

ХАКАССКИЙ ТЕХНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ – ФИЛИАЛ
ФГАОУ ВО «СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

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)

Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук

Научный консультант:

Доктор биологических наук, академик РАН

Е.А.Ваганов

Абакан – 2020

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	5
РАЗДЕЛ 1. Дендроклиматические и дендрэкологические исследования в лесных экосистемах	13
1.1. Радиальный прирост древесных растений в экосистемах с дефицитом увлажнения и анализ его климатического отклика	15
1.2. О влиянии возраста, положения в древостое и генетических особенностей индивидуальных деревьев на климатический отклик их радиального прироста...	20
1.3. Длительные древесно-кольцевые хронологии в гидрологических исследованиях и реконструкции засух	23
1.4. Влияние климата на урожайность зерновых и использование в анализе ее динамики длительных древесно-кольцевых хронологий.....	24
1.5. Гистометрические методы в дендроклиматологии	27
Постановка цели и задач	32
РАЗДЕЛ 2. Объекты и методы исследования	34
2.1. Создание региональной сети длительных древесно-кольцевых хронологий и формирование региональной базы данных	34
2.2. Природно-климатические условия района исследований	41
2.3. Биологические особенности исследованных видов древесных растений	53
2.4. Получение и анализ древесно-кольцевых хронологий. Статистические характеристики хронологий	56
2.5. Автоматизированный гистометрический анализ структуры годичных колец. Трахеидограммы и их характеристики	67
2.6. Генотипирование микросателлитных локусов	74
2.7. Элементы корреляционного и множественного регрессионного анализа	75
РАЗДЕЛ 3. Пространственно-временные закономерности климатического отклика радиального прироста основных хвойных пород региона	80

3.1. Детальный дендроклиматический анализ роста сосны и лиственницы лесостепной зоны вдоль широтного градиента	80
3.2. Климатический сигнал в радиальном приросте лиственницы и сосны в различных локальных топоэкологических условиях	90
3.3. Дивергентный климатический отклик радиального прироста ели вдоль высотного градиента	98
Выводы по разделу 3	113
РАЗДЕЛ 4. Вклад характеристик индивидуальных деревьев в особенности их прироста и его климатического отклика.....	115
4.1. Особенности климатического отклика деревьев сосны с различной энергией роста	115
4.2. Поиск взаимосвязей между генетической гетерозиготностью индивидуальных деревьев лиственницы, особенностями их роста и климатического отклика.....	130
Выводы по разделу 4	143
РАЗДЕЛ 5. Использование длительных древесно-кольцевых хронологий для анализа регионального режима увлажнения	145
5.1. Взаимосвязи динамики гидрологического режима Беле-Ширинской бессточной области с региональным климатом и длительными хронологиями радиального прироста лиственницы лесостепной зоны	145
5.2. Реконструкция засух за последние 200 лет на территории Хакасско-Минусинской котловины.....	156
Выводы по разделу 5	165
РАЗДЕЛ 6. Длительные древесно-кольцевые хронологии в анализе и реконструкции урожайности зерновых в хакасско-минусинской котловине.....	167
6.1. Климатически обусловленная динамика урожайности основных зерновых культур Хакасии.....	167
6.2. Использование хронологий радиального прироста сосны и лиственницы лесостепной зоны для реконструкции высоко- и низкочастотных компонент динамики урожайности зерновых.	190

Выводы по разделу 6	214
РАЗДЕЛ 7. Гистометрический анализ структуры годовичных колец в дендроклиматических исследованиях	217
7.1. Климатический отклик хронологий и функций плотности распределения гистометрических характеристик структуры древесины хвойных.....	217
7.2. Анатомические характеристики трахеидограмм как инструмент дендроклиматического анализа высокого разрешения	227
7.3. Использование гистометрических временных рядов для анализа влияния экологических градиентов на анатомические характеристики годовичных колец и их климатический отклик	245
Выводы по разделу 7	275
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	277
ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ	282
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	285

ВВЕДЕНИЕ

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 (Easterling et al., 2000; Rosenzweig et al., 2002, 2014; Шмакин, Попова, 2006; Davi et al., 2006; Евдокименко, 2011; Залибеков, 2011; Мохов, 2011; Mueller, Seneviratne, 2012; Sun, Liu, 2014; Porter et al., 2014; Yadav et al., 2015; Balducci et al., 2016; Lyu et al., 2017; Ren et al., 2018). На юге Сибири имеются несколько регионов, которые могут быть отнесены к таким регионам недостаточного увлажнения: Алтайские ленточные боры, Хакасско-Минусинская котловина, Бурятская степь. Для них характерно низкое количество годовых осадков (200-400 мм) при высоких летних температурах, что приводит к дефициту увлажнения, в первую очередь в начале вегетационного сезона.

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 тем, что спектр методов дендроклиматического анализа существенно расширяется: к традиционным измерениям радиального прироста (ширины годичных колец) 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), расширяется также спектр используемых математических методов. 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 по ширине годовых колец для отдельных местообитаний (Андреев и др., 1999, 2001a, 2001b; Магда, Ваганов, 2006; Агафонов, Кукарских, 2008; Klotte et al., 2010; Магда и др., 2011; Малышева и др., 2013; Рыгалова, Быков, 2015), несмотря на то, что вышеперечисленные регионы имеют не только 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.

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 годовых колец как индикаторов экологических процессов в регионе.

Задачи исследования:

1. Создать пространственно-распределенную сеть длительных древесно-кольцевых хронологий как базу для осуществления дендроэкологических 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 дендрэкологического 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 годичных 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 годичных 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 годичных 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.

Защищаемые положения.

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.

Личный вклад автора. Представленный труд является обобщением дендрэкологических 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.

Апробация результатов. Результаты работы представлены (апробированы) на российских и международных конференциях: Всероссийская молодежная научная конференция «Фундаментальные и прикладные аспекты современной биологии» (Томск, 2010); Российская научная конференция «Динамика экосистем в Голоцене» (Екатеринбург, 2010); Международные научные чтения памяти Э.Л. Вольфа «Дендрология в начале XXI века» (Санкт-Петербург, 2010); Международная научно-техническая конференция «Наука, образование, производство в решении экологических проблем (Экология-2010)» (Уфа, 2010); Международная научно-практическая конференция «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» (Барнаул, 2010); Международная научно-практическая конференция «Ботанические чтения» (Ишим, 2011, 2012); Международная научно-техническая конференция «Актуальные проблемы лесного комплекса» (Брянск, 2011, 2012, 2013); Всероссийская научно-практическая конференция «Эколого-географические проблемы регионов России» (Самара, 2013); Международная научно-практическая конференция «Экология и безопасность жизнедеятельности» (Пенза, 2013); Международная научно-практическая конференция «Глобализация науки: проблемы и перспективы» (Уфа, 2014); Международная дендрохронологическая конференция «РусДендро» (Бишкек, 2014, Барнаул, 2017); Молодежная площадка «Экология жизни. Здоровое поколение. Экосистемы Сибири» Международного культурно-туристского форума «Историко-культурное наследие как ресурс социокультурного развития» (Черемушки, 2017); Международная научно-практическая конференция «Байкал-2018» (Ольхонский район, 2018); IX Съезд физиологов растений (Казань, 2019); International Summer School “Tree Rings, Climate, Natural Resources, and Human Interaction” (Абакан, 2013,

Черемушки, 2018); International Summer School “Plant Ecology and Digital Wood Anatomy” (Черемушки, 2016); Le stadium Conference “Wood Formation and Tree Adaptation to Climate” (Франция, Орлеан, 2018); Conference IBFRA18 “Cool Forests at Risk. The Critical Role of Boreal and Mountain Ecosystems for People, Bioeconomy, and Climate” (Австрия, Лаксенбург, 2018).

Связь работы с плановыми исследованиями и научными программами.

Работа проведена при финансовой поддержке проектов РФФИ 13-07-98005 «Интеллектуальная технология активного экологического мониторинга освоения природных ресурсов по данным дистанционных и наземных исследований», РФФИ 14-44-04043 «Использование методов дендрохронологии в исследовании зависимостей состояния и продуктивности растений от климатических условий и гидрологического режима в Беле-Ширинской бессточной области Республики Хакасия», РФФИ 14-04-01462 «Использование методов дендрохронологии и полногеномного генотипирования для изучения генетических механизмов гомеостаза, гетерозиса и генетической устойчивости к средовым факторам сибирской лиственницы (*Larix sibirica* Ledeb.)», РФФИ 15-44-04309 «Изменчивость климатического отклика древостоя под влиянием рекреационной нагрузки и поражения патогенными организмами на территории музея-заповедника «Казановка», РФФИ 15-05-01666 «Дендроиндикация динамики состояния ленточных и островных сосновых боров Абакано-Минусинской котловины», РФФИ 15-04-01628 «Лесообразующие хвойные породы Южной Сибири: климатический отклик в структуре древесины и его зависимость от локальных условий местообитания и индивидуальных особенностей деревьев», РФФИ 16-44-190140 «Исследование и реконструкция динамики урожайности основных зерновых культур Республики Хакасия дендроклиматическими методами», РФФИ 17-04-00315) «Комбинированный анализ радиального прироста и анатомической структуры годовичных колец сосны обыкновенной на высотном трансекте в Западных Саянах для детальной реконструкции гидротермического режима», а также поддержана в рамках государственного задания НИР СФУ (№5.7917.2013) «Создание и расширение сети дендрохронологических станций в

Республике Хакасия и на Юге Красноярского края; систематизация массива исходных данных о факторах окружающей среды и состоянии экосистем».

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.

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.

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.

РАЗДЕЛ 1. Дендроклиматические и дендроэкологические исследования в лесных экосистемах

Климат, без сомнения, является одним из ведущих факторов, определяющих динамику роста отдельных деревьев, сукцессии и структуры экосистем (Fritts, 1976; Allen, Breshears, 1998; Шиятов и др., 2001; Шиятов, Мазепа, 2007; Kelly, Goulden, 2008; Хантемиров, 2009; Campbell et al., 2009; Allen et al., 2010; Alberto et al., 2013; Grimm et al., 2013, Павлов, 2015). Вне зависимости от естественных или антропогенных причин текущих изменений климата, знание реакции (отклика) на них древесных растений позволяет не только понять направление будущей динамики экосистем, оценить устойчивость их структуры, но и выявить те виды древесных растений, которые будут иметь преимущества в будущем или, наоборот, не выдержат давление направленных изменений климата (Dulamsuren et al., 2013; Booth, 2017). В этом отношении экосистемы с дефицитом увлажнения находятся в зоне риска при увеличении температуры и количестве осадков, не обеспечивающем водный баланс. Поэтому, исследование реакции составляющих их основу древесных растений привлекает все больший интерес, как физиологов, так и экологов растений (Davi et al., 2006; Евдокименко, 2011; Sun, Liu, 2014; Yadav et al., 2015; Balducci et al., 2016; Lyu et al., 2017; Popkova et al., 2018; Ren et al., 2018). В представленной работе на примере одного из таких регионов комплексно рассмотрены возможности дендрохронологического анализа для количественной оценки взаимоотношения климат – древесное растение.

В данном разделе приведен относительно краткий обзор наиболее значимых работ, представляющих результаты дендроэкологического анализа в экосистемах, в первую очередь – дефицитных по увлажнению. Поскольку представленная работа является мультидисциплинарной, более рациональным представляется дифференцировать обзор в соответствии с направлениями исследования, приведенными в соответствующих разделах, чтобы иметь четкое представление о том, что было сделано по каждому направлению раньше, и что было сделано нами.

Первые работы по пространственному анализу длительных древесно-кольцевых хронологий в засушливых районах были сделаны в США (Fritts, 1965; Ferguson, 1969; Stockton, Meko, 1975 и др.). Их обобщением стала монография Х.Фриттса (Fritts, 1976), где приведена обобщающая схема формирования узких годовичных колец в условиях засухи (Fritts, 1976, Fig. 5.8). С появлением возможности собирать материал по другим районам США были получены добротные результаты по пространственной реконструкции засух для значительной территории страны (Meko, 1997; Cook et al., 1999; Salzer, Kipfmueeller, 2005; Stahle et al., 2011; Anchukaitis et al., 2006). Параллельно разрабатывались и статистические методы вероятностного прогноза для таких гидрологических характеристик, как сток рек и колебания уровня озер (Meko et al., 1995, 2001; Quinn, Sellinger, 2006; Meko, 2006; Meko, Woodhouse, 2011; DeRose et al., 2014).

В Европе аналогичные работы в основном сосредоточились в Средиземноморском регионе (Campelo et al., 2006; Büntgen et al., 2010; Slimani et al., 2014; Cook et al., 2015; Kurz-Besson et al., 2016 и др.). Наиболее важные результаты, такие, например, как увеличение синхронности в реакции древесных растений на возрастающий дефицит увлажнения, получены для засушливых местообитаний в Испании (Shestakova et al., 2016). Необходимо отметить также работы Р. Тушана, который создал обширную сеть древесно-кольцевых хронологий в районах Турции, Иордании, Сирии и других странах с засушливым средиземноморским климатом, что дало ему и его коллегам успешно оценить диапазон изменений в годовичных осадках, а в некоторых случаях осуществить реконструкцию осадков за последние 300 лет (Touchan et al., 1999; 2003, 2005, 2007; Cook et al., 2016).

После создания нескольких специализированных дендрохронологических лабораторий (в Пекине, Ланджоу, Урумчи) интересные работы в районах недостаточного увлажнения (северо-восток Китая, Центральная Монголия, Китайский Алтай) провели наши китайские коллеги (Yuan et al., 1999, 2003; Wang et al., 2005, 2012; Liang et al., 2008, 2010; Chen et al., 2012, 2013; Wu et al., 2013). Создаваемая ими сеть длительных хронологий постоянно пополняется за счет

новых мест обитания древесных растений и вовлечения в дендрохронологический анализ новых видов древесных растений (Chen et al., 2013, 2015, 2016; Deng et al., 2013; Hou et al., 2016; Jiao et al., 2016; Lei et al., 2016).

В России (СССР) наиболее ранние работы относятся к 1970-м годам – первые длительные хронологии для засушливых районов Северного Казахстана (Ловелиус, 1979; Оленин, Мазепа, 1987). Была создана сеть хронологий и исследованы связи прироста древесных растений с осадками и некоторыми гидрологическими характеристиками озер для ленточных боров Алтая (Малышева и др., 2013; Рыгалова, 2014а; Рыгалова, Быков, 2015). Пионерские работы в начале 2000-х были выполнены и для степных районов Бурятии, где изменчивость прироста сосны и лиственницы явилась хорошим индикатором динамики осадков, стока р. Селенги и уровня Байкала (Андреев и др., 1999, 2001а, 2001б).

Именно с учетом достаточно интегрированных результатов была построена и наша работа в степных и лесных экосистемах Хакасско-Минусинской котловины.

1.1. Радиальный прирост древесных растений в экосистемах с дефицитом увлажнения и анализ его климатического отклика

Среди экологических факторов, определяющих изменчивость прироста деревьев, в высоких и умеренных широтах важную роль играют климатические переменные. Поэтому длительные хронологии ширины годичных колец деревьев являются важным источником косвенных данных о климатических колебаниях (Fritts, 1976; Ваганов, Терсков, 1977; Ваганов, Шашкин, 2000; Шиятов и др., 2000; Vaganov et al., 2006; Агафонов, 2011; Ловелиус и др., 2013). Наиболее полно исследованы дендроклиматические взаимосвязи в субарктических регионах (северная граница леса), поскольку в этих условиях в изменчивость прироста деревьев преобладающий вклад вносит основной лимитирующий климатический фактор – весенне-летние температуры (Garfinkel, Brubaker, 1980; Шиятов, 1986; Fillion et al., 1986; Ваганов и др., 1996, 1997; Ваганов и др., 2000; Ваганов и др., 2000; Шишов и др., 2007; Сидорова и др., 2007; Табакова и др., 2011 и т.д.). В условиях, менее экстремальных для роста и развития растений, их динамика прироста

обусловлена комплексом, включающим несколько лимитирующих факторов, в том числе локальные условия места произрастания (Fritts, 1976; Schweingruber, 1996; Panyushkina et al., 2005; Кухта, 2009; Moser et al., 2010; Seim et al., 2016). Однако даже анализ влияния единственного лимитирующего фактора может быть невозможен, например, из-за отсутствия длительных инструментальных наблюдений влажности почвы ее воздействие на прирост растений в засушливых регионах (Fritts 1976; Шабанов, Тохтарь, 2012) анализируется или с использованием моделирования, или путем рассмотрения факторов среды, описывающих приход и расход воды в почве – температуры, осадков, высоты снежного покрова, индексов засухи и пр. (Pederson et al., 2001; Meko et al., 2013; Belmecheri et al., 2016; Hou et al., 2016; Belokopytova et al., 2018). Кроме того, реакция древесных растений на условия среды при комплексном лимитировании может различаться в зависимости от их морфологических и экофизиологических особенностей (Ваганов, Шашкин, 2000; Wilson, Elling, 2003; Friedrichs et al., 2009).

Методологический аппарат дендроклиматических исследований прошел существенное развитие. При сопоставлении хронологий радиального прироста и климатических факторов наиболее широко используются классические парные коэффициенты корреляции Пирсона, при этом используются наиболее длительные и доступные ежемесячные ряды климатических данных (Pederson et al., 2001; Slimani et al., 2014; Maxwell, 2016; Opala et al., 2016; Restaino et al., 2016; Cavin, Jump, 2017; Rozas, Olano, 2017). Со временем в эту методику были внесены изменения и дополнения. В первую очередь, для учета длительного накопления климатического воздействия используют усредненные или суммированные климатические ряды для более длительных периодов (сезон или год). Некоторые исследователи рассматривают выборочно периоды, полученные на основе результатов дендроклиматического анализа с месячным временным разрешением (Wang et al., 2016a; Cai, Liu, 2017; Opala et al., 2017), в других работах используется сплошной перебор периодов различной длительности (Kurz-Besson et al., 2016; Tejedor et al., 2017). Другим изменением процедуры корреляционного анализа является учет возможности взаимодействия лимитирующих факторов (например,

температуры и осадков). Для этого проводится их ранжирование по силе воздействия на прирост, влияние первичного фактора оценивается парными корреляциями и простой линейной регрессией, а реакцию на вторичный фактор – частными коэффициентами корреляции после удаления вклада первичного фактора (Meko et al., 2011, 2013; Touchan et al., 2014; Lavergne et al., 2015; Shah et al., 2015; Coulthard, Smith, 2016). В последнее время, в связи с попытками проведения дендроклиматического анализа для формирующихся за короткие сроки параметров анатомической структуры годовых колец, применяются также скользящие краткосрочные (окно 5-25 дней, шаг 1 день) периоды усреднения климатических факторов (Panyushkina et al., 2003; Liang et al., 2013; Carrer et al., 2017).

На Юге Сибири, в частности в Хакасско-Минусинской котловине и на ее границах, в связи с разнообразием рельефа можно на небольшой площади наблюдать лесные экосистемы, находящиеся в разнообразных климатических условиях, регулируемых градиентами температур и осадков (Chytry et al., 2008; Макунина, 2016; Polyakova et al., 2016). Это разнообразие начинается с лесостепей и изолированных сухих лесов в степной зоне на дне котловины, где количество выпадающих осадков минимально, а теплообеспеченность достаточна (Макунина, 2010). По мере поднятия в горы Кузнецкого Алатау и Саян на ее границах количество осадков увеличивается, а температуры падают, что приводит к смене растительного покрова через подтаежные смешанные и таежные хвойные леса и вверх до границы леса с альпийскими лугами и тундрой. Воздействие климата на прирост хвойных деревьев в этих условиях имеет свои закономерности, некоторые из которых выявлены и показаны в данной работе.

Большая часть лесных территорий региона расположена в условиях комплексного лимитирования роста деревьев несколькими факторами, включая не только климат, но и ландшафтно-эдафические условия произрастания, режим подземных и поверхностных вод и т.д. Взаимосвязи между климатом и ростом деревьев в лесостепной зоне умеренных широт (южная и/или нижняя граница леса) слабо изучены. Среди немногих исследований можно упомянуть

дендроклиматический анализ сосны обыкновенной на Южном Урале (Агафонов, Кукарских, 2008) и в Алтае-Саянской горной области (Магда, Зеленова, 2002; Магда, Ваганов, 2006), а также лиственницы сибирской в лесостепях Южной Сибири (Knorre et al., 2010). Эти исследования подтвердили комплексный характер лимитирования радиального прироста хвойных климатическими факторами в условиях умеренного дефицита увлажнения.

Современное глобальное потепление оказывает наиболее существенное воздействие на высокоширотные и высокогорные экосистемы (D'Arrigo et al., 2008; Liang et al., 2008). Горные экосистемы вследствие ограниченных площадей и крутых градиентов внешних условий более уязвимы к климатическим изменениям по сравнению с равнинами и могут служить индикаторами экологических последствий изменения климата (Becker, Bugmann, 2001; Чистяков и др., 2009; Anderson, Goulden, 2011; Гармс, Сухова, 2012; Политова и др., 2013; Deng et al., 2013; Tognetti, Palombo, 2013; Wypych et al., 2018). С другой стороны, характерное для горных регионов разнообразие климатических и ландшафтных условий (Черных, Булатов, 2002; Maurer et al., 2002; Hamlet, Lettenmaier, 2005; Братков и др., 2009; Minder et al., 2010; Chae et al., 2012) обеспечивает разнообразие и растительности, в первую очередь по высотному градиенту (Körner, 1995, 2003, 2007; Черных, Булатов, 2002; Кнорре и др., 2006; Becker et al., 2007; Gairola et al., 2008; Sang, 2009; Бочарников, 2011; Пиняскина и др., 2013; Mir et al., 2017; Xu et al., 2017; Fauquette et al., 2018). На локальном уровне реакцию на климат вдоль высотного градиента регулируют абиотические факторы и биотические взаимодействия (Case, Duncan, 2014; Wieser et al., 2014; Subedi et al., 2015; Müller et al., 2016; Malanson, 2017; Schwab et al., 2017). В результате на небольшой площади, несмотря на однородность климатических колебаний, можно наблюдать весь спектр условий для многих видов растительности, включая древесные. Изменение климата в таких условиях отражается как в росте и развитии растений, так и в динамике их ареалов (Gottfried et al., 1999, 2012; Körner, 2000, 2009; Walther et al., 2005; Gonzalez et al., 2010; Ettinger et al., 2011; Spehn, 2011; Subedi et al., 2015; Rumpf et al., 2018). Непоследовательные, а иногда и противоречивые реакции на

потепление климата, наблюдаемые в эмпирических исследованиях, могут быть объяснены сложностью взаимодействующих факторов локального масштаба (Schickhoff et al., 2015). Распределение высокогорной растительности тесно связано с условиями тепло- и влагообеспеченности, связанных, прежде всего, с изменением высоты (Hamann, Wang, 2006; Li et al., 2014; Liang et al., 2014; Богомазов и др., 2017; Огуреева, Бочарников, 2017).

Детальное изучение взаимоотношений деревьев и окружающей среды необходимо для понимания характера отклика лесных экосистем на последствия потепления климата (Мочалов, 2002; Магда, 2003; Wang et al., 2005; Liang et al., 2010; Schwab et al., 2017; Белокопытова и др., 2018). Большое число работ сосредоточено на выявлении отклика древесных растений на повышение температуры на верхнем пределе их произрастания в горных странах, т.е. в условиях отчетливого лимитирования роста температурой (Шиятов, 1986; Сидорова, Наурзбаев, 2002; Körner, 2003; Ойдупаа и др., 2004; Wang et al., 2005; Акатов, 2009; Jiao et al., 2016; Jochner et al., 2018). При этом в подавляющем числе исследований было показано, что надежно прирост деревьев откликается на изменения весенне-летней температуры воздуха (Naurzbaev, Vaganov, 2000; Briffa et al., 2004; Сидорова и др., 2007; Esper et al., 2010; Chen et al., 2015, 2017; Wang et al., 2015; Helama, Sutinen, 2016; Zhang et al., 2016a; Дэви и др., 2018 и др.). Однако в ряде работ, в основном в условиях Скандинавского полуострова, выявлено влияние на рост древесных растений зимних температур (Jonsson, 1969; Mäkinen et al., 2000; Miina, 2000; Helama, Sutinen, 2016). Эти результаты важны тем, что в континентальной части Азии, включая Сибирь, наиболее выраженный тренд современного потепления отмечается в зимних температурах (Jones, Wigley, 1991; Chapman, Walsh, 1993; Lambert, 1995; Rogers, Mosely-Thompson, 1995; Everett et al., 1998; Savelieva et al., 2000; Второй оценочный доклад..., 2014; Kug et al., 2015; Переведенцев и др., 2016).

К особенностям горных областей можно отнести значительное высотное распространение не только лесных экосистем, но и отдельно взятых видов древесных растений (Mäkinen et al., 2002; Savva et al., 2006; Vitasse et al., 2009;

Sánchez-Salguero et al., 2015; Sidor et al., 2015; Wang et al., 2015; Latreille et al., 2017). Произрастание одного вида на разных высотах дает возможность рассмотреть закономерности климатического отклика с двух сторон: 1) пространственную изменчивость лимитирования прироста деревьев влажностью и/или температурой, обусловленную высотным температурным градиентом (в среднем уменьшение составляет 0.65°C на 100 м высоты: Maurer et al., 2002; Hamlet, Lettenmaier, 2005; Chae et al., 2012; Wyruch et al., 2018), градиентом осадков и локальными условиями; 2) временную изменчивость вследствие длительных климатических колебаний при фиксированной высоте произрастания деревьев в горах (Driscoll et al., 2005; Lei et al., 2016; Wilmking et al., 2004, 2005).

1.2. О влиянии возраста, положения в древостое и генетических особенностей индивидуальных деревьев на климатический отклик их радиального прироста

В дендроклиматологии важным является вопрос качества реконструкции климата по длительным древесно-кольцевым хронологиям. Одним из наиболее простых методов проверки устойчивости климатического отклика является разбиение периода с инструментальными климатическими данными на два и сравнение подпериодов и всего периода в целом (Smith et al., 1999; Hughes, 2011). Этим же целям посвящен ряд работ, в которых рассматривались особенности климатического отклика в зависимости от различных факторов: возраста дерева, его положения в древостое, локальных условий и т.п. (Ваганов, Шашкин, 2000; Oberhuber, Kofler, 2000; Bunn et al., 2005; Демаков, Исаев, 2009; Машуков, Бенькова, 2014; Бочаров, Савчук, 2015; Николаева и др., 2015 и др.). Так, показано, что статистические характеристики хронологий годовичных колец сосны и лиственницы в Альпах с возрастом меняются: уменьшается доля изменчивости неклиматической природы, что приводит к уменьшению количества шума и повышению чувствительности радиального прироста к климату (Carrer, Urbinati, 2004). Подобное влияние возраста на климатический отклик сосны в Альпах выявлено и в другой работе (Esper et al., 2008), причем по величине сходное с

влиянием локальных условий, поэтому оно может быть учтено в дендроклиматических реконструкциях для повышения их точности. Изменение с возрастом климатического отклика в приросте сосны в Испании наблюдается для отдельных месяцев, но не для сезона в целом (Dorado Liñán et al., 2012).

Следует отметить, что чувствительность дерева к климатическому влиянию зависит от его размеров (Вайс, 2009). Имеются данные, что отклик прироста ели в Альпах на осадки мая-июня зависит от диаметра ствола и высоты, определяющих конкурентоспособность дерева (Schuster, Oberhuber, 2013). Исследования различий в климатическом отклике деревьев, разбитых на группы по диаметру ствола (Орехов, Смольянов, 1981; Campelo et al., 2013) и по классу кроны (Martín-Benito et al., 2008), также показали зависимость уровня адаптации к экстремальным внешним условиям от этих параметров (Шаровкина, Антонова, 2012).

Очевидно, что скорость изменения размеров дерева с возрастом, в разных источниках называемая скоростью роста или энергией роста (Лебедеенко, 1969; Nicault et al., 2010), зависит от значительного числа факторов, в том числе от условий места произрастания и конкурентных взаимоотношений между деревьями (Махатков, 1991). Математически ее можно выразить через параметры функции возрастного тренда. До настоящего времени исследования этих параметров проводились в основном не в направлении изучения непосредственного влияния энергии роста на климатический отклик, а для усовершенствования методик стандартизации хронологий, используемых в дендроклиматических реконструкциях. Например, при стандартизации региональной возрастной кривой было использовано разделение индивидуальных возрастных кривых на «линейные» и «нелинейные» (Esper et al., 2002) или непосредственное введение в модель скорости роста в качестве дополнительного фактора (Melvin, 2004; Nicault et al., 2010; Briffa, Melvin, 2011).

