима и динамики засух позволили оценить квази-циклические компоненты, полезные при вероятностном прогнозировании будущих изменений влагообеспеченности региона. Аналогичная работа сделана и для реконструированных рядов урожайности зерновых, результаты которой будут полезны при долгосрочном прогнозировании урожайности и разработке мер по снижению рисков неурожайных лет. Другим важным практическим результатом является косвенный вклад работы в анализ роли древесных растений на исследуемой территории в углеродном цикле через аккумуляцию углерода в стволах. Так, выявлены условия отдельных лет роста, которые сопровождаются формированием большей доли поздней древесины, а, значит, большим накоплением вещества в годовичных кольцах.

Интересным практическим результатом можно считать использование сети длительных древесно-кольцевых хронологий для дендрохронологической экспертизы, т.е. идентификации незаконной заготовки древесины по обращениям региональных следственных органов.

Методология и методика исследования. В методологии дендроклиматических и дендрэкологических исследований мы придерживались рекомендаций, изложенных в ряде ставших уже классическими монографий (Fritts, 1976; *Methods of dendrochronology...*, 1990; Ваганов и др., 1996; Schweingruber, 1996; Шиятов и др., 2000; Vaganov et al., 2006), а также некоторых публикаций, имеющих принципиальное значение для дендрохронологии в текущее время (Briffa et al., 1998; Mann et al., 1998; Büntgen et al., 2016 и т.п.). Спектр методов исследования был достаточно широким, включая полевые сборы, экспериментальные исследования (автоматизированные измерения радиального прироста на приборах – измерителях годовичных колец и гистометрические измерения с помощью системы анализа изображений с использованием специально разработанных в СФУ программных средств, методы определения генетических маркеров), а также набор разнообразных методов статистического анализа полученных

измерений (корреляционного, регрессионного, кластерного и пр.). Выбор статистических методов определялся решением конкретных задач исследования и достаточно подробно описан в соответствующих разделах.

Положения, выносимые на защиту:

1. Создание сети длительных древесно-кольцевых хронологий для исследуемой территории – необходимый этап в комплексном анализе прошлых изменений климата и обусловленных им изменений в экологических условиях роста древесных растений.

2. На климатический отклик деревьев оказывают влияние индивидуальные особенности (энергия роста, генетические факторы), микро-условия произрастания индивидуальных деревьев и макро-условия места произрастания с точки зрения ландшафта и высотных/широтных трансектов. Такая чувствительность и пластичность не только повышает выживаемость видов исследованных хвойных, но существенно расширяет возможности для детальной реконструкции условий роста в прошлом.

3. В условиях дефицита увлажнения пространственно-распределенная сеть длительных древесно-кольцевых хронологий четко регистрирует такие интегральные характеристики территории, как последовательность засушливых периодов в прошлом и динамику гидрологического режима.

4. Разработанная регрессионная модель, учитывающая низко- и высокочастотные изменения в динамике прироста древесных растений, адекватно реконструирует прошлые изменения урожайности зерновых культур в условиях дефицита увлажнения и может являться инструментом статистического прогнозирования.

5. Трахеидограммы годичных колец позволяют существенно повысить разрешающую способность дендроклиматического анализа, а временные ряды анатомических характеристик могут рассматриваться как новый инструмент для дендроклиматических и физиологических исследований роста древесных растений.

Степень достоверности. Достоверность полученных результатов прямо определяется используемыми экспериментальными методами исследования, которые опираются на апробированное высокоточное оборудование и подтверждены многочисленными ранними работами, равно как и повторностью измерений, необходимой при анализе выборки деревьев. Достоверность измеренных и расчетных величин проверена

соответствующими статистическими оценками. Модели реконструкции верифицированы историческими и другими независимыми данными.

Апробация результатов. Результаты работы представлены (апробированы) на российских и международных конференциях: Томск 2010, Екатеринбург 2010, Санкт-Петербург 2010, Уфа 2010, 2014, Барнаул 2010, Ишим 2011-2012, Брянск 2011-2013, Самара 2013, Пенза 2013, Черемушки 2017, Ольхонский район 2018, РусДендро (Бишкек 2014, Барнаул 2017); IX Съезд физиологов растений (Казань, 2019); Tree Rings, Climate, Natural Resources, and Human Interaction (Абакан 2013, Черемушки 2018); Plant Ecology and Digital Wood Anatomy (Черемушки 2016); Wood Formation and Tree Adaptation to Climate (Франция, Орлеан, 2018); Cool Forests at Risk, The Critical Role of Boreal and Mountain Ecosystems for People, Bioeconomy, and Climate (Австрия, Лаксенбург, 2018).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 40 научных работ, в том числе 25 статей в журналах Scopus, WoS, RSCI и изданиях, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ по специальности.

Личный вклад автора. Представленный труд является обобщением дендроэкологических исследований в Хакасско-Минусинской котловине и окружающих ее горных системах, проводимых автором с 2008 года. Сбор и обработка материала, измерение радиального прироста и анатомических параметров древесины, датировка и анализ проведены либо автором, либо при его непосредственном участии. Определение целей и задач данного исследования, подбор материала, его обработка и интерпретация полученных результатов выполнены автором самостоятельно.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность своему научному консультанту, академику РАН Е.А. Ваганову за советы, помощь и содействие на всех этапах работы. Благодарность выражается коллегам по лаборатории Д.Ф. Жирновой, Л.В. Белокопытовой, Т.В. Костяковой. За плодотворное сотрудничество и поддержку автор выражает признательность коллегам и соавторам: д.б.н. П.П. Силкину, к.б.н. М.В. Фонти (Брюхановой), к.б.н. И.В. Свидерской, д.т.н. В.В. Шишову, И.И. Тычкову, А. Арзаку, а также зарубежным коллегам Prof. R. Touchan, Prof. D. Meko, Dr. I. Panyushkina (University of Arizona, США), Dr. P. Fonti, Prof. F. Schweingruber (WSL, Швейцария); S.K. Shah (Birbal Sahni Institute of

Palaeobotany, Индия). За помощь в проведении полевых работ на территории ФГБУ Национального парка «Шушенский бор» автор благодарит директора В.А. Толмачева.

Работа проведена при финансовой поддержке проектов РФФИ (13-07-98005, 14-44-04043, 14-04-01462, 15-44-04309, 15-05-01666, 15-04-01628, 16-44-190140, 17-04-00315), Министерства образования и науки РФ, а также поддержана в рамках государственного задания НИР СФУ (№5.7917.2013).

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 7 разделов, заключения и выводов, изложена на 358 страницах и иллюстрирована 54 таблицами и 88 рисунками. Список литературы содержит 663 источника, в том числе 477 на иностранных языках.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

РАЗДЕЛ 1. Дендроклиматические и дендроэкологические исследования в лесных экосистемах

Представлен обзор литературы о дендроэкологических исследованиях в засушливых районах США (Fritts, 1965, 1976; Meko, 1997, 2001; Cook et al., 1999; Quinn, Sellinger, 2006; DeRose et al., 2014 и др.), Средиземноморского региона (Touchan et al., 1999, 2005, 2007; Campelo et al., 2006; Büntgen et al., 2010; Cook et al., 2015 и др.), континентальной Азии (Wang et al., 2005, 2012; Liang et al., 2008, 2010; Chen et al., 2012, 2016; Lei et al., 2016 и др.). В России исследования реакции деревьев на осадки и гидрологические характеристики были проведены в семиаридных районах Казахстана, Алтайских ленточных борах и Бурятии (Оленин, Мазепа, 1987; Малышева и др., 2013; Рыгалова, Быков, 2015; Андреев и др., 1999, 2001a). Результаты первых исследований на Юге Сибири обобщены в монографиях (Ваганов и др., 1985; Ваганов, Шашкин, 2000). Проведенные позднее исследования подтверждают комплексный климатический отклик деревьев в степной и лесостепной зоне (Магда, Ваганов, 2006; Knorre et al., 2010). Ряд дендрохронологических работ рассматривает зависимости климатического отклика деревьев от их возраста, положения в древостое, локальных условий и т.п. (Ваганов, Шашкин, 2000; Oberhuber, Kofler, 2000; Машуков, Бенькова, 2014; Николаева и др., 2015).

Использование региональной сети хронологий позволяет в подверженных дефициту увлажнения районах восстановить динамику влагообеспеченности территории, т.е. частоту и интенсивность засух (Meko, 1997; Cook et al., 1999; Touchan et al., 2003) и гидрологический режим водных объектов как естественных интеграторов доступной влаги (Meko et al., 1995, 2001; Андреев и др., 1999, 2001b). Общие закономерности влияния климата на

продуктивность наземных экосистем, включая лесные и аграрные (Жирнова, 2005; Iizumi, Ramankutty, 2016), позволяют использовать древесно-кольцевые хронологии и для реконструкции урожайности различных сельскохозяйственных культур (Helama et al., 2013; Рыгалова и др., 2014; Yadav et al., 2015).

Пионерные работы по дендроклиматическому анализу анатомической структуры годовых колец были сделаны еще в 1980-х годах (Schweingruber, 1979, 1993; Ваганов и др., 1985), но только современные технические возможности позволили проводить массовые измерения анатомических характеристик (Силкин, 2009, 2010; von Arx, Carrer, 2014; Peters et al., 2018). Для регионов, испытывающих дефицит увлажнения, исследования анатомической структуры ксилемы в основном сфокусированы на ее гидравлических характеристиках, т.е. функции водопроведения (Eilmann et al., 2009; Anderegg et al., 2013; Martin-Benito et al., 2013; Hetzer et al., 2014; Olano et al., 2014). Также анатомические параметры ксилемы перспективны для косвенной оценки сезонной кинетики ее формирования (Vaganov et al., 2006; Rossi et al., 2011; Castagneri et al., 2017), поскольку позволяют уточнить механизмы регуляции кинетики роста внешними и внутренними факторами (Zobel, Jett, 2012; Petterle et al., 2013; Petit, Crivellaro, 2014).

Исследуемый регион (Хакасско-Минусинская котловина) мало изучен по сравнению с другими регионами континентальной Азии и интересен как полигон для применения новых подходов и методов анализа роста древесных растений как индикаторов прошлых климатических и экологических изменений.

РАЗДЕЛ 2. Объекты и методы исследования

В Хакасско-Минусинской котловине построение региональной сети древесно-кольцевых хронологий проводится с 2008 г. на базе лаборатории «Дендрэкология и экологический мониторинг» Хакасского технического института – филиала ФГАОУ ВО «Сибирский федеральный университет» (Рис. 1). Климатическая база включает многолетние данные с месячным и суточным разрешением температуры и осадков, а также производные индикаторы: гидротермический коэффициент Селянинова (Селянинов, 1937), индекс эвапотранспирационного баланса SPEI (Beguería et al., 2014), индекс влажности WI (Lei et al., 2014), индекс напряженности засухи Палмера PDSI (van der Schrier et al., 2013). Гидрологический режим территории оценивался по данным гидропостов – рядом расхода воды в реках Туим, Сон, Енисей, Абакан и динамики уровня озера Шира. Отдельно были собраны исторические свидетельства экстремальных климатических явлений и их последствий. Для

анализа продуктивности агроэкосистем использованы ряды урожайности сети сортоиспытательных участков и более современные статистические данные по посевным площадям и урожайности зерновых культур Хакасии. Все перечисленные данные составляют постоянно пополняемую региональную базу климатической и экологической информации.

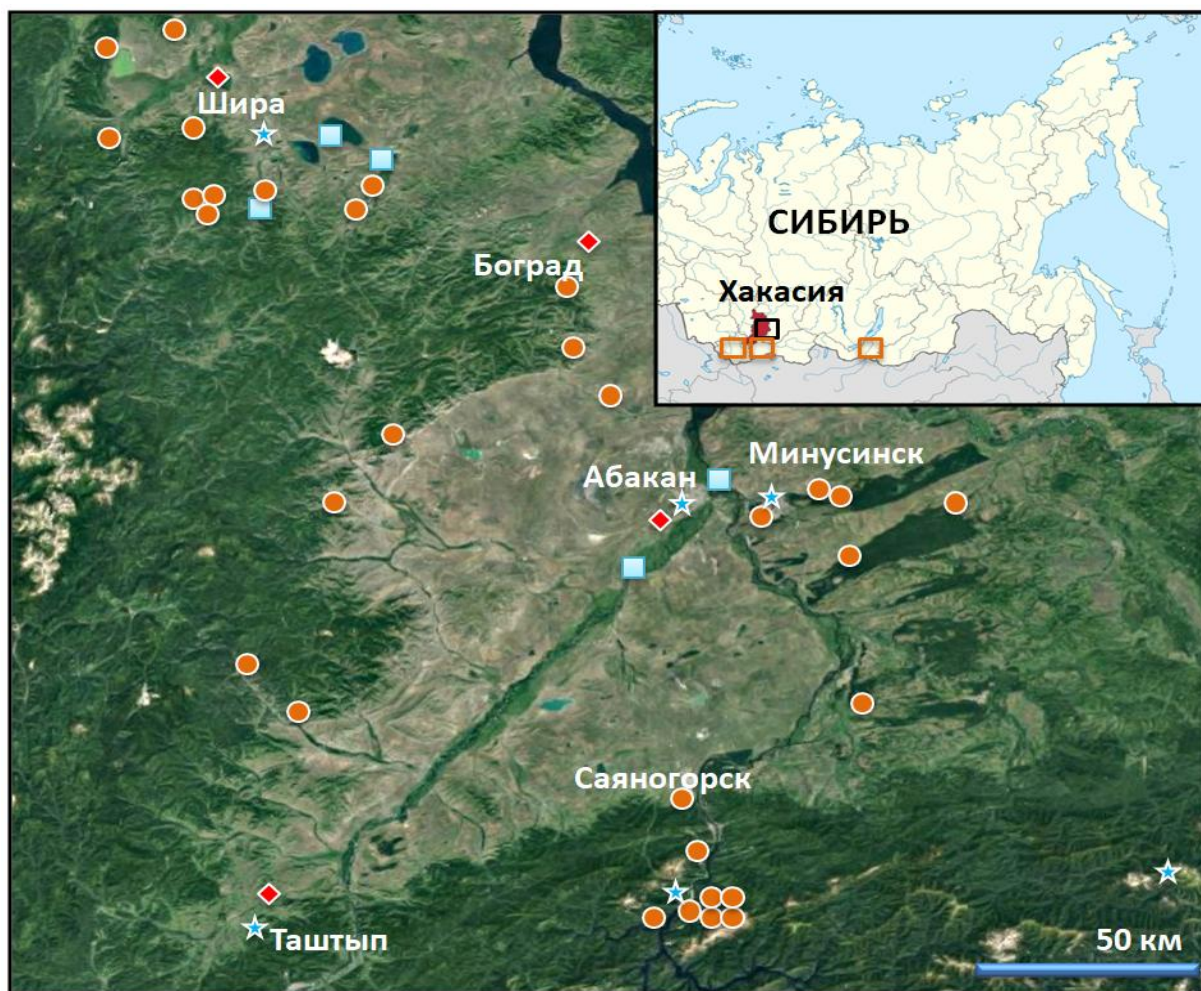


Рисунок 1. Карта района исследования с указанием участков сбора дендрохронологического материала (круги), гидропостов (квадраты), государственных сортоиспытательных участков (ГСУ, ромбы) и метеостанций (звезды). На врезке – расположение района исследования и других регионов, где проводился сбор материала

Район исследования относится к водосборам р. Енисей, р. Чулым и нескольких бессточных озер (например, Беле-Ширинская бессточная область). В лесостепной зоне из хвойных преобладают лиственница сибирская и сосна обыкновенная, к поймам рек приурочены ельники; в тайге также распространены пихта сибирская и кедр сибирский. В качестве объекта исследования использованы хронологии ширины годовичных колец (ШГК) и анатомических параметров сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.),

лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) и ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.). Сбор образцов, измерение и стандартизация хронологий ШГК проводились по стандартным методикам, принятым в дендрохронологии (Шиятов и др., 2000). Были использованы стандартные хронологии (std, без возрастного тренда, представленного сплайном или отрицательной экспонентой) и остаточные (res, без автокорреляции) индивидуальные, усредненные по участкам – локальные хронологии, а также обобщенные хронологии по нескольким участкам.