Концепция генетического гомеостаза была заложена ещё в середине прошлого века (Lerner, 1954). В её основе лежат наблюдения, что индивидуумы с более высокой индивидуальной гетерозиготностью имеют более устойчивое развитие и менее зависимы от средовых факторов (Алтухов, 1999). В качестве

генетических механизмов, объясняющих такую связь, рассматриваются две основные гипотезы: 1) гетерозис или сверхдоминирование, при котором гетерозиготы по генам с важной селективной изменчивостью превосходят по приспособленности альтернативные гомозиготы (Hansson, Westerberg, 2002), и 2) высокогетерозиготные особи имеют по определению более низкий уровень инбридинга и связанной с ним инбредной депрессией (David, 1999; Gonzalez-Varo et al., 2012; Reed et al., 2012; Abrahamsson et al., 2013). Обе гипотезы нашли подтверждение в многочисленных исследованиях на разных организмах, в том числе и древесных видов, с использованием различных генетических маркеров, таких как аллозимы (Ledig et al., 1983; Mitton, Grant, 1984; Bush et al., 1987; Zouros et al., 1988; Jelinski, 1993; Gonzalez-Varo et al., 2012), микросателлиты или т.н. SSRs (Abrahamsson et al., 2013; Zgaga et al. 2013), а также более современных маркеров – однонуклеотидных полиморфизмов, т.н. SNPs (Govindaraju et al., 2009; Chelo, Teotonio, 2013). В качестве признаков устойчивости развития, с которыми коррелировали индивидуальную гетерозиготность, для древесных растений использовали разные онтогенетические, физиологические, морфологические и биохимические признаки, такие, например, как флуктуирующая билатеральная асимметрия (Livshits, Kobylansky, 1991; Parsons, 1992; Leung et al., 2000; Kurbalija Novicic et al., 2011; Weisensee, 2013), скорость роста (Ledig et al., 1983; Mitton, Grant, 1984; Bush et al., 1987; Zouros et al., 1988; Jelinski, 1993), меристические признаки скелета (Zink et al., 1985) и др. Тем не менее, проблема выбора признаков фенотипа, наиболее эффективно выражающих устойчивость развития, до сих пор полностью не решена.

1.3. Длительные древесно-кольцевые хронологии в гидрологических исследованиях и реконструкции засух

Влагообеспеченность какой-либо территории значительно варьирует вследствие сильной пространственной изменчивости как поступления осадков, так и других источников влаги (Агроклиматические ресурсы..., 1974; Ляшенко, 2011; Новикова и др., 2011; Белоусова и др., 2012; Сурова, 2013). Поэтому гидрологический режим территории практически невозможно оценить, имея

небольшое количество станций метеорологических наблюдений. Для семиаридных условий, где метеорологические станции недостаточно отражают региональный водный баланс, это является значительной проблемой (Bradley, 2009). С другой стороны, гидрологический режим озер и других водных объектов неразрывно связан с региональным климатом как естественный интегратор доступной влаги (Шнитников, 1969; Максимов, 1989; Wang et al., 2012; Зуев и др., 2013). Например, для рек традиционно используется сток за определенный промежуток времени (Meko et al., 2001; Ткачев, Булатов, 2002; Галахов, 2003; Matskovsky et al., 2010; Meko, Woodhouse, 2011; Мухин, 2013; Панченко, 2017). Основным гидрологический показатель для озер – их уровень. Необходимо отметить, что уровень озера отражает климатические условия для территории его водосбора (Meko, 2006; Quinn, Sellinger, 2006; Догановский, 2007; Панин и др., 2012; Исмагилова, 2015). В отличие от проточных водных объектов, для озер с замкнутой территорией водосбора уровень озера интегрирует динамику влагообеспеченности в течение всего периода его существования (Хейфец, 1979; Чередниченко, Кожухметова, 2009; Зуев и др., 2016). Поэтому текущие климатические условия отражает анализ изменений уровня (ΔL) за определенный период. Этот параметр ΔL , определенный как дифференциал (разность), является динамической характеристикой гидрологического режима (DeRose et al., 2014).

Для исследования гидрологического режима требуются длительные наблюдения, которые часто заменяются регистрацией косвенных данных. Многие из исследований гидрологических режимов в аридных и семиаридных условиях используют длительные древесно-кольцевые хронологии (Андреев и др., 1999, 2001б). Водный баланс растительности при этом рассматривается как аналог водного баланса территории в целом. Осадки – основной источник влаги для растительности, и в семиаридных условиях большая часть воды теряется территорией за счет эвапотранспирации. Использование сети древесных хронологий позволяет нивелировать локальные особенности водного баланса, и таким образом, может быть применено для анализа гидрологического режима территории водосбора (Агафонов, 2011; Meko, Woodhouse, 2011; DeRose et al.,

2014; Арефьев, Зах, 2017). Но надо учитывать, что связь между гидрологическими показателями и приростом деревьев зависит от многих факторов. Это и распределение осадков в течение года, и фенология сезонного развития растений. Т.е. связь между гидрологическими характеристиками и ростом древесных растений должна оцениваться индивидуально для каждой территории водосбора. Несмотря на то, что многие дендрогидрологические исследования были сфокусированы на больших водосборных бассейнах (Meko, Woodhouse, 2011), в настоящее время внимание смещается на относительно небольшие, локальные водосборы (Biondi, Strachan, 2012). Это открывает новые перспективы, особенно для изрезанных местностей со значительной изменчивостью условий. При этом предполагается, что размер водосборной территории существенно влияет на связь между климатическими изменениями и гидрологическим режимом: запаздывание в гидрологическом отклике для локальных водосборов будет меньше, чем для крупных, и, следовательно, сильнее проявится эффект текущих климатических флуктуаций.

1.4. Влияние климата на урожайность зерновых и использование в анализе ее динамики длительных древесно-кольцевых хронологий

На состояние и продуктивность как природных, так и аграрных экосистем наибольшее влияние оказывают условия окружающей среды, включая климатические и гидрологические факторы, обеспечивающие гидротермический режим территории (Seneviratne et al., 2006; Rowhani et al., 2011; Challinor et al., 2014; Lipper et al., 2014; Porter et al., 2014; Iizumi, Ramankutty, 2016). Климатические экстремумы являются одним из критических факторов, определяющих продуктивность сельского хозяйства (Селянинов, 1928; Колосков, 1971; Менжулин, 1976; Сиротенко и др., 1995; Ceglar et al., 2016; Wang et al., 2016b; Zhang et al., 2016b). В настоящее время выявлено влияние изменения глобального и регионального климата на урожайность зерновых растений и ее изменчивость (Жирнова, 2005; Lobell and Field, 2007; Мыглан и др., 2007; Deryng et al., 2014; Ray et al., 2015; Iizumi, Ramankutty, 2016). При этом глобальное потепление

закономерно приводит к повышению урожайности в высоких широтах и снижению в низких широтах (Bindi, Olesen, 2011; Peltonen-Sainio et al., 2016). Это связано с тем, что в низких и средних широтах повышение температуры сопровождается ростом частоты и интенсивности засух и повышением уязвимости растительности к дефициту увлажнения (Easterling et al., 2000; Rosenzweig et al., 2002, 2014; Шмакин, Попова, 2006; Залибеков, 2011; Мохов, 2011; Lobell et al., 2011; Mueller, Seneviratne, 2012; Второй оценочный доклад..., 2014; Porter et al., 2014; IPCC, 2015). В то же время в высоких широтах при достаточном увлажнении повышение температуры увеличивает длительность вегетационного сезона и интенсивность процессов роста и развития растений, в результате чего возрастает продуктивность природных экосистем и урожайность сельскохозяйственных культур. В целом, ареалы распространения большинства видов растений сдвигаются в более высокие широты (Туганаев, Бухарина, 2008; Bindi, Olesen, 2011; Орлова-Беньковская, 2012; Peltonen-Sainio et al., 2016; Wang et al., 2016b; Zhang et al., 2016b).

Наличие значимых длительных трендов в динамике климата сходным образом сказывается и на естественных биоценозах, поэтому изучение климатических зависимостей в урожайности культурных растений имеет не только прямую экономическую значимость (Climate Change..., 2010; Porter et al., 2014), но и позволяет косвенно оценить продуктивность наземных экосистем региона в целом (Wu et al., 2014). Понимание механизмов воздействия климатических изменений на урожайность культурных растений на региональном уровне обеспечивает эффективность адаптации сельского хозяйства к изменению климата, позволяя получать стабильно высокие урожаи во времени (исторические аспекты) и пространстве (географические закономерности) (Жирнова, 2005; Давыденко, 2009; Hlavinka et al., 2009; Николаев, 2012; Новикова и др., 2012; Nakala et al., 2012; Možný et al., 2012; Holman et al., 2017). Исследования длительной динамики продуктивности агроэкосистем могут предоставить важную информацию по уязвимости сельскохозяйственного производства к пространственно-временным изменениям климата и оценить возможные риски для продовольственной

безопасности (Жирнова, 2005; Мыглан и др., 2007; Sauchyn et al., 2009; Pfister, 2010; Qureshi et al., 2013; Wu et al., 2014; Huhtamaa et al., 2015; IPCC, 2015).

Однако данное направление исследований сильно ограничено недостатком фактических данных – как региональной статистики урожайности, так и инструментальных измерений климатических переменных (Therrell et al., 2006; Sauchyn et al., 2009). В связи с этим используется реконструкция недостающей информации по косвенным данным из различных природных объектов (Shi et al., 2012; Wang, Liu, 2017; Kostyakova et al., 2018). В частности, хронологии ширины годовичных колец деревьев доступны для широкого спектра регионов и отражают климатические колебания за несколько сотен лет с высоким временным разрешением (Salzer, Kipfmüller, 2005; Stahle et al., 2011). Поскольку и ширина годовичных колец деревьев, и урожайность культурных растений являются характеристиками продуктивности наземных экосистем, формируясь в результате аналогичных процессов роста и развития, можно ожидать наличие в их динамике и климатическом отклике общих закономерностей (Жирина, 1987; Ваганов, 1989; Битвинскас, Брукштус, 1990; Wu et al., 2014). В последние годы начали появляться работы по сопоставлению продуктивности аграрных и лесных экосистем, включая прямую реконструкцию урожайности по изменчивости радиального прироста деревьев и использование годовичных колец для реконструкции климатических факторов, влияющих на урожайность (Мыглан и др., 2007; Helama et al., 2013; Рыгало, 2014б; Рыгало и др., 2014; Sun, Liu, 2014; Huhtamaa et al., 2015; Yadav et al., 2015).

Для азиатской части России наибольший сельскохозяйственный потенциал с доминированием зерновых культур имеют степная и лесостепная зоны, расположенные широкой полосой в Южной Сибири, за исключением горных регионов (Бадмаева, 2018). Эта полоса фактически обеспечивает зерном всю обширную территорию Сибири и Дальнего Востока. Количественные и качественные характеристики продукции зерновых Юга Сибири определяются в первую очередь дефицитом увлажнения в течение вегетационного сезона, как и во

многих других регионах умеренных широт (Зенкова, 2004; Ozturk, Aydin, 2004; Natural disasters..., 2005; Lobell, Field, 2007; Hlavinka et al., 2009; Келер, 2007, 2013).

1.5. Гистометрические методы в дендроклиматологии

Пионерные работы, показывающие возможности использования анатомической структуры годичных колец в дендроклиматических и дендрэкологических исследованиях, были проведены еще в 1980-х годах (Schweingruber, 1979, 1993; Ваганов и др., 1985). Но только возможности нового оборудования и программного обеспечения позволили в автоматизированном варианте обеспечить массовые измерения анатомических характеристик (Силкин, 2009, 2010; von Arx, Carrer, 2014; Gärtner et al., 2015; von Arx et al., 2016; Prendin et al., 2017; Peters et al., 2018).

Структура и материал, из которого состоят анатомические элементы, во многом определяют функциональные особенности ксилемы (Ваганов и др., 1985; Вернигоров, Кипнис, 2012; Брюханова и др., 2014; Lachenbruch, McCulloh, 2014). Поэтому клетки ксилемы (трахеиды и сосуды) являются перспективным объектом для восстановления условий роста древесных растений, учитывая, что ксилема – орган растений, тесно связанный с осуществлением таких физиологических процессов, как водопроведение и фиксация углерода (Fonti et al., 2010; Смирнова и др., 2012; Fonti, Jansen, 2012). Предполагается, что в условиях внешнего стресса (каковым является дефицит влаги), древесные растения сокращают фотосинтез и ассимиляцию углеводов и/или трансформируют новые формирующие элементы ксилемы, через которые водные растворы поступают из почвы в листья (Кайбияйнен, 2003; Eilmann et al., 2009; DeSoto et al., 2011; Gea-Izquierdo et al., 2012; Martin-Benito et al., 2013; Hetzer et al., 2014; Olano et al., 2014; Venegas-Gonzalez et al., 2015). Итогом таких процессов является изменение гидравлических и механических характеристик ксилемы (Anderegg et al., 2013; Heres et al., 2014).

Разделение годичных колец хвойных на трахеиды ранней и поздней древесины в течение их дифференцировки до сих пор остается объектом исследования анатомов и физиологов. Принимается, что толстостенные клетки

поздней древесины обеспечивают механическую прочность ткани и дерева в целом (Brown et al., 1949; Ваганов, Терсков, 1977; Zobel, van Buijtenen, 1989; Gartner, 1995; Yasue et al., 2000; Hannrup, 2001; Бенькова, Бенькова, 2006; Sperry et al., 2006; Björklund et al., 2017). Тем не менее, многие виды хвойных, особенно в тропической зоне, имеют очень небольшое количество таких трахеид (Ваганов и др., 1985; Schweingruber, 1990; Russo et al., 2010; Zhang et al., 2017). Поэтому гипотеза о внутрисезонном переключении процессов видится более привлекательной. Так, в начале сезона древесному растению требуется много воды и растворенных минералов для обеспечения роста побегов и ассимиляционного аппарата, что соответственно должно быть обеспечено формирующейся гидравлической системой ксилемы. После завершения первичного роста, потребности в воде резко уменьшаются и продукция ассимилятов становится достаточной для активного отложения клеточной стенки, что вызывает переход к формированию толстостенных трахеид (Moehring et al., 1975; Antonova, Stasova, 1997; Hansen et al., 1997; Plomion et al., 2001; Ugglä et al., 2001; Simard et al., 2013; Olano et al., 2014; Petit, Crivellaro, 2014). Другая гипотеза состоит в том, что процессы растяжения клетки и утолщения ее стенки регулируются фотопериодом, при этом длина дня выступает переключателем к продукции клеток поздней древесины (Лир и др., 1974; Heide, 1974; Бенькова, Шашкин, 2000; Gyllenstrand et al., 2007; Asante et al., 2011; Karlgren et al., 2013; Petterle et al., 2013; Jyske et al., 2014). В любом случае, внутренние механизмы в сезонном переключении включают и гормональный контроль, и дифференциальную экспрессию ключевых генов, ответственных за активацию соответствующих ферментов (Ваганов, Терсков, 1977; Ваганов и др., 1985; Lindström, 1997; Ugglä et al., 1998; Schrader et al., 2003, 2004; Cato et al., 2006; Gyllenstrand et al., 2007; Zobel, Jett, 2012; Petterle et al., 2013; Румянцев, Епишков, 2015). Как результат внешнего и внутреннего контроля развития годичного кольца, в большинстве случаев динамика радиальных размеров клеток и толщины клеточной стенки вдоль кольца (трахеидограмма) не показывает резких скачков и не может быть полностью описана правилом Морка для разделения ранних и поздних трахеид (Mork, 1928; Denne, 1989; Rozenberg et al., 1999; Свидерская и др.,

2011). Это продемонстрировано многочисленными измерениями, включая автоматизированные (von Arx, Carrer, 2014; Gärtner et al., 2015; von Arx et al., 2016; Prendin et al., 2017; Peters et al., 2018).

В последние годы значительно вырос интерес к анализу кинетики сезонного формирования годичных колец в различных климатических условиях. Получены некоторые обобщения о продолжительности и скоростях первичных процессов дифференцировки трахеид хвойных (Horacek et al., 1999; Rossi et al., 2006a, 2011; Camarero et al., 2010). Например, оценен вклад кинетических характеристик в растяжение клеток и утолщение клеточных стенок (Skene, 1969; Dodd and Fox, 1990; Cuny et al., 2013, 2014). Для ранних трахеид радиальный размер на 75% определяется длительностью и на 25% скоростью растяжения, а для утолщения клеточной стенки вклад этих кинетических характеристик приблизительно одинаков (Denne, 1972; Anfodillo et al., 2012; Cuny, 2013). Оценка времени пребывания клетки в той или иной стадии дифференцировки – также важный результат кинетических исследований (Rossi et al., 2006b; Balducci et al., 2016; Deslauriers et al., 2017). Так, продолжительность утолщения клеточной стенки в поздней древесине может достигать 45-50 суток или даже более (Rossi et al., 2006b; Cuny et al., 2013; Kraus et al., 2016; Mäkinen et al., 2018). В условиях высоких широт и высокогорья с коротким сезоном роста, в экстремально холодные годы утолщение клеточных стенок у поздних трахеид может остановиться преждевременно, что обуславливает формирование т.н. светлых колец (light rings, Rossi et al., 2006a, 2008; Lupi et al., 2010).

Оценка кинетических характеристик процессов дифференциации трахеид может быть получена прямыми измерениями, путем периодического отбора образцов из стволов деревьев (через 7-10 дней) в течение одного или нескольких вегетационных сезонов (Rossi et al., 2007; Li et al., 2012; Cuny et al., 2014; Zhang et al., 2018). Эти измерения не только трудоемки и затратны, но также не покрывают весь диапазон изменчивости климато-географических условий произрастания растений даже одного вида, равно как и диапазон разных лет со специфическими текущими условиями. Увеличение длительности наблюдений частично решает

вторую проблему, но только в условиях текущего климата, не позволяя узнать кинетику формирования годичных колец в климатических условиях прошлого.

Вышеупомянутые исследования сезонной кинетики роста выполнены по следующей схеме: текущие климатические условия – особенности кинетики (сезонные измерения) – особенности анатомической структуры годичных колец. В этой структуре можно подобрать параметры клеток, являющиеся результатом каждого из трех основных процессов дифференцировки трахеид и позволяющие косвенно оценить их кинетику: 1) ширина годичного кольца и численность клеток в нем – продукция клеток; 2) радиальные размеры трахеид – растяжение; 3) толщина клеточной стенки – утолщение клеточной стенки (Vaganov et al., 2006; Deslauriers et al., 2017). Поэтому возможна обратная схема в гистометрических исследованиях: климатические условия за многолетний период наблюдений – особенности анатомии годичных колец – косвенная оценка кинетики роста (Ваганов и др., 1985; Vaganov et al., 2006; Carrer et al., 2017; Castagneri et al., 2017).

На уровне клеточной продукции годичные кольца регистрируют климатический сигнал изменением времени и скорости продукции (Prislan et al., 2013; Gričar et al., 2014; Swidrak et al., 2014; Balducci et al., 2016). Изменения в кинетике дифференцировки затем транслируются в анатомическую структуру (Yasue et al., 2000; Balducci et al., 2016; Ziaco, Biondi, 2016). Количественная анатомия древесины используется для того, чтобы понимать, как климатические изменения изменяют клеточную структуру годичных колец, а, значит, как анатомические параметры могут быть использованы при моделировании климатических изменений (Panyushkina et al., 2003; Venegas-González et al., 2015; Singh et al., 2016; Castagneri et al., 2017; Wang et al., 2017). Современные успехи в количественной анатомии обусловлены приборными возможностями и высокой точностью измерений (von Arx, Carrer, 2014; Gärtner et al., 2015; von Arx et al., 2016; Prendin et al., 2017; Peters et al., 2018). Появившиеся новые возможности детального анализа структуры древесины существенно перекрывают во временном разрешении используемые ранее интегральные параметры годичных колец (Wheeler, Baas, 1993; Wimmer et al., 2000; Panyushkina et al., 2003; Eilmann et al.,

2009; Fonti et al., 2010). Например, измерение размеров сосудов ранней древесины у кольцесосудистых успешно использовано для оценки режима увлажнения в средиземноморском климате, а также для оценки прошлых изменений температуры в ряде регионов (Pérez-de-Lis et al., 2016; Puchałka et al., 2016; García-González, Souto-Herrero, 2017). Ряд работ показывают, что ложные кольца, т.е. внутригодовые флуктуации плотности древесины (IADF), являются хорошим индикатором коротких интервалов засух в течение сезона роста (Campelo et al., 2006; Battipaglia et al., 2010; De Micco et al., 2012, 2016; Wilkinson et al., 2015; Zalloni et al., 2016). Анализ радиального размера клеток и толщины клеточной стенки у деревьев из семиаридных условий показывает высокую чувствительность этих характеристик к дефициту увлажнения (Eilmann et al., 2009). В некоторых недавних исследованиях декларировано, что только клетки поздней древесины имеют «климатический потенциал» (Cuny, Rathgeber, 2016). Однако во многих работах из засушливых условий указывается, что напротив, IADF наблюдаются не только в поздней зоне годовичных колец, но могут проявляться практически по всему кольцу (Campelo et al., 2006; Battipaglia et al., 2010, 2016; Babst et al., 2016). Подобные работы свидетельствуют, что анатомические характеристики клеток откликаются на климатическое влияние в течение периода их формирования (Castagneri et al., 2017).

Постановка цели и задач исследования

Как показано в приведенном обзоре литературы, экосистемы, подверженные дефициту увлажнения, являются одними из наиболее уязвимых к изменению климата. Однако в зависимости от степени этого дефицита взаимосвязи между климатом и ростом растений могут быть комплексными и модифицироваться факторами неклиматической природы. Например, выявлено существенное воздействие на климатический отклик растений локального ландшафта и даже индивидуальных фенотипических (размеры, возраст, скорость роста) или генетических различий между особями.

Удобным и быстро развивающимся инструментом в этом направлении исследований является дендрозкологический анализ. Его методологическая база быстро развивается: в последние десятилетия к интегральным характеристикам годовых колец добавляются возможности детального рассмотрения анатомической структуры древесины.

С учетом высокой скорости климатических изменений по сравнению с глобальной, засушливые регионы континентальной Азии, в частности, Южной Сибири, являются актуальными полигонами для исследования вышеупомянутых комплексных взаимодействий, однако систематических исследований здесь до недавнего времени не было проведено.

В связи с вышесказанным, целью данной работы является проведение системного дендроклиматического анализа отклика в росте древесных растений на климатические факторы с разным временным разрешением на основе традиционных измерений радиального прироста и современных гистометрических методов в лимитированных по увлажнению экосистемах Хакасско-Минусинской котловины.

Для достижения этой цели в первую очередь было необходимо создать обширную базу исходных дендрозкологических данных по исследуемому региону, основанную на инструментальных и документальных источниках данных об экологических факторах и собственной сети длительных древесно-кольцевых хронологий.

Анализ этих данных позволяет исследовать пространственно-временные закономерности климатического отклика в приросте деревьев, учитывая при этом локальные ландшафтные условия и индивидуальные различия между деревьями.

Также сеть длительных древесно-кольцевых хронологий, чувствительных к увлажнению, позволит реконструировать такие интегральные показатели района исследования, как динамику гидрологического режима, историю засух и урожайности культурных растений.

Более детальный анализ климатического отклика деревьев будет проведен за счет использования гистометрических характеристик годичных колец, которые регистрируют напряженность дефицита влаги с бóльшим временным разрешением.

РАЗДЕЛ 2. Объекты и методы исследования

2.1. Создание сети длительных древесно-кольцевых хронологий и формирование региональной дендроэкологической базы данных

Первые сборы дендрохронологического материала в Хакасско-Минусинской котловине нами были проведены в 2008 году. Систематическое построение сети полигонов начато в 2012 году при создании дендрохронологической лаборатории в ХТИ – филиале СФУ.

Основной материал – керны живых деревьев. При возможности дополнительно отбирались древесные диски (спилы) с сохранившихся пней или остатков стволов сухостойных и поваленных деревьев для продления хронологий в прошлое. Сборы продолжаются и в настоящее время, увеличивается разнообразие условий, включаются новые породы (кедр, пихта, карагач и др.) и расширяется диапазон измерений (ширина ранней и поздней древесины, гистометрические параметры, сезонный рост). Древесно-кольцевые данные, полученные на исследуемой территории, показаны в обобщенной Таблице 2.1 и на Рисунке 2.1. Стоит пояснить, что обозначения конкретных древесно-кольцевых хронологий, использованные в данном исследовании, соответствуют опубликованным результатам исследования и поясняются в начале соответствующего раздела.

Параллельно построению сети хронологий создавалась региональная база климатической и экологической информации. Климатическая база включает многолетние данные температуры и осадков с месячным и суточным разрешением для длительных метеостанций, расположенных в регионе (Булыгина и др., 2017а, 2017b): Шира (54.50°N 89.93°E , 477 м н.у.м.), Абакан (53.77°N 91.32°E , 254 м н.у.м.), Минусинск (53.70°N , 91.70°E , 254 м н.у.м.), Таштып (52.72°N , 89.88°E , 449 м н.у.м.), Оленья Речка (52.80°N , 93.23°E , 1404 м н.у.м.).