Анатомические характеристики трахеид (размер люмен LD, радиальный диаметр D, толщина клеточной стенки CWT) были измерены на тонких поперечных срезах древесины (Рис. 2; Яценко-Хмелевский, 1954; Чавчавадзе, 1979). В работе использовали исходные и нормированные трахеидограммы, производные характеристики (средние или максимальные значения), локальные хронологии анатомических характеристик длиной 40–50 лет.

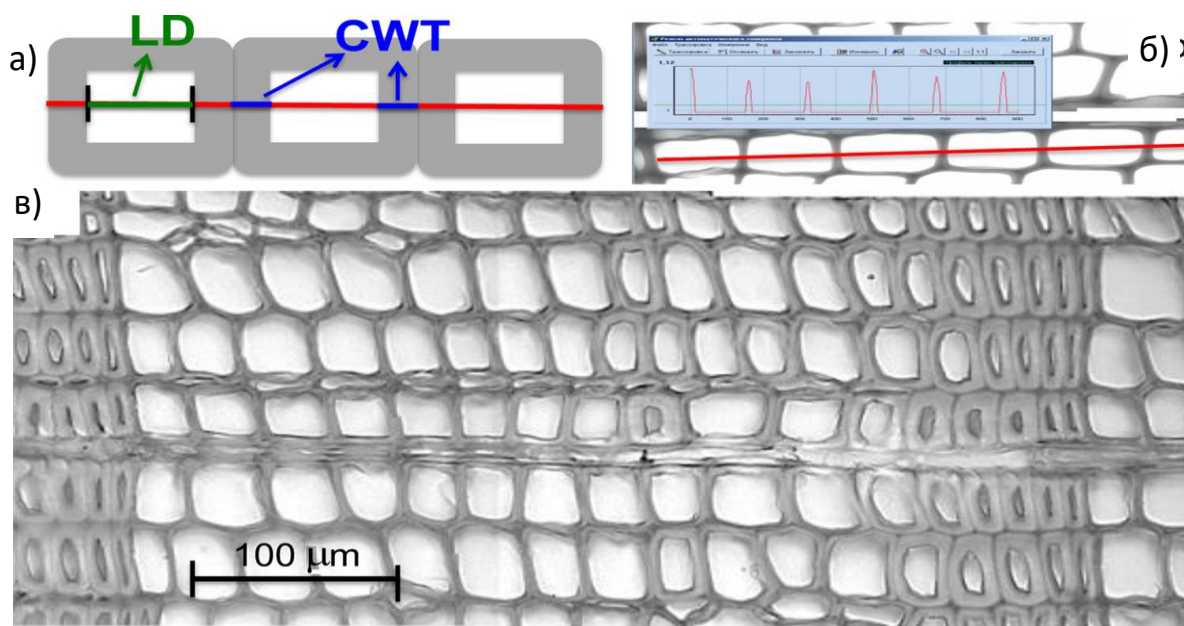


Рисунок 2. Пример измерения анатомических параметров трахеид: (а) измеряемые параметры – радиальный диаметр люмена LD и толщина клеточной стенки CWT; (б) процесс полуавтоматического измерения в программе Lineux; (в) микрофотография тонкого среза древесины

Для анализа влияния генетических характеристик деревьев на прирост проведено генотипирование образцов хвои, взятых с тех же деревьев, для которых получены измерения ШГК. В работе использованы результаты генотипирования, полученные к.б.н. К. В. Крутовским и к.б.н. Н. В. Орешковой в рамках совместного проекта. Индивидуальную гетерозиготность каждого исследуемого дерева рассчитывали как долю гетерозиготных локусов из всего анализируемого набора локусов (генов) и

сравнивали со статистическими характеристиками и климатическим откликом хронологий ШГК.

В работе использовали статистические методы корреляционного, регрессионного, кластерного и дискриминантного анализа. Нестандартные алгоритмы и методики описаны в соответствующих разделах работы. Расчеты проводились в программах STATISTICA (Боровиков, 2001; www.StatSoft.ru), ARSTAN и Seascorr (Meko et al., 2011).

РАЗДЕЛ 3. Пространственно-временные закономерности климатического отклика радиального прироста основных хвойных пород региона

Для дендроклиматического анализа хвойных лесостепной зоны были использованы хронологии ШГК сосны и лиственницы участков вблизи п. Вершино-Биджа (BID, сосна – длительность 247 лет, лиственница – 179 лет) и с. Казановка (KAZ, сосна – 164 года, лиственница – 124 года) на южных склонах предгорий Кузнецкого Алатау. Дендроклиматический анализ проведен с использованием трех подходов. Классический корреляционный анализ по ежемесячным рядам температуры и осадков показал типичную для засушливых регионов комбинацию положительного отклика на осадки и отрицательного – на температуру для июля-сентября предыдущего и апреля-июня текущего года на участке KAZ, на участке BID реакция продляется на июль текущего года. Недостаточное увлажнение приводит к положительному отклику прироста на осадки вегетационного сезона, как основного источника влаги. После окончания вегетации осадки накапливаются в почве, а позднее формируют снеговой покров, выполняющий функцию защиты почвы от промерзания и аккумулятора влаги. Отрицательное влияние температуры определяется ее ролью в регуляции потенциальной эвапотранспирации. Сложная структура климатического отклика приводит к тому, что каждый отдельный фактор определяет небольшую долю изменчивости прироста. Обобщение рядов температуры и осадков для более длительных временных интервалов сглаживает видовые различия климатического отклика, но зависимость его сезонности и интенсивности от условий места произрастания сохраняется. Так, показано, что на участке BID реакция на осадки максимальна с июля предыдущего по июль текущего года, на участке KAZ – с предыдущего июля по июнь и выражена сильнее.

Корреляции между климатическими факторами являются обоснованием для использования второго подхода – частных корреляций. Осадки были выбраны в качестве ведущего фактора, температура – второстепенного. Расчеты показали, что на обоих участках отклик на температуру наиболее

выражен для длительности диапазона усреднения 4 месяца, на осадки – при суммировании за год. Частные корреляции для температуры ниже, чем парные, что показывает совместное влияние температуры и осадков на динамику влажности почвы. Основным достоинством этого подхода является выявление наиболее критичного лимитирующего фактора и интервала его максимального влияния.

Третий подход – использование скользящих климатических рядов с окном 10-21 день и шагом 1 день (Рис. 3) – позволил уточнить сроки начала и окончания интервалов климатического влияния на рост хвойных. Например, на обоих участках значимое влияние климатических факторов на прирост заканчивается примерно на 5-10 дней раньше у лиственницы, чем у сосны, в то же время на участке KAZ этот момент наступает более чем на две декады раньше, чем на участке BID. Поскольку сезонный рост деревьев не приурочен к календарю, ежемесячные климатические ряды могут не соответствовать реальному началу или окончанию сезона роста, что повышает актуальность использования скользящих климатических рядов.

Для анализа вклада топоэкологических условий на прирост и климатический отклик хвойных были подобраны пары смежных участков, контрастных по почвенному увлажнению: южный склон и пойма водотока у его подножия. Лиственницу исследовали в подтаежной зоне Ширинского района возле п. Беренжак на участках BER1 (склон, 272 года) / BER2 (пойма, 165 лет), сосну – в Минусинском бору возле с. Малая Минуса (MIN, 105 лет) и на склоне холма Тараска (TAR, 89 лет). Для обоих видов средний прирост и его вариация выше на пойменных участках, но чувствительность выше на склонах, что говорит о преобладании вклада в динамику прироста внутренних и фитоценологических факторов в первом случае, климатических колебаний – во втором.

Значимые взаимосвязи наблюдаются между хронологиями одного вида на соседних участках. В остальных случаях, несмотря на единые климатические условия, взаимосвязи отсутствуют, что говорит о существенном вкладе в динамику роста деревьев локальных условий, а в менее экстремальных местообитаниях – видовых особенностей.

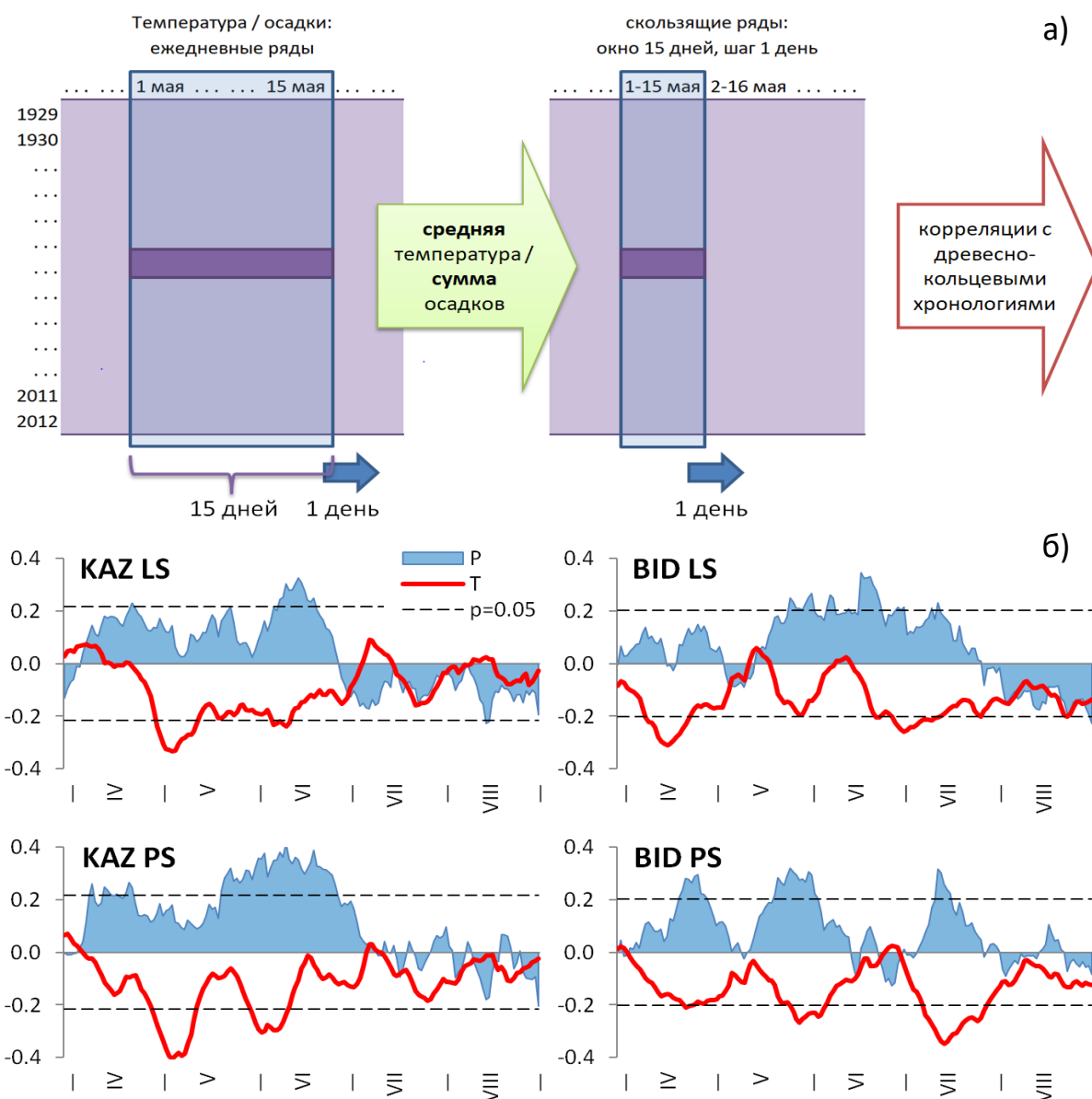


Рисунок 3. Детальный дендроклиматический анализ: а) метод расчета рядов температуры и осадков (окно 15 дней, шаг 1 день) для анализа; б) парные корреляции остаточных хронологий ШГК с климатическими рядами текущего вегетационного сезона

В Минусинском бору при общей картине климатического отклика, типичной для засушливых районов (положительное влияние осадков и отрицательное – температуры), на склоне влияние ведущих климатических факторов более выражено, так как осадки – единственный источник увлажнения. В пойме климатический отклик ослаблен в период высокого уровня грунтовых вод (начало сезона). В подтаежных условиях рост лиственницы на склоне подчиняется тем же закономерностям – в пойме наблюдается инверсия климатического отклика: температура июня оказывает прямое положительное воздействие (стимулирует рост), влияние осадков не значимо. Таким образом, при меньшей степени засушливости локальные

условия изменяют не только интенсивность, но и направление климатического отклика в приросте хвойных.

Сравнительный анализ радиального прироста и его климатического отклика для всего диапазона условий произрастания вида был проведен для ели на северном макросклоне хр. Борус Западных Саян. Три участка были заложены вдоль высотного трансекта: на нижней границе (LOW, ~520 м н.у.м., длительность 112 лет), в центре (MID, ~960 м н.у.м., 141 год) и на верхней границе ареала (HIGH, ~1320 м н.у.м., 292 года). Существенный вклад в изменчивость прироста вносят факторы, действующие на уровне индивидуальных деревьев (так как $r\text{-bar} = 0.24\text{--}0.27$). Статистический анализ показал, что на каждом участке деревья разбиваются на две группы А и В, при этом в группу А вошли в основном деревья, произрастающие на каменистых склонах, в группу В – в микропонижениях рельефа. Все корреляции между группами А с разных высот и между группами А и В на одной высоте положительны (0.15–0.47 и 0.22–0.40), в остальных случаях знак взаимосвязи непостоянен из-за воздействия комбинации климатических градиентов и микроусловий. В отдельные периоды между групповыми хронологиями наблюдаются расхождения для низкочастотной компоненты, особенно заметна дивергенция прироста (положительный и отрицательный тренды у групп А и В соответственно) после 1980 г. (Рис. 4а). Различия климатического отклика между группами наиболее значительны для температуры сентября-апреля и осадков октября-декабря, стимулирующих рост деревьев группы А на всех высотах ($r = 0.32\text{--}0.51$ и $0.32\text{--}0.37$ соответственно), но мало влияющих на группу В (Рис. 4б). Высокая чувствительность деревьев группы А к зимним условиям может быть связана с усиленным промерзанием каменистой почвы и медленным установлением снегового покрова, приводящим к возрастанию риска повреждения корневой системы морозами.