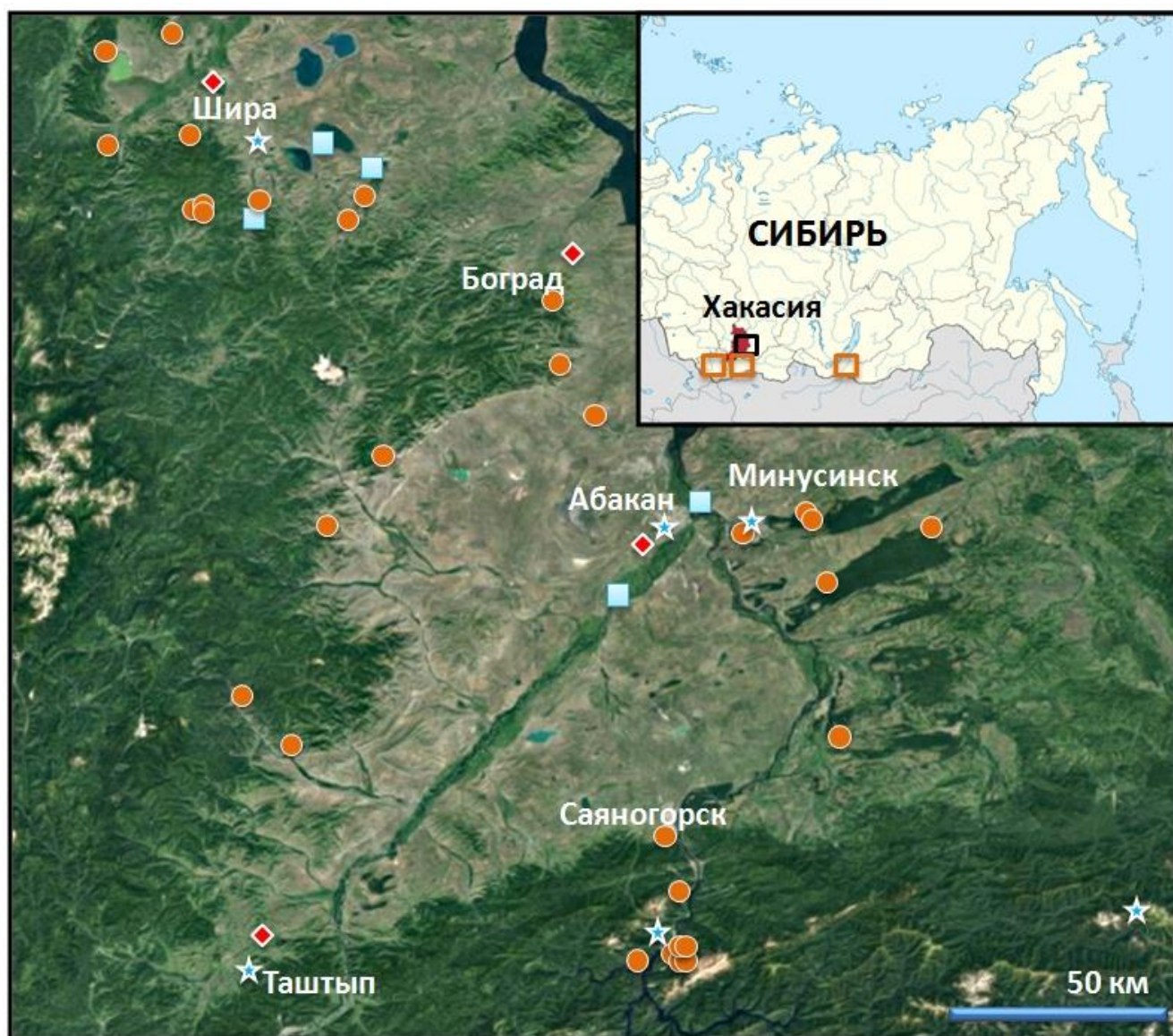


Рисунок 2.1. Карта района исследования (Хакасско-Минусинская котловина и ограничивающие ее горные массивы) с указанием мест сбора дендрохронологического материала (круги), гидропостов (квадраты) и метеостанций (звезды). На врезке показано расположение района исследования и других регионов, где проводился сбор дендрохронологического материала (Республики Алтай, Тыва, Бурятия)

Таблица 2.1

Участки сбора материала и древесно-кольцевые данные, полученные в Хакасско-Минусинской котловине

Участок					Год сбора материала	Вид	Тип данных			
Название	Код	Коорд.					ШГК	ШРД, ШПД	Анатом. хрон.	Сезон. рост
		N	E	h, м н.у.м.						
Республика Хакасия										
Копьево	KOP	55°02’	89°48’	~600	2013	LaSi	+			
Черное озеро	CHE	54°42’	89°25’	~540	2016	LaSi	+			
Кобежигов	KOB	54°32’	89°44’	~550	2016	LaSi	+			
Ефремкино	EFR	54°29’	89°29’	500-550	2014	LaSi	+			
Беренжак	BER	54°24’	89°51’	630-650	2014	LaSi	+			
	BER1	54°20’	89°44’	720-750	2008	PiSy	+	+	+	
						LaSi	+		+	
						BePe	+			
BER2	~690			2008	LaSi	+		+		
						PiOb	+		+	
Туим	TUI	54°19’	89°55’	550-650	2012-2013, 2017	LaSi PiOb	+			+

Продолжение таблицы 2.1

Участок					Год сбора материала	Вид	Тип данных			
Название	Код	Коорд.					ШГК	ШРД, ШПД	Анатом. хрон.	Сезон. рост
		N	E	h, м н.у.м.						
Сон 1	SON1	54°22′	90°22′	~530	2013	LaSi	+			
Сон 2	SON2	54°19′	90°19′	~530	2013	LaSi	+			
Боград	BGD	54°12′	90°50′	500-600	2017-2018	PiSy	+			
						LaSi	+			
Биджа	BID	54°00′	91°01′	650-700	2012, 2017-2018	PiSy	+			+
						LaSi	+		+	+
						BePe	+			
Биджа 2	BID2	53°55′	91°10′	350	2017	ULPu	+			
Белелик	BEL	54°08′	90°43′	~820	2012	LaSi	+			
Камызяк	KAM	53°55′	90°36′	~650	2012	LaSi	+			
Бирикчуль	BIR	53°20′	89°54′	600-700	2013	PiSy	+			
						LaSi	+			

Продолжение таблицы 2.1

Участок					Год сбора материала	Вид	Тип данных			
Название	Код	Коорд.					ШГК	ШРД, ШПД	Анатом. хрон.	Сезон. рост
		N	E	h, м н.у.м.						
Казановка	KAZ	53°13′	90°05′	550-650	2013-2014	PiSy LaSi	+ +			
Калы	KAL	53°03′	91°17′	500-550	2012	PiSy LaSi	+ +			
Майна	MAI	52°58′	91°29′	350-400	2018	PiSy	+			
Гладенькая	GLA	52°55′	91°21′	1600-1700	2018	PiSi AbSi	+ +			
Красноярский край										
Малая Минуса	MIN	53°45′	91°46′	~300	2012-2013	PiSy	+	+	+	
Тараска	TAR			~330	2012-2013	PiSy	+			
Зеленый Шум	ZSH	53°39′	91°36′	~300	2012-2013	PiSy	+			+
Малая Ничка	NIC	53°37′	92°03′	~360	2012-2013	PiSy	+			
Колмаково	KOL	53°43′	92°20′	~350	2018	PiSy	+			

Продолжение таблицы 2.1

Участок					Год сбора материала	Вид	Тип данных			
Название	Код	Коорд.					ШГК	ШРД, ШПД	Анатом. хрон.	Сезон. рост
		N	E	h, м н.у.м.						
Перово	PER	53°16′	92°00′	~300	2016	PiSy	+			
Шушенский бор	SHB5	52°50′	91°27′	500-550	2015-2016	PiSy	+	+	+	
						PiOb	+		+	
	SHB9S	52°50′	91°28′	900-950	2015-2016	PiSy	+	+	+	
					LaSi	+				
	SHB9N		900-950	2015-2016	PiSy	+	+	+		
				LaSi	+					
				AbSi	+					
	SHB10	52°48′	91°29′	~960	2015-2016	PiOb	+		+	
	SHB13	52°49′	91°31′	1300-1400	2015-2018	PiSy	+			
						PiOb	+		+	
						PiSi	+			

LaSi – *Larix sibirica*, PiSy – *Pinus sylvestris*, BePe – *Betula pendula*, PiOb – *Picea obovata*, UlPu – *Ulmus pumila*, PiSi – *Pinus sibirica*, AbSi – *Abies sibirica*. ШРД – ширина ранней древесины, ШПД – ширина поздней древесины.

Кроме этого, использовались данные по гридам (пространственно-распределенные по географической сетке, например, через 0.5° широты и долготы), представленные в общедоступной мировой базе Climate Explorer (<https://climexp.knmi.nl>). Кроме базовых климатических переменных – температуры и осадков, рассчитывались и широко использовались в анализе производные индикаторы, такие как гидротермический коэффициент Селянинова (ГТК, Селянинов, 1937), индекс эвапотранспирационного баланса (SPEI, Beguería et al., 2014), индекс засушливости (WI, Lei et al., 2014), индекс напряженности засухи Палмера (PDSI, van der Schrier et al., 2013; Harris et al., 2014).

Гидрологический режим территории оценивали по инструментальным наблюдениям гидропостов Росгидромета. В исследовании использовали данные гидропостов, расположенных на водных объектах Беле-Ширинской бессточной области – среднемесячные ряды расхода воды в р. Туим и р. Сон, уровень оз. Шира, также в базе имеются расходы крупнейших рек региона – Енисей, Абакан (Рисунок 2.1).

Отдельно была собрана база данных по историческим документам, в которых были точные указания на особенности погодных условий в те или иные годы, повлекшие серьезные последствия в природной (например, пожары) и социальной среде (неурожай, голод, дождливое лето и др.), либо собственно на эти последствия.

Особое внимание в работе было уделено связи между древесными хронологиями и урожайностью зерновых культур. Это имело не только теоретический, но и важный практический выход, поскольку такая связь не только позволяла использовать древесные хронологии для оценки прошлых колебаний урожайности, но и сделать обоснованные прогнозы с учетом современных тенденций изменения климата в данном регионе, относящемся к зоне рискованного земледелия. При создании такой базы данных использованы длительные ряды наблюдений по старой сети сортоиспытательных участков (четыре участка на территории Хакасии), сопряженные с более современными статистическими данными по валовой урожайности и урожайности отдельных видов

сельскохозяйственных злаковых культур (посевные площади и средние урожайности по административным районам Хакасии).

Все перечисленные данные составили в итоге постоянно пополняемую региональную базу климатической и экологической информации, активно используемую в работе.

2.2. Природно-климатические условия района исследования

Территория района исследования в климатическом районировании (Алисов, 1956) относится к Алтае-Саянской климатической области умеренного пояса с умеренно холодным континентальным климатом. В котловине континентальность проявляется сильнее, чем в горных областях. Территория в силу разнородного рельефа отличается климатическим разнообразием. Важной особенностью является ее внутриконтинентальное, практически центральное положение на материке, а также то, что в связи с небольшой протяженностью радиационный режим по территории меняется мало. Основными климатообразующими факторами для данной территории являются разнообразный рельеф и циркуляция атмосферы, также на климат оказывают влияние гидрологическая сеть, снежный и растительный покров и антропогенная деятельность. Большое значение для климата играет субширотное направление части горных хребтов. Определяющее влияние на климат оказывает находящийся на западе от района Кузнецкий Алатау. Значительна роль и орографических структур второго порядка, обуславливающих местные особенности климата. Климат котловины в силу влияния рельефа засушливый, что приводит к развитию степных ландшафтов.

Циркуляция атмосферы носит четко выраженный сезонный характер. В зимний период она определяется мощным и устойчивым азиатским антициклоном, центр которого располагается над Тувинской котловиной и северной Монголией (Siberian High). Зимний тип циркуляции устанавливается с образованием азиатского антициклона в октябре-ноябре и действует до марта-апреля, когда антициклон разрушается. Приземные воздушные массы обладают очень низкими температурами, малой подвижностью и низкой влажностью. Котловинный рельеф

обуславливает развитие приземных инверсий мощностью от 1500 до 3000 м. Ветры преобладают южные и юго-западные. В течение холодного периода количество осадков минимально, 26-27 дней в месяц характеризуются антициклональным типом погоды. Циклоническая деятельность в первую половину зимы выражена сильнее, чем во вторую (Справочник..., 1969; Севастьянов, 1998).

Весной (в апреле) усиление температурного контраста между сушей и океаном стимулирует переход от зимнего типа циркуляции к летнему. В мае смена типов циркуляции приводит к преобладанию факторов зональной циркуляции, определяющих западно-восточный перенос. Режим погоды характеризуется неустойчивостью, резкими изменениями и возвратами холодов. Увеличивается повторяемость циклонов, приходящих с юго-запада и северо-запада. Циклоны приходят с Баренцева и Карского морей, а так же из Средней Азии и Средиземноморья.

Летом на территорию распространяется влияние барической депрессии с центром над юго-западной Азией. Преобладает юго-западная циркуляция. Наблюдается выход циклонов из Средней Азии и Казахстана. Активизация циклонической деятельности на полярном и реже, на арктическом фронтах, обуславливает годовой максимум осадков в июле-августе. Осадки часто носят ливневый характер. Имеет место и северо-западный тип циркуляции (21%). Повторяемость антициклонов понижена, они обладают малой мощностью и проникают с запада и юго-запада.

В осеннее время доминируют западные и юго-западные типы циркуляции. Циклоны вызывают усиление ветров, обуславливают пасмурную погоду с дождями. Происходят периодические вторжения холодных масс севера. В октябре начинает формироваться азиатский антициклон, установление зимнего типа циркуляции происходит примерно в середине ноября.

Режим осадков характеризуется хорошо выраженным летним максимумом – 72-90% их выпадает в теплый период года (апрель-октябрь). Максимум приходится на июль – август, минимум на февраль – март. Резко различаются по количеству

осадков равнинная и горная территории. Увеличение осадков с высотой на склонах различной экспозиции происходит по-разному, в среднем 54 мм на 100 м высоты.

С июня по сентябрь наблюдаются отрицательные корреляции температуры и осадков (достигая -0.41), что характерно для климата Юга Сибири (Баженова, Тюменцева, 2010). Это приводит к увеличению амплитуды колебаний индексов засушливости и высокой вероятности как экстремальных засух (жаркая и сухая погода), так и переувлажнения (прохлада и ливневые дожди) в течение вегетационного сезона.

Годовая сумма осадков в котловине – 280-350 мм. С увеличением высоты количество осадков возрастает. В горных районах оно достигает 800 мм/год (Коммунар) и более. В связи со слабой изученностью высокогорных районов в литературе приводятся противоречивые данные о максимальных среднегодовых суммах осадков – от 800 и вплоть до 3500 мм (Алисов, 1956; Никольская, 1968; Край тайги..., 1999; Жемчужина Хакасии..., 1997). Число дней с осадками составляет в горных областях до 50-60%, в отдельные месяцы до 80% от числа дней в году. Зона повышенного количества осадков вблизи центрального водораздела Кузнецкого Алатау связана с характером движения воздушных масс в этой области: западные и юго-западные влагонесущие массы, достигая меридионально расположенных горных хребтов водораздела, отдают осадки в больших количествах, как до водораздела, так и в пределах 9-11 км после него. Далее количество осадков резко сокращается.

В континентальном климате района коренной древесной породой лесостепных (в основном на высоте 500-700 м) сообществ является лиственница сибирская (Chytrý et al., 2008; Polyakova et al., 2016). Она образует светлые парковые леса с хорошо развитым остепненным или разнотравным травяным покровом на черноземовидных и темно-серых лесных почвах. Также встречается сосна обыкновенная, травяной покров разнотравный, разнотравно-злаковый, местами зеленомошно-кустарниковый. Гари и сплошные вырубki зарастают вторичными березовыми лесами с примесью осины, или под влиянием активного выпаса и сенокосения на них формируются лесные луга. К поймам рек

приурочены ленты ивовых кустарников и лесов из березы, ели или тополя с ивовым подлеском и дернисто-осоковым и зеленомошным покровом. К южным склонам также приурочены каменистые степи с широким распространением кустарников. Почвы в лесостепном поясе наиболее распространены горные лесные (серые, черноземовидные и дерновые), горные дерново-карбонатные, выщелоченные черноземы. Местами идет процесс оподзоливания почв. На крутых южных склонах представлены неполноразвитые каменистые почвы. В поймах рек почвы аллювиальные и торфянисто-болотные. В горах почвы более каменистые, часто встречаются скалистые выходы и курумы.

Даже в условиях наличия значительных градиентов температур в горных областях анализ показал очень высокую однородность температурного поля в пределах региона, т.е. взаимосвязи между температурами разных участков практически линейные независимо от высоты. Более слабые взаимосвязи между рядами осадков указывают на их сравнительно высокую пространственную неоднородность (Рисунок 2.2, Таблица 2.2).

Несмотря на существенное расстояние между метеостанциями Черемушки и Оленья Речка, расположение станций на одной широте и одном макросклоне горной системы Западных Саян в условиях высокой пространственной однородности температур позволяет использовать их данные для примерной оценки высотного температурного градиента путем интерполяции по высоте (опираясь на известную линейную зависимость температуры от высоты; Maurer et al., 2002; Hamlet, Lettenmaier, 2005; Chae et al., 2012; Wypych et al., 2018), чтобы определить сроки начала и окончания вегетационного сезона на разных высотах в окрестностях станции Черемушки (Рисунок 2.3).

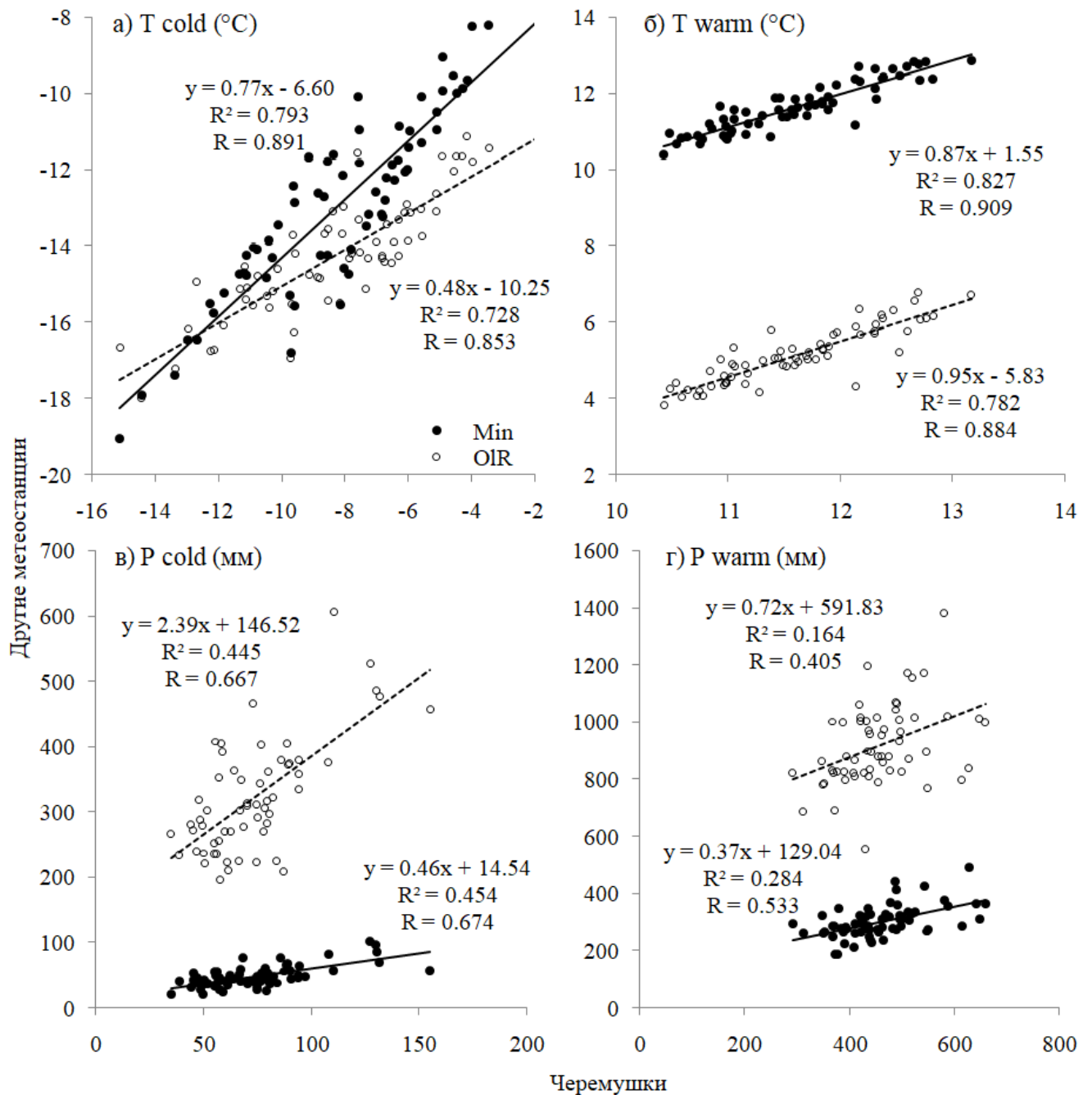


Рисунок 2.2. Взаимосвязи (линейные регрессионные функции) климатических рядов холодного (ноябрь-март) и теплого сезона (апрель-октябрь) метеостанции Чермушки (1951-2015) с соответствующими рядами станций Минусинск и Оленья Речка: (а, б) средние температуры, (в, г) суммы осадков

Взаимосвязи (линейные регрессионные функции) ежемесячных климатических рядов метеостанции Черемушки (1951-2015) с соответствующими рядами станций Минусинск и Оленья Речка

Месяц	Минусинск			Оленья Речка		
	уравнение	R ²	R	уравнение	R ²	R
Температура						
I	$T_{\text{Min}} = 0.98 T_{\text{Cher}} - 6.13$	0.780	0.883	$T_{\text{OIR}} = 0.54 T_{\text{Cher}} - 11.24$	0.676	0.822
II	$T_{\text{Min}} = 0.98 T_{\text{Cher}} - 5.98$	0.828	0.910	$T_{\text{OIR}} = 0.59 T_{\text{Cher}} - 9.53$	0.762	0.873
III	$T_{\text{Min}} = 1.09 T_{\text{Cher}} - 2.57$	0.880	0.938	$T_{\text{OIR}} = 0.68 T_{\text{Cher}} - 7.06$	0.740	0.860
IV	$T_{\text{Min}} = 1.03 T_{\text{Cher}} - 0.56$	0.959	0.979	$T_{\text{OIR}} = 1.11 T_{\text{Cher}} - 7.56$	0.932	0.965
V	$T_{\text{Min}} = 1.03 T_{\text{Cher}} + 0.03$	0.929	0.964	$T_{\text{OIR}} = 1.09 T_{\text{Cher}} - 8.18$	0.890	0.943
VI	$T_{\text{Min}} = 1.09 T_{\text{Cher}} - 0.33$	0.845	0.919	$T_{\text{OIR}} = 1.07 T_{\text{Cher}} - 7.40$	0.817	0.904
VII	$T_{\text{Min}} = 1.03 T_{\text{Cher}} + 0.75$	0.908	0.953	$T_{\text{OIR}} = 0.95 T_{\text{Cher}} - 5.23$	0.827	0.910
VIII	$T_{\text{Min}} = 0.98 T_{\text{Cher}} + 0.80$	0.895	0.946	$T_{\text{OIR}} = 1.10 T_{\text{Cher}} - 7.48$	0.874	0.935
IX	$T_{\text{Min}} = 0.85 T_{\text{Cher}} + 0.98$	0.854	0.924	$T_{\text{OIR}} = 1.08 T_{\text{Cher}} - 6.55$	0.641	0.801
X	$T_{\text{Min}} = 0.80 T_{\text{Cher}} - 1.02$	0.831	0.912	$T_{\text{OIR}} = 0.85 T_{\text{Cher}} - 6.12$	0.785	0.886
XI	$T_{\text{Min}} = 0.96 T_{\text{Cher}} - 3.74$	0.864	0.930	$T_{\text{OIR}} = 0.63 T_{\text{Cher}} - 8.63$	0.770	0.877
XII	$T_{\text{Min}} = 0.93 T_{\text{Cher}} - 6.10$	0.805	0.897	$T_{\text{OIR}} = 0.52 T_{\text{Cher}} - 11.3$	0.738	0.853
Осадки						
I	$P_{\text{Min}} = 0.41 P_{\text{Cher}} + 3.8$	0.254	0.503	$P_{\text{OIR}} = 1.45 P_{\text{Cher}} + 31.1$	0.147	0.384
II	$P_{\text{Min}} = 0.44 P_{\text{Cher}} + 2.4$	0.435	0.659	$P_{\text{OIR}} = 2.01 P_{\text{Cher}} + 21.3$	0.416	0.645
III	$P_{\text{Min}} = 0.37 P_{\text{Cher}} + 2.6$	0.315	0.561	$P_{\text{OIR}} = 2.20 P_{\text{Cher}} + 35.7$	0.348	0.590
IV	$P_{\text{Min}} = 0.26 P_{\text{Cher}} + 7.2$	0.334	0.578	$P_{\text{OIR}} = 1.67 P_{\text{Cher}} + 46.9$	0.613	0.783
V	$P_{\text{Min}} = 0.30 P_{\text{Cher}} + 15.0$	0.350	0.592	$P_{\text{OIR}} = 1.11 P_{\text{Cher}} + 50.4$	0.544	0.737
VI	$P_{\text{Min}} = 0.53 P_{\text{Cher}} + 13.1$	0.428	0.654	$P_{\text{OIR}} = 0.61 P_{\text{Cher}} + 80.1$	0.190	0.436
VII	$P_{\text{Min}} = 0.34 P_{\text{Cher}} + 32.4$	0.209	0.457	$P_{\text{OIR}} = 0.41 P_{\text{Cher}} + 136$	0.068	0.261
VIII	$P_{\text{Min}} = 0.43 P_{\text{Cher}} + 22.4$	0.181	0.425	$P_{\text{OIR}} = 0.88 P_{\text{Cher}} + 90.0$	0.359	0.599
IX	$P_{\text{Min}} = 0.54 P_{\text{Cher}} + 12.8$	0.430	0.656	$P_{\text{OIR}} = 1.06 P_{\text{Cher}} + 57.8$	0.450	0.671
X	$P_{\text{Min}} = 0.33 P_{\text{Cher}} + 12.2$	0.463	0.681	$P_{\text{OIR}} = 1.43 P_{\text{Cher}} + 50.8$	0.700	0.836
XI	$P_{\text{Min}} = 0.33 P_{\text{Cher}} + 6.7$	0.339	0.582	$P_{\text{OIR}} = 1.90 P_{\text{Cher}} + 50.0$	0.461	0.679
XII	$P_{\text{Min}} = 0.45 P_{\text{Cher}} + 3.9$	0.356	0.597	$P_{\text{OIR}} = 2.88 P_{\text{Cher}} + 28.2$	0.295	0.543

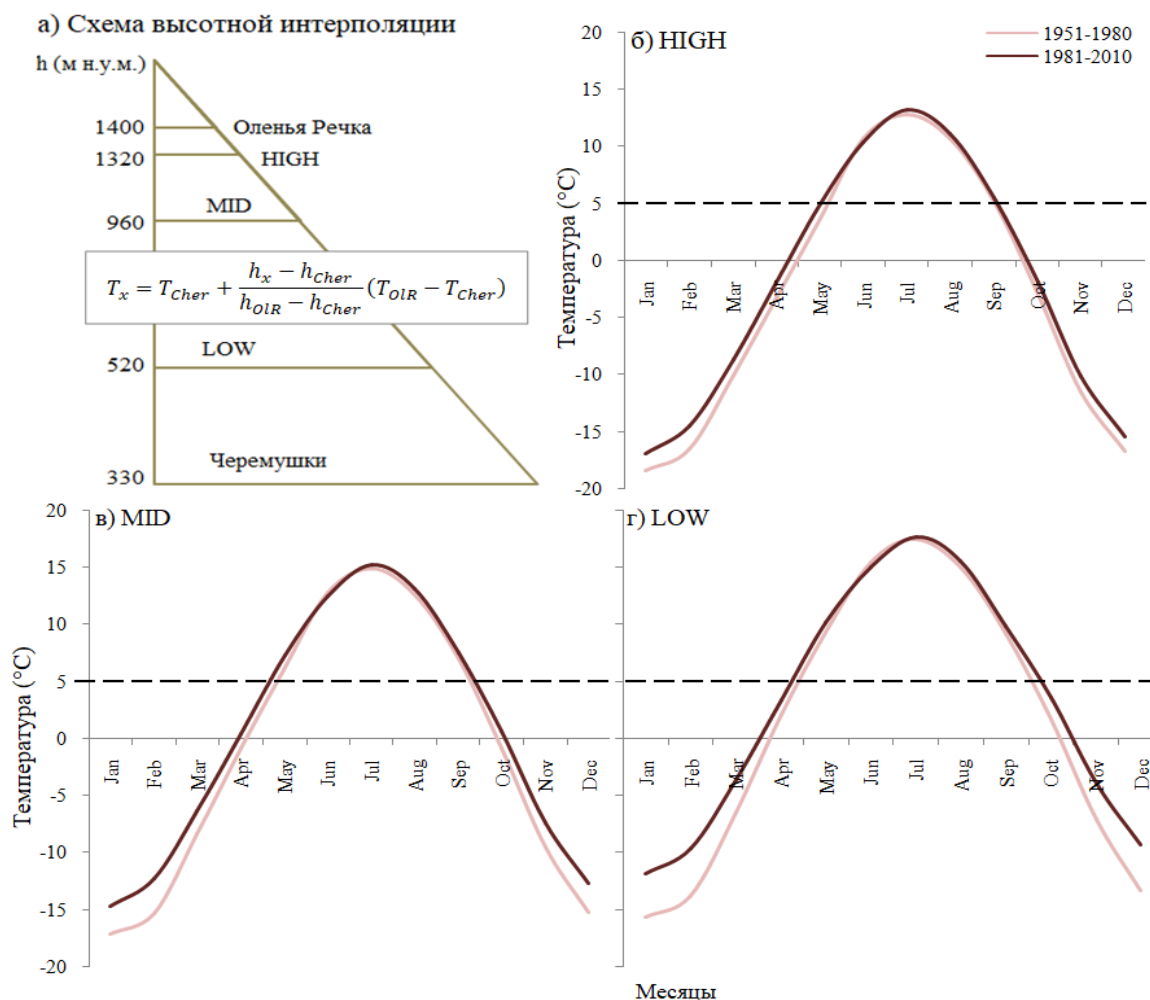


Рисунок 2.3. Среднегодовная динамика температуры на различных высотах, интерполированная по ежемесячным данным метеостанций Черемушки и Оленья Речка: (а) схема интерполяции; (б-г) примерный ход температур за 1951-1980 и 1981-2010 гг. Штриховой линией отмечен порог вегетационного сезона +5°C

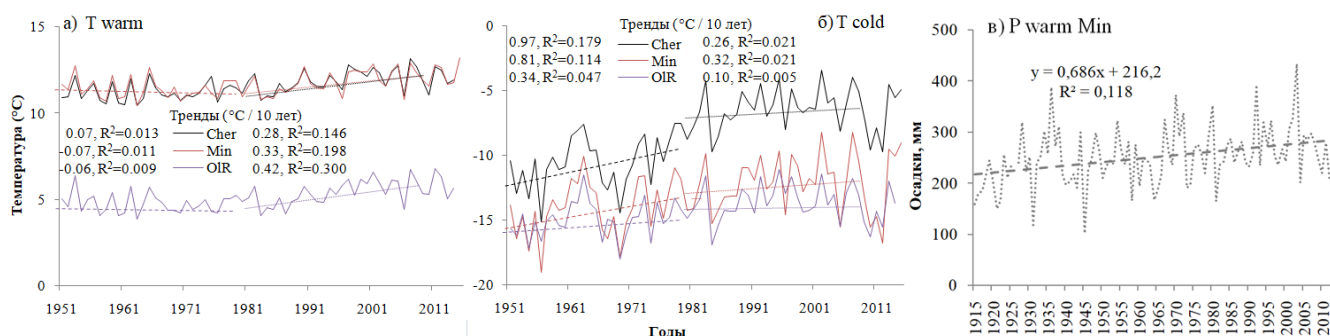


Рисунок 2.4. Климатические тренды: динамика температур апреля-октября (а) и ноября-марта (б) на метеостанциях Минусинск, Черемушки и Оленья Речка за 1951-1980 и 1981-2010 гг.; динамика осадков мая-сентября на метеостанции Минусинск за 1915-2015 гг. (в)

На динамику регионального и в особенности локального климата вблизи р. Енисей в последние десятилетия большое влияние оказало создание крупного Саяно-Шушенского водохранилища (площадь 620 км²). Течение реки было перекрыто осенью 1975 г., строительство плотины и заполнение водохранилища до проектной отметки продолжались до 1990 г. Основным эффектом создания водохранилища является смягчение континентальности климата, в первую очередь это касается повышения зимних температур вблизи водохранилища, как показывает сравнение климатических трендов метеостанции Черемушки с другими станциями по региону (Рисунок 2.4 а, б).

Темпы потепления климата в России превышают глобальные тренды, однако континентальность климата обуславливает высокие погодичные колебания температуры, т.е. меньшую значимость длительных трендов (Замолотчиков, 2013; Второй оценочный..., 2014). Как и в других регионах Центральной Азии (Chapman, Walsh, 1993; Everett et al., 1998; Jones, Wigley, 1991; Kug et al., 2015; Lambert, 1995; Rogers, Mosely-Thompson, 1995; Savelieva et al., 2000), в Южной Сибири потепление более выражено в течение холодного сезона, летние температуры возрастают медленнее. С учетом того, что зимние температуры также имеют бóльшую амплитуду погодичных колебаний по сравнению с летними, можно предположить их более значимое влияние на растительность по сравнению с другими регионами. Для осадков длительные тренды показывают стабильный уровень или медленное увеличение их количества (Рисунок 2.4 в).

Так, сравнение среднегодовых значений климатических переменных за 1951-1980 и 1981-2010 гг. на станциях Минусинск, Черемушки и Оленья Речка (Таблица 2.3) показало, что по осадкам значимых различий между этими периодами нет. В то же время, температуры и теплого, и холодного сезонов существенно повысились. Для станции Черемушки характерны более высокие зимние температуры по сравнению с другими метеостанциями, особенно после постройки плотины ГЭС, которая привела к повышению локальных зимних температур на 4.1°C в 1981-2010 гг. по сравнению с 1951-1980 гг., в то время как на других метеостанциях приrost составляет только 1.1-2.0°C. Повышение средних

температур теплого периода за эти же годы составляет всего 0.6-0.7°C по данным всех трех станций, т.е. наблюдается преимущественно региональный тренд. Такая динамика температур приводит к тому, что на всех высотах вегетационный сезон (период температур, превышающих +5°C) в 1981-2010 гг. в среднем начинается на 5 дней раньше и заканчивается на 3 дня позже, чем в 1951-1980 гг.

Таблица 2.3

Климатические характеристики метеостанций за 1951-1980 и 1981-2010 гг.
(mean $\pm$ standard deviation)

Метеостанция	Усредненный климат за 1951-1980 / 1981-2010 гг.					
	Температура, T (°C)			Осадки, P (мм)		
	Nov–Mar	Apr–Oct	год	Nov–Mar	Apr–Oct	год
Черемушки	<u>-10.5$\pm$2.0</u>	<u>11.2$\pm$0.53</u>	<u>2.1$\pm$0.9</u>	<u>73$\pm$21</u>	<u>447$\pm$86</u>	<u>519$\pm$92</u>
	-6.4 $\pm$ 1.6	11.9 $\pm$ 0.6	4.3 $\pm$ 0.9	75 $\pm$ 27	464 $\pm$ 74	539 $\pm$ 78
Минусинск	<u>-14.1$\pm$2.1</u>	<u>11.4$\pm$0.6</u>	<u>0.8$\pm$0.9</u>	<u>49$\pm$19</u>	<u>290$\pm$59</u>	339 $\pm$ 63
	-12.1 $\pm$ 2.0	11.8 $\pm$ 0.7	1.9 $\pm$ 1.0	48 $\pm$ 14	314 $\pm$ 56	362 $\pm$ 60
Оленья Речка	<u>-15.0$\pm$1.4</u>	<u>4.8$\pm$0.6</u>	<u>-3.5$\pm$0.7</u>	<u>322$\pm$71</u>	<u>930$\pm$142</u>	<u>1252$\pm$156</u>
	-13.9 $\pm$ 1.3	5.4 $\pm$ 0.7	-2.6 $\pm$ 0.8	325 $\pm$ 98	911 $\pm$ 148	1236 $\pm$ 181

Жирным шрифтом отмечены различия между периодами, значимые на уровне $p < 0.05$.

Хакасско-Минусинская котловина и смежные с ней макросклоны Кузнецкого Алатау, Западных и Восточных Саян относятся к водосборам двух крупных рек, включая их притоки – р. Енисей (большая часть равнинной территории котловины, южная часть восточного макросклона Кузнецкого Алатау, Саяны) и р. Чулым – приток Оби (северо-запад территории котловины). Также в равнинной части котловины находятся несколько относительно небольших бессточных водосборных бассейнов, в которых выпадающие осадки концентрируются озером или системой озер (Кусковский, Кривошеев, 1989; Водные ресурсы..., 1999; Парначев и др., 2003; Палова и др., 2015). Наиболее крупной из этих бессточных территорий является Беле-Ширинская бессточная область, расположенная в междуречье Енисея и Оби в северной части котловины. Ее гидрологический режим и его

взаимодействие с климатом и ростом деревьев были проанализированы в данной работе, поэтому следует подробнее остановиться на гидрологической характеристике этой территории.

Беле-Ширинская бессточная область охватывает примерно 3600 км² между Енисеем и Чулымом (Рисунок 2.5). Территория включает водосборы трех крупных озер – оз. Беле, оз. Иткуль и оз. Ши́ра, и нескольких мелких. Высоты имеют диапазон от 348 м н.у.м. для оз. Ши́ра до 1000-1200 м н.у.м. у истоков основных рек, текущих с северного макросклона Батеневского кряжа Кузнецкого Алатау. Крупнейшей из рек является р. Туим, основной водный поток которой идет в оз. Беле и частично (сезонно) в оз. Иткуль через канал между р. Туим и р. Карыш. Вторая по величине р. Сон, впадающая в оз. Ши́ра. Третья из важных рек – р. Карыш, впадающая в оз. Иткуль. Вода в оз. Ши́ра и Беле соленая с концентрацией растворенных солей 12-31 и 9-14 г на литр, соответственно. В то же время, оз. Иткуль – пресное озеро (0,6-0,7 г на литр) со стоком воды через канал Тушино в р. Туим и подземным стоком в оз. Ши́ра, которое расположено в 4 км и имеет уровень на 100 м ниже оз. Иткуль (Савичев и др., 2015). Через эти пути перемещения воды все три водосбора образуют единую гидрологическую систему.

Наиболее длительный ряд инструментальных наблюдений (1936-2012), интегрируя основные гидрологические характеристики Беле-Ширинской бессточной области, представляют измерения уровня оз. Ши́ра. Из них мы использовали средние месячные уровни озера L , в см выше базового уровня 348,19 м н.у.м., и несколько производных рядов. Первый из них – погодичные изменения (первая производная ΔL) уровня озера для данного месяца в году. Два ряда рассчитывались дополнительно: L_{res1} и L_{res3} , которые представляют собой остатки после удаления длительного тренда, выраженного двумя аппроксимирующими кривыми – линейной функцией и полиномом 3-й степени. Аппроксимирующие кривые обозначены как L_1 и L_3 . Динамика вышеперечисленных рядов для июня месяца представлена на Рисунке 2.6.

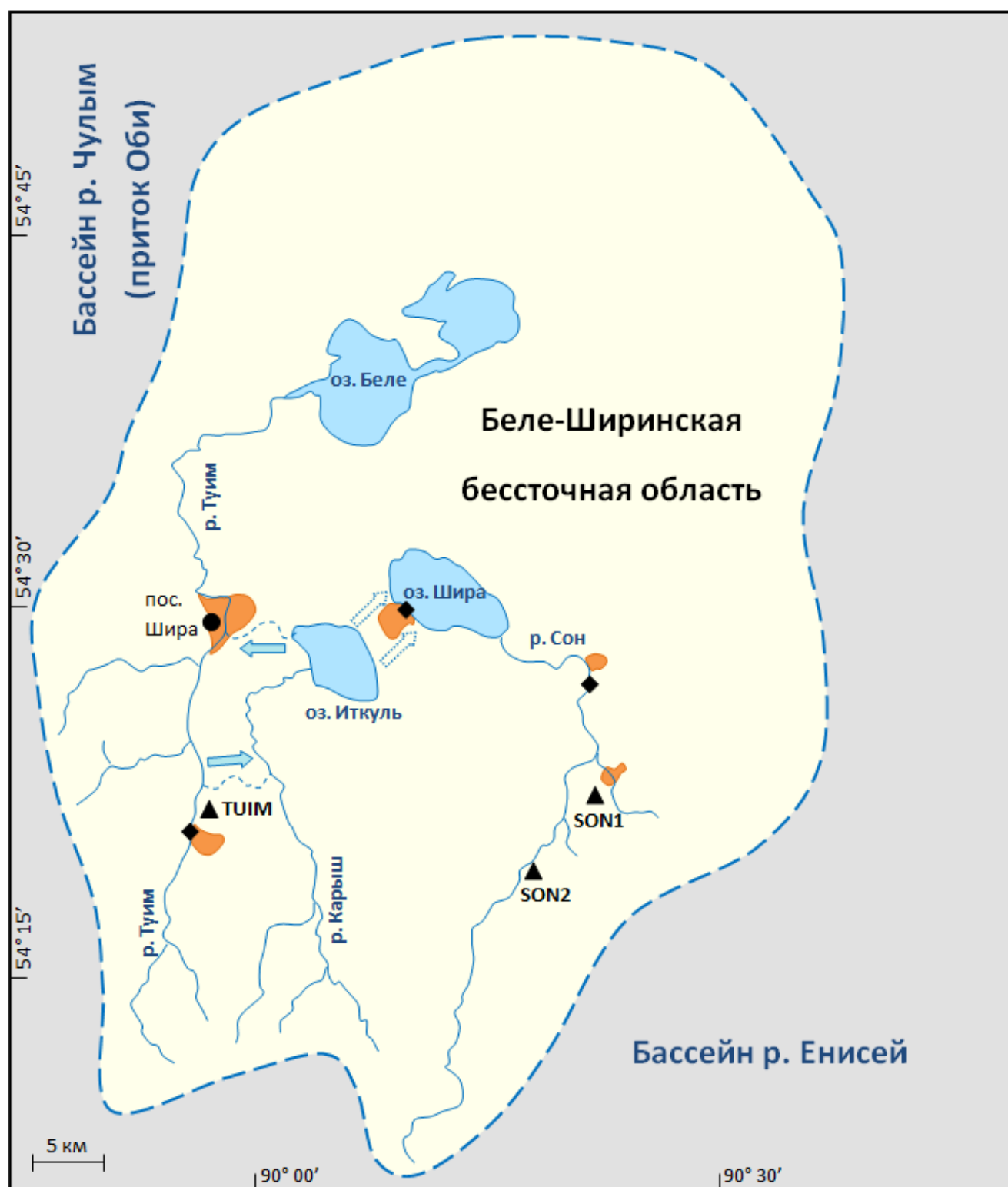


Рисунок 2.5. Беле-Ширинская бессточная область. Отмечены граница водосбора (замкнутая штриховая линия), основные поселения (оранжевые области), метеостанция Ши́ра (круг), гидропосты (ромбы), участки сбора образцов (треугольники). Направления водообмена между бассейнами показаны стрелками

Кроме того, для понимания внутригодовых колебаний уровня озера использованы данные среднемесячного расхода воды р. Туим за период 1970-2012 и для р. Сон для 1967-1997 и 2005-2012 гг. Эти расходы имеют бимодальный вид, с максимумами в апреле и июле. Расход воды уменьшается в зимние месяцы вследствие малых осадков и замерзания рек. Апрельский максимум обеспечен таянием снега и льда (вклад зимних осадков), июльский максимум – за счет осадков теплого периода (максимум годовых осадков). В соответствии с этим уровень оз. Ши́ра увеличивается в период с апреля по август и уменьшается в холодные месяцы (Рисунок 2.6).

Результаты детального анализа гидрологии оз. Ши́ра показывают, что оно истинно бессточное (полное отсутствие поверхностного или подземного стока) (Савичев и др., 2015). Учитывая взаимосвязи между тремя водосборами территории Беле-Ши́ра, для водного баланса оз. Ши́ра можно записать упрощенное уравнение, основанное на уравнениях, приведенных в работах Shanahan et al. (2007) и Giadrossich et al. (2015), и информации, изложенной в работе Савичев и др. (2015):

$$\Delta V = \Delta L * A(L) = (L_t - L_{t-1}) * A(L) = P_0 - E_0 + Q_i(P, E) + Q_s(P, E) + Q_g(P, E) + W, \quad (2.1)$$

где ΔV – изменение объема оз. Ши́ра; A – поверхность оз. Ши́ра, зависящая от его уровня, но в отсутствие прямых наблюдений принятая как константа; P_0 – осадки на поверхность озера; E_0 – эвапорация с поверхности озера; Q_i , Q_s and Q_g – притоки воды из оз. Иткуль (подземный), из реки Сон (поверхностный) и остальной территории водосбора (поверхностный и подземный), которые зависят от осадков (P) и эвапотранспирации (E) в каждом рассматриваемом водосборе; и W – антропогенный вклад в водный баланс (отбор воды на нужды населения и хозяйственные стоки). Согласно Савичев и др. (2015), W для данной территории вносит относительно небольшой вклад в водный баланс, поэтому может не учитываться. Более точная оценка количества воды, использованного для нужд населения и возвращенного в природный круговорот – это вопрос для будущих исследований и наличия приемлемых измерений.

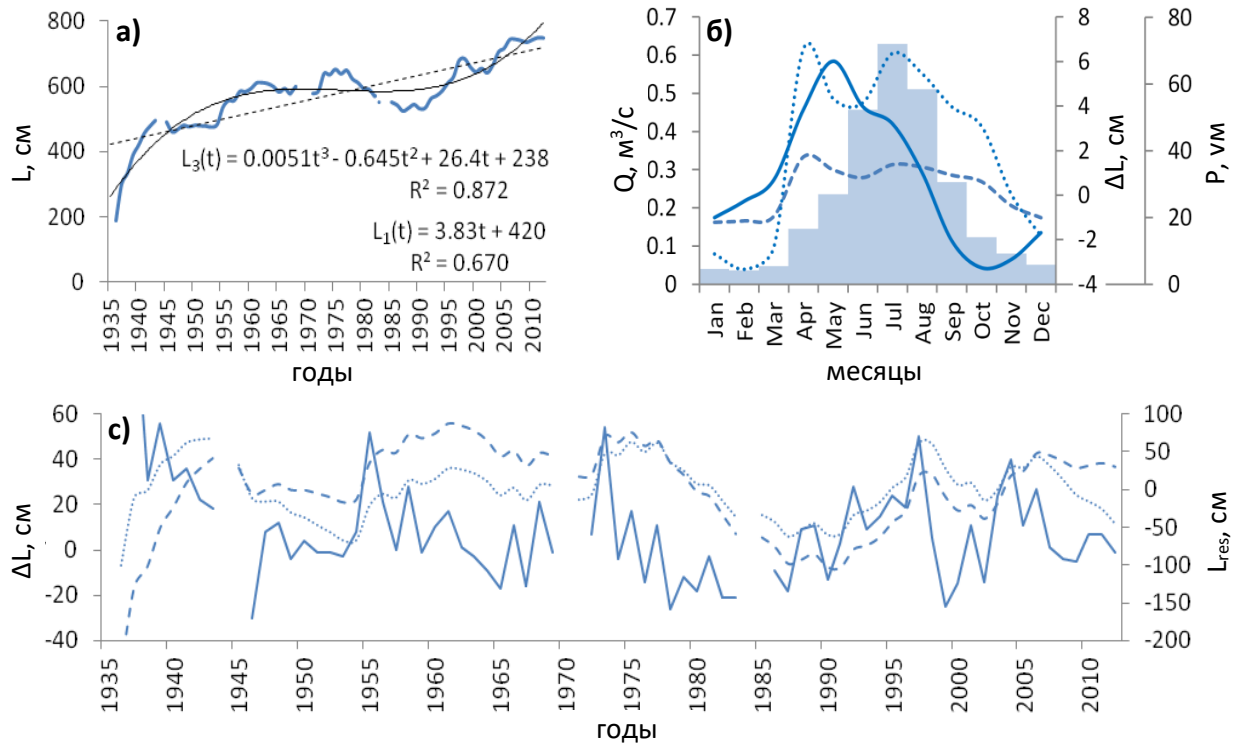


Рисунок 2.6. Гидрологические переменные в Беле-Ширинской бессточной области: (а) уровень оз. Ширы L и его линейный (L_1 – штриховая линия) и кубический (L_3 – сплошная линия) тренды; (б) среднемесячная динамика расхода Q в реках Туим (штриховая линия) и Сон (точечная линия), ежемесячных колебаний уровня оз. Ширы (сплошная линия) и количества осадков P на метеостанции Ширы (столбцы); (с) погодичная первая разность уровня оз. Ширы ΔL (сплошная линия) и отклонения уровня оз. Ширы от линейного (L_{res1} – штриховая линия) и кубического трендов (L_{res3} – точечная линия)

2.3. Биологические особенности исследуемых видов древесных растений

Лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb). Растет в самых различных местообитаниях, встречаясь в горных районах Сибири от нижнего до верхнего предела произрастания лесов. Одна из основных лесообразующих пород в южных горных районах Сибири. Иногда растет совместно с *Pinus sibirica*, *P. sylvestris*, *Betula pendula* и другими видами. Наиболее высоко поднимается в горы на Алтае,

где достигает высоты 2250 м над уровнем моря (Усольцев, 2001). По данным Поликарпова (Поликарпов и др., 1986), районы с господством этого вида характеризуется умеренным или недостаточно увлажненным климатом (ГТК 1,1-1,6, годовая сумма осадков 300-450 мм). Легко переносит низкую (до 35%) влажность воздуха. Мезоксерофит. Засухоустойчива. Светолюбива. Газоустойчива. Отличается быстрым ростом. Долговечность 300-600 лет. (Коропачинский, Встовская, 2002). Эти особенности лиственницы – следствие исторического происхождения вида, возникшего в условиях горного континентального климата. В силу этого она лучше произрастает в условиях подвижного воздуха, способствующего сильному испарению воды и поглощению минеральных солей. Высокая влажность воздуха уменьшает ее транспирацию и ассимиляцию, и в этих условиях лиственница растет медленно. Способность лиственницы выживать при затенении в молодом возрасте объясняется большим количеством углекислоты в приземном слое воздуха. Излишняя влажность или сухость сказывается на росте лиственницы отрицательно (Шиманюк, 1964).

Последние физиологические исследования лиственницы показывают, что этот вид имеет специфические адаптационные механизмы, такие как высокая интенсивность фотосинтеза в условиях достаточного освещения и короткого периода вегетации, эффективная система терморегуляции фотосинтетического аппарата, энергичная транспирация влаги на холодных почвах, способность формировать мощный ассимиляционный аппарат при минимальных затратах энергии на питание, интенсивное развитие поверхностной корневой системы и придаточных корней на мерзлоте, преимущественное развитие и продолжительное (до 100 лет) функционирование брахибластов, повышенная камбиальная активность корней, высокая интенсивность роста (Абаимов и др., 1997).

Корневая система лиственницы в обычных условиях мощная, разветвлённая, без резко выраженного стержневого корня, при сильных, заглублённых на концах боковых корнях, наличие которых обеспечивает ветроустойчивость дерева. Устойчивость лиственницы как к физической сухости почв на границе со степью, так и к физиологической сухости на мерзлотных грунтах помогает лиственнице

справляться с этими крайними условиями, в которые она оттесняется другими породами благодаря своему светолюбию (Тюлина, 1929).

Сосна обыкновенная (Pinus sylvestris L.). Является стабильным эдификатором сосновых лесов. На песчаных почвах образует чистые древостои. Высоко в горы не поднимается (в Саянах и Туве до 1300 м, на Алтае до 1570 м над ур.м.). Плохо приспособлена к условиям резко континентального климата. По данным Н. П. Поликарпова и др. (1986), она растет в районах с годовой амплитудой среднемесячных температур не выше 40°C. Широкое распространение сосняков в районах Южной Сибири соответствует климатическим поясам, характеризующимся ГТК 1,0-1,6 при количестве осадков 350-450 мм в год и сумме активных температур не ниже 1200°C. Ксерофит. Олиготроф. Светолюбива. Негазоустойчива. Слабосолеустойчива. Рост быстрый. Долговечность более 500 лет (Коропачинский, Встовская, 2002). Сосна – светолюбивая порода и хорошо растет только без затенения. При естественном и искусственном возобновлениях сосны на вырубках с высокопроизводительными почвами необходимо осветление.

Характерной особенностью сосны обыкновенной является очень высокая устойчивость к низкой относительной влажности воздуха, о чем свидетельствует успешное произрастание сосны в степных районах. Даже в засушливые годы сосновые леса повреждаются в значительно меньшей степени, чем леса, состоящие из других пород. Сосна обыкновенная не отличается высокими требованиями к почвенно-грунтовым условиям, поэтому является деревом-пионером с пластичной корневой системой. Сосна имеет стержневую корневую систему, уходящую в глубокие горизонты почв. В лучших условиях сосна не в состоянии конкурировать с елью, пихтой и кедром и вытесняется ими. Но в отличие от других хвойных и лиственных пород она обладает исключительной способностью формировать леса на бедных, а также сильно заболоченных почвах.

Ель сибирская (Picea obovata Ledeb.). На юге Сибири, в Саянах, ельники приурочены в основном к долинам рек, по ним ель заходит довольно высоко в горы (Коропачинский, 1975). Корневая система первые 10-15 лет стержневая, затем главный корень отмирает, и она становится поверхностной. Основная масса корней

располагается в верхнем горизонте почвы. По требовательности к условиям местопроизрастания наблюдается довольно широкая амплитуда. Ель можно отнести к одной из самых зимостойких древесных пород (переносит температуры до -50°C), но она очень страдает от весенних заморозков. Что касается почвенных условий, то ель довольно требовательна к влаге в почве, но требует не чрезмерное и не застойное увлажнение. Ель успешно растет на хорошо дренированных, проточных почвах. К минеральному составу почвы ель довольно требовательна, превосходит сосну, но уступает пихте и лиственнице. Среди положительных качеств отмечается теневыносливость ели, может долго выносить сильное затенение, а в первые годы после посадки затенение лиственными даже положительно влияет на ее рост (Сукачев, 1938; Ткаченко, 1952; Гроздов, 1960; Нестеров, 1961; Малаховец, 1996 и др.).

2.4. Получение и анализ древесно-кольцевых хронологий. Статистические характеристики хронологий

Выбор модельных деревьев на конкретных участках осуществлялся по общепринятой методике (Шиятов и др., 2000). Предпочтение отдавалось прямоствольным деревьям, которые не имели признаков сильного угнетения, механических повреждений и других воздействий. Также отслеживалось, чтобы древостой не подвергался воздействию таких факторов, как пожары, ветровалы, рубки, вспышки грибковых заболеваний, массовое размножение насекомых-вредителей и др.

Образцы древесины (керны) диаметром 5 мм отбирались с ныне живущих деревьев шведским возрастным буром на высоте 0,3-1,3 м от поверхности земли по двум радиусам с дерева. Керны помещались в бумажные контейнеры, что предохраняло их от поломок и способствовало высыханию. На футлярах отмечался индекс, включающий название участка, год сбора, род и вид дерева, и номер образца. Указывалась также точная дата сбора.

Дальнейшая работа с образцами древесины проводилась в лабораторных условиях. Керны с помощью клея ПВА наклеивались на специальную деревянную

основу, так чтобы трахеиды располагались вертикально, что обеспечивает наилучшую различимость клеточной структуры годовичных колец. При наклеивании кернов вся информация, содержащаяся на футляре керна, переносилась на основу.

Далее керны, предназначенные для исследования радиального прироста, вымачивались в воде для размягчения древесины. Затем их поверхность тщательно подрезалась с помощью одноразовых медицинских лезвий. Для увеличения контрастности колец после подрезки и высушивания в поверхность керна втирался зубной порошок или мел (Фильрозе, Гладушко, 1986). Это позволяет добиться такого качества поверхности образца, чтобы под микроскопом была четко видна клеточная структура древесины. Качество зачистки гарантирует обнаружение чрезвычайно узких колец, часто имеющих один или два ряда клеток.

Перед измерениями радиального прироста на кернах проводилась предварительная датировка и маркировка колец. Зная точное календарное время взятия образца и формирования на нем подкорового кольца прироста, методом обратного отсчета определялись календарные даты образования всех колец этой серии. Каждое десятилетие отмечалось одной точкой, пятидесятилетие – двумя, а столетие – тремя точками. Подсчет колец производился под бинокулярным микроскопом при увеличении в 20-60 раз. Выборка одного участка разделялась на группы образцов по 5-6 штук, включающие один древесный вид. Одновременно размечали одно пятидесятилетие для всей группы образцов, предварительно выровненных по первому кольцу, затем для других групп. Такая последовательность измерений позволила определить реперные годы в каждом пятидесятилетии и более надежно определить ложные и выпавшие кольца по рисунку и характерным признакам структуры колец: соотношение ширины ранней и поздней древесины, флюктуации размеров клеток в поздней древесине, наличие смоляных ходов, морозобойных колец, цвет поздней древесины и т. д. (Fritts, Swetnam, 1989; Schweingruber, 1996). Предполагаемое положение выпавших колец отмечалось на керне, ложные кольца помечали буквой F на держателе. Далее группа образцов выравнивалась по пятидесятому году, выполнялся подсчет и разметка колец следующего пятидесятилетия во всех образцах группы и в

остальных группах, затем следующего и так далее. Для удобства ориентации на держателе подписывался первый (от коры) и последний год, а так же каждое десятилетие.

Измерения ширины годичных колец производились на полуавтоматической измерительной установке LINTAB при помощи специализированного пакета TSAP (Rinn, 1996), с точностью 0,01 мм (Рисунок 2.7), при этом также были выявлены ложные и выпадающие кольца. По данным измерений строились графики абсолютного радиального прироста для каждого радиуса, которые использовались для точной абсолютной датировки годичных колец при помощи метода перекрестной датировки (Douglass, 1919). Дополнительно проводился визуальный контроль датировки на графике, найденные в процессе предварительной датировки кольца вставлялись, и окончательная проверка датировки производилась при помощи кросскорреляционного анализа, выполняемого программой COFESHA, входящей в специализированный пакет программ DPL (Holmes, 1983, 1998).