Для весенне-летнего периода наблюдается высотный градиент отклика в обеих группах, отражающий смену лимитирующего фактора: отклик на температуры мая-июня с увеличением высоты меняется с отрицательного на положительный; на осадки – с положительного на отрицательный; также наблюдается сдвиг отклика на более поздние даты в соответствии с температурным градиентом.

Хронологии групп А в середине и на верхней границе ареала, сглаженные 11-летней скользящей средней, имеют высокие корреляции со сглаженными рядами температуры сентября-апреля (0.85–0.90) и осадков октября-декабря (0.72–0.79), т.е. аккумулируют длительные тренды в изменчивости климата холодного сезона, в немалой степени обусловленного Сибирским антициклоном.

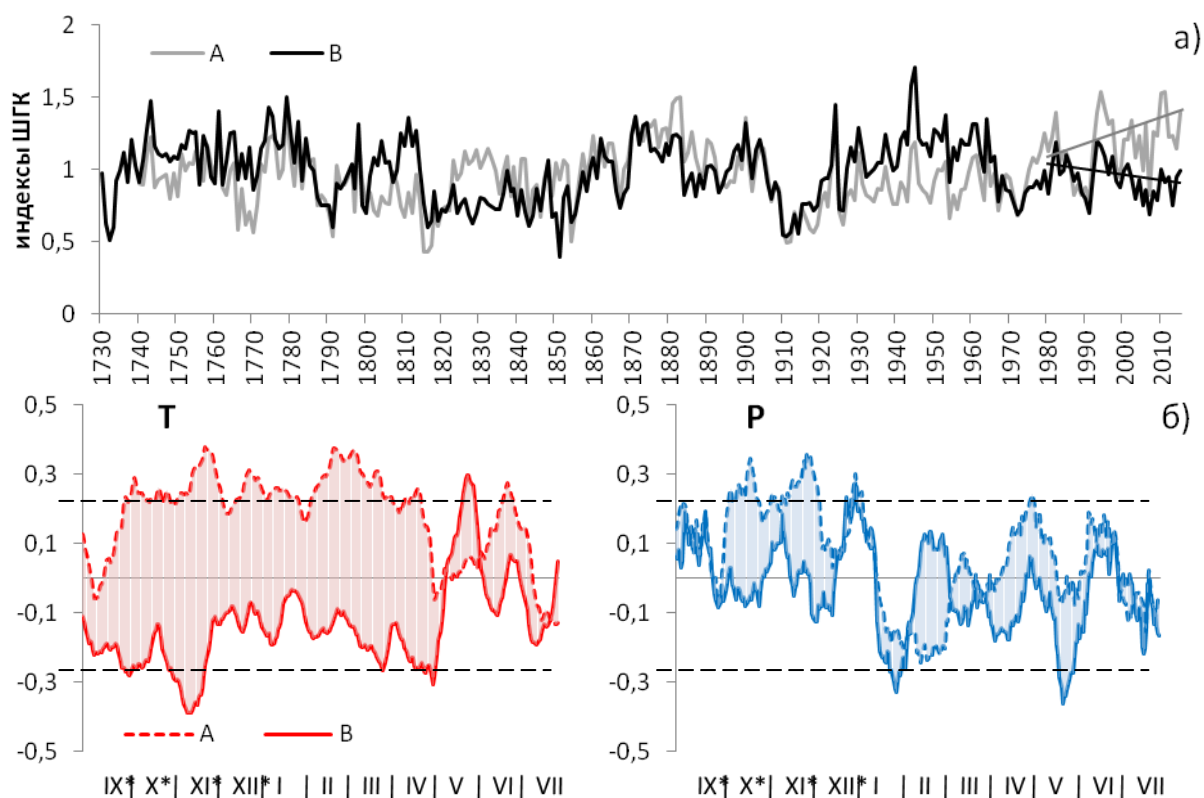


Рисунок 4. Дивергентный прирост и климатический отклик ШГК ели на участке HIGH: а) графики стандартных хронологий групп А и В с указанием линейных трендов за 1980-2015 гг.; б) корреляции сгруппированных хронологий с рядами температуры Т и осадков Р (окно 21 день, шаг 1 день) с сентября по июль

РАЗДЕЛ 4. Вклад характеристик индивидуальных деревьев в особенности их прироста и его климатического отклика

Для выявления особенностей деревьев с различной энергией роста были использованы массовые измерения ШГК сосны обыкновенной в Минусинском бору, на участках MIN (N = 40 деревьев, длительность 167 лет), TAR (N = 34, 100 лет), возле п. Малая Ничка (NIC, N = 29, 142 года) и п. Зеленый Шум (ZSH, N = 95, 133 года). Условия произрастания практически не различаются между участками.

Выборку классифицировали по энергии роста, используя в кластерном анализе значения экспоненциальных кривых возрастного тренда, усредненные по декадам за первые 100 лет жизни каждого дерева. Иерархическая классификация показала возможность выявления кластеров, а метод К-средних использовали для уточнения их оптимального количества (Рис. 5).

Были получены остаточные локальные, кластерные и региональная хронологии ШГК, имеющие достаточно высокие статистические характеристики и высокие корреляции между собой (0.59–0.90 между участками и 0.72–0.97 между кластерами). Характерный для лимитирования

по увлажнению климатический отклик (положительная реакция на осадки и отрицательная на температуру текущего мая-июля и предыдущего сентября) наблюдается для всех хронологий.

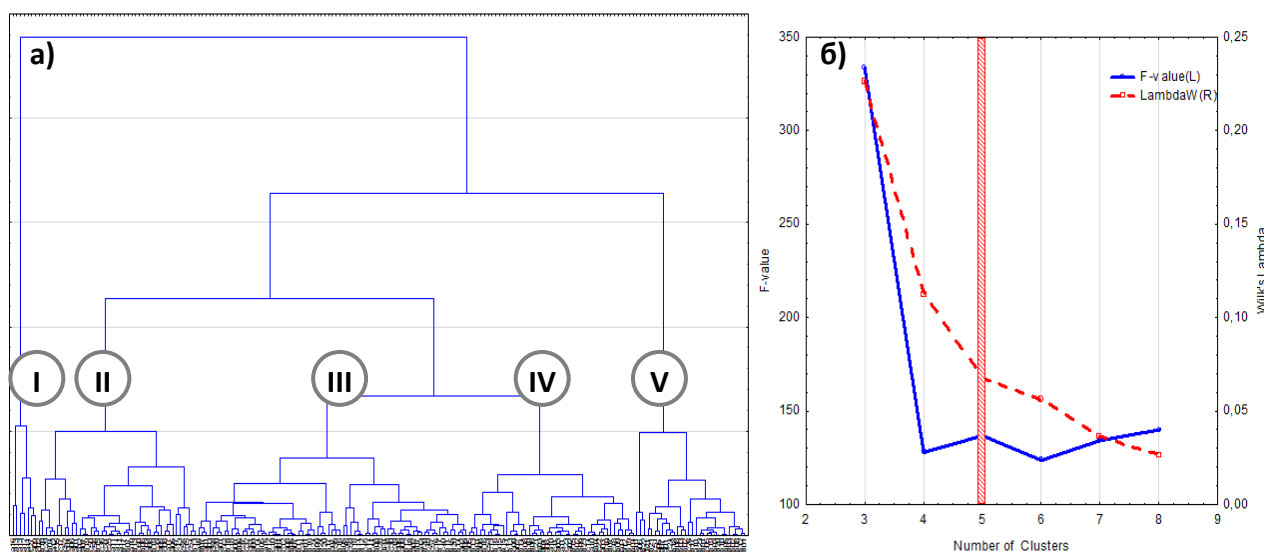


Рисунок 5. Классификация индивидуальных хронологий по параметрам возрастных кривых: а) иерархическая классификация методом полной связи, мера сходства – Евклидово расстояние; б) показатели качества классификации методом К-средних (F-критерий и Лямбда Вилкса) как функции от количества кластеров

Различия в статистических характеристиках кластерных хронологий, корреляции между ними и особенности климатического отклика показывают, что к климатическим колебаниям наиболее чувствительны деревья со средней энергией роста (II–IV кластеры). У быстрорастущих деревьев I кластера повышена устойчивость к стрессу, что приводит к ослаблению климатического сигнала, а для угнетенных деревьев V кластера преобладает влияние фитоценологических факторов. Условия июля воздействуют в первую очередь на деревья с высокой энергией роста из-за большей длительности камбиальной активности. Таким образом, при анализе влияния климата на прирост деревьев оптимальным является выбор деревьев со средней скоростью роста.

Для исследования вклада генетических характеристик индивидуальных деревьев в их прирост и климатический отклик использовали две популяции лиственницы в подтаежных лесах Ширинского района вблизи п. Беренжак (BER, длительность 293 года) и п. Ефремкино (EFR, 214 лет), по 50 деревьев на каждом участке. При генотипировании были получены данные по 8 микросателлитным локусам, для которых в данных популяциях наблюдается высокая генетическая изменчивость (3–15 аллелей). Поиск взаимосвязей

индивидуальной гетерозиготности (IndHet) с закономерностями роста деревьев проводили несколькими методами. Статистические характеристики измеренных и стандартизованных индивидуальных хронологий ШГК (среднее значение, стандартное отклонение, чувствительность, автокорреляция первого порядка и корреляция с локальной хронологией) не имеют значимых взаимосвязей с IndHet. Кластеризация деревьев по энергии роста (с представлением возрастного тренда экспоненциальной функцией или сглаживающим сплайном) также не выявила различий в распределении деревьев с разной гетерозиготностью. Третьим способом было выделение в каждой популяции групп деревьев с высокой (High IndHet > 2/8) и низкой (Low IndHet ≤ 2/8) гетерозиготностью и сравнение групповых хронологий. Хронологии High IndHet показали более высокие характеристики общего внешнего сигнала и чувствительность, Low IndHet – более высокую автокорреляцию.

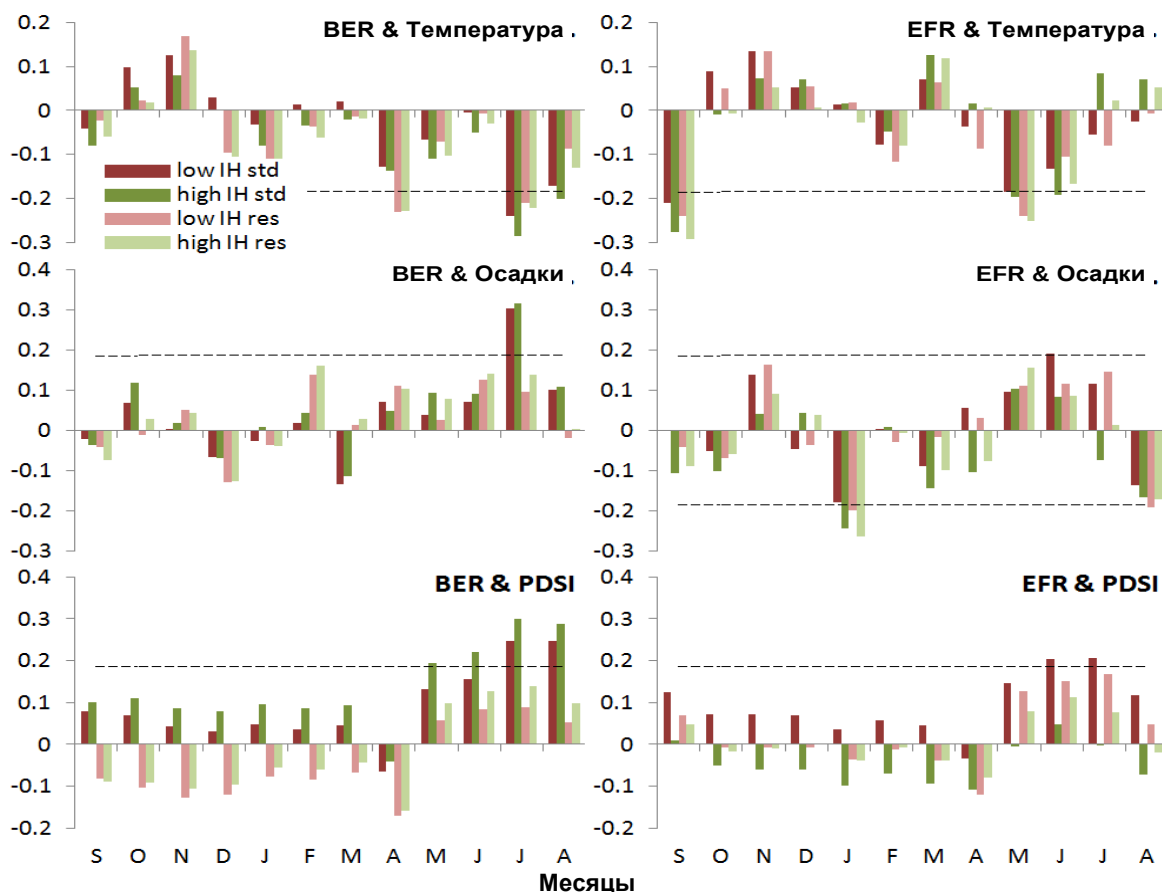


Рисунок 6. Климатический отклик в хронологиях локальных подвыборок с меньшей и большей гетерозиготностью, указан уровень значимости $p=0.05$

Дендроклиматический анализ групповых хронологий (Рис. 6) выявил также лучшую взаимосвязь температуры, осадков и PDSI с хронологиями High IndHet. Предположительно, для деревьев с высокой гетерозиготностью более

выражено влияние общих для популяции факторов (климат, общая характеристика ландшафта и почвы), а для менее гетерозиготных – индивидуальных стрессовых факторов (микроусловия, конкурентные отношения). Следствием этого является то, что радиальный прирост деревьев с высокой гетерозиготностью быстрее восстанавливает высокую скорость роста после экстремальных климатических условий.

РАЗДЕЛ 5. Использование длительных древесно-кольцевых хронологий для анализа регионального режима увлажнения

Для исследования гидрологических характеристик крупного бессточного оз. Шира были использованы хронологии ШГК лиственницы трех участков, расположенных вблизи от рек Туим (ТУИМ, длительность 294 года) и Сон (SON1, 150 лет; SON2, 141 год) в сходных локальных условиях. Высокая корреляция всех локальных хронологий (std: 0.47–0.89, res: 0.65–0.88) позволила объединить их в региональную хронологию SHIRA для периода 1719–2013 гг.

Анализ показал, что осадки второй половины предыдущего и первой половины текущего теплого сезона стимулируют прирост лиственницы. Отклик на температуру предыдущего сентября и текущего мая отрицательный. Максимальный отклик прирост лиственницы имеет на годовые осадки с июля предыдущего по июнь текущего года.