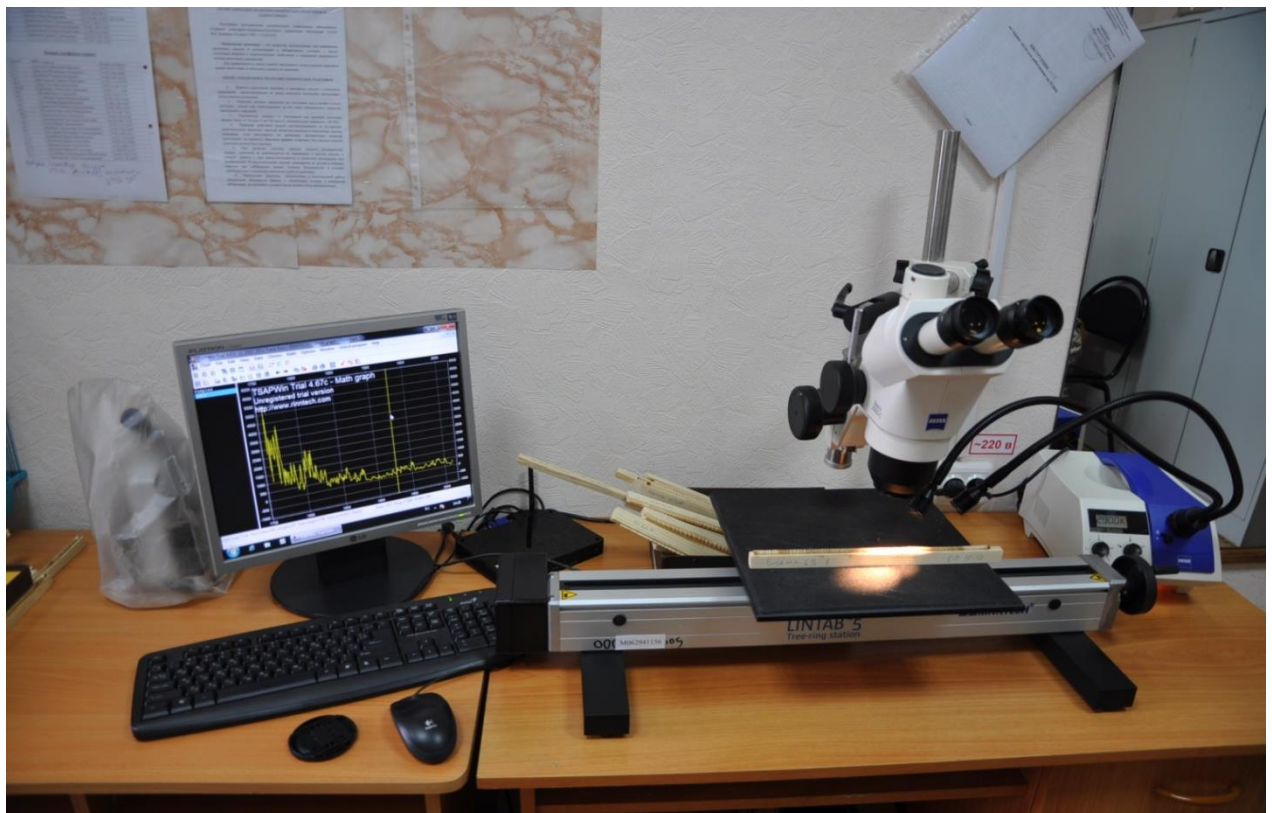


Рисунок 2.7. Полуавтоматическая измерительная установка LINTAB в комплекте с бинокулярным микроскопом, осветителем и компьютером. На экране компьютера запущена программа TSAP и выведен ряд измерения ШГК

Построение древесно-кольцевых хронологий. Поскольку в рядах изменчивости абсолютных величин прироста деревьев содержатся самые различные неклиматические сигналы (возрастные изменения, влияние почвенно-грунтовых условий, конкурентные взаимоотношения, воздействие различных катастрофических факторов и др.), то в дендроклиматологии разработана специальная методика, позволяющая исключать, или, по крайней мере, сильно снижать их влияние при помощи *стандартизации*. Это один из основных методических приемов дендроклиматологии для выявления климатически обусловленной изменчивости прироста годовичных колец (Fritts, 1976). В дендроклиматических исследованиях процедура стандартизации заключается в нормировании (индексировании) абсолютных величин погодичного радиального прироста к некоему теоретическому значению, при котором преобразование исходных данных выполняется как:

$$I_t = R_t / G_t, \quad (2.2)$$

где I_t – индекс, R_t – абсолютное значение, G_t – теоретическое значение (Cook, 1985; Ваганов и др., 1996).

Адекватная процедура стандартизации (правильно подобранный G_t) преобразует нестационарный ряд в стационарный ряд индексов, где математическое ожидание и дисперсия постоянны, а значит, к такому ряду может быть применен весь арсенал статистики стационарных случайных процессов. Преобразованные данные имеют одинаковые средние значения относительных величин (индексов прироста) погодичной изменчивости прироста и примерно одинаковую вариабельность в пределах отдельных временных интервалов (Шиятов, 1986).

Теоретическая основа стандартизации основана на том, что возрастные изменения могут быть описаны аналитическим уравнением:

$$R_t = f_t(\delta G_t, C_t), \quad (2.3)$$

Основные типы факторов, определяющие конечную ширину годичного кольца, включены в так называемую совокупную линейную модель (linear aggregate model) (Cook, 1985; Methods of dendrochronology..., 1990), в которой ширина годичного кольца является суммой действия этих факторов:

$$R_t = A_t + C_t + \delta \cdot D1_t + \delta \cdot D2_t + E_t, \quad (2.4)$$

где: A_t – тенденция роста, вызванная нормальным процессом старения, C_t – воздействие климатических факторов, $D1_t$ – эндогенные воздействия, например, плодоношение, $D2_t$ – экзогенные воздействия, например, воздействия вредителей, загрязнение и т.д., E_t – случайная составляющая, δ – коэффициент, учитывающие отсутствие или наличие действия эндо- и экзогенных факторов ($\delta=0$ или 1). Формула иллюстрирует, что общий сигнал в каждый год t может быть разделён на влияние ряда естественных и антропогенных факторов, воздействующих на дерево. Все они могут влиять на прирост как положительно, так и отрицательно. Из анализа этой формулы становится ясна основная задача проведения экологических исследований – выделить влияние интересующего нас фактора (или факторов) на ширину годичного кольца.

Следует учесть, что предположение о линейности модели и отсутствии зависимости между её членами является очевидным упрощением реальной функции и реальных зависимостей между ее компонентами (Cook, 1985).

Выраженное в той или иной степени влияние одного из этих факторов в древесно-кольцевых хронологиях деревьев конкретного участка можно назвать сигналом. Таким образом, древесно-кольцевая хронология содержит несколько сигналов, обусловленных действием различных факторов на формирование

годового кольца в определенный период времени. В конкретном исследовании за сигнал принимается только та составляющая прироста, которая обусловлена фактором, интересующим исследователя, например изменчивостью климата. В нашем случае сигналом является климатически обусловленная составляющая ширины годового кольца S . Остальные составляющие относятся к дополнительным. Необходимо выделить исследуемый сигнал, то есть по возможности удалить дополнительные факторы. Инструментом для подавления дополнительных составляющих и служит процедура стандартизации (Douglass, 1919; Fritts, 1976; Briffa et al., 1987; *Methods of dendrochronology...*, 1990). Поскольку сигналы, присутствующие в хронологии, могут отражать действие факторов в различных временных масштабах (высокочастотные – несколько лет, и низкочастотные – десятилетия, столетия и т.д.), стандартизацию следует рассматривать как частотно-зависимый метод устранения шума (Briffa et al., 1987).

Единого универсального подхода к стандартизации до сих пор не существует, более того, считается, что вследствие чрезвычайной сложности реальной функции роста (представленной в упрощенном виде как совокупная линейная модель), реальных связей между ее компонентами и их непостоянства во времени такой подход в принципе не может быть разработан (Stahle, 1996).

Процедура стандартизации состоит из трех стадий: подбор индивидуальной аппроксимирующей кривой к ряду абсолютных значений ширины годовых колец, получение индивидуальной стандартизированной серии и получение обобщенной (локальной) индексной хронологии (Briffa et al., 1987).

Ввиду сложности моделирования компонент $D1$ и $D2$ общий вид аппроксимирующей кривой может быть представлен как

$$G_t = f(A_t + \delta D1_t + \delta D2_t), \quad (2.5)$$

где G_t – ожидаемый прирост в год t .

Методы подбора аппроксимирующей кривой можно подразделить на две группы: детерминистические и стохастические. Суть детерминистических методов

в том, что для стандартизации древесно-кольцевой серии используется функция заданного вида, например негативная экспонента, линейная регрессия и т. п. Стохастические методы можно разделить на две подгруппы: методы, основанные на цифровой фильтрации (высоко-, низкочастотные фильтры, полосовые фильтры, сплайны и др.) и методы, основанные на моделировании временных серий (авторегрессионное моделирование AR, скользящее среднее MA или комбинация этих методов ARMA) (Fritts, 1976; Briffa et al., 1987; Шиятов, 1986; Methods of dendrochronology..., 1990; Ваганов и др., 1996).

В данной работе использовали два типа стандартизованных хронологий: стандартные хронологии (STD), содержащие весь спектр изменчивости от высокочастотной – погодичной, до низкочастотной, включающей внутривековые и вековые колебания прироста, и остаточные хронологии (RES), содержащие только высокочастотную изменчивость прироста после удаления автокорреляционной составляющей. Процедура стандартизации выполнялась с помощью программы ARSTAN (Cook, Krusic, 2005).

При расчете стандартных древесно-кольцевых хронологий аппроксимирующая кривая стандартизации подбиралась индивидуально для каждой модели из следующих видов функций:

1. *Сплайн*. Определение параметров возрастной кривой, с заданным окном сплайна (67% от длины ряда) и уровнем подавления дисперсии (50%), осуществляется подбором значений кривой, описываемой кусочно-сопряженной функцией, с наименьшим среднеквадратическим отклонением аппроксимации (метод наименьших квадратов). Кубический сплайн представляет собой функцию с кривой, состоящей из отрезков полиномов третьего порядка, концы которых, проходящие через определенные точки, или узлы, соединены таким образом, что производные полученной функции непрерывны на рассматриваемом интервале (Cook, Peters, 1981).

2. *Негативная экспонента*, например (Fritts, 1976):

$$w_t = ae^{-bt} + c, \quad (2.6)$$

где a и b – коэффициенты, e – основание натурального логарифма, t – время, c – константа.

3. *Линейная регрессия* с отрицательным или нулевым наклоном:

$$w_t = at + b, \quad (2.7)$$

где a , b и t – то же, что в (5), $a \leq 0$.

Выбор вида функциональной кривой выполнялся таким образом, чтобы максимизировать содержание внешнего сигнала. Подбор числовых параметров осуществлялся автоматически компьютерной программой.

Для получения остаточных древесно-кольцевых хронологий применяли моделирование временных серий ARMA, при этом из стандартных хронологий устранялся эффект автокорреляции, который, как считается, обусловлен физиологическими причинами (Fritts, 1976). Однако климатическая система так же имеет механизм обратной связи (Lamb, 1970; Schneider, Mass, 1975; Mitchell, 1976; Eddy, 1976). Это предполагает, что автокорреляционные эффекты в древесно-кольцевых сериях могут быть обусловлены не только физиологическими, но и климатическими причинами (Briffa et al., 1987). Поэтому в дальнейшем анализе результатов нами использованы как RES, так и STD хронологии.

Индивидуальные хронологии в пределах каждого участка и древесного вида затем усреднялись с получением *обобщенной* (Шиятов, 1986) или локальной хронологии. На этом этапе частично устраняются шумы, оставшиеся в индивидуальных хронологиях после первого этапа стандартизации и обусловленные локальными факторами, при этом усиливается общий климатический сигнал (Ваганов, Шиятов, 1998). Индивидуальные хронологии могут усредняться как с помощью простой арифметической средней, так и с помощью взвешенной средней (robust mean (Cook, 1985), которая более чувствительна к статистическим «выбросам», способным повлиять на значение

средней, и позволяет нейтрализовать их. Другим методом усреднения является выделение из массива индивидуальных серий первой главной компоненты (Peters et al., 1981). Ограничением в этом случае является то, что временной интервал, для которого может быть выделена главная компонента, будет равен самой короткой из включенных в анализ индивидуальных серий.

Аналогично локальным в некоторых случаях были получены региональные хронологии, обобщающие внешний сигнал на нескольких участках, находящихся в одной природной зоне. Локальные обобщенные хронологии были построены путем расчета взвешенных средних, региональные хронологии строили методом взвешенных средних или первой главной компонентой. Все расчеты проводились в программе ARSTAN (Cook, Krusic, 2005).

Статистические оценки древесно-кольцевых хронологий. Для оценки изменчивости индексов прироста, установления связей между хронологиями и при оценке общего сигнала использовались следующие статистические характеристики: среднее арифметическое значение (*mean*), стандартное отклонение (*stdev*), коэффициент вариации (*var*) коэффициент чувствительности (*sens*), отношение сигнала к шуму (*SNR*), выраженный сигнал популяции (*EPS*), коэффициенты межсерийной корреляции (*r-bar*) и синхронности (*S*), а также доля дисперсии, объясненная первой главной компонентой (*PC1*) (Methods of dendrochronology..., 1990).

Коэффициент чувствительности (Douglass, 1914; Шиятов, 1986) вычисляется путем нахождения абсолютного значения разности соседних значений ширины колец, деленной на их среднюю величину по формуле:

$$sens = \frac{1}{n-1} \sum_{t=1}^{t=n-1} \left(\frac{2(x_{t+1} - x_t)}{x_{t+1} + x_t} \right), \quad (2.8)$$

где x – ширина годичного кольца или индекс прироста за год t , а n – длительность ряда (лет). Коэффициент чувствительности дает оценку относительных различий в изменчивости соседних колец, т.е. показывает степень воздействия

высокочастотных факторов, в основном внешних, на изменение величины прироста. Хронология считается чувствительной, если ее средний коэффициент чувствительности больше 0.3.

Амплитуду погодичной изменчивости прироста характеризует величина среднеквадратического (стандартного) отклонения. Считается, что чем выше коэффициент чувствительности и среднеквадратическое отклонение, тем более сильный климатический сигнал зафиксирован хронологией. Считается, что хронология пригодна для дендроклиматических реконструкций при величине среднеквадратического отклонения, превышающей значение 0.2 (с учетом того, что в индексированных хронологиях среднее значение приблизительно равно 1), (Ferguson, 1969). Для анализа и сравнения изменчивости временных рядов, имеющих отличающееся от единицы среднее значение, используется также коэффициент вариации – отношение стандартного отклонения к среднему значению, характеризующий относительную изменчивость величины.

Межсерийный коэффициент корреляции (коэффициент Пирсона) выражает тесноту связи между отдельными временными рядами через степень ее линейности (Fritts, 1976). Причем те индивидуальные хронологии, которые имеют низкий средний коэффициент корреляции с другими индивидуальными хронологиями, по возможности изымаются из анализа и не включаются в обобщенную хронологию.

Отношение сигнала к шуму есть величина, характеризующая отношение изменчивости, общей для всех хронологий (то есть общего внешнего сигнала), к индивидуальной изменчивости, различной для каждой индивидуальной древесно - кольцевой серии:

$$SNR=N \cdot \bar{r} / (1 - \bar{r}), \quad (2.9)$$

где N – количество индивидуальных рядов (Tree-ring chronologies..., 1978; Graybill, 1982; Cropper, 1982; Methods of dendrochronology..., 1990).

Отношение сигнала к шуму, меньшее 1, говорит об отсутствии или слабой выраженности общего сигнала. Недостатком этого показателя является отсутствие верхнего предела и зависимость от объема выборки, поэтому сравнение значений, полученных на разных выборках, является проблематичным.

Выраженный сигнал популяции используется для определения периода, в течение которого данные имеющейся выборки деревьев имеют общий внешний сигнал, в достаточной степени отражающий колебания прироста деревьев, общие для всей популяции:

$$EPS = N \cdot \bar{r} / (1 + (N - 1) \cdot \bar{r}), \quad (2.10)$$

где N – количество индивидуальных рядов (Wigley et al., 1984). При определении пригодности хронологии для дендроклиматических реконструкций минимальным пороговым значением EPS считается 0.85. Этот коэффициент обычно считают не для всей хронологии в целом, а для скользящего окна 50 лет, с шагом в 1 год. Первые годы хронологии, как правило, представленные наименьшим количеством индивидуальных рядов, могут иметь EPS ниже порога и в этом случае удаляются перед проведением реконструкции.

Коэффициент синхронности S оценивает число однонаправленных изменений от года к году между двумя хронологиями и рассчитывается по следующей формуле (Huber, 1943; Шиятов, 1986):

$$S = n^+ \cdot 100\% / n - 1, \quad (2.11)$$

где n^+ – количество совпавших по направлению годичных отрезков кривой, n – длительность сравниваемого интервала времени (в годах). Коэффициент синхронности показывает степень воздействия общих факторов по отношению к двум рассматриваемым временным рядам. Для оценки уровня синхронности между дендрохронологическими рядами использовали классификационную шкалу, эмпирически разработанную С. Г. Шиятовым (1986).

Доля дисперсии, объясненная первой главной компонентой, указывает на относительную степень влияния факторов, обуславливающих изменчивость индивидуальных рядов, включенных в локальную хронологию, или локальных хронологий, включенных в региональную. Если синхронизирующее влияние какого-либо одного фактора значительно превосходит другие, то при анализе главных компонент максимальная доля дисперсии придется на первую компоненту. Следовательно, чем выше доля дисперсии хронологии, приходящаяся на первую компоненту, тем сильнее проявляется общий сигнал.

2.5. Автоматизированный гистометрический анализ структуры годичных колец. Трахеидограммы и их характеристики

Клеточная анатомическая структура ксилемы (древеси́ны) хвойных пород в большей части состоит из радиальных рядов относительно однородных клеток – трахеид, продуцированных камбием (Чавчавадзе, 1979). Традиционно, для измерения изменчивости их характеристик – как погодичной, так и в пределах годичного кольца, используют тонкие поперечные срезы древесной ткани (Яценко-Хмелевский, 1954). Для исследования клеточной структуры годичных колец керны деревьев хвойных пород размягчали кипячением в воде. Затем, с помощью санного микротомы, были получены тонкие (15-20 мкм) поперечные срезы древесины, включающие нужное количество годичных колец. Срезы помещались на предметное стекло. Качество срезов проверялось под микроскопом и часть срезов отбраковывалось. Окраска срезов проводилась 1% раствором сафранина в этаноле. Затем срезы обезвоживались спиртами восходящей концентрации, промывались ксилолом и помещались в канадский бальзам между предметным и покровным стеклами, получая, таким образом, постоянные препараты.

Анатомические клеточные характеристики древесины деревьев были измерены на препаратах срезов при помощи системы анализа изображений (Image System) (Рисунок 2.8), состоящей из биологического микроскопа Axio Imager D1, USB-видеокамеры AxioCAM Mrc5 и компьютера с установленным программным обеспечением Lineyka и ProcessorKR, созданными д.б.н., проф. П. П. Силкиным

(Силкин, 2010). Эта система позволяет определять размеры и площади клеточных стенок и просветов (люмена) в разных частях годичного кольца в ручном и полуавтоматическом режиме по изображению поперечного среза древесины (Munro et al., 1996). Программа Lineyka (Рисунок 2.9) может работать с любым стандартным графическим файлом, содержащим изображение годичного кольца. Измерение расстояния основано на подсчёте количества точек между концами измеряемого отрезка с последующим умножением их количества на размер точки изображения. Произведение равно искомому расстоянию.

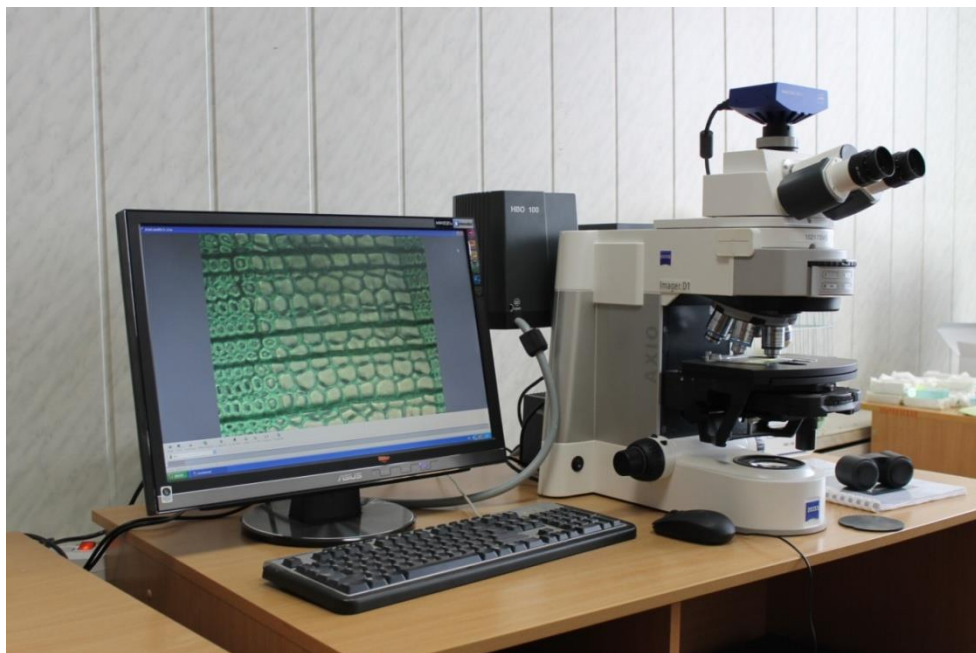


Рисунок 2.8. Система анализа изображений (Image System)

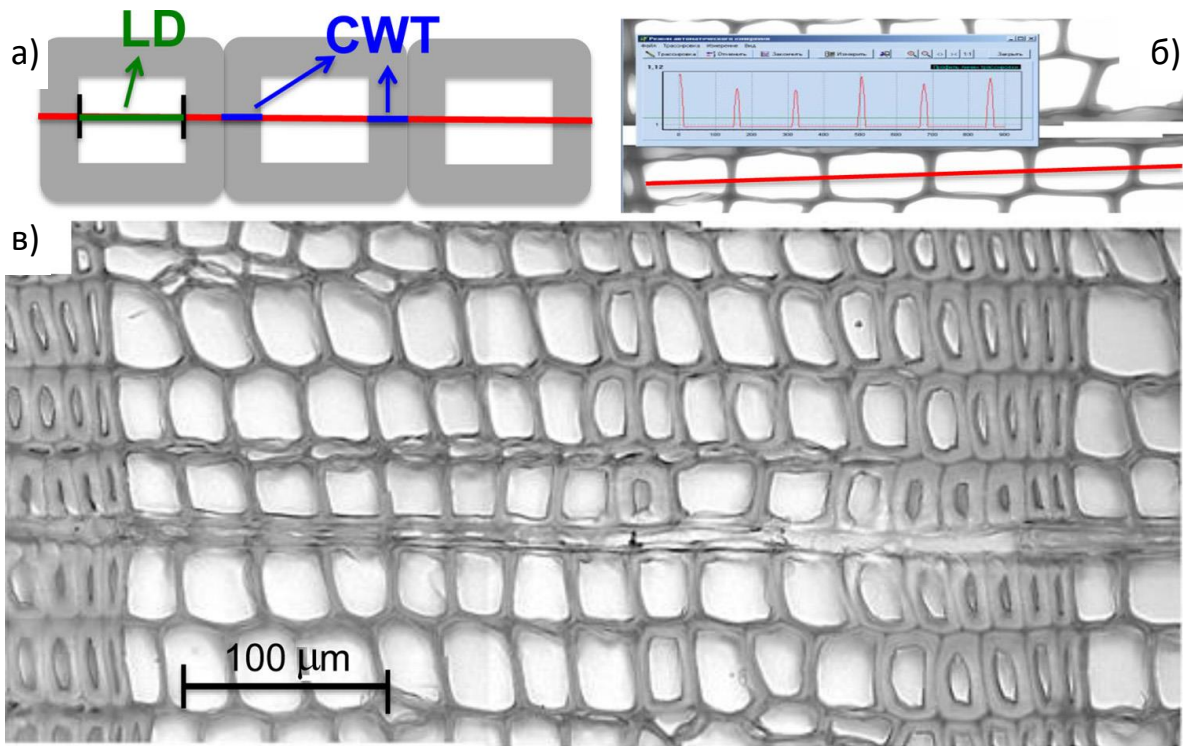


Рисунок 2.9. Пример измерения анатомических параметров трахеид:

(а) измеряемые параметры – радиальный диаметр люмена LD и толщина клеточной стенки CWT; (б) процесс полуавтоматического измерения клеточных характеристик с помощью программы Lineyka; (в) микрофотография годичного кольца сосны обыкновенной

Lineyka имеет два режима измерения – ручной и полуавтоматический. В процессе измерения оба режима можно чередовать в любой последовательности. В режиме ручного измерения оператор курсором компьютерной мыши задаёт концы отрезка, длину которого необходимо измерить. Программа запоминает координаты мыши в точках изображения. Системой координат является сам прямоугольный рисунок. Ось X – верхняя горизонтальная сторона рисунка. Ось Y – левая вертикальная сторона рисунка. Как правило, в каждом годичном кольце измерялись 5 рядов клеток от внутренней границы к внешней, затем измерения усреднялись для получения трахеидограммы, учитывающей вариации анатомических характеристик клеток в разных частях годичного кольца. В результате измерений в программе Lineyka были получены для каждой клетки размер внутриклеточного просвета (люмена) L и удвоенная толщина стенки

2*CWT (Рисунок 2.9). Затем в программе ProcessorKR производилась обработка измеренных величин с расчетом на их основе радиального размера D и толщины стенки CWT для каждой клетки.

Нормирование трахеидограмм. Поскольку годовичные кольца как в одном, так и в разных деревьях содержат разное число клеток и имеют разную ширину, для того чтобы провести сравнительный анализ их анатомической структуры, необходимо было нормировать исходные трахеидограммы к единому стандартному числу клеток, согласно (Ваганов и др., 1985; Vaganov, 1990).

Для нормирования использовали методику, предложенную Е.А. Вагановым (1990). Эта процедура проводится над исходными (измеренными) трахеидограммами. Исходная трахеидограмма – это последовательность измеренных значений анатомического параметра для каждой клетки в протяжении годовичного кольца в радиальном ряду трахеид $\{X_i\}$, $i = 1, \dots, N$, где X – параметр клетки (D, CWT, LD и т.д.); N – количество клеток в измеряемом радиальном ряду. Процедура нормирования состоит из двух шагов. Сначала исходная трахеидограмма растягивается в c раз, получая промежуточную последовательность значений:

$$\{X_i^*\} = \underbrace{X_1, \dots, X_1}_c, \underbrace{X_2, \dots, X_2}_c, \dots, \underbrace{X_N, \dots, X_N}_c, \quad i = 1, \dots, N \cdot c. \quad (2.12)$$

Затем эта промежуточная последовательность сжимается в итоговую нормированную трахеидограмму $\{\hat{X}_i\}$, $i = 1, \dots, c$, где

$$\hat{X}_i = \frac{1}{N} \sum_{j=N \cdot (i-1) + 1}^{N \cdot i} X_j^*. \quad (2.13)$$

После трансформации трахеидограмму годовичного кольца получают усреднением всех измеренных радиальных рядов.

Нормирование «сжимает» или «растягивает» исходную трахеидограмму по абсциссе (подгоняет её к стандарту) и оставляет без изменения по ординате,

сохраняя анатомические характеристики клеток. В качестве стандарта мы использовали 15 клеток для сравнения годовичных колец одного или разных лет формирования у деревьев, отличающихся энергией роста. Детали структуры кольца при нормировке не испытывают нарушений. При выборе количества нормированных клеток некоторые исследователи используют среднее значение для всей используемой выборки (Panyushkina et al., 2003; Deslauriers, Morin, 2005; Ziaco, Biondi, 2016), в других случаях кольцо делили на 10 фиксированных зон вне зависимости от ширины кольца (Carrer et al., 2017; Castagneri et al., 2017). Как показала практика, оба эти варианта позволяют получить достоверную информацию о структуре годовичного кольца и ее изменчивости. Однако при дендроклиматическом анализе «растяжение» трахеидограммы может привести к большему искажению климатического сигнала, чем ее «сжатие». Это обусловлено тем, что при растяжении в два раза и более информация от одной фактической клетки регистрируется в двух и более нормированных позициях. В то же время, при сжатии в одну нормированную позицию записываются данные от нескольких клеток, процессы дифференциации которых сильно накладываются во времени, и климатический сигнал, напротив, подчеркивается. Поэтому количество клеток для нормирования подбирали таким образом, чтобы не допустить более 10% колец в выборке с растяжением трахеидограмм в два раза и более.

Нормирование трахеидограмм позволяет провести усреднение измерений, проведенных по нескольким радиальным рядам в пределах одного годовичного кольца, в одну обобщенную трахеидограмму, что аналогично усреднению измерений ШГК по двум или более радиусам одного дерева увеличивает содержание общего сигнала. Если нормирование проводится к одинаковому количеству клеток для всех годовичных колец (например, 15), в полученном массиве данных можно выделить временные ряды анатомических параметров для индивидуального дерева по позициям клеток, например: D1, D2, ..., D15; CWT1, CWT2, ..., CWT15. На основе этих индивидуальных временных рядов далее после стандартизации тем или иным методом и усреднения можно получить набор

локальных хронологий, позволяющий учесть внутрисезонную и погодичную динамику анатомической структуры годичного кольца.

Производные клеточные параметры. Для каждого кольца на нормированной трахеидограмме рассчитывали следующие производные параметры: максимальный и средний радиальный диаметр клетки (D_{max} , D_{mean}), максимальная толщина клеточной стенки (CWT_{max}) и момент перехода к формированию более толстостенных клеток (Рисунок 2.10). В районе исследования доля клеток ранней древесины, как правило, превышает 1/3 годичного кольца. Поэтому среднее значение для первых 4 нормированных позиций клеток $CWT_{mean1-4}$ использовали как оценку CWT для ранней древесины, значение $1.25 \cdot CWT_{mean1-4}$ установили как порог перехода к формированию толстостенных клеток (наименьшее значение, позволяющее уловить момент стабильного перехода, т.е. отсутствие снижения CWT ниже порога в дальнейшем), и в качестве оценки момента перехода рассматривали первую нормированную позицию (Pos) превышения порога. Другой подход к получению производных интегральных параметров анатомической структуры годичного кольца – разделение кольца на зоны ранней, переходной и поздней древесины в соответствии со значениями соотношения CWT/LD или CWT/D (критерий Морка) и усреднение анатомического параметра в пределах каждой зоны.