Погодичные первые разности уровня воды в оз. Шира ΔL_{June} , т.е. разности уровня между июнем текущего и июнем предшествующего года, имеют тесную положительную связь как с осадками за этот же период ($r=0.55$), так и со стандартной хронологией ШГК лиственницы ($r=0.64$) (Рис. 7а). Связь с осадками, наоборот, сильнее у остаточной хронологии ($r=0.57$) (Рис. 7б). Причиной такой закономерности может являться наличие автокорреляционной составляющей в колебаниях уровня озера и в std хронологиях, но не в осадках. Преобразование стандартной хронологии в Z-scores (нормирование к нулевому среднему и единичному среднеквадратическому отклонению) и суммирование дает интегральную кривую, сходную с длительными колебаниями уровня озера (Рис. 7в).

Прогнозируемый ΔL из регрессионной модели (Рис. 7д) имеет положительное значение +8.12 см при значениях индексов радиального прироста ~ 1 (т.е. при нормальном режиме увлажнения для региона). В то же время, при нулевом приросте лиственницы (экстремально неблагоприятные годы) ΔL падение уровня может составить 21,37 см, что соответствует потерям $7693 \times 10^3 \text{ м}^3$ воды. Серия засушливых лет может не только резко уменьшить уровень озера, но и увеличить его соленость, что было зафиксировано в начале

20 века (Rogozin et al., 2010) и подтверждается низкими приростами лиственницы в соответствующие периоды.

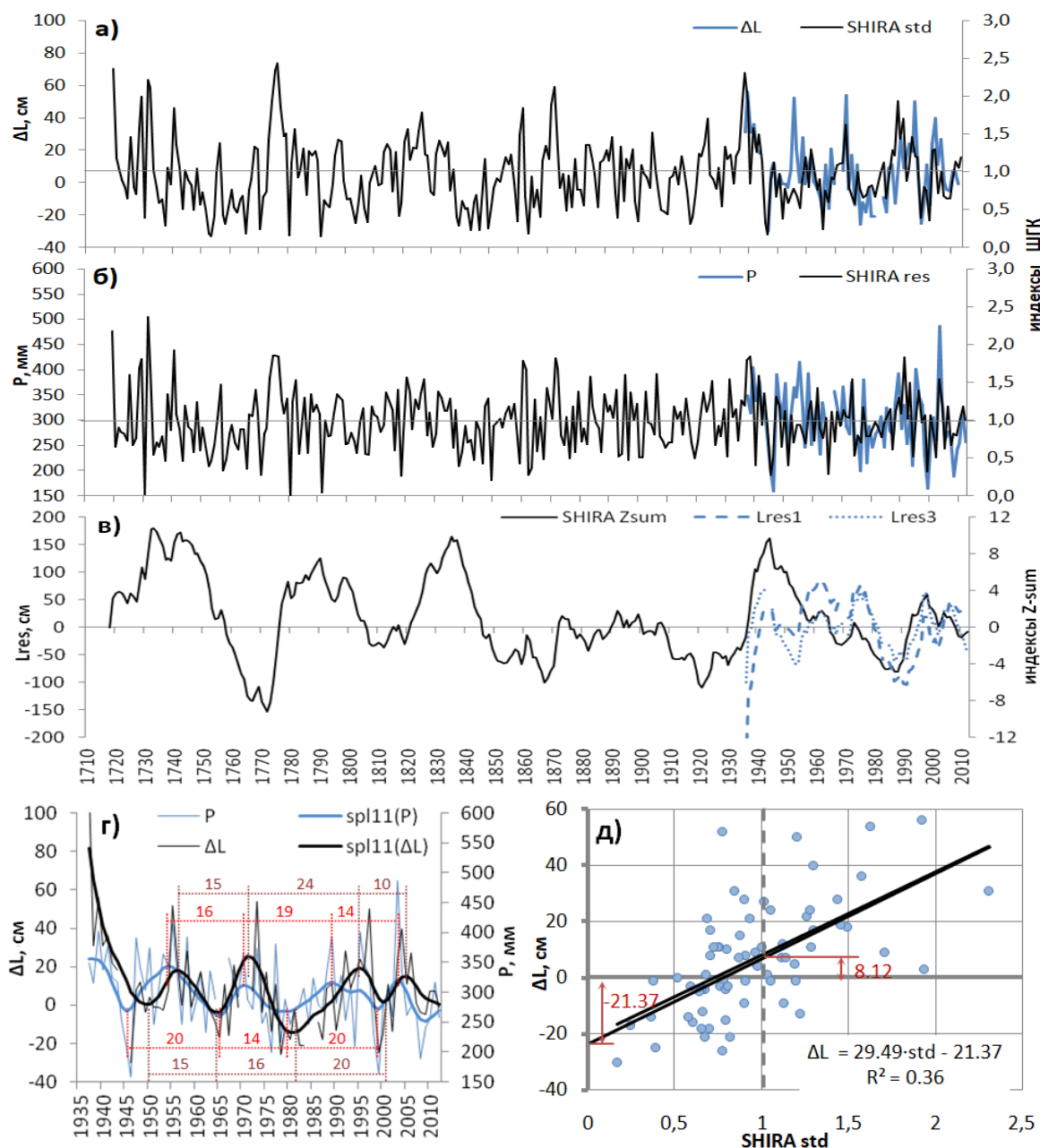


Рисунок 7. Динамика режима увлажнения и хронологий ШГК: а) погодичная разность уровня оз. Ширы в июне ΔL и стандартная региональная хронология; б) годовая сумма осадков с июля по июнь P и остаточная региональная хронология; в) отклонения уровня оз. Ширы от линейного и кубического трендов и региональная интегральная хронология $Z\text{-sum}$; г) динамика ΔL и P , сглаженная 11-летними кубическими сплайнами; д) зависимость ΔL от стандартной региональной хронологии и ее линейная аппроксимация

Для реконструкции засух в степной части Хакасско-Минусинской котловины по длительным древесно-кольцевым хронологиям были выбраны

четыре хронологии сосны: BER1 (длительность 257 лет), BID (164 года), KAZ (247 лет), MIN (167 лет). Анализ главных компонент для хронологий MIN, BID, и KAZ показывает четкий общий сигнал. Первая главная компонента включает 65 % изменчивости прироста.

Дендроклиматический анализ в программе Seascorr показал, что наиболее подходящим для реконструкции фактором являются годовые осадки с июля предыдущего по июнь текущего. Модели реконструкции (1849–2012 гг.) были построены на базе первой главной компоненты хронологий MIN, BID, и KAZ для периода с 1849 по 2012 годы, а также на базе хронологий KAZ и BER1 для периода с 1777 по 2008 годы (Рис. 8). Уравнения регрессии были проверены на периоде 1948–2012 гг. перекрестной калибровкой и верификацией для двух подпериодов. Полученные таким образом модели объясняют 54–67 % вариации осадков.

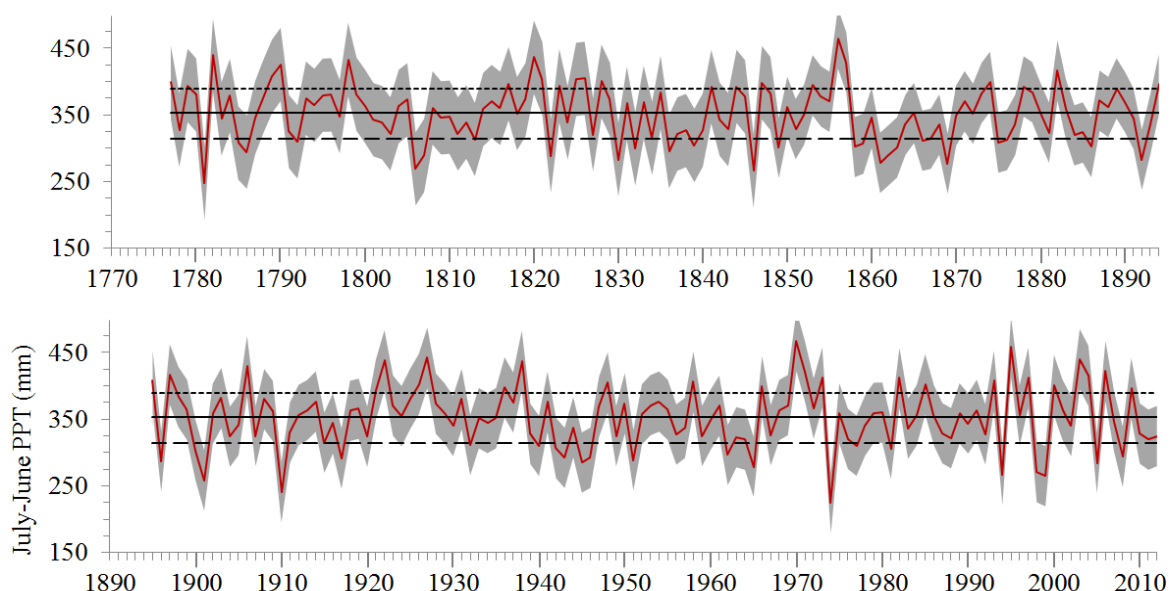


Рисунок 8. Реконструкция годовой суммы осадков с июля по июнь за 1777-2012 гг.: горизонтальные линии – 25% (штриховая), среднее значение (сплошная) и 75% (точечная), рассчитанные для регионального инструментального ряда осадков за 1948-2012 гг. Показан 80% доверительный интервал

Модели реконструкции осадков были использованы для выявления наиболее сухих лет. В качестве пороговых значений использовали процентиля 25 % и 75 % по инструментальным рядам осадков за 1932–2012 гг. В результате было выявлено 48 засушливых лет со средним интервалом между ними 6 лет и максимальным 15 лет. Наиболее длительная засуха наблюдалась в 1861–1863 гг. Некоторые засухи были подтверждены документальными свидетельствами: засухи и неурожай зафиксированы в 1836–1837 гг.

(Быстрянский, 1916), 1830г., 1849 г. (Костров, 1859), 1900–1902 гг. (Бутанаев, 2002).

Для объяснения климатических причин засух рассмотрено влияние весенне-летней циркуляции атмосферы на режим увлажнения и прирост сосны с помощью карты разности между наиболее сухими и влажными годами, рассчитанной для аномалий геопотенциальных высот изобары 500 мб на базе NCEP/NCAR (Kalnay et al., 1996). Эта карта показывает формирование устойчивого антициклона к югу от района исследования (северо-запад Китая и юго-запад Монголии) в засушливые годы.

РАЗДЕЛ 6. Длительные древесно-кольцевые хронологии в анализе и реконструкции урожайности зерновых в Хакасско-Минусинской котловине

Согласно агроклиматическому районированию, земледельческая территория Хакасии разделена на три почвенно-климатические зоны (Агроклиматические ресурсы ..., 1974): 1) подтайга предгорий на темно-серых и серых лесных почвах, где земледелие осуществляется преимущественно на склонах (ТА – Таштыпский район); 2) степи на обыкновенных и южных черноземах на севере республики, где наблюдается недостаток увлажнения (ОР – Орджоникидзевский, ШН – Ширинский, БО – Боградский, частично БЕ – Бейский районы); 3) сухие степи на каштановых почвах в центральных районах, где земледелие возможно только при орошении (АЛ – Алтайский, АС – Аскизский, UA – Усть-Абаканский и часть Бейского района), зона за исключением UA покрыта сетью ирригационных каналов, пассивно питающихся от Енисея, Абакана и их притоков.

В качестве источников данных об урожайности зерновых использовали ежегодные ряды двух типов: 1) статистические, обобщенные по административным районам за 1960–2012 гг.; 2) ряды четырех государственных сортоиспытательных участков (ГСУ) за 1939–1995 гг. (Рис. 9). Рассмотрена средняя урожайность всех зерновых культур, а также урожайность яровой пшеницы, ярового ячменя и овса (~95% площадей посева зерновых по Хакасии).

Диапазон изменчивости и средняя урожайность зерновых зависит в первую очередь от агроклиматических условий: урожайность максимальна в предгорьях (ТА) и минимальна в сухих степях (UA, AS), но в АЛ урожайность высока, несмотря на принадлежность района к сухим степям, что может быть обусловлено его расположением между крупными реками, смягчающим климат и облегчающим ирригацию. Возрастание чувствительности рядов

урожайности к югу от OR до AS смягчено в AL, BE и TA повышением увлажнения за счет ландшафта и гидрологических условий.

Пространственный корреляционный анализ показал, что чем больше разница между районами по широте, тем слабее взаимосвязь между рядами урожайности. В результате земледельческая территория Хакасии была разбита на три зоны: северная (OR, SH, BO, UA), центральная (AL, AS, BE) и южная (TA). Это деление совпадает с агроклиматическим районированием за исключением UA, что указывает на более значимую роль широтных климатических градиентов и наличия ирригации.

Анализ климатического отклика подтвердил полученную нами классификацию районов Хакасии на зоны. В северной зоне урожайность положительно коррелирует с количеством осадков и ГТК, отрицательно с температурами (Рис. 10). Осадки являются основным источником влаги, а тепло усиливает эвапотранспирацию, вызывая водный стресс у растений. В течение наиболее жаркого периода (20 июня – 25 июля) при $T > 30$ °C также возникает тепловой стресс. Воздействие климата суммируется с мая по июль, т.е. на всех стадиях от прорастания семян до полного созревания зерна. Максимальное влияние показателей увлажнения наблюдается до выхода в трубку (май) и в течение репродуктивного периода (конец июня – июль).