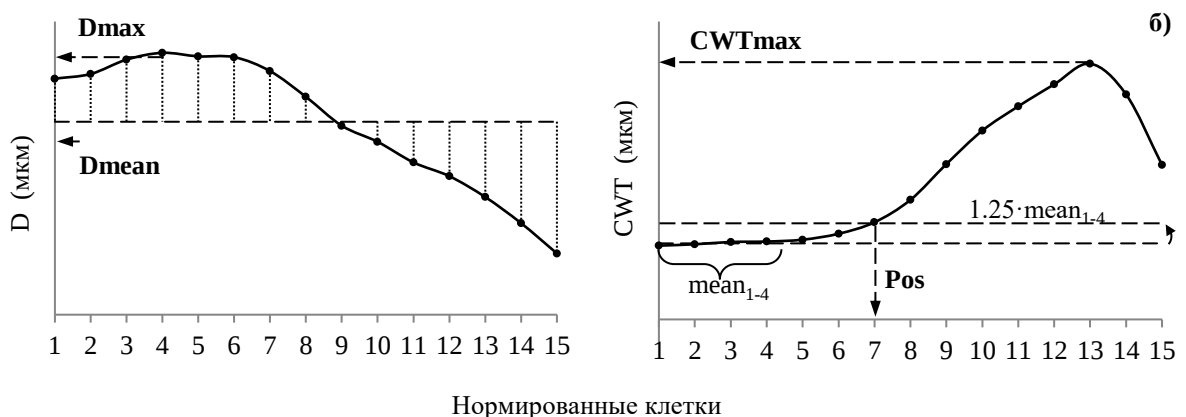


Рисунок 2.10. Схема расчета производных анатомических параметров на нормированных трахеидограммах: (а) параметры радиального размера клеток; (б) параметры толщины клеточной стенки

Стандартизация и обобщение гистометрических характеристик. Так же, как радиальный прирост, характеристики клеток древесины содержат несколько сигналов, обусловленных действием различных факторов в определенный период времени. Поскольку исследования в этой области начались относительно недавно, стандартные методики подавления дополнительных составляющих в клеточных хронологиях еще не разработаны. Тем не менее, в последнее время предложено несколько методов стандартизации, позволяющих выделить различные закономерности в изменчивости структуры древесины.

В нашей работе обобщенные (локальные) хронологии абсолютных значений или индексов гистометрических характеристик древесины получали из нормированных стандартизованных индивидуальных рядов усреднением, при этом стандартизацию индивидуальных рядов проводили двумя способами: 1) аналогично обобщенным хронологиям радиального прироста (т.е. приведение к среднему значению 1 делением на длительный тренд или среднее значение измеренного ряда); 2) трансформацией в Z-scores (т.е. приведение к среднему значению 0 и стандартному отклонению 1 вычитанием среднего значения и делением на стандартное отклонение измеренного ряда).

2.6. Генотипирование микросателлитных локусов

Для исследования генетического полиморфизма лиственницы сибирской использовали ядерные микросателлиты (SSR—simple sequence repeat), являющиеся наиболее информативными и сравнительно недорогими ДНК-маркерами общегеномной индивидуальной гетерозиготности.

Индивидуальные препараты тотальной ДНК были выделены из образцов хвои весом 100–200 мг. Выделение проводили по стандартному протоколу для растительных тканей с применением цетилтриметиламмонийбромид (СТАВ_метод) (Devey et al., 1996). Выделенную ДНК использовали для проведения полимеразной цепной реакции (ПЦР) с более 70 парами олигонуклеотидов-праймеров для 70 соответствующих микросателлитных локусов, отсеивая мономорфные и плохо поддающиеся генотипированию. Для данной работы были использованы праймеры, разработанные ранее для лиственницы японской (*L.*

kaempferi Sarg.) – группа bcLK, лиственниц альпийской (*L. lyallii* Parl.) и западной (*L. occidentalis* Nutt.) – группы UAKly и UBCLX, и адаптированные для лиственницы сибирской (Орешкова и др., 2013). Для проведения ПЦР использовали готовые реакционные смеси GenePak® PCR Core производства ООО «Лаборатория Изоген». В результате были отобраны восемь ядерных микросателлитных локусов, которые хорошо амплифицировались и генотипировались. Характеристики отобранных для исследований ядерных микросателлитных локусов и условия амплификации приведены в Таблице 2.4.

Для определения индивидуальных аллелей микросателлитных локусов и их генотипирования продукты амплификации разделяли путем электрофореза в 6%-ом полиакриламидном геле с использованием трис-EDTA-боратного электродного буфера. Гели окрашивали в растворе бромистого этидия и визуализировали с помощью системы гель-документации. Молекулярную массу фрагментов определяли путем сопоставления со стандартным маркером в программе Photo-Sart. В качестве маркера стандартных длин использовали ДНК плазмиды pBR322, обработанную рестриктазой *HpaII*. Для уточнения длин фрагментов (аллелей) проводили многократные сопоставления сходных по длине вариантов каждого локуса путем их постановки на один гель. Оценку показателей генетического разнообразия проводили с помощью программы GenAlEx 6.41 (Peakall, Smouse, 2006). Индивидуальную гетерозиготность каждого исследуемого дерева рассчитывали как долю гетерозиготных (наличие двух разных аллелей у одной особи) из 8 анализируемых локусов.

Таблица 2.4

Характеристика ядерных микросателлитных локусов, отобранных для исследования лиственницы сибирской

Локус	Мотив	t°C отжиг а	Число аллелей	Размер фрагмента	Источник литературы
bcLK056	(AG) ₂₀		12/10*	140-200	

bcLK066	(TG) ₁₂	Touch	5/4*	140-172	Isoda, Watanabe, 2006
bcLK224	(AG) ₁₇	down	9/4*	130-168	
bcLK260	(TG) ₁₄ (AG) ₉	63-	5/5*	80-126	
bcLK232	(AG) ₁₉	53°C	10/4*	135-178	
bcLK235	(TC) ₉ (AC) ₂ AG (AC) ₁₄	58°C	9/15*	168-220	Chen et al., 2009 Khasa et al., 2000, 2006
UBCLXtet- 1-22	(TATC) ₉ (TA) ₁₂		8/3*	175-250	
UAKLly6	(GT) ₁₇		13/9*	212-264	

* Число аллелей, выявленных в данной работе.

2.7. Статистические методы корреляционного, регрессионного и кластерного анализа

Целью дендроклиматического анализа является установление статистических зависимостей между климатическими переменными с одной стороны и характеристиками древесных колец с другой. В качестве основных инструментов дендроклиматического анализа выступают корреляционный и регрессионный анализ. Эти методы применялись как в общем виде при поиске связей между древесно-кольцевыми хронологиями и климатическими переменными, так и являются основой для частных, специализированных методов, таких как функции отклика. Анализ связей климата с радиальным приростом и гистометрическими характеристиками древесных растений, а также поиск общих закономерностей роста и развития между различными видами и местообитаниями проводился на основе поиска статистически значимых коэффициентов корреляции (сходства) между характеристиками, то есть корреляционного анализа.

За всю историю дендроклиматического анализа его методологический аппарат прошел существенное развитие. Классическим, наиболее широко распространенным инструментом для анализа служат парные коэффициенты корреляции Пирсона (Pearson, 1895) между хронологиями радиального прироста и

климатическими рядами данных по отдельным месяцам за весь период покрытия рядов инструментальных климатических данных (Pederson et al., 2001; Slimani et al., 2014; Maxwell, 2016; Opała et al., 2016; Restaino et al., 2016; Cavin, Jump, 2017; Rozas, Olano, 2017). Для учета воздействия на прирост деревьев нескольких факторов в эту методику со временем были внесены различные изменения и дополнения. Так, на основе ежемесячных климатических данных рассчитывают и используют в анализе усредненные или суммированные ряды для более длительных периодов (сезон, год и т.д.). При этом чаще всего рассматривают конкретные периоды, полученные на основе результатов анализа ежемесячных рядов (Wang et al., 2016a; Cai, Liu, 2017; Opała et al., 2017). Однако подбор этих диапазонов только по результатам анализа ежемесячных данных не всегда очевиден, в таких случаях более полную и точную картину позволяет получить «сплошной» перебор диапазонов различной длительности – от месяца до года и более (Kurz-Besson et al., 2016; Tejedor et al., 2017).

При проведении исследований в регионах, где характерно сочетание двух, часто взаимосвязанных, лимитирующих факторов (например, температуры и осадков), проводится их ранжирование по силе воздействия на прирост, и отклик на вторичный фактор оценивается частными коэффициентами корреляции, т.е. с учетом воздействия первичного фактора, для которого используются парные коэффициенты (Meko et al., 2013; Touchan et al., 2014; Lavergne et al., 2015; Shah et al., 2015; Coulthard, Smith, 2016). На практике для расчета частного коэффициента корреляции $r_{x_2, x_3 | x_1}$ между переменными x_2 и x_3 с учетом влияния переменной x_1 находят простые линейные регрессии $x_2(x_1)$ и $x_3(x_1)$ и вычисляют парные корреляции остатков от них, т.е. результатов вычитания регрессионной функции из исходной переменной. При дендроклиматическом анализе в качестве переменной x_1 выступает первичный климатический фактор, x_2 – вторичный климатический фактор и x_3 – хронология радиального прироста. Существуют специализированные компьютерные программы, позволяющие автоматизировать тот или иной алгоритм дендроклиматического анализа, например, программа Seascorr (модуль для MATLAB), разработанная в Лаборатории исследований годовичных колец

Аризонского Университета (Meko et al., 2011). Алгоритм расчетов в этой программе включает также анализ диапазонов (сезонов) большей длительности.

В последнее время в дендроклиматическом анализе, чаще всего для параметров анатомической структуры годичных колец, применяются также скользящие периоды усреднения климатических факторов длительностью 5-15 дней, полученные на основе суточных рядов (Panyushkina et al., 2003; Liang et al., 2013; Carrer et al., 2017).

При реконструкции климатических факторов или иных временных рядов по результатам дендроклиматического анализа подбираются те переменные, связь древесно-кольцевых хронологий с которыми выражена наиболее четко (например, годовая сумма осадков с июля по июнь, температура мая-июля и пр.). Эти переменные используются в регрессионной модели для реконструкции в качестве зависимой переменной.

Процедура количественной реконструкции основана на решении регрессионного уравнения, в котором климатическая переменная (температура или осадки за определенный период года) является зависимой переменной, а хронологии радиального прироста или гистометрических характеристик одной или разных выборок – независимыми:

$$y_t = a_0 + \sum_{i=1}^N a_i x_i + \varepsilon, \quad (2.14)$$

где y_t – климатический фактор за определенный период года t ; x_i – характеристика годичного кольца в год t ; ε – необъясненная компонента, или ошибка (Fritts, 1986, 1990; Ваганов и др., 1997).

Оценка и подбор коэффициентов уравнения осуществлялся процедурой калибровки и верификации (Fritts, 1986, 1990). На стадии калибровки вычисляются значения коэффициентов регрессионного уравнения, стадия верификации имеет целью проверку надежности модели. Адекватность постулируемой модели для каждого калибровочного периода оценивалась по критериям значимости

показателей: коэффициент корреляции (при критическом значении $p < 0,05$), коэффициент детерминации (квадрат корреляции), критерий Фишера с уровнем вероятности $< 95\%$, автокорреляция остатков в модели оценивалась по значению d -статистики (критерий Дарбина-Уотсона).

Методы кластерного анализа использовали для разбиения (классификации, кластеризации) локальной или региональной выборки индивидуальных деревьев по определенным признакам. Так, для классификации по скорости роста (энергии роста) исходными характеристиками деревьев были значения возрастных трендов (представленных сплайнами или экспоненциальными и линейными функциями), усредненные по десятилетиям жизни дерева. Для классификации по наличию общего внешнего сигнала мерой сходства между индивидуальными деревьями служил коэффициент корреляции между их стандартизованными рядами прироста. Методы кластерного анализа позволяют сформировать произвольное (при иерархической классификации) или фиксированное (метод К-средних) количество групп индивидуальных деревьев – кластеров, или подвыборок, имеющих максимальное сходство по исследуемым признакам внутри кластера, но существенные различия между кластерами. Качество классификации проверяли дискриминантным анализом при помощи F-критерия и Лямбды Вилкса (Боровиков, 2001). После классификации для каждой подвыборки строили собственную обобщенную хронологию, которая может иметь отличающиеся закономерности динамики и климатического отклика, обусловленные тем признаком, по которому проводили классификацию.

Статистический анализ в данной работе проводился в программе STATISTICA (Боровиков, 2001; www.StatSoft.ru).

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

В данном разделе представлены результаты дендроклиматического анализа длительных древесно-кольцевых хронологий, иллюстрирующие наиболее типичные отклики хвойных древесных растений на климатические факторы в исследуемом регионе.

3.1. Детальный дендроклиматический анализ сосны и лиственницы лесостепной зоны вдоль широтного градиента

Для дендроклиматического анализа радиального прироста хвойных были использованы остаточные хронологии ШГК сосны обыкновенной (PS) и лиственницы сибирской (LS) с двух участков: BID и KAZ в предгорьях отрогов Кузнецкого Алатау (Таблица 2.1, Рисунки 3.1, 3.2). Оба участка заложены на сравнительно сухих южных склонах, покрыты сосново-лиственничным древостоем и имеют сходные локальные условия. Климатические условия оценивали по ежемесячным и суточным рядам температур и осадков метеостанций, ближайших к выбранным участкам – Минусинск и Таштып соответственно.

Статистические характеристики использованных в работе хронологий за период инструментальных климатических наблюдений (1936-2012 гг.) приведены в Таблице 3.1. Статистические характеристики всех хронологий достаточно высоки для использования в дендроклиматическом анализе. Средний радиальный прирост составил 1-1.7 мм; наименьшее значение наблюдается у сосны KAZ PS. Эта же хронология имеет меньшее стандартное отклонение и автокорреляцию. На участке KAZ хронологии имеют большую чувствительность, чем на участке BID. В пределах каждого участка корреляции между хронологиями двух видов составляют $r = 0.66...0.67$, между участками для хронологий одного вида $r = 0.28...0.45$ ($p < 0.01$).



Рисунок 3.1. Карта района исследования с указанием мест сбора материала (круги) и метеостанций (звезды)

Таблица 3.1

Статистические характеристики хронологий ШГК сосны и лиственницы

Статистическая характеристика	KAZ LS	KAZ PS	BID LS	BID PS
Кол-во деревьев N	20	21	16	15
Длительность хронологии, лет	179	247	124	164
	1835- 2013	1767- 2013	1889- 2012	1849- 2012
Измеренные (<i>raw</i>) хронологии				
Средний прирост <i>mean</i> , мм	1.632	1.061	1.593	1.696
Стандартное отклонение <i>stdev</i> , мм	0.809	0.418	0.678	0.598
Автокорреляция первого порядка <i>ar-1</i>	0.531	0.295	0.722	0.685
Остаточные (<i>res</i>) хронологии				
Стандартное отклонение <i>stdev</i>	0.467	0.353	0.239	0.252
Ср. межсерийный коэфф. коррел. <i>r-bar</i>	0.712	0.589	0.526	0.606
Ср. оценочный сигнал популяции <i>EPS</i>	0.948	0.959	0.918	0.946
Ср. коэфф. чувствительности <i>sens</i>	0.514	0.447	0.295	0.308

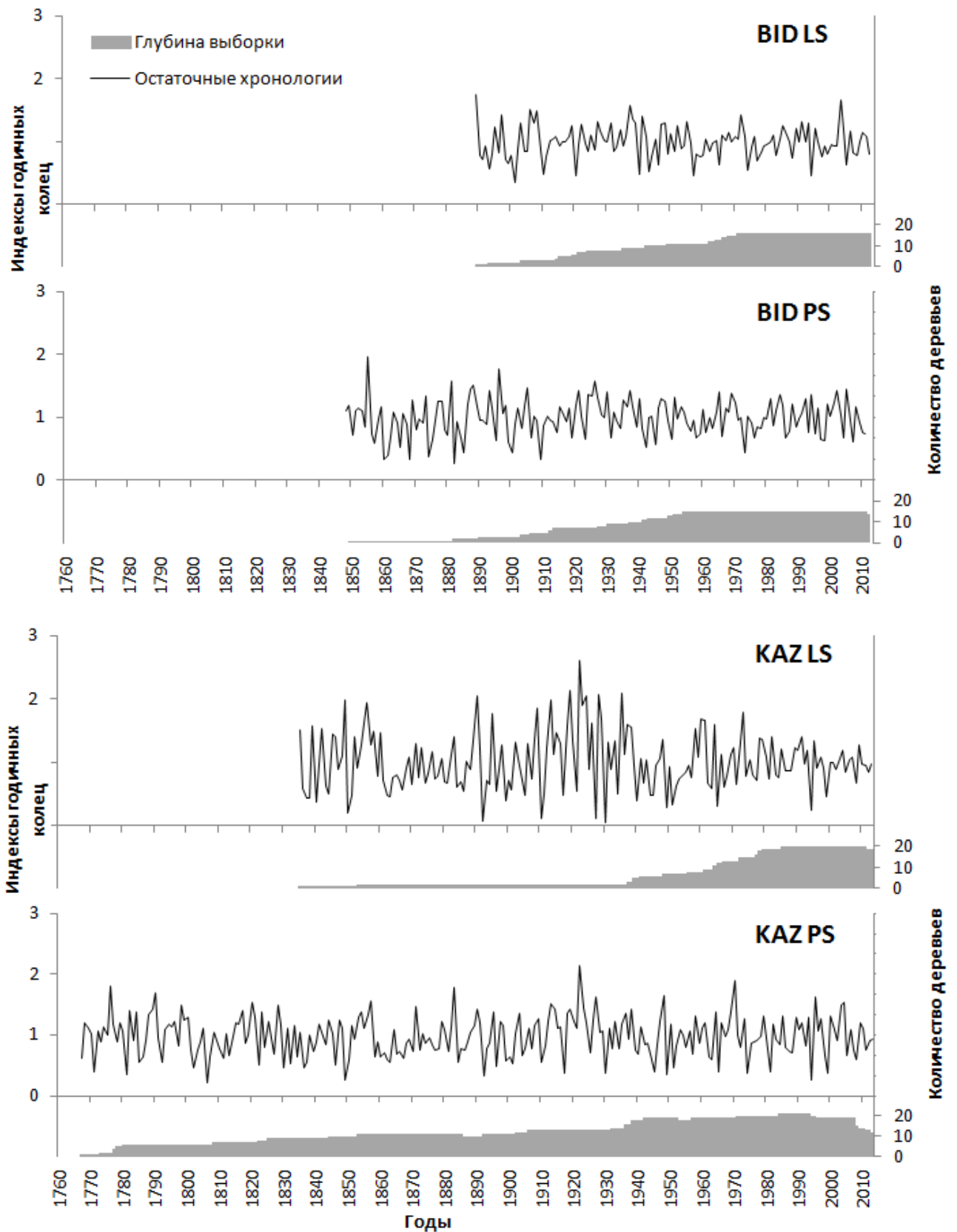


Рисунок 3.2. Графики хронологий радиального прироста с указанием количества деревьев (объема выборки) для каждого года

Наименьшее сходство ($r = 0.17, p = 0.096$) наблюдается между BID PS и KAZ LS, что указывает на вклад в динамику радиального прироста как широтного климатического градиента, так и видовых экофизиологических особенностей сосны и лиственницы.

Классический корреляционный дендроклиматический анализ по ежемесячным рядам температуры и осадков показал следующие результаты (Рисунок 3.3). Типичная для засушливых регионов комбинация положительного отклика на осадки и отрицательного – на температуру наблюдается на участке KAZ для июля-сентября предыдущего и апреля-июня текущего года, на участке BID – для июля-сентября предыдущего и апреля-июля текущего года. Для месяца, когда формируется устойчивый снежный покров (ноябрь), отмечается слабое положительное влияние температур и осадков на прирост лиственницы, но уровень значимости этих коэффициентов корреляции находится на пределе $p \approx 0.05$. При этом для прироста сосны значимым оказывается только количество осадков этого периода.

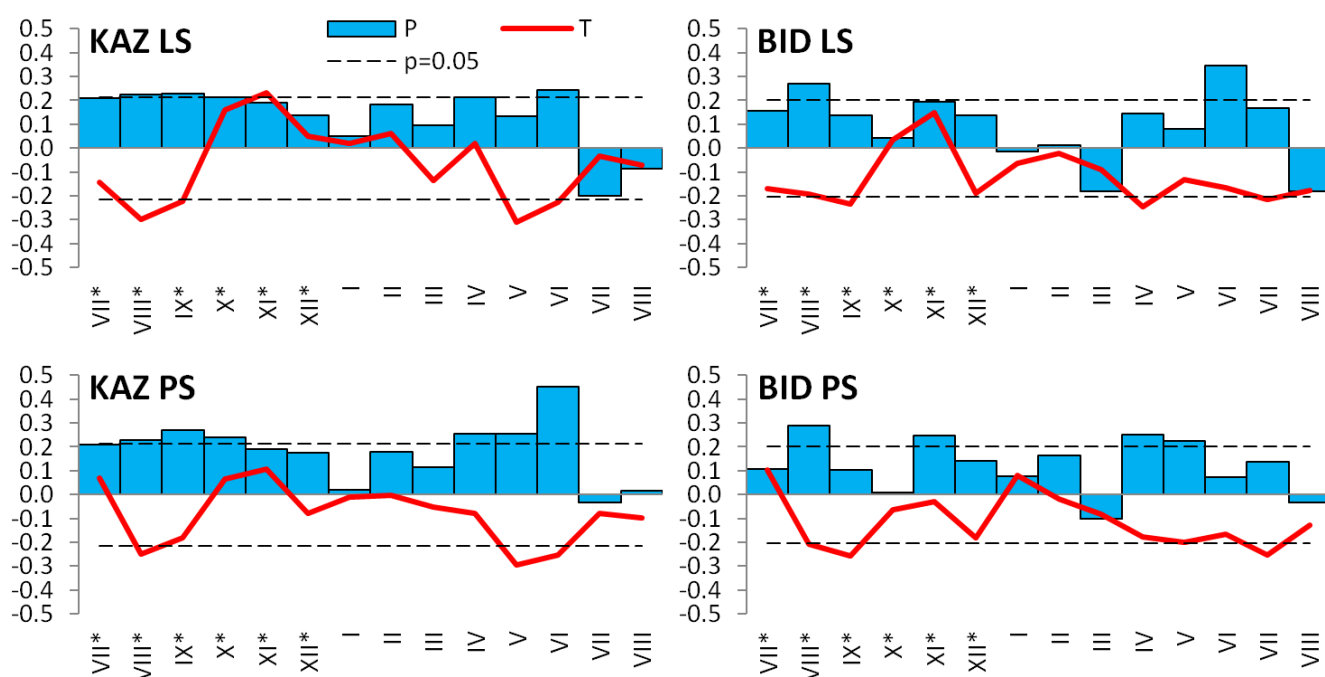


Рисунок 3.3. Парные корреляции остаточных хронологий ШГК с ежемесячными климатическими рядами. Месяцы предыдущего года помечены звездочкой (*)

Недостаточное увлажнение приводит к наличию положительного отклика прироста на осадки, как основной источник влаги, в течение всего вегетационного сезона. После окончания вегетации по мере снижения температуры осадки накапливаются в почве, а позднее формируют снеговой покров, выполняющий функцию защиты почвы от промерзания и дополнительного аккумулятора влаги, замедляющего высыхание почвы весной (Vaganov et al., 1999). Наименьшее влияние оказывают осадки второй половины холодного сезона, когда их количество минимально (в Хакасии в январе-марте выпадает в среднем менее 10 мм в месяц), а снеговой покров уже сформирован.

Отрицательное влияние температуры вегетационного сезона определяется тем, что она регулирует потенциальную эвапотранспирацию, т.е. скорость потери влаги почвой и растениями (Fritts, 1976; Rossi et al., 2008; Bjorklund et al., 2017). В июне-июле, когда температуры достигают максимума, это воздействие может также усугубляться возникновением у растений теплового стресса. В марте-апреле достаточное для выхода деревьев из фазы покоя повышение температуры может смениться заморозками, что приводит к повреждениям тканей и угнетению роста растений (Schulze et al., 2005).

Классический корреляционный анализ ежемесячных климатических рядов позволил выявить и оценить значимость отклика прироста на ежемесячные климатические ряды, т.е. он может быть использован для предварительной оценки факторов, значимых для роста деревьев. Однако сложная структура климатического отклика приводит к тому, что каждый отдельно взятый фактор определяет небольшую долю изменчивости прироста, что часто обуславливает низкие коэффициенты корреляции. Поэтому следующим шагом проводится обобщение климатических рядов в тех временных интервалах, для которых их влияние однотипно. При переборе диапазонов обобщения длительностью 2-12 месяцев (Рисунок 3.4) заметно, что для сосны и лиственницы картина практически не отличается, а различия между участками существенны. На участке BID сильно выражена отрицательная реакция прироста на температуру в диапазонах с апреля по июль-август текущего года, с августа по сентябрь и с августа по декабрь

предыдущего года. Отклик на осадки имеет выраженный максимум для годового диапазона с августа предыдущего по июль текущего года. Но диапазон с июля предыдущего по июнь текущего года имеет почти такую же высокую интенсивность, т.е. можно говорить о влиянии осадков с июля предыдущего по июль текущего года. На участке KAZ реакция на температуру слабее, максимумы наблюдаются в диапазонах август-сентябрь предыдущего и май-июнь или май-июль текущего года. Отклик прироста на осадки, напротив, выражен сильнее с максимумами для диапазона с июля предыдущего по июнь текущего года и для февраля-июня.

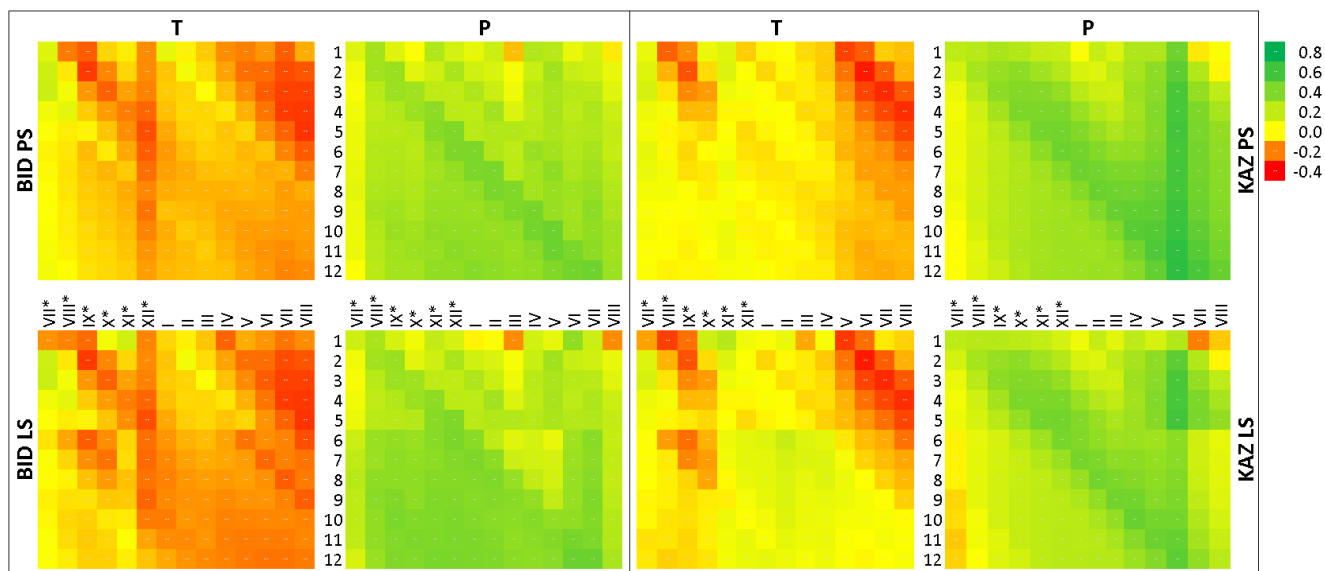


Рисунок 3.4. Парные корреляции хронологий с климатическими рядами, обобщенными за 1-12 месяцев (вертикальная ось), последний месяц диапазона обобщения указан на горизонтальной оси. Коэффициенты корреляции, превышающие 0.214, значимы на уровне $p < 0.05$

Таким образом, использование обобщенных климатических рядов большей длительности, интегрируя влияние климата в течение всего сезона или даже года, приводит к выявлению наиболее выраженных взаимосвязей и к сглаживанию видовых различий в климатическом отклике, вызванных несовпадением сроков наступления фенофаз у сосны и лиственницы. С другой стороны, различия между участками сохраняются, так как различаются природно-климатические условия.

Например, сдвиг основного годового диапазона влияния осадков и весенне-летнего диапазона влияния температур связан с более поздним окончанием формирования годичного кольца на участке BID, где наблюдаются более высокие летние температуры.