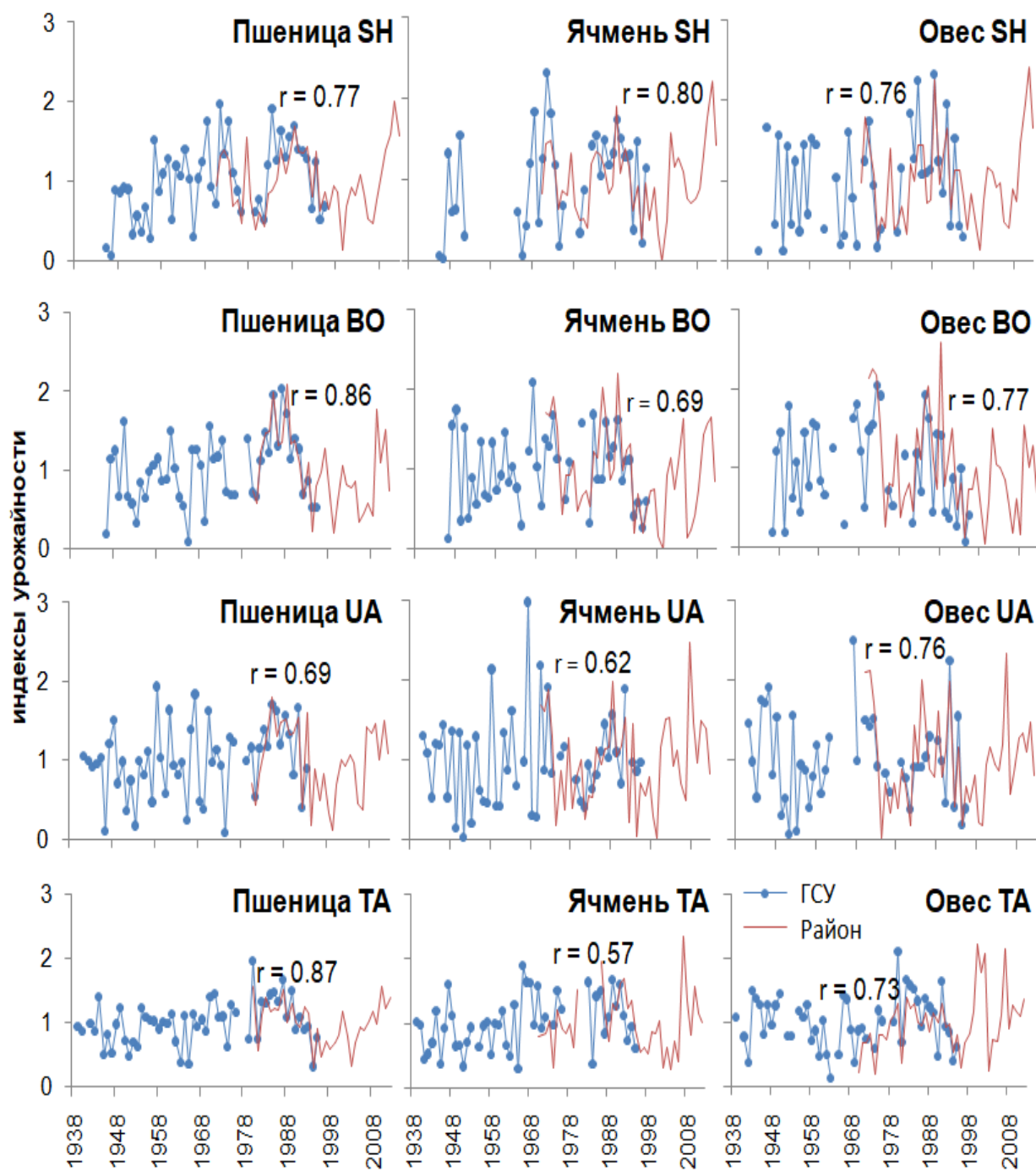


Рисунок 9. Индексированные (стандартизованные) ряды урожайности по ГСУ и соответствующим районам

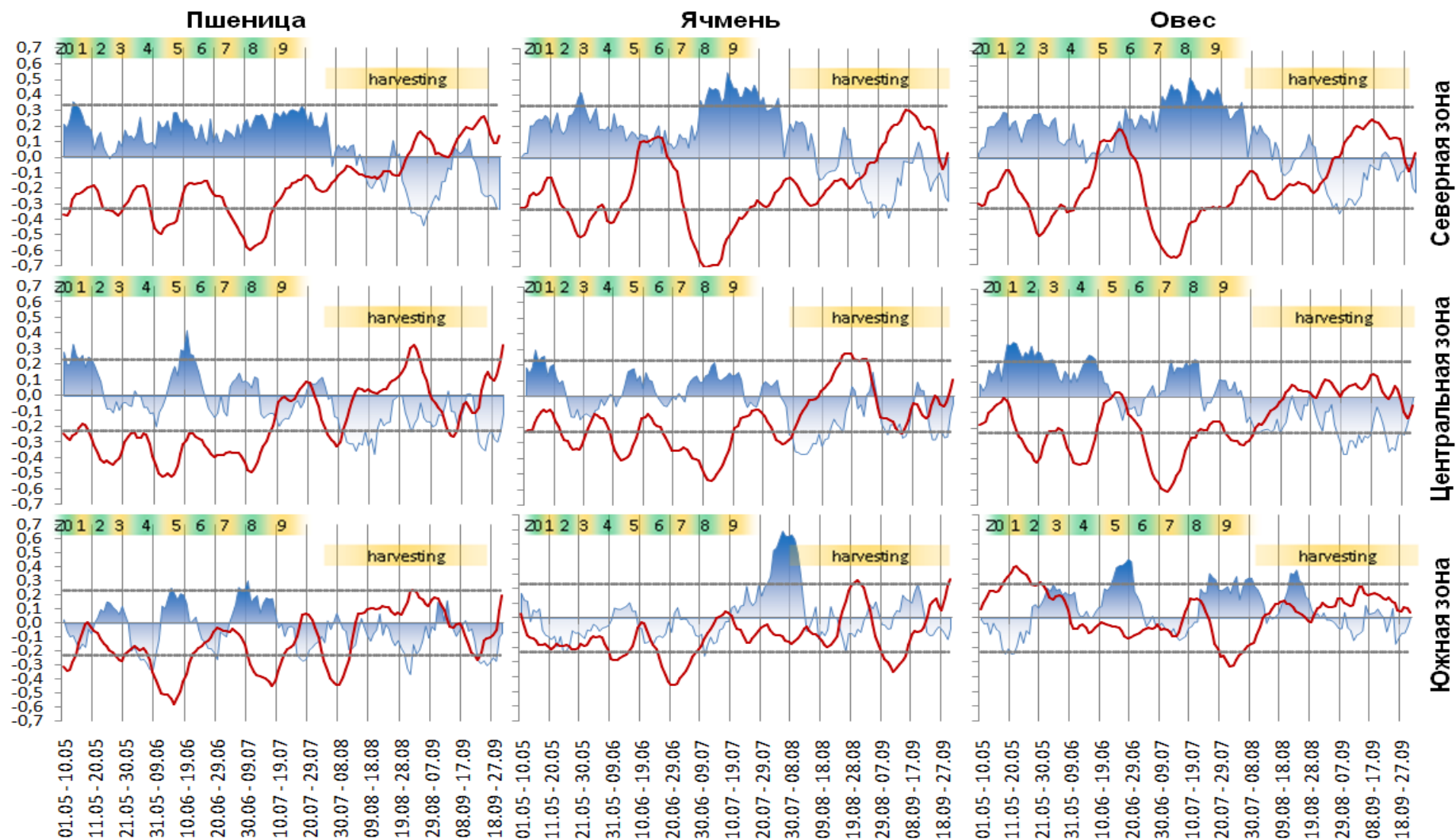


Рисунок 10. Корреляции рядов урожайности по зонам со скользящими 10-дневными рядами температуры (линии) и осадков (области) с мая по сентябрь. Указан уровень значимости $p=0.05$. Цветными полосами отмечены усредненные периоды сбора урожая (harvesting) и стадии роста зерновых культур (Zadoks et al., 1974)

В центральной зоне связь урожайности с осадками и ГТК ниже, что связано с развитой речной и ирригационной сетью – дополнительным источником влаги, также с рельефом и высоким уровнем грунтовых вод по сравнению с северной зоной. В отдельные годы при ливневых дождях в период уборки возможно полегание стеблей и потери урожая, что приводит к отрицательному отклику на осадки.

Полученные регрессионные модели на основе температуры мая – июля, ГТК того же периода (в северной зоне) и урожайности предыдущего года, объясняют 46–63 % изменчивости урожайности, что достаточно для практического использования и сравнимо с моделями для других регионов (Wu et al., 2014; Morell et al., 2016; Zhang et al., 2016b и др.). В условиях меняющегося климата это позволяет прогнозировать тренды урожайности. Если продолжится текущий рост температуры при стабильных осадках, это может привести к снижению урожайности за следующее десятилетие на 2–6 % в северной и на 9–11 % в центральной зоне.

Для реконструкции урожайности были использованы хронологии сосны и лиственницы: BER1 (сосна – 257 лет, лиственница – 272 года), TUI (лиственница – 294 года), BID (сосна – 164 года, лиственница – 124 года), KAZ (сосна – 246 лет, лиственница – 178 года) в лесостепях, MIN – сухой лес в степной зоне. Реконструкцию проводили для хронологий урожайности по северной N и центральной C зонам: зерновые в целом (CrN, CrC), пшеница (WrN, WrC), ячмень (BrN, BrC) и овес (OrN, OrC). Для исключения влияния медленно изменяющихся факторов была использована высокочастотная компонента изменчивости – первые разности. Параллельно для оценки низкочастотных колебаний были использованы ряды, сглаженные 5-летней скользящей средней (Рис. 11).

В связи с различиями автокорреляционных компонент, сравнение длительных колебаний ШГК и урожайности было проведено кросс-корреляцией сглаженных рядов при различном запаздывании в хронологиях ШГК. Максимальные корреляции сглаженных рядов урожайности наблюдаются с ШГК лиственницы: север – BID с запаздыванием 1–2 года (0.54–0.79) и TUI с запаздыванием 3–5 лет (0.43–0.65), центр – BER с запаздыванием 1–2 года (0.66–0.92) и TUI с запаздыванием 3–5 лет (0.54–0.80).

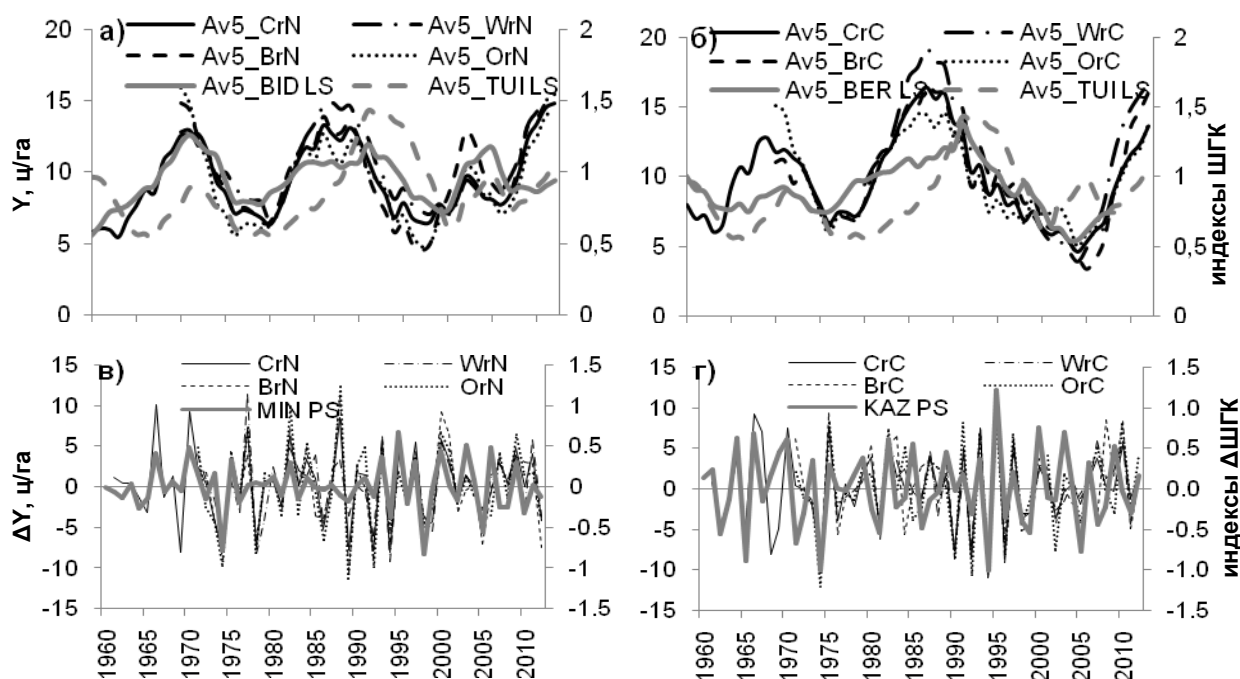


Рисунок 11. Компоненты вариации хронологий урожайности и ШГК: низкочастотные компоненты в Северной (а) и Центральной зоне (б); высокочастотные компоненты в Северной (в) и Центральной зоне (г)

Низкочастотные компоненты урожайности хорошо коррелируют между собой: 0.86–0.97 в северной, 0.90–0.98 в центральной зоне и 0.57–0.87 между зонами. Для рядов первых разностей урожайности и ШГК корреляции также значительно выше, чем для исходных рядов (81 % статистически значимых). Максимальные корреляции получены для хронологий сосны: север – MIN (0.47–0.61); центр – KAZ (0.51–0.62) и MIN (0.42–0.56). Корреляции урожайности и ШГК с гидротермическими характеристиками выше для погодичных колебаний, чем для исходных хронологий вследствие высокочастотного характера климатических колебаний. Однако, засухи обуславливают синхронность отрицательных экстремумов в хронологиях урожайности и TRW. Оба показателя продуктивности улавливают как неблагоприятные сочетания высоких температур и дефицита влаги, так и экстремумы одного из этих факторов (Табл. 1). Например, в 1945, 1965 и 1999 гг. наблюдалось сочетание экстремально низкого увлажнения и высоких температур, в 1974 и 1981 гг. – только низкого увлажнения. Эти экстремумы вызвали снижение прироста хвойных и неурожай в обеих зонах. В 1994 году при нормальном увлажнении и высоких температурах наблюдалось снижение урожайности и падение прироста в двух хронологиях ШГК.

Таблица 1

Годы засухи (экстремальных значений климатических и гидрологических засух в мае-июле) и их отражение в хронологиях урожайности и ШГК

Год	Климат – Север						Климат – Центр						QE	QA	ШГК – PS				ШГК – LS				Урож. – Север				Урож. – Центр			
	T	P	ГТК	WI	PDSI	SPEI	T	P	ГТК	WI	PDSI	SPEI			BER	BID	MIN	KAZ	BER	TUI	BID	KAZ	CrN	WrN	BrN	OrN	CrC	WrC	BrC	OrC
1945	++	+	+	++		+	++	++	++	++		++			++		+	++	++	++		+								
1946		+						+	+			+				+	++		++	++	++									
1951							+	+	+	+		+							+	+		+								
1964				+		+		+	+			+					++													
1965	++			++	++		++	++	++	++	++	++		++	++		++	+	++	++	+		++				++			
1969						++		+	+	+		++			+		+						+							
1974					++	++		+	+		++	++		++	+	+	++	+					+		+	++	+		+	++
1976						++		+	+			++			++		+		+	+				+		+				
1981		+	+	+		++		++	++	++		++	+	++	+			+					+	+	+	+		+		
1994	++						++											++			+		+	++	++		+	+	+	+
1999	++	++	++	++	+	+	++		+	+			+		++	++	+	+	+	++	+		++	++	++	++	+	+	+	+
2005			+	+	+	+					+													+			+	+	+	++

+ переменная имеет значение меньше чем $mean-stdev$ (для температур – больше чем $mean+stdev$)

++ переменная имеет значение меньше чем $mean-1.5stdev$ (для температур – больше чем $mean+1.5stdev$)

Годы с наиболее суровыми засухами отмечены полужирным шрифтом. Отсутствие данных за пределами периодов покрытия рядов отмечено темным фоном.

Длительные колебания прироста лиственницы имеют большее сходство с соответствующими колебаниями урожайности. Напротив, для погодичной изменчивости урожайности более характерно сходство с приростом сосны, имеющей более сильный отклик на условия мая-июля. Поэтому погодичные и длительные колебания урожайности реконструировали отдельно по соответствующим компонентам ШГК сосны и лиственницы. Наилучшие статистические характеристики реконструкции высокочастотных колебаний урожайности были получены при использовании хронологий MIN в северной зоне ($R^2 = 0.31-0.43$), KAZ в центральной зоне ($R^2 = 0.51-0.85$). Для северной зоны более длительные колебания урожайности реконструировали на основе сглаженных рядов ШГК BID и TUI на севере, BER и TUI в центре ($R^2 = 0.66-0.73$) с запаздыванием 1–4 года; для северной зоны также была рассчитана более протяженная по времени модель реконструкции на базе рядов BER и TUI, однако ее качество несколько ниже ($R^2 = 0.39$). Вследствие высоких корреляций между сглаженными рядами урожайности разных культур в пределах зоны данную реконструкцию проводили для валовой урожайности и использовали для всех культур.

Обе реконструкции имеют свои преимущества и недостатки, поскольку каждая из них содержит информацию только об определенных частотах в изменчивости урожайности. Поэтому на следующем этапе урожайность реконструировали путем комбинирования этих двух моделей. Поскольку использование рекуррентной формулы для построения ряда урожайности из моделей первых разностей приводит к накоплению ошибок в длительных трендах, для коррекции ошибок из полученного ряда полностью удаляются длительные колебания вычитанием сглаженного ряда, и после этого ряд погодичных флуктуаций накладывается на реконструированные длительные колебания. Достоинством этого подхода является использование хронологий разных пород деревьев и местообитаний.

В результате были получены комбинированные модели реконструкции урожайности в северной зоне длительностью 122 года ($R^2 = 0.46-0.57$) и 237 лет ($R^2 = 0.29-0.36$), в центральной зоне – 238 лет ($R^2 = 0.28-0.56$). Все модели в пределах периода покрытия фактических рядов урожайности имеют совпадающие с ними экстремумы. За пределами периода наблюдений низкоурожайные годы подтверждаются данными других источников – инструментальными климатическими рядами, низкой урожайностью на ГСУ, документальными историческими свидетельствами неурожая и засух.

РАЗДЕЛ 7. Гистометрический анализ структуры годовичных колец в дендроклиматических исследованиях

Значительная часть работы посвящена использованию измерений анатомических характеристик трахеид хвойных в дендроклиматических исследованиях и получению новой информации об особенностях сезонного роста деревьев. Для анализа усредненных анатомических характеристик ранней, переходной и поздней древесины использовали измерения диаметра люмена трахеид (LD) и толщины клеточной стенки (CWT) сосны, лиственницы и ели, произрастающих в подтаежной зоне Ширинского района на смежных участках BER1 (южный склон – сосна, лиственница) и BER2 (пойма – лиственница, ель) (1969-2008 гг.).

Дендроклиматический анализ ШГК показал, что на склоне прирост имеет положительный отклик на осадки и отрицательный на температуры мая-июля, в пойме реакция на дефицит влаги отсутствует, лиственница имеет положительный отклик на температуры июня. Для хронологий LD и CWT общий сигнал выражен сильнее для деревьев из сухих условий, чем влажных. Однако, колебания летней температуры и увлажнения оказывают влияние на интегральное распределение трахеид по измеренным анатомическим параметрам.

В годы с жарким или сухим летом в структуре годовичного кольца отмечаются меньшие размеры люмена и толщины стенки ранней и переходной зон, за исключением ели из влажных условий (Рис. 12), в среднем на 4–5 % при изменении температуры на 1 °С. Уменьшение размеров люмена в засушливые годы приводит к резкому снижению водопроведения трахеидами, что является критичным для водного баланса растения. Для CWT поздней древесины, наоборот, наблюдается увеличение во влажных условиях и уменьшение – в сухих. Таким образом, засуха и повышение температуры тормозят процесс ассимиляции углерода в клетках ксилемы.

Исследование производных анатомических характеристик в анализе климатического влияния на структуру годовичных колец было проведено также для ели сибирской вдоль высотного градиента на хр. Борус Западных Саян.

В районе исследования наблюдается быстрое повышение температур, в первую очередь холодного сезона, и увеличение длительности вегетации при постоянном количестве осадков. Радиальный размер клеток D и толщину клеточной стенки CWT измеряли за 1965-2014 гг. на трех участках на нижней границе (~520 м н.у.м.), в центре (~960 м н.у.м.) и на верхней границе ареала (~1320 м н.у.м.).

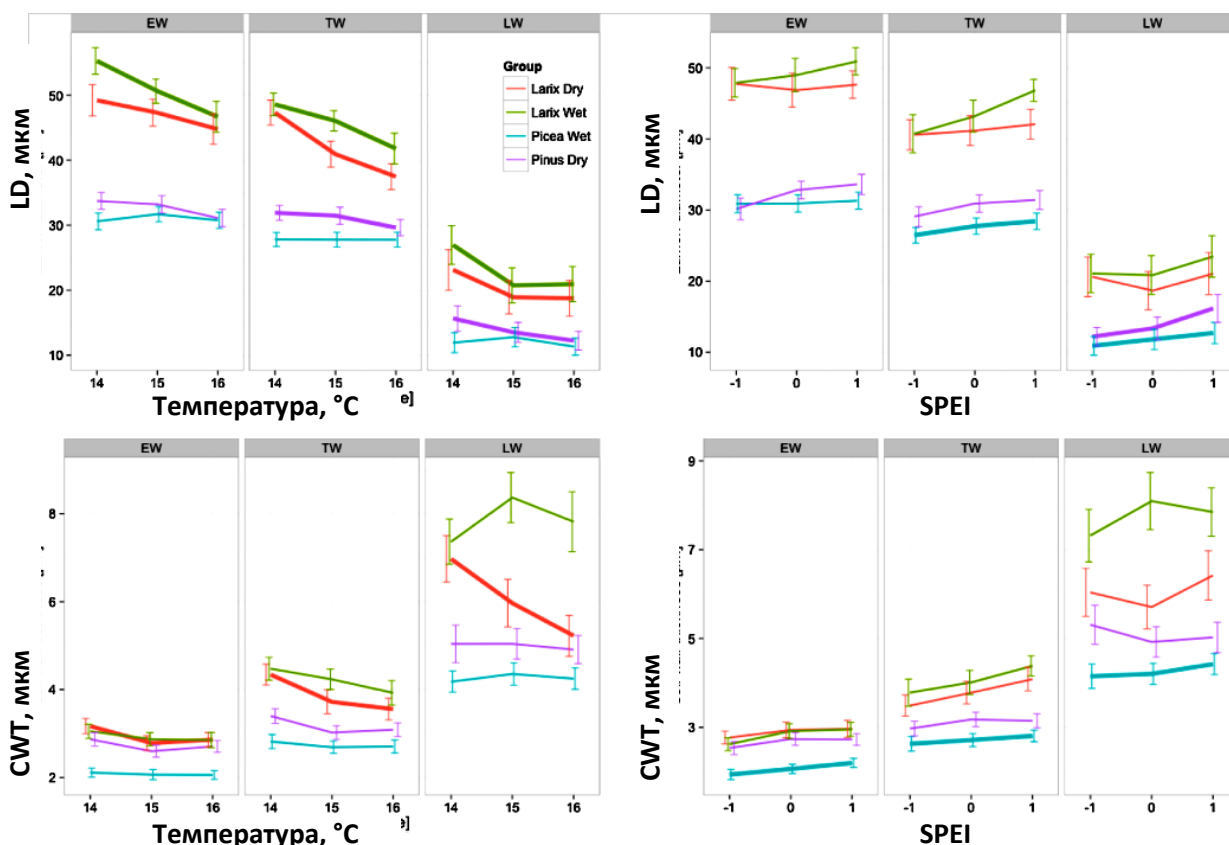


Рисунок 12. Изменения в значениях ($mean \pm SE$) LD и CWT по видам, участкам и зонам годичного кольца (EW, TW, LW) вдоль градиентов температуры и индекса засухи. Толстыми линиями выделены значимые ($p < 0.05$) различия между средними экстремальными классами

По нормированным трахеидограммам рассчитали производные характеристики для каждого годичного кольца (Рис. 13): максимальный и средний радиальный диаметр клетки (D_{max} , D_{mean}), максимальную толщину клеточной стенки (CWT_{max}) и позицию перехода к формированию более толстостенных клеток (Pos), затем усреднением значений для отдельных деревьев получили локальные хронологии.

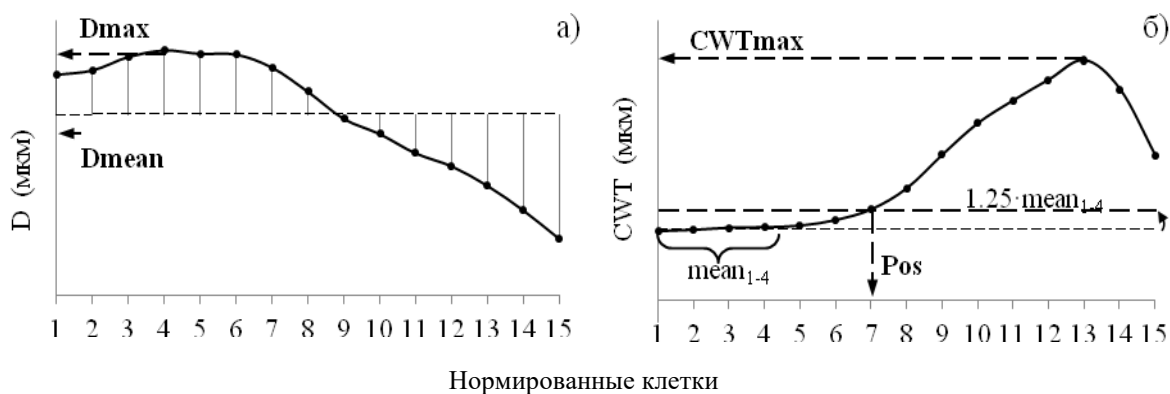


Рисунок 13. Схема расчета производных анатомических параметров на нормированных трахеидограммах D (а) и CWT (б)

Dmax, как и Dmean, имеет сходные значения и диапазоны изменчивости на верхней границе и в центре ареала, но существенно выше в его нижней части; CWTmax и Pos, наоборот, имеют сходные значения в нижней части ареала и отличающиеся (большее значение для Pos и меньшее для CWT) на его верхней границе.

Содержание общего сигнала существенно для всех параметров (значимые корреляции индивидуальных рядов с локальными хронологиями). Для деревьев, произрастающих на различной высоте, общая составляющая изменчивости менее выражена: значимые корреляции между хронологиями радиального размера клеток наблюдаются для нижней границы и середины ареала, а для параметров CWTmax и Pos – для середины и верхней границы.

Взаимосвязи между разными параметрами имеют одни и те же закономерности независимо от высоты (Рис. 14).

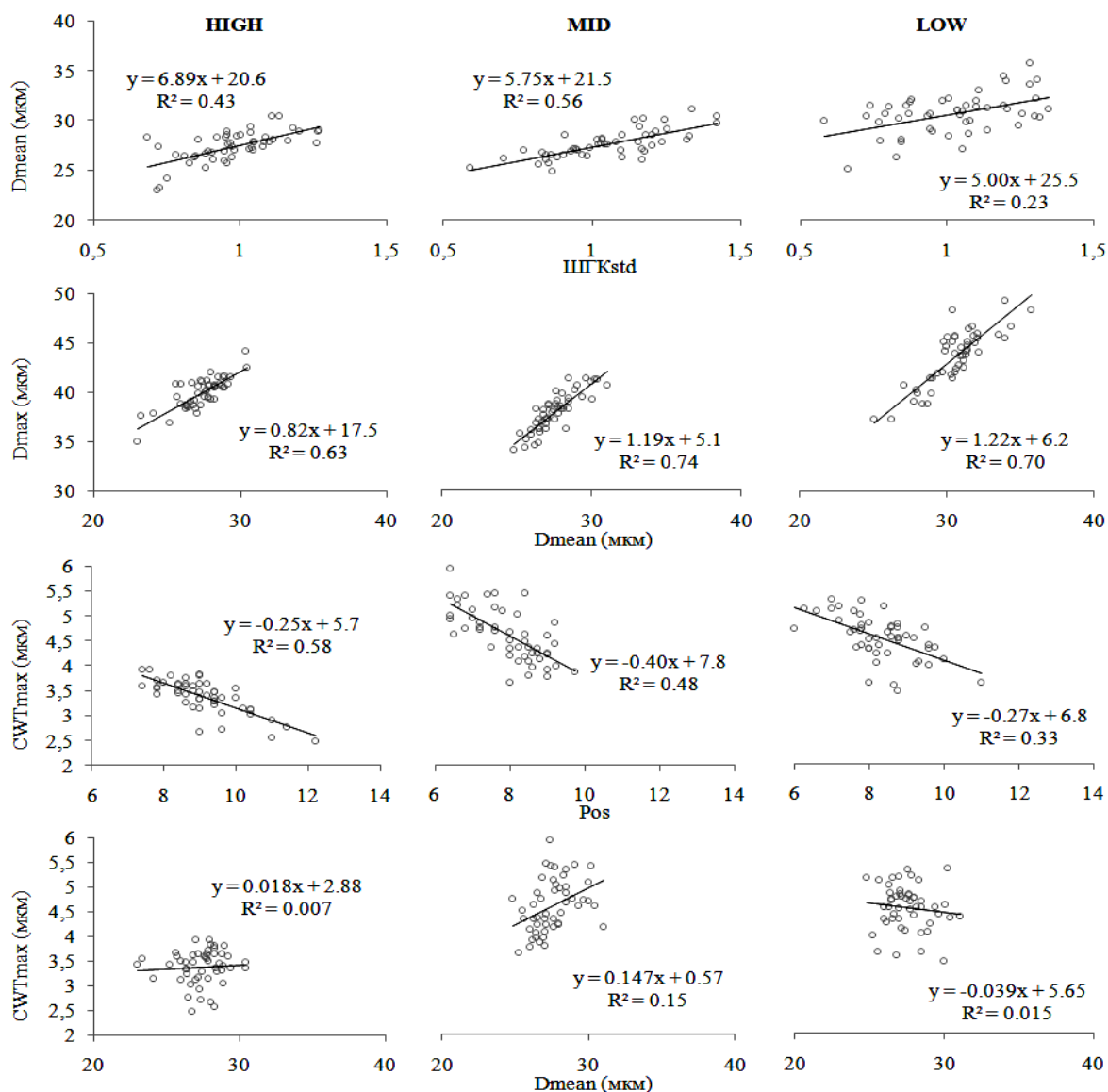


Рисунок 14. Взаимосвязи между параметрами годовичных колец ели

ШГК и продукция клеток имеют тесную положительную корреляцию с D_{max} и D_{mean} , показывая зависимость конечного радиального размера клеток от скорости их продукции камбиальной зоной. Между радиальными размерами клеток и анатомическими характеристиками, связанными с утолщением клеточной стенки, взаимосвязи незначимые, т.е. последний этап дифференцировки трахеид в меньшей степени зависит от предшествующих и содержит независимый сигнал на внешние условия. Это подтверждается тем, что максимальная плотность древесины (обусловленная значениями CWT) может иметь отличающийся от ШГК климатический отклик.

Для дендроклиматического анализа были использованы скользящие климатические ряды с окном 21 день и шагом 1 день. Закономерности климатического отклика связаны с высотными градиентами температуры и длительности сезона роста (Рис. 15). Для D_{max} и D_{mean} направленность корреляций с высотой меняется в соответствии с лимитированием роста по увлажнению в нижней части ареала и по температуре на верхней границе леса, но на всех высотах критически важными являются условия одного и того же периода перед летним солнцестоянием. Это может служить косвенным подтверждением влияния на размеры клеток длины светового дня.