Наличие в регионе значимой отрицательной корреляции между температурами и осадками в течение теплого сезона, а также их разнонаправленное влияние на динамику влажности почвы, является обоснованием для использования в дендроклиматическом анализе частных коэффициентов корреляции. Для этого использовали специализированное программное обеспечение Seascorr (Meko et al., 2011). Осадки были выбраны в качестве ведущего климатического фактора, поскольку в районе исследования они оказывают более выраженное и устойчивое воздействие на прирост хвойных. Расчеты климатического отклика для диапазонов различной длины показали, что на обоих участках отклик на температуру наиболее выражен для длительности диапазона усреднения 4 месяца, а на осадки – при суммировании за 12 месяцев (Рисунок 3.5). Картина отклика на осадки совпадает с результатами первого подхода, так как Seascorr для ведущего фактора рассчитывает парные коэффициенты корреляции. Использование частных коэффициентов корреляций для температуры приводит к их снижению и меньшему количеству значимых взаимосвязей. Результаты Seascorr анализа показали, что воздействие температуры и осадков на прирост хвойных действительно взаимосвязано, так как частные корреляции температуры с приростом ниже парных. Тем не менее, наличие значимых частных корреляций температуры с приростом указывает на то, что климатический отклик деревьев в лесостепной зоне нельзя описать только воздействием осадков, в отличие от экстремально засушливых регионов, таких как Юго-запад США (Meko et al., 2013). В этом отношении лесостепи Юга Сибири можно сравнить с семиаридными средиземноморскими регионами, где рост древесных растений также находится под разнонаправленным влиянием осадков и температур, хотя и в других сезонных интервалах (например, Touchan et al., 2016).

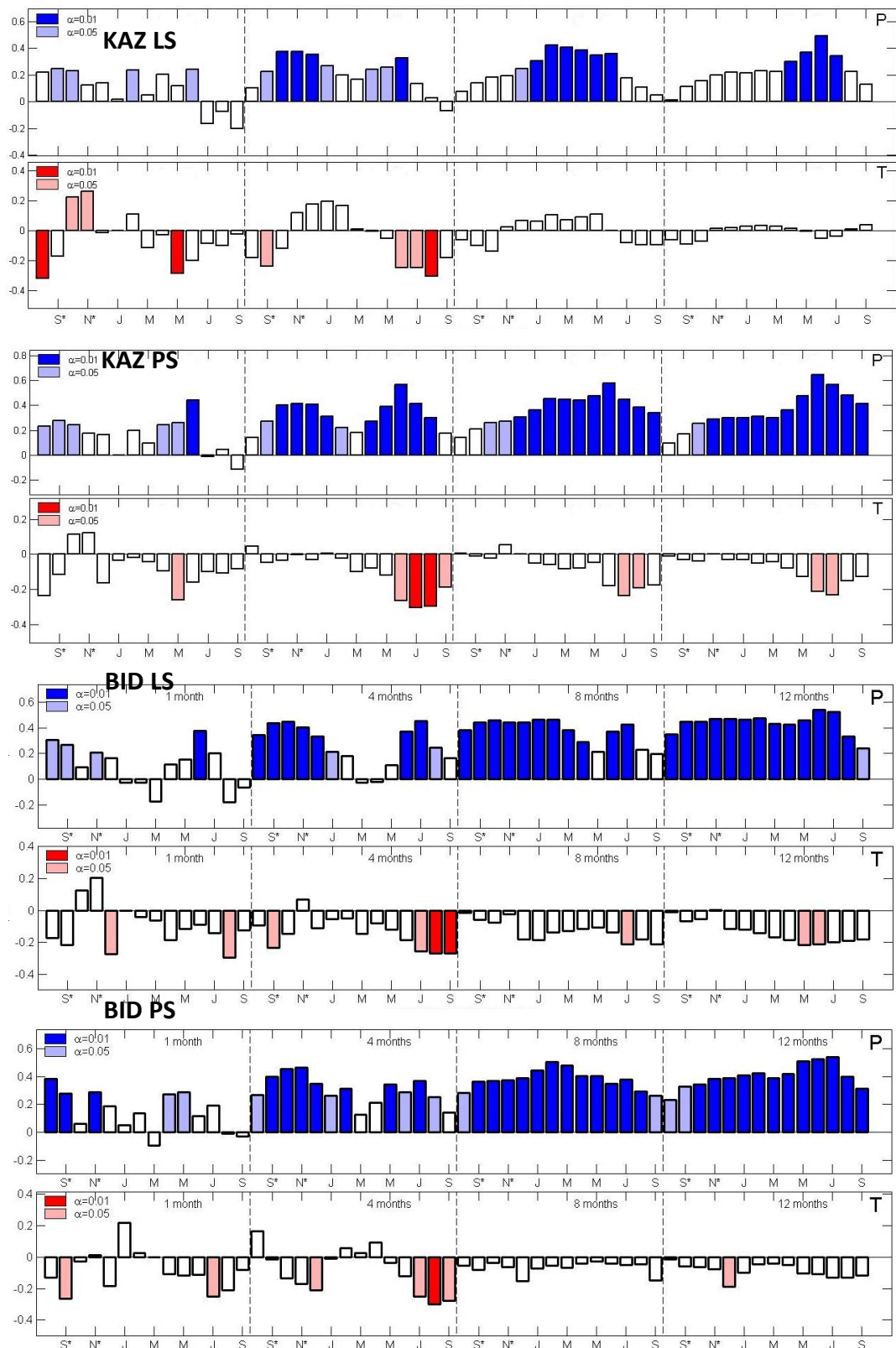


Рисунок 3.5. Климатический отклик остаточных хронологий, рассчитанный в программе Seasort, для диапазонов длительностью 1, 4, 8 и 12 месяцев. Основной лимитирующий фактор – осадки, вторичный – температура. На горизонтальной оси показан последний месяц анализируемых периодов

Основным достоинством использования этого подхода является выявление наиболее критичного лимитирующего фактора и интервала его максимального влияния. В данном случае это годовое количество осадков с июля предшествующего года по июнь текущего (KAZ) или с августа по июль (BID). В связи с этим Seascorr анализ наиболее применим для длительной реконструкции климатических и других экологических факторов (Meko et al., 2013; Touchan et al., 2014, 2016; Shah et al., 2015; Coulthard, Smith, 2016). Однако этот подход не позволяет провести более детальный анализ климатического отклика в течение сезона.

Более точное определение временных границ положительного и отрицательного воздействия температур и осадков на радиальный прирост хвойных обеспечивает использование 15-дневных скользящих климатических рядов с шагом 1 день (Рисунок 3.6). Такой подход использовался в дендроклиматическом анализе и ранее (Vaganov et al., 1999; Panyushkina et al., 2003; Carrer et al., 2017). Он чаще используется для анализа климатического отклика структуры годичного кольца, например, гистометрических параметров или максимальной плотности. Это связано с тем, что такие параметры формируются за относительно короткий промежуток времени. Тем не менее, этот подход применим и для дендроклиматического анализа радиального прироста.

Для лиственницы KAZ оказываются важными осадки, начиная с апреля и почти до конца июня. Отрицательное влияние оказывают высокие температуры с конца апреля по июнь включительно, с наиболее выраженными корреляциями в мае и первой половине июня. Для роста сосны в этом же районе наиболее значимы осадки с середины мая по июнь включительно, а в апреле и первой половине мая их влияние менее выражено. В отрицательном влиянии температур выделяются два небольших интервала – первая декада мая и первая декада июня, когда оно максимально.

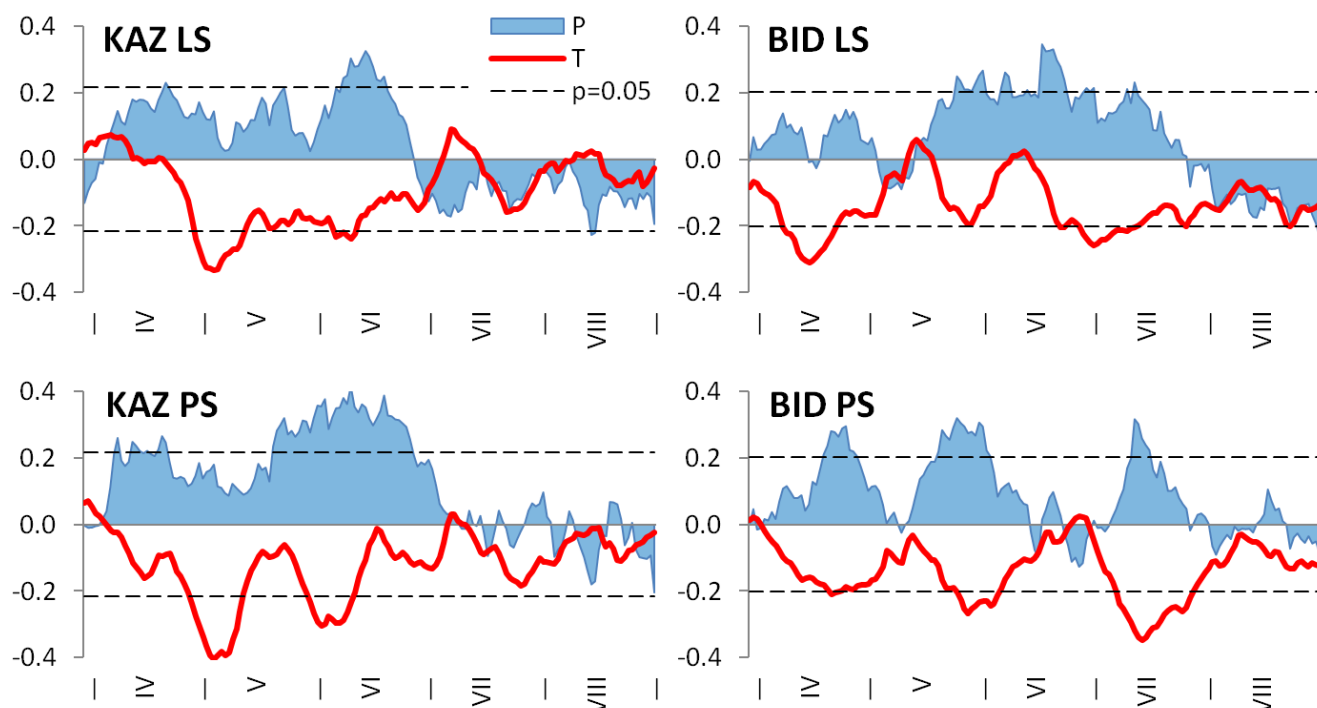


Рисунок 3.6. Парные корреляции остаточных хронологий ШГК со скользящими рядами температуры и осадков (окно 15 дней, шаг 1 день) текущего вегетационного сезона

На участке BID для лиственницы наиболее отрицательное влияние оказывают высокие температуры середины апреля и конца июня, а положительное влияние осадков проявляется с середины мая до середины июля. У сосны на этом участке выделяются три отдельных интервала (вторая половина апреля, третья декада мая – первая декада июня и середина июля), в течение которых положительное влияние осадков и отрицательное – температур наиболее выражено, в то время как в климатическом отклике лиственницы эти три интервала наблюдаются только для влияния температур. На обоих участках периоды значимого влияния климатических факторов на прирост заканчиваются у лиственницы раньше, чем у сосны примерно на 5-10 дней, в то же время на участке KAZ этот момент наступает более чем на две декады раньше, чем на участке BID.

Нет сомнения, что сезонный рост деревьев не приурочен к календарю, и ежемесячные климатические данные могут не соответствовать реальному началу или окончанию сезона роста. Кроме того, очевидна видоспецифичность климатического отклика и его зависимость от локальных условий произрастания и

климатических градиентов (Велисевич, Хуторной, 2009; Friedrichs et al., 2009; Кузнецова, Козлов, 2011). Существенное различие между KAZ и BID может быть вызвано более высокими летними температурами и меньшим количеством осадков на участке BID, в то время как основной причиной межвидовых различий в деталях климатического отклика служат физиологические особенности вечнозеленых (сосна) и листопадных (лиственница) хвойных. Поэтому такой подход помогает выделять периоды значимости влияния климатических факторов, не привязанные к месячным рядам. То есть, его использование позволяет уточнить те критические периоды сезона, когда влияние климатических факторов наиболее значимо для сезонного прироста годовых колец.

Таким образом, несмотря на ограничение по наличию суточных климатических данных, их использование может быть полезно для таких направлений исследования, как физиология процессов роста и развития растений. Особенно это важно для регионов с высоким разнообразием рельефа, климата и природных зон, где локальные различия приводят к значительной пространственной вариации климатического отклика растений. Отметим также, что этот подход представляется весьма перспективным при анализе изменений в датах и интенсивности сезонного роста древесных растений вследствие региональных изменений климата, что подтверждается рядом работ, в которых такие направленные изменения в сроках начала вегетационного сезона выявлены в росте годовых колец, в данных по фенологии древесных растений или дистанционных данных (Bunn et al., 2013; Yang et al., 2017).

3.2. Трансформация климатического сигнала в радиальном приросте лиственницы и сосны локальными топоэкологическими условиями

Для анализа вклада топоэкологических условий местообитания на прирост и климатический отклик хвойных были подобраны пары участков, для которых, несмотря на близкое расположение, обеспечивающее единые климатические условия, характерен резкий, обусловленный рельефом, контраст по почвенному увлажнению: 1) склон южной ориентации, 2) подножие склона, расположение

вблизи водотока. Лиственницу сибирскую исследовали на участках BER1/BER2 в подтаежной зоне Ширинского района (хронологии LS1 и LS2), сосну обыкновенную – на участках TAR и MIN в Минусинском бору (хронологии PS1 и PS2) (Таблица 2.1). Карта географического положения участков, схема их взаимного расположения и полученная из характеристик почвы и растительного покрова оценка условий почвенного увлажнения показаны на Рисунке 3.7. В дендроклиматическом анализе использовали ежемесячные ряды осадков и температур ближайших метеостанций Ширы и Минусинск.

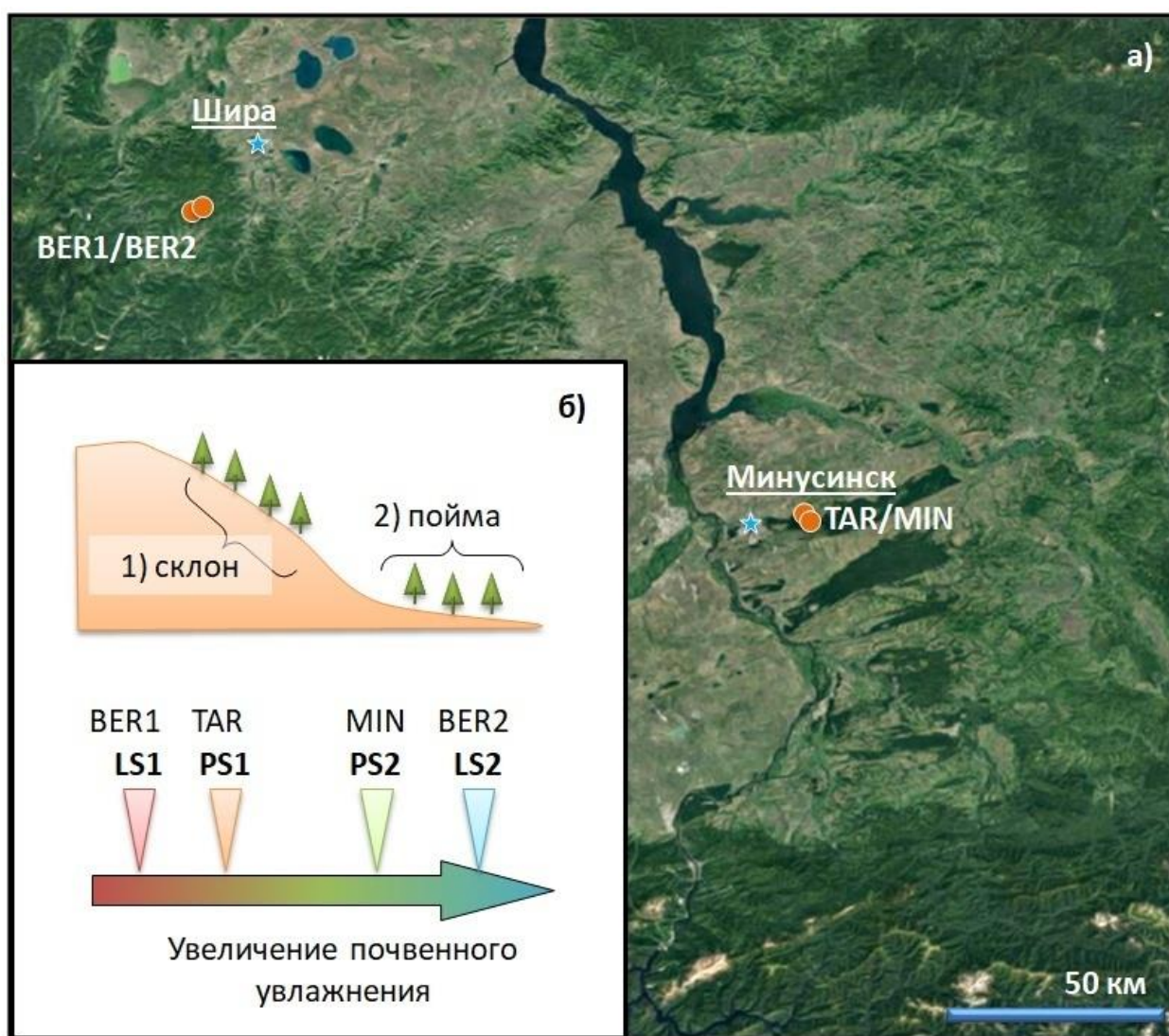


Рисунок 3.7. Район исследования: а) карта с указанием мест сбора материала (круги) и метеостанций (звезды); б) схема контрастных местообитаний

Были получены локальные измеренные и индексированные (остаточные) хронологии (Рисунок 3.8). Анализ статистических характеристик измеренных

хронологий показал следующие результаты: на участках с более высоким почвенным увлажнением для обоих видов радиальный прирост выше, о чем свидетельствуют как максимальные, так и средние значения ШГК (Таблица 3.2). Следовательно, значимость влияния этого внешнего фактора для процессов формирования древесины очевидна. Более широкие кольца у сосны объясняются меньшим возрастом деревьев и большей длительностью периода формирования ксилемы в течение сезона (Бабушкина и др., 2010). Более высокие значения стандартного отклонения и коэффициента вариации в пойменных участках свидетельствуют о большей изменчивости ШГК, однако влияние внешних факторов более высокое на склонах (где выше коэффициент чувствительности), т.е. в пойме изменчивость значимо обусловлена также влиянием внутренних и фитоценотических факторов. Значения коэффициентов корреляции индивидуальных хронологий с локальной, отношения сигнала к шуму и выраженного сигнала популяции, традиционно используемых для определения наличия внешнего сигнала и пригодности хронологии для дендрозкологических исследований (Cook, 1985), достаточно высоки как для абсолютных значений ШГК, так и для индексированных хронологий.

Анализ сходства между индексированными хронологиями по уровню значимости коэффициентов корреляции показал, что наиболее значимые взаимосвязи наблюдаются между хронологиями на рядом расположенных участках, причем, между хронологиями сосны на участках TAR/MIN корреляция наиболее значимая ($p < 0.0005$), что связано с меньшей степенью контрастности условий местообитания по сравнению с BER (Таблица 3.3). Между хронологиями на склоновых участках BER1 и TAR также наблюдается положительная корреляция, но менее значимая, что обусловлено как видовыми различиями в климатическом отклике, так и пространственной удаленностью. При большем увлажнении (участки BER2 и MIN) корреляции между хронологиями сосны и лиственницы не наблюдаются, что указывает на большую оптимальность локальных условий, приводящую к снижению уровня общего сигнала (Шиятов, 1986; Fritts, 1976; Vaganov et al., 2006). Для хронологий, различающихся как по

видовой принадлежности, так и по условиям местообитания, взаимосвязь отсутствует, несмотря на однородные климатические условия, т.е. реакция ШГК на климат в лесостепной зоне сильно зависит от локальных условий и видовых особенностей.

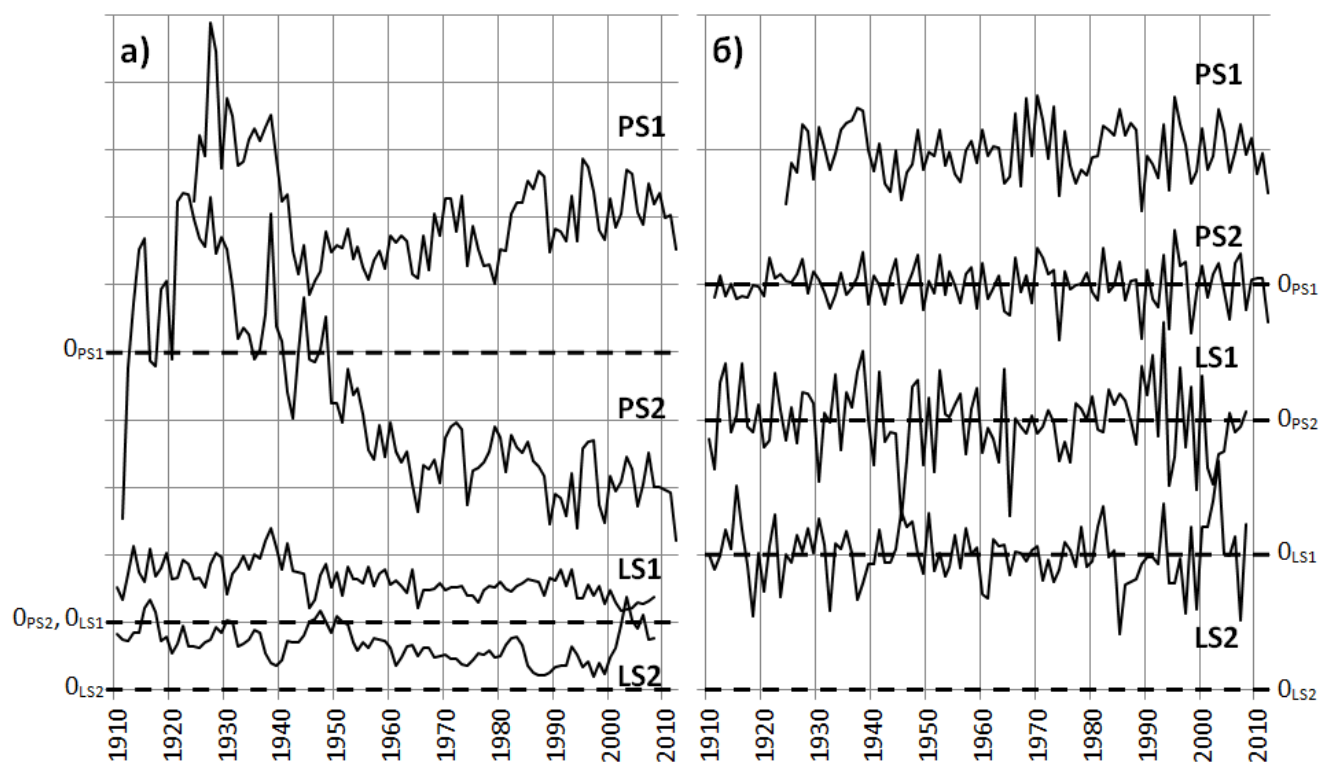


Рисунок 3.8. Локальные измеренные (а) и индексированные (б) хронологии ширины годичных колец за период 1910–2012 гг.

Статистические характеристики древесно-кольцевых хронологий

Характеристика	LS1	LS2	PS1	PS2
Общие				
Длительность, годы	272	165	89	105
Период, годы	1737– 2008	1844– 2008	1924– 2012	1911– 2012
Количество деревьев	14	10	12	17
Общее количество годовичных колец	2138	1331	793	1319
Характеристики измеренных хронологий				
Наименьшее значение, мм	0.130	0.169	0.850	1.216
Наибольшее значение, мм	1.830	2.880	4.875	6.349
Среднее значение, мм	0.721	0.781	2.076	3.252
Стандартное отклонение, мм	0.330	0.476	0.769	1.372
Коэффициент вариации	0.458	0.610	0.370	0.422
Коэффициент чувствительности	0.296	0.234	0.202	0.169
Средний коэффициент корреляции с локальной хронологией	0.727	0.713	0.649	0.698
Отношение сигнала к шуму	20.45	8.92	5.67	12.64
Выраженный сигнал популяции	0.953	0.899	0.850	0.927
Характеристики остаточных хронологий				
Стандартное отклонение	0.281	0.228	0.198	0.374
Коэффициент чувствительности	0.325	0.252	0.228	0.229
Средний коэффициент корреляции с локальной хронологией	0.739	0.634	0.704	0.630
Отношение сигнала к шуму	14.08	4.98	10.93	10.65
Выраженный сигнал популяции	0.934	0.853	0.916	0.914

Соотношения между локальными остаточными хронологиями

Характеристики	LS1 / LS2	PS1 / LS1	PS1 / LS2	PS2 / LS1	PS2 / LS2	PS1 / PS2
Коэффициент корреляции	0.186*	0.205	-0.048	0.009	-0.078	0.674
Длина сопоставляемого периода, лет	165	85	85	101	101	89
Уровень значимости	0.017	0.060	0.665	0.928	0.441	0.000

* Жирным шрифтом отмечены корреляции, значимые при $p < 0.05$.

Оценку климатической реакции проводили в первую очередь методом корреляционного анализа хронологий ШГК с ежемесячными рядами температур и осадков (Рисунок 3.9). В Минусинском бору климатический сигнал хронологий сосны в целом сходен, однако имеет и некоторые различия. Более значимые корреляции с температурой и осадками наблюдаются на склоне. Это связано с тем, что при отсутствии близких грунтовых вод единственным источником влаги являются текущие осадки, которые значимо влияют на радиальный прирост в первой половине сезона, особенно в мае. В то же время в течение большей части сезона роста повышение температуры усиливает испарение с поверхности почвы и транспирацию, что приводит к развитию водного стресса и, следовательно, тормозит формирование ксилемы. У подножия склона гидрологический режим почвы иной за счет стекания осадков со склона (в том числе через хорошо дренированную песчаную почву), более высокого уровня грунтовых вод и близости р. Минусинки. Вследствие этого в первой половине сезона влияние осадков и температур меньше, чем на склоне, а в июле, напротив, усиливается (так как к этому моменту уровень грунтовых вод и воды в реке снижается). Влияние осадков октября–ноября предыдущего сезона на обоих участках выражается в наращивании снежного покрова, защищающего корневую систему зимой и служащего источником влаги в начале вегетационного сезона. Положительная, хотя и имеющая невысокий уровень значимости (0.071), корреляция ШГК сосны на

склоне с температурой февраля – самого морозного месяца – может быть обусловлена меньшей высотой снежного покрова, сдуваемого со склонов, и подмерзанием корневой системы сосны в сильные морозы.