С другой стороны, фотопериод напрямую обуславливает скорость ростовых процессов, что отражается в том числе и в радиальных размерах формирующихся клеток. Pos также имеет положительную связь с лимитирующими климатическими факторами в середине июня.

Следовательно, вне зависимости от фактора, лимитирующего рост деревьев, переход к формированию меньших по размеру и более толстостенных клеток поздней древесины регулируется в первую очередь фотопериодом. Это связано с окончанием первичного роста побегов и хвои, которое также приурочено к сокращению фотопериода и синхронизировано с переходом в фазу утолщения стенки первых клеток поздней древесины. CWT_{max} на всех высотах реагирует на температуру конца сезона роста, причем наблюдается отчетливый сдвиг даты максимального отклика с высотой, соответствующий переходу температуры через порог $\sim 10^{\circ}C$. Эта реакция одинакова на всех высотах, поскольку даже на нижней границе ареала в конце сезона увлажнение является достаточным, и скорость отложения стенки лимитируется теплообеспеченностью.

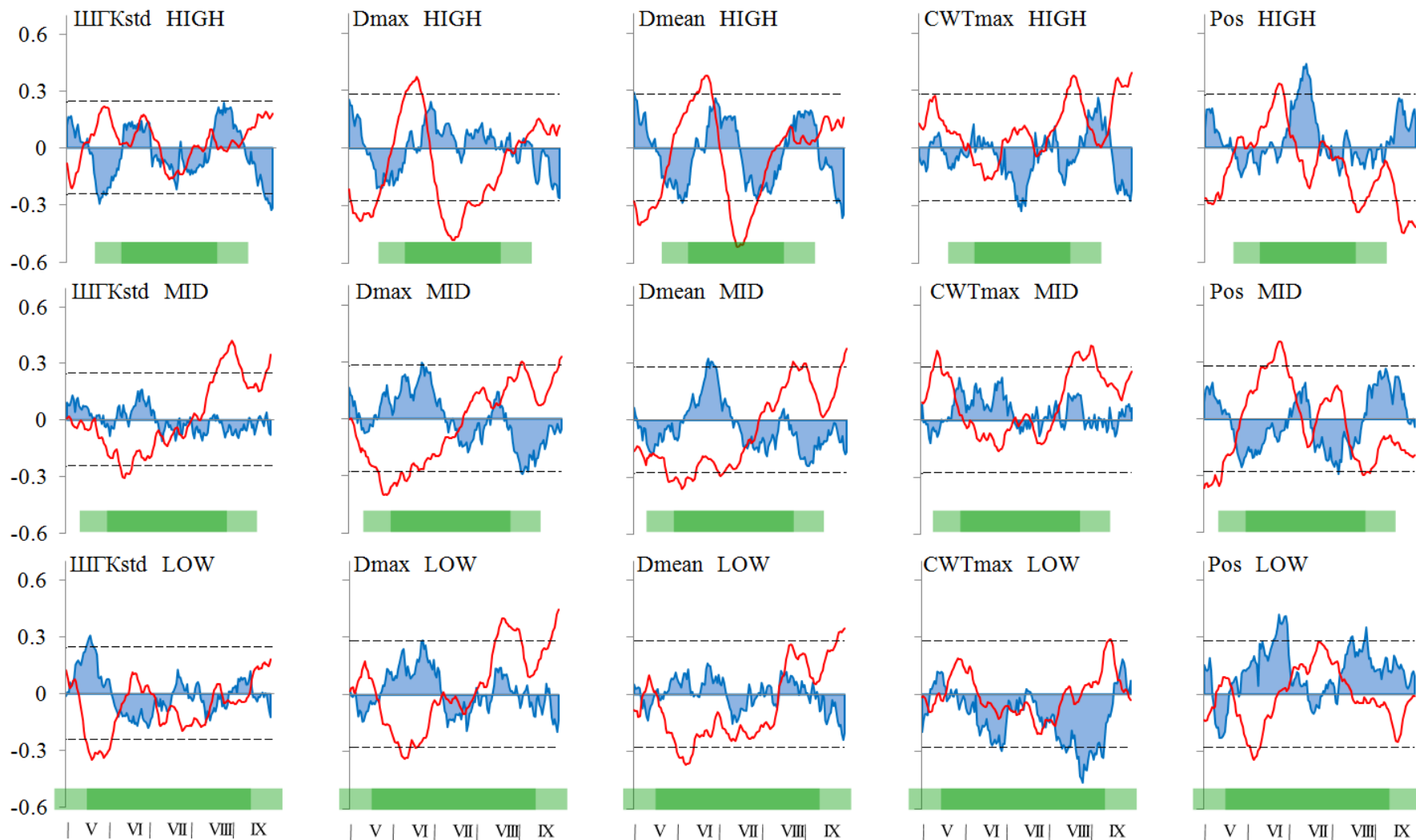


Рисунок 15. Корреляции локальных хронологий параметров годичных колец ели со скользящими (окно 21 день, шаг 1 день) рядами температуры (линии) и осадков (области) с мая по сентябрь. Штриховые линии – уровень значимости $p=0.05$. Зеленые полосы – усредненный интервал сезонов с температурой выше $+5^{\circ}\text{C}$ и $+10^{\circ}\text{C}$

Таким образом, выявленные связи между характеристиками анатомии годовичных колец, а также их зависимостью от ведущих климатических факторов в сезоне свидетельствуют о работе внутренних механизмов регуляции дифференцировки ксилемы во взаимодействии с внешними (в первую очередь, климатическими) факторами.

Для детальной оценки чувствительности анатомической структуры ксилемы к внутрисезонным климатическим колебаниям в засушливых условиях использовали нормированные к 15 клеткам трахеидограммы радиального размера клеток D и толщины клеточной стенки CWT сосны (1965–2014) и лиственницы (1976–2011) на участках MIN и BID соответственно. Изменчивость параметров отдельных трахеид складывается из нескольких составляющих (Рис. 16). Во-первых, это их изменение в течение сезона – последовательность клеток ранней, переходной и поздней древесины. Она учитывается путем деления кольца на зоны, включая использование нормированных трахеидограмм. Вторая составляющая – вариация между радиальными рядами клеток, которая подавляется путем усреднения измерений нескольких рядов. Третья составляющая – погодичная вариация анатомических параметров, обусловленная климатическими колебаниями.

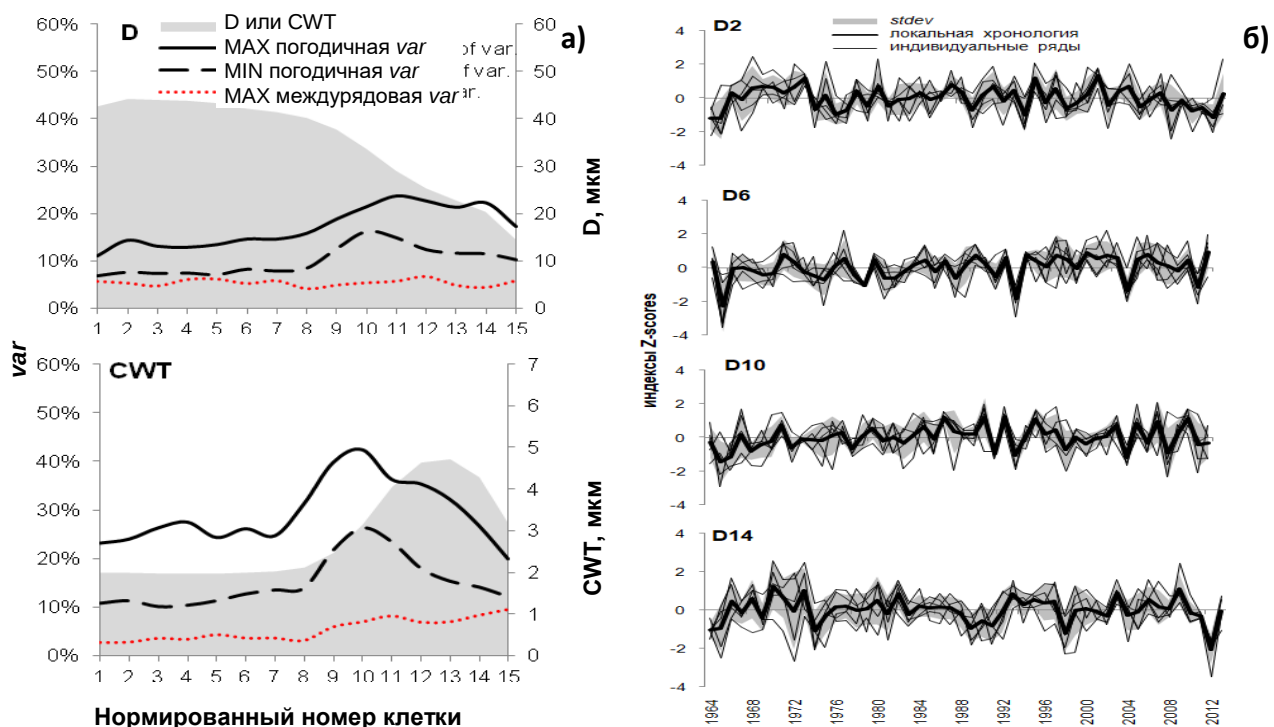


Рисунок 16. Анатомические параметры ксилемы на примере сосны:
а) нормированные трахеидограммы и компоненты изменчивости (погодичная и междурядовая вариация); б) выборочные хронологии радиального размера клеток

Погодичная вариация анатомических параметров практически постоянна в зоне ранней древесины, затем вариация резко возрастает в переходной зоне, а в поздней древесине постепенно уменьшается. Таким образом, для ранней древесины характерен меньший вклад внешних факторов в окончательные значения анатомических характеристик по сравнению с другими зонами кольца.

В разные годы доля ранней и поздней древесины в кольце существенно различается, что приводит к флуктуациям места расположения переходной зоны в нормированной трахеидограмме, объясняющим высокую погодичную вариацию. Кроме того, процесс отложения вторичной клеточной стенки в поздней древесине более ресурсозатратен и длителен, а значит, в большей степени зависит от внешних условий. В последних клетках процесс отложения стенки ограничен размером клетки, поэтому оба параметра клеток (D и CWT) и их вариация уменьшаются достаточно синхронно. Локальные хронологии анатомических параметров содержат общий внешний сигнал во всех зонах годичного кольца. При этом перекрытие периодов дифференцировки соседних трахейд приводит к сходству между собой их хронологий ($r = 0.56–0.97$) и климатического отклика.

ШГК и продукция клеток для обоих видов имеют типичный для регионов с дефицитом увлажнения положительный отклик на осадки и отрицательный на температуру (Рис. 17). Воздействие климата на радиальный размер клеток подчиняется тем же закономерностям, однако период значимого влияния смещается по мере формирования новых клеток от мая – середины июня у первых клеток в кольце до августа для последних клеток. Очевидно, что на радиальный размер клеток оказывают воздействие климатические условия в интервале дифференцировки клеток в течение сезона. Для CWT закономерности климатического отклика более сложные, в них преобладает изменение интенсивности отклика вдоль годичного кольца. Климатический отклик анатомических параметров у лиственницы имеет, в общем, те же закономерности, что и для сосны, но менее отчетлив. В целом, анализ анатомических характеристик годичных колец на основе клеточных хронологий – это новый и эффективный инструмент для более детального (с высоким временным разрешением) косвенного исследования сезонного роста годичных колец и воздействующих на него экологических факторов. В сочетании с другими подходами он, несомненно, перспективен для решения задач физиологии, экологии древесных растений и моделирования.

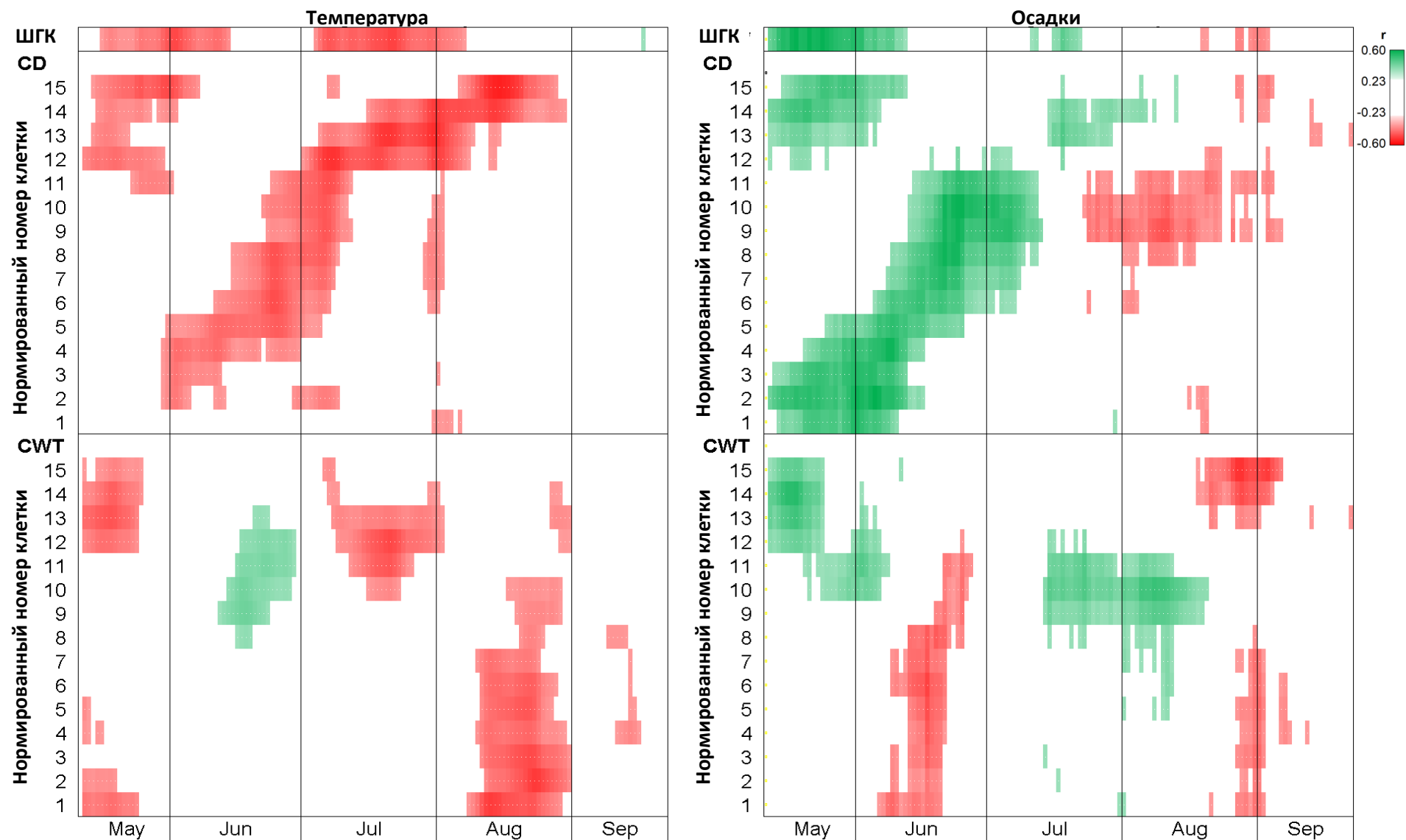


Рисунок 17. Климатический отклик анатомических параметров ксилемы сосны: корреляции локальных хронологий со скользящими (окно 20 дней, шаг 1 день) климатическими рядами; показаны только значимые ($p < 0.05$) корреляции

ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ВЫВОДЫ

1. Создана региональная пространственная дендроэкологическая база, включающая длительные древесно-кольцевые хронологии, климатические и гидрологические данные, статистику урожайности зерновых культур и исторические свидетельства экстремальных природных явлений.

2. Сравнительный анализ количественных методов оценки климатического отклика показал, что подход использования в дендроклиматическом анализе скользящих климатических рядов с окном 10-25 дней перспективен для детальных дендроклиматических и экофизиологических исследований и более четкого выделения интервалов значимого влияния ведущих климатических факторов на рост деревьев.

3. Выявлен и оценен существенный вклад локальных условий произрастания и видовых различий в климатический отклик хвойных. В экосистемах, подверженных дефициту увлажнения, это обусловлено трансформацией динамики влажности почвы условиями ландшафта. При этом в условиях усиления климатического стресса влияние видовых различий уменьшается.

4. В лесостепной зоне климатический отклик прироста зависит от энергии роста деревьев. Наибольший по чувствительности и устойчивости климатический сигнал имеют средние по энергии роста деревья в древостое.

5. Показано, что радиальный прирост деревьев с высокой гетерозиготностью более устойчив к климатическим изменениям, поскольку они быстрее восстанавливают высокую скорость роста после депрессии. Наоборот, рост деревьев с низкой гетерозиготностью сильнее зависит от условий предшествующих лет, продолжительно аккумулируя эффект стрессового воздействия.

6. Выявленные тесные связи между радиальным приростом и погодичными колебаниями уровня бессточного оз. Ши́ра ($r = 0.59-0.64$) основываются на сходстве элементов водного баланса озера и территории произрастания деревьев. Эти общие составляющие позволяют использовать древесно-кольцевые хронологии для реконструкции динамики уровня оз. Ши́ра и анализа его составляющих.

7. Дефицит осадков при высоких температурах обуславливает проявления сильных засух на территории Хакаско-Минусинской котловины, что четко отражается в динамике роста деревьев засушливых местообитаний (лесостепей и изолированных лесных массивов в степной зоне). Это позволило получить длительные реконструкции засух и влажных периодов и оценить их частоту на основе древесно-кольцевых хронологий. За период реконструкции

1777-2012 гг. выявлено 48 засух со средним интервалом между ними 6 лет, наиболее длительная засуха наблюдалась в 1861-1863 гг.

8. Пространственные закономерности в динамике урожайности основных зерновых культур, обусловленные климатическими, гидрологическими и ландшафтными характеристиками, позволили выделить на территории Хакасии три зоны, характеризующиеся высокими корреляциями между рядами урожайности ($r = 0.63-0.89$) и сходством их климатического отклика. Выявлены ключевые интервалы воздействия погодных условий в сезоне (май–август), зависящие от фазы развития растений и их потребностей во влаге.

9. Выявлены взаимосвязи динамики урожайности зерновых культур с радиальным приростом сосны и лиственницы, произрастающих в сходных природных условиях. Разработан оригинальный подход, учитывающий низко- и высокочастотные компоненты изменчивости прироста деревьев и урожайности, позволивший построить по древесно-кольцевым хронологиям комбинированные модели реконструкции динамики урожайности, объясняющие до 57% ее изменчивости.

10. Анализ параметров анатомической структуры годичных колец трех видов хвойных в двух местообитаниях показал, что независимо от вида и режима почвенного увлажнения, климатически обусловленный стресс приводит к уменьшению размеров люмена и толщины стенки у клеток ранней древесины (вплоть до 5 % на 1 °C летних температур). Поскольку баланс между эффективностью и безопасностью водопроведения через ксилему является критическим фактором для выживания и роста деревьев, поддержание такого баланса необходимо даже в наиболее экстремальных условиях влагообеспечения.

11. Длительные хронологии анатомических характеристик являются косвенными индикаторами сезонной кинетики роста и дифференцировки древесины. Выявленные устойчивые связи между характеристиками анатомии годичных колец, не зависящие от условий произрастания, свидетельствуют о работе внутренних механизмов регуляции дифференцировки ксилемы. Также статистически подтверждено, что характеристики трахеидограмм годичных колец достаточно синхронно варьируют у разных деревьев, что указывает на значимое влияние климатических факторов на формирование анатомической структуры древесины.

12. Использование анатомических характеристик отдельных трахеид открывает новые возможности в анализе влияния климатических условий отдельных сезонов роста с высоким временным разрешением за счет коротких периодов климатического воздействия на каждую клетку в кольце. Поэтому

анализ погодичной вариации производных или интегрированных по определенным зонам годичного кольца анатомических характеристик перспективен для более детальной реконструкции этих условий. Это представляется важным для использования в анатомии, физиологии, экологии, моделировании роста древесных растений.

ОСНОВНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Научные статьи, опубликованные в журналах Scopus, WoS, RSCI, а также в изданиях, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ по специальности (IF – импакт фактор журнала по базе WoS)

1. **Бабушкина, Е. А.** Влияние климатических факторов на клеточную структуру годичных колец хвойных, произрастающих в различных топоэкологических условиях лесостепной зоны Хакасии. / **Е. А. Бабушкина, Е. А. Ваганов, П. П. Силкин** // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. – 2010. – Т. 3. – № 2. – С. 159-176.

2. **Бабушкина, Е. А.** Трансформация климатического отклика в радиальном приросте деревьев микроэкологическими условиями их произрастания / **Е. А. Бабушкина, А. А. Кнорре, Е. А. Ваганов, М. В. Брюханова** // География и природные ресурсы. – 2011. – № 1. – С. 159-166. [**Babushkina, E. A.** Transformation of climatic response in radial increment of trees depending on topoeological conditions of their occurrence / **E. A. Babushkina, A. A. Knorre, E. A. Vaganov, M. V. Bryukhanova** // Geography and Natural Resources. – 2011. – No. 1. – P. 159-166.]

3. **Бабушкина, Е. А.** Климатический сигнал в радиальном приросте хвойных в лесостепи Юга Сибири и его зависимость от локальных условий местопроизрастания / **Е. А. Бабушкина, Л. В. Белокопытова** // Экология. – 2014. – № 5. – С. 323-331. [**Babushkina, E. A.** Climatic signal in radial Increment of conifers in forest steppe of Southern Siberia and its dependence on local growing conditions / **E. A. Babushkina, L. V. Belokopytova** // Russian Journal of Ecology. – 2014. – No. 5. – P. 323–331. (IF 0.439)]

4. **Бабушкина, Е. А.** Камбиальная зона – основная мишень влияния внешних факторов на формирование годичных колец хвойных / **Е. А. Бабушкина, Л. В. Белокопытова** // ИВУЗ Лесной журнал. – 2015. – № 6. – С. 35-45.

5. **Babushkina, E. A.** Competitive strength effect in the climate response of Scots pine radial growth in south-central Siberia forest-steppe / **E. A. Babushkina, E. A. Vaganov, L. V. Belokopytova, V. V. Shishov, A. M. Grachev** // Tree Ring Research. – 2015. – V. 71. – No. 2. – P. 106-117. (IF 1.136)

6. Shah, S. K. August to July precipitation from tree rings in the forest-steppe zone of Central Siberia (Russia) / S.K. Shah, R. Touchan, **E. A. Babushkina**, V.V. Shishov, D.M. Meko, O.V. Abramenko et al. // Tree-Ring Research. – 2015. – V. 71. – No. 1. – P. 37-44. (IF 1.136)

7. Попкова, М. И. Модифицированный алгоритм оценки радиальных размеров клеток в имитационной модели Ваганова-Шашкина / М. И. Попкова, И. И. Тычков, **Е. А. Бабушкина**, В. В. Шишов // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. – 2015. – Т. 4. – № 8. – С. 495-513.

8. **Babushkina, E. A.** The effect of individual genetic heterozygosity on general homeostasis, heterosis and resilience in Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.) using dendrochronology and microsatellite loci genotyping / **E. A. Babushkina**, E. A. Vaganov, A. M. Grachev, N. V. Oreshkova, L. V. Belokopytova, T. V. Kostyakova, K. V. Krutovsky // Dendrochronologia. – 2016. – No. 38. – P. 26–37. (IF 2.055)

9. Fonti, P. Tracheid anatomical responses to climate in a forest-steppe in Southern Siberia / P. Fonti, **E.A. Babushkina** // Dendrochronologia. – 2016. – No. 39. – P. 32-41. (IF 2.055)

10. Демина, А. В. Динамика радиального прироста сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) как индикатор гидротермического режима лесостепи Западного Забайкалья / А. В. Демина, Л. В. Белокопытова, С. Г. Андреев, Т. В. Костякова, **Е. А. Бабушкина** // Сибирский экологический журнал. – 2017. – № 5. – С. 553-566. [Demina, A. V. Radial increment dynamics of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) as an indicator of hydrothermal regime of the Western Transbaikalia forest-steppe / A. V. Demina, L. V. Belokopytova, S. G. Andreev, T. V. Kostyakova, **E. A. Babushkina** // Contemporary Problems of Ecology. – 2017. – Vol. 10. – No. 5. – P. 476–487. (IF 0.366)]

11. **Babushkina, E.A.** Variation of the hydrological regime of Bele-Shira closed basin in Southern Siberia and its reflection in the radial growth of *Larix sibirica* / **E.A. Babushkina**, L.V. Belokopytova, A.M. Grachev, D.M. Meko, E.A. Vaganov // Regional Environmental Change. – 2017. – No. 17(6). – P. 1725-1737. (IF 2.872)

12. Белокопытова, Л. В. Климатический отклик радиального прироста хвойных лесостепи юга Сибири: сравнение трех подходов / Л. В. Белокопытова, **Е. А. Бабушкина**, Д. Ф. Жирнова, И. П. Панюшкина, Е. А. Ваганов // Сибирский экологический журнал. – 2018. – № 4. – С. 411-424. [Belokopytova, L. V. Climatic response of conifer radial growth in forest-steppes of South Siberia: comparison of three approaches / L. V. Belokopytova, **E. A. Babushkina**, D. F. Zhirnova, I. P. Panyushkina, E. A. Vaganov // Contemporary Problems of Ecology. – 2018. – Vol. 11. – No. 4. – P. 366-376. (IF 0.366)]

13. **Бабушкина, Е. А.** Характеристики ранней и поздней древесины *Pinus sylvestris* в семиаридных природных зонах Южной Сибири / **Е. А. Бабушкина**, Л. В. Белокопытова, Т. В. Костякова, В. И. Кокова // Экология. – 2018. – № 3. – С. 174-183. [**Babushkina, E. A.** Earlywood and latewood features of *Pinus sylvestris* in Semiarid Natural Zones of South Siberia / **E. A. Babushkina**, L. V. Belokopytova, T. V. Kostyakova, V. I. Kokova // Russian Journal of Ecology. – 2018. – Vol. 49. – No. 3. – P. 209-217. (IF 0.439)]
14. **Babushkina, E.** Divergent growth trends and climatic response of *Picea obovata* along elevational gradient in Western Sayan mountains, Siberia / **E. Babushkina**, L. Belokopytova, D. Zhirnova, A. Barabantsova, E. Vaganov // Journal of Mountain Science. – 2018. – No. 15(11). – P. 2378-2397. (IF 1.135)
15. **Babushkina, E.A.** Past crops yield dynamics reconstruction from tree-ring chronologies in the forest-steppe zone based on low- and high-frequency components / **E.A. Babushkina**, L.V. Belokopytova, S.K. Shah, D.F. Zhirnova // International Journal of Biometeorology. – 2018. – No. 62(5). – P. 861-871. (IF 2.577)
16. Arzac, A. Evidences of wider latewood in *Pinus sylvestris* from a forest-steppe of Southern Siberia / A. Arzac, **E.A. Babushkina**, P. Fonti, V. Slobodchikova, I.V. Sviderskaya, E.A. Vaganov // Dendrochronologia. – 2018. – No. 49. – P. 1-8. (IF 2.055)
17. **Babushkina, E.A.** Climatically driven yield variability of major crops in Khakassia (South Siberia) / **E.A. Babushkina**, L.V. Belokopytova, D.F. Zhirnova, S.K. Shah, T.V. Kostyakova // International Journal of Biometeorology. – 2018. – No. 62(6). – P. 939–948. (IF 2.577)
18. Kostyakova, T.V. Precipitation reconstruction for the Khakassia region, Siberia, from tree rings / T.V. Kostyakova, R. Touchan, **E.A. Babushkina**, Belokopytova L.V. // Holocene. – 2018. – No. 28(3). – P. 377-385. (IF 2.419)
19. Belokopytova, L. Dynamics of moisture regime and its reconstruction from a tree-ring width chronology of *Pinus sylvestris* in the downstream basin of the Selenga River, Russia / L. Belokopytova, D. Zhirnova, T. Kostyakova, **E. Babushkina** // Journal of Arid Land. – 2018. – No. 10(6). – P. 877-891. (IF 1.444)
20. Arzac, A. Applying methods of hard tissues preparation for wood anatomy: Imaging polished samples embedded in polymethylmethacrylate / A. Arzac, J.M. López-Cepero, **E.A. Babushkina**, S. Gomez // Dendrochronologia. – 2018. – No. 51. – P. 76-81. (IF 2.055)
21. Popkova, M. Modeled tracheidograms disclose drought influence on *Pinus sylvestris* tree-rings structure from Siberian forest-steppe / M. Popkova, E.A.

Vaganov, V.V. Shishov, **E.A. Babushkina**, S. Rossi, M.V. Bryukhanova, P. Fonti // Frontiers in Plant Science. – 2018. – No. 9. – P. 1144. (IF 3.677)

22. Belokopytova, L.V. Pine and larch tracheids capture seasonal variations of climatic signal at moisture-limited sites / L.V. Belokopytova, **E.A. Babushkina**, D.F. Zhirnova, I.P. Panyushkina, E.A. Vaganov // Trees – Structure and Function. – 2019. – No. 33(1). – P. 227-242. (IF 1.782)

23. **Babushkina, E.A.** Siberian spruce tree ring anatomy: imprint of development processes and their high-temporal environmental regulation / **E.A. Babushkina**, L.V. Belokopytova, D.F. Zhirnova, E.A. Vaganov // Dendrochronologia. – 2019. – No. 53. – P. 114-124. (IF 2.055)

24. Tychkov, I.I. How can the parameterization of a process-based model help us understand real tree-ring growth? / I.I. Tychkov, I.V. Sviderskaya, **E.A. Babushkina**, M.I. Popkova, E.A. Vaganov, V.V. Shishov // Trees – Structure and Function. – 2019. – No. 33(2). – P. 345-357. (IF 1.782)

25. Zhirnova, D.F. Sunshine as culprit: It induces early spring physiological drought in dark coniferous (*Pinus sibirica* and *Abies sibirica*) alpine forest / D.F. Zhirnova, **E.A. Babushkina**, L.V. Belokopytova, D.O. Yurin, E.A. Vaganov // Forest Ecology and Management. – 2019. – No. 449. – 117458. (IF 3.169)