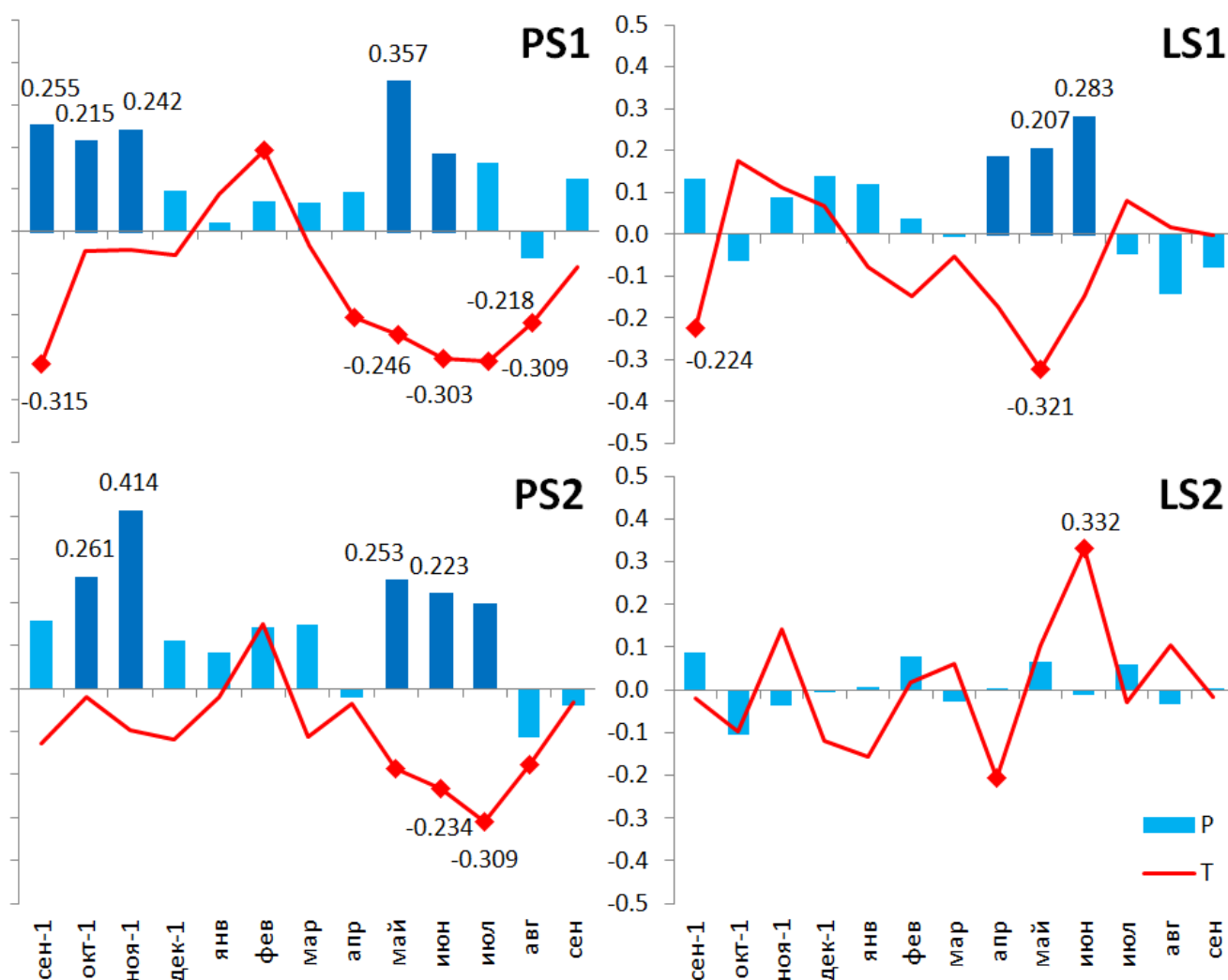


Рисунок 3.9. Коэффициенты корреляции древесно-кольцевых хронологий со среднемесячной температурой (Т) и количеством осадков (Р) за общий для всех хронологий период 1924–2008 гг. Выделены коэффициенты корреляции, значимые при $p < 0.10$, подписаны значимые при $p < 0.05$

На более сухой и менее плодородной почве склонового участка важным фактором для деревьев оказывается длящийся практически до конца сентября процесс накопления ассимилятов, от результатов которого зависит скорость процессов роста в самом начале следующего сезона. Вследствие этого наблюдается положительная корреляция ШГК сосны с осадками сентября. Температура в этот

период, как и летом, действует иссушающе. Аналогичная зависимость (хотя и более слабая) проявляется и у ШГК лиственницы на участке BER1. Отсутствие значимых корреляций с осенними осадками может быть вызвано большей континентальностью климата на этой станции, т.е. меньшим количеством осенних осадков по сравнению с г. Минусинском, приводящим к более раннему окончанию процесса накопления ассимилятов. Положительная реакция ШГК на осадки первой половины сезона и отрицательная – на температуру мая у лиственницы на склоне вызвана теми же причинами, что и у сосны, а ее меньшая выраженность может объясняться экологической пластичностью лиственницы (Дылис, 1961; Судачкова, 1977). При достаточном увлажнении осадки значимо не влияют на ШГК лиственницы; температура июня оказывает прямое положительное воздействие, стимулируя фотосинтез и, следовательно, процессы роста. В апреле в районе исследования часты длительные оттепели, инициирующие раннее начало вегетации. Во время последующих заморозков сочетание высокой влажности в пойменном участке и поверхностного расположения корневой системы лиственницы может привести к повреждению ее тканей (Ваганов, Круглов, 2007). На это указывает отрицательная корреляция с температурой апреля ($p = 0.05$).

Поскольку для трех участков из четырех наблюдается одновременное положительное влияние осадков и отрицательное – температур (в мае–июле), представляло интерес рассмотреть в качестве экологического фактора какой-либо из индексов засухи, к примеру, гидротермический коэффициент Селянинова (ГТК) за отдельные месяцы сезона роста. Однако корреляционный анализ не выявил значимых взаимосвязей, поэтому применили иной подход: из всех лет, для которых был вычислен ГТК (1915–2012 гг.), были выбраны так называемые «реперные» годы, когда большая часть деревьев имеет наиболее узкие или, наоборот, наиболее широкие годовичные кольца (Шиятов и др., 2000). При этом можно отметить, что выборки реперных лет для склона и подножия практически совпали на обеих станциях, поэтому различия между участками по реакции на изменчивость ГТК не выявляли. Затем проводили сравнение трех выборок ГТК: за весь период, только за отрицательные реперные годы и только за положительные реперные годы. Наличие

значимой разницы между средними выборочными значениями свидетельствует о существовании зависимости радиального прироста от ГТК в мае и июне для сосны, только в мае – для лиственницы (Таблица 3.4).

Таблица 3.4

Анализ отличий ГТК реперных лет от их среднегодовых значений

Среднее значение	ГТК _{май}	ГТК _{июн}	ГТК _{июл}	ГТК _{авг}
Метеостанция «Минусинск»				
За весь период	1.003	1.082	1.094	1.129
За отрицательные реперные годы	0.679* $p < 0.054$	0.942 $p < 0.648$	0.821 $p < 0.118$	1.049 $p < 0.813$
За положительные реперные годы	1.439 $p < 0.031$	1.527 $p < 0.023$	1.206 $p < 0.427$	1.172 $p < 0.801$
Метеостанция «Шира»				
За весь период	0.935	1.065	1.236	1.184
За отрицательные реперные годы	0.704 $p < 0.178$	0.871 $p < 0.307$	1.031 $p < 0.504$	1.223 $p < 0.749$
За положительные реперные годы	1.446 $p < 0.043$	1.162 $p < 0.611$	1.012 $p < 0.606$	0.911 $p < 0.326$

3.3. Дивергентный климатический отклик радиального прироста ели вдоль высотного градиента

Сравнительный анализ радиального прироста хвойных и его климатического отклика для всего диапазона условий их произрастания в регионе был проведен на примере ели сибирской на территории национального парка «Шушенский бор» (SHB, Таблица 2.1), на северном макросклоне хр. Борус Западных Саян. Три участка SHB5 (LOW), SHB10 (MID) и SHB13 (HIGH) были заложены вдоль высотного градиента, соответственно на нижней границе, в центре и на верхней границе ареала вида (Рисунок 3.10). Основным источником климатических данных (ежемесячных и ежедневных рядов температуры и осадков) была выбрана

локальная метеостанция Черемушки, также для оценки высотного температурного градиента использовали данные ближайшей высокогорной метеостанции Оленья Речка.

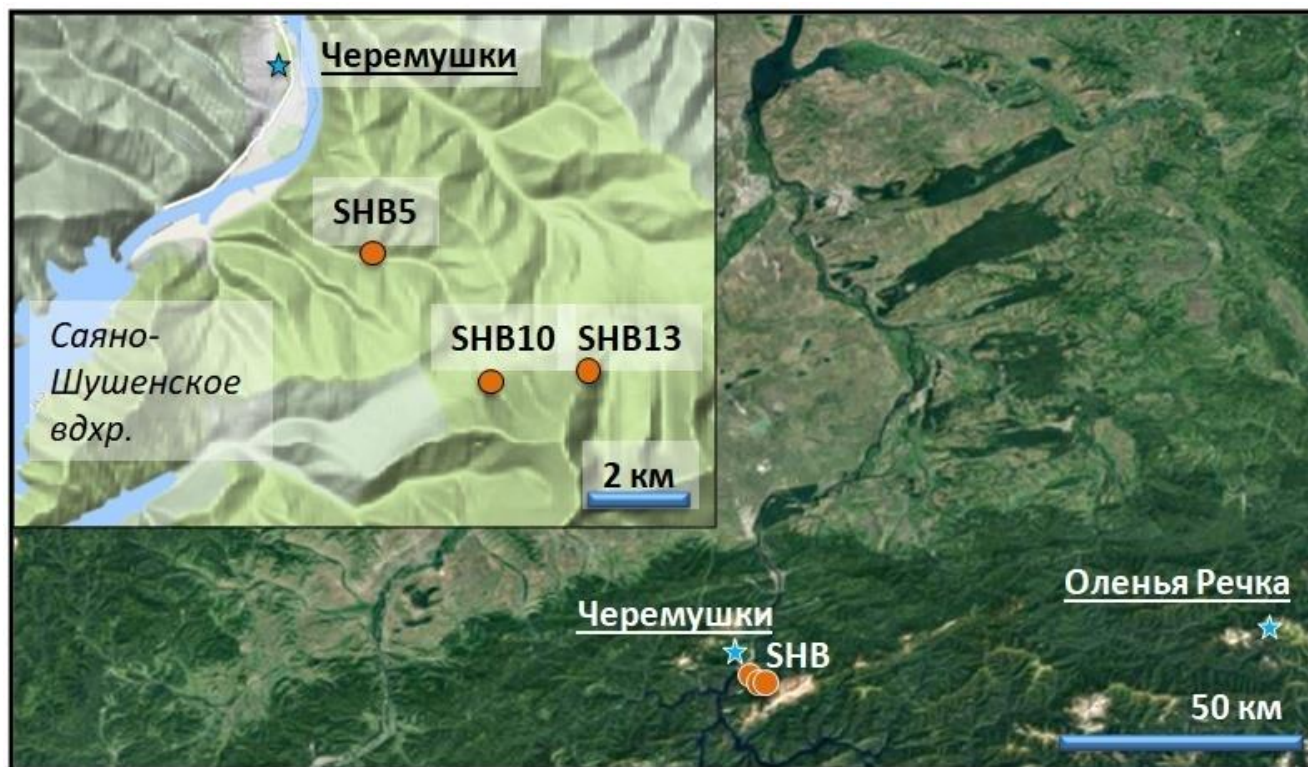


Рисунок 3.10. Карта района исследования с указанием мест сбора материала (круги) и метеостанций (звезды). На врезке приведена крупномасштабная рельефная карта с указанием заложенных участков в пределах высотного градиента

На каждом участке первоначально были построены локальные стандартные хронологии ШГК, включающие в себя все образцы. Статистические характеристики этих хронологий приведены в Таблице 3.5. Наиболее выражено вдоль высотного градиента изменение скорости прироста и возрастного состава древостоя. С увеличением высоты радиальный прирост деревьев резко снижается, его возрастные изменения становятся более плавными (Рисунок 3.11).

Таблица 3.5

Основные статистические характеристики хронологий ШГК

Характеристика	Хронология								
	LOW	LOW A	LOW B	MID	MID A	MID B	HIGH	HIGH A	HIGH B
Общие характеристики									
Продолжительность, годы (календарные / длительность)	1904- 2015	1911- 2015	1904- 2015	1875- 2015	1875- 2015	1877- 2015	1724- 2015	1740- 2015	1724- 2015
	112	105	112	141	141	139	292	276	292
Число деревьев	28	11	16	41	24	16	38	15	23
Возраст деревьев, годы (min-max / средний)	39- 112	39- 103	47- 112	36- 141	36- 141	36- 139	73- 292	73- 276	73- 292
	72	60	83	111	95	100	170	157	140
Средний прирост деревьев, мм (min-max / средний)	1.12- 3.98	1.12- 3.01	1.37- 3.98	0.23- 1.77	0.41- 1.66	0.23- 1.77	0.38- 1.13	0.38- 1.11	0.42- 1.11
	2.25	2.36	2.09	0.99	0.95	1.02	0.72	0.67	0.76
Стандартные индексированные хронологии									
Стандартное отклонение	0.202	0.226	0.254	0.170	0.224	0.168	0.187	0.221	0.211
Средний межсер. коэфф. корреляции	0.265	0.405	0.430	0.240	0.351	0.329	0.272	0.291	0.396
Отношение сигнала к шуму	10.1	7.5	12.1	12.9	13.0	7.8	14.2	6.2	15.1
Средняя чувствительность	0.139	0.140	0.125	0.119	0.126	0.124	0.140	0.160	0.142
Автокорреляция первого порядка	0.752	0.688	0.830	0.656	0.770	0.640	0.564	0.621	0.648

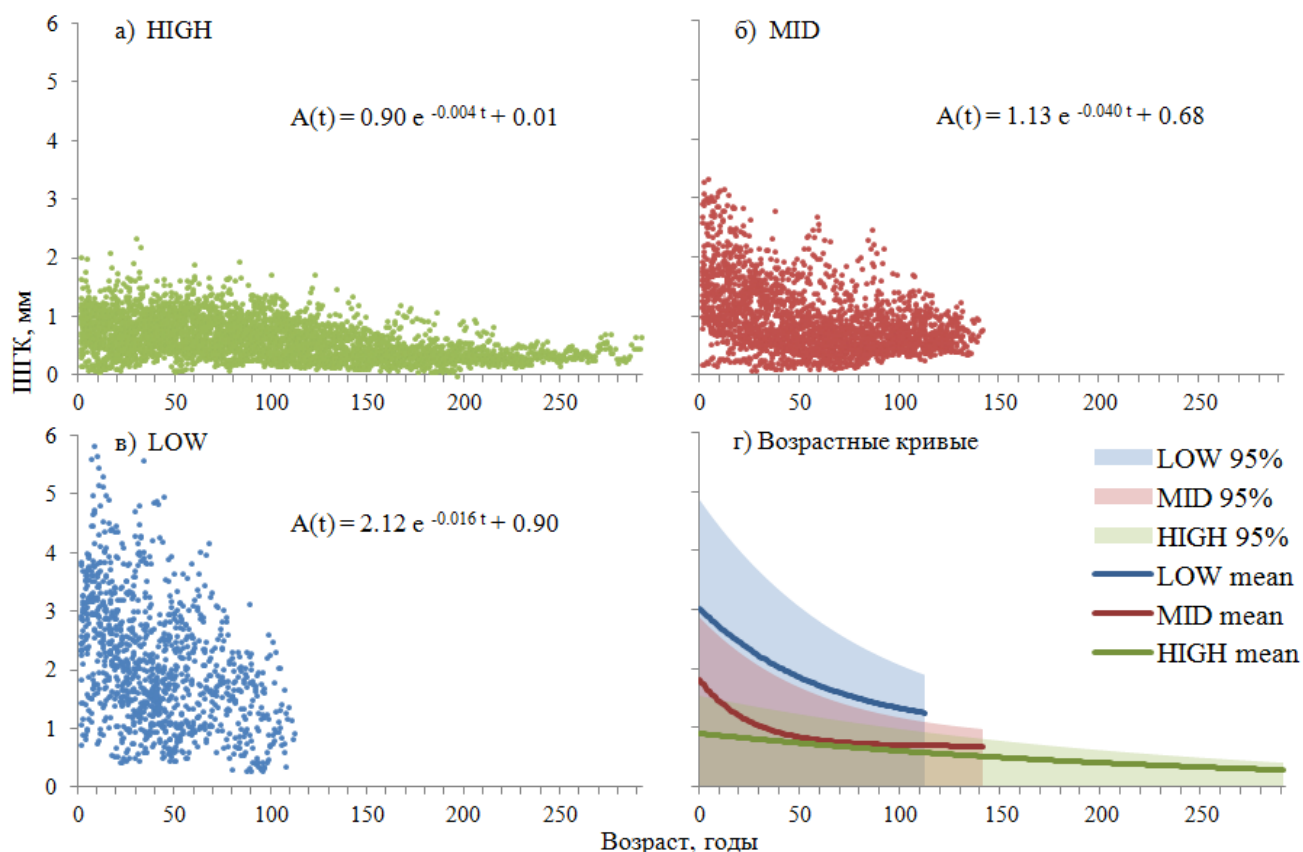


Рисунок 3.11. Возрастные тренды в ШГК ели: индивидуальные измерения для каждого участка (а-в); локальные возрастные кривые – средние и проценти (95%), оцененные экспоненциальными функциями (г)

Это связано с тем, что с учетом высотного градиента температуры продукция клеток древесины значительно уменьшается с высотой как вследствие более короткого периода камбиальной активности, так и за счет взаимосвязи скорости деления клеток в камбиальной зоне с температурой (Vaganov et al., 2006; Rossi et al., 2014; Jiang et al., 2015; Kraus et al., 2016; Ziaco, Biondi, 2016; Begum et al., 2018). Соответственно уменьшается и ширина годовичных колец для деревьев всех возрастов. Обратной стороной этой закономерности является увеличение продолжительности жизни деревьев, произрастающих в более холодных условиях (Ваганов и др., 1996; Di Filippo et al., 2012, 2015; Körner, 2016): на верхней границе распространения ели деревья в среднем в 2.5 раза старше, чем на нижней.

Характеристики изменчивости хронологий ели (стандартное отклонение и чувствительность) с высотой изменяются мало, хотя стоит отметить, что на

границах ареала чувствительность, особенно максимальная, выше, чем в его центре; то же можно сказать о межсерийной корреляции как характеристике общего сигнала (Рисунок 3.12, Таблица 3.5). Чувствительность хронологий ели невысока по сравнению с другими хвойными породами региона и не зависит от условий произрастания, при этом ее значения сравнимы с наблюдениями других исследователей (Mäkinen et al., 2002; Savva et al., 2006; Sidor et al., 2015; Jiao et al., 2016; Lei et al., 2016), т.е. являются характерными для рода *Picea*. Однако, несмотря на это, ШГК ели может содержать существенный климатический сигнал.

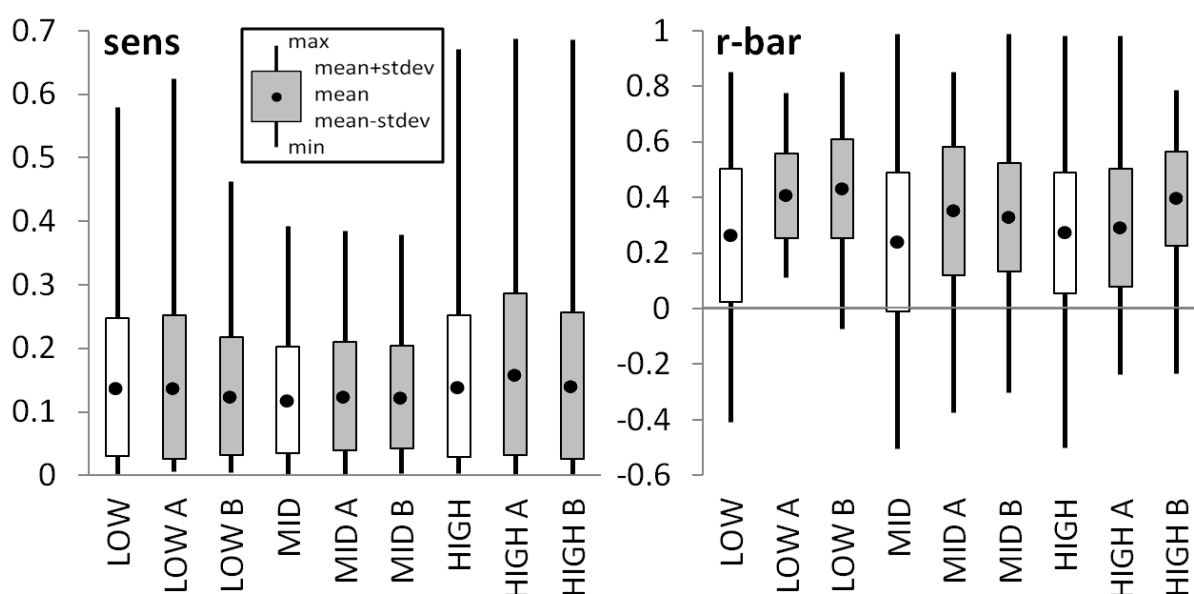


Рисунок 3.12. Диапазоны чувствительности (*sens*) и межсерийных коэффициентов корреляции (*r-bar*) в рядах ШГК ели

Средние межсерийные коэффициенты корреляции значимые, но невысокие (0.24-0.27), однако максимальные корреляции между кернами разных деревьев достигают 0.87. Низкие межсерийные коэффициенты корреляции свидетельствуют о том, что в пределах участка помимо общего климатического воздействия имеются и другие факторы, вносящие существенный вклад в изменчивость прироста на уровне индивидуальных деревьев. Логично предположить, что эту роль играют микроусловия (Barber et al., 2000; Кулагин и др., 2006; Monnier et al., 2012; Lange et al., 2016), отличающиеся высоким

разнообразием и мозаичностью в горных экосистемах вследствие высокой неоднородности рельефа.

Поэтому, для каждого участка с помощью кластерного анализа по межсерийной корреляции провели группировку, что позволило надежно выделить две группы деревьев, для которых средние значения межсерийной корреляции увеличились до 0.29-0.43 (Таблица 3.5). При этом возрастные характеристики и чувствительность хронологий для выделенных групп не отличаются от таковых для полной выборки, стандартное отклонение несколько выше (0.254 и 0.226 для LOW, 0.168 и 0.224 для MID и 0.211 и 0.221 для HIGH) (Рисунок 3.12). Постоянство диапазона чувствительности говорит о независимости этой характеристики для ели в районе произрастания и от локальных условий. Отметим, что отношение сигнала к шуму в подвыборочных хронологиях несколько меньше, чем в среднем для полных выборок, но достаточное для надежного выделения общего сигнала.

На каждом участке в подвыборку А в основном вошли деревья, произрастающие на более крутых и каменистых склонах, в подвыборку В – произрастающие на микроучастках с более благоприятными условиями (в понижениях рельефа с более мощным и менее каменистым почвенным слоем), что подтверждает гипотезу о существенном вкладе именно микроусловий в индивидуальную изменчивость прироста ели в районе исследования. Динамика стандартных хронологий ШГК ели по подвыборкам показана на Рисунке 3.13. На всех высотах подвыборочные хронологии имеют погодичные колебания, синхронные между собой и с хронологиями участка в целом, но в отдельные периоды между ними наблюдаются расхождения низкочастотной компоненты; особенно заметна дивергенция прироста после 1980 г.: скачок прироста в этот период наблюдается на всех высотах у деревьев подвыборки А, в то время как у подвыборки В наблюдаются значимые отрицательные тренды. Длительные периоды менее выраженной дивергенции наблюдались и ранее, например, на участках HIGH и MID в период 1920-1960 гг. заметно превышение прироста у подвыборок В.

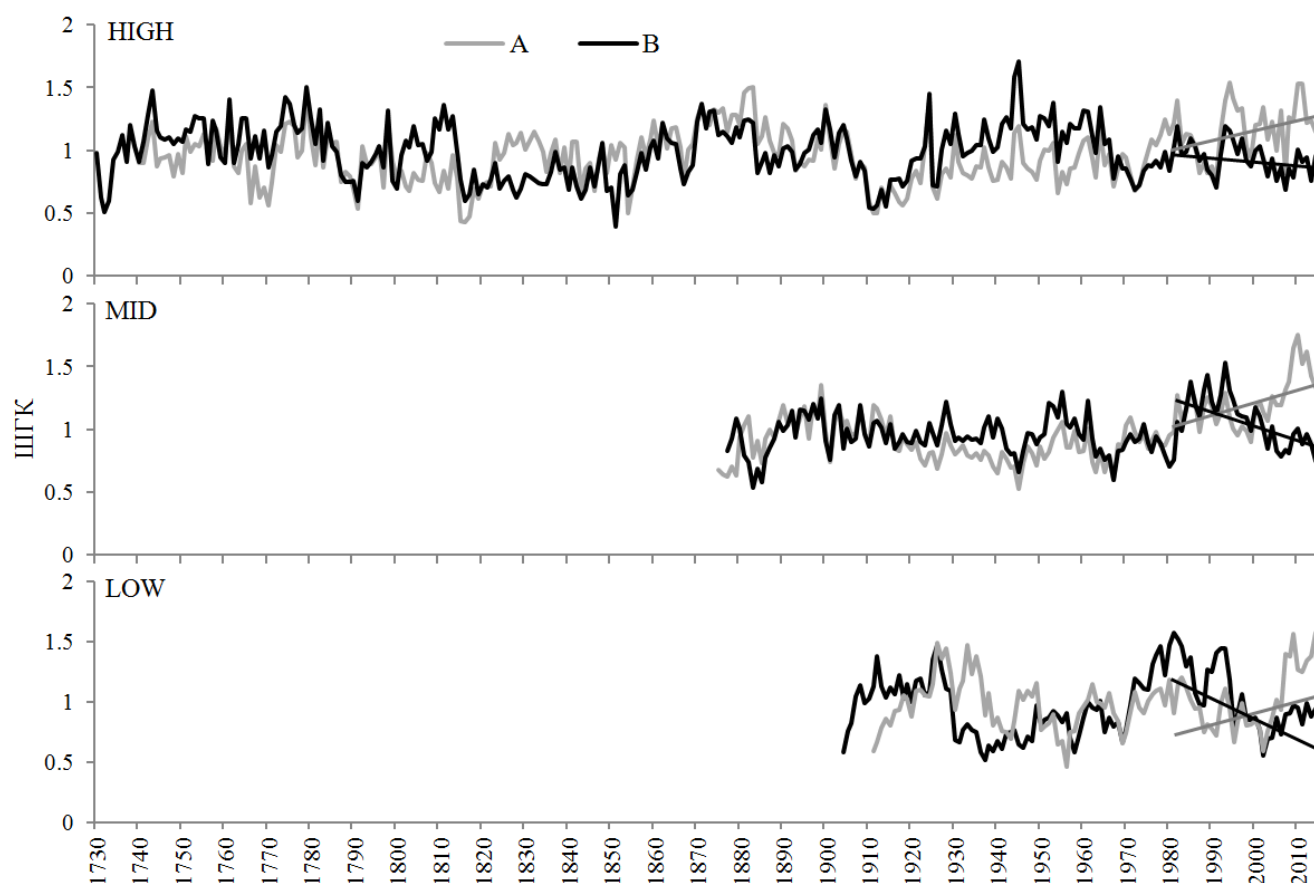


Рисунок 3.13. Графики подвыборочных стандартных хронологий ШГК или с указанием дивергентных линейных трендов за 1980-2015 гг.

В пределах каждого участка общие локальные хронологии имеют высокую корреляцию с подвыборочными (0.49-0.94). Хронологии подвыборок на участке коррелируют между собой слабее, но тоже значимо (0.22-0.40), причем с высотой корреляция между ними немного увеличивается (Таблица 3.6). Между хронологиями, полученными на разных высотах, наблюдаются корреляции разного знака в зависимости от подвыборки, при этом корреляции наиболее отрицательны между хронологиями нижней и верхней границ ареала (от -0.38 до 0,15). Хронологии из середины ареала имеют некоторое сходство и с нижней границей, и с верхней. Также следует отметить, что при сравнении хронологий с разных высот корреляции подвыборок А между собой всегда положительны (0.15-0.47), достигая максимума при сравнении MID и HIGH. Хронологии подвыборок В между собой и хронологии подвыборок разного типа имеют корреляции разного знака.

Корреляции между подвыборочными стандартными хронологиями ШГК ели за их
общий период (1911-2015 гг.)

	LOW A	LOW B	MID A	MID B	HIGH A	HIGH B
LOW A		0.22	0.16	-0.22	0.15	-0.04
LOW B	0.22		0.21	0.23	-0.02	-0.36
MID A	0.16	0.21		0.33	0.47	-0.33
MID B	-0.22	0.23	0.33		0.13	0.10
HIGH A	0.15	-0.02	0.47	0.13		0.40
HIGH B	-0.04	-0.36	-0.33	0.10	0.40	

Полужирным шрифтом выделены корреляции, значимые на уровне $p < 0.05$

Синхронность погодичных колебаний обобщенных хронологий в пределах каждого участка и положительные значимые корреляции между ними говорят о наличии внешнего сигнала, общего для обеих подвыборок, но изменяющегося с высотой, т.е. имеющего климатическую природу. Тем не менее, дивергенция между подвыборками свидетельствует о том, что для некоторых климатических факторов воздействие на прирост ели может в значительной степени трансформироваться микроусловиями произрастания. В таком случае, динамика этой дивергенции также может быть индикатором колебаний факторов, чувствительность к которым различается между подвыборками. В свете этого предположения интересно выяснить, с чем может быть связано расхождение трендов прироста, особенно сильное после 1980 года.

В недавних работах приведены результаты разбиения локальных выборок индивидуальных рядов ШГК хвойных на подвыборки по их реакции на климатические факторы (Wilmking et al., 2004, 2005; Driscoll et al., 2005), получая при этом существенно более высокое качество обобщенных хронологий. В данном исследовании был предложен обратный подход – классификация на подвыборки по критерию максимального общего сигнала, т.е. межсерийной корреляции, при этом полученные хронологии имеют существенно различающийся климатический отклик.

Для анализа сезонной динамики воздействия температуры и осадков на прирост ели были рассчитаны корреляции с хронологиями ШГК скользящих 21-дневных рядов этих переменных (Рисунок 3.14). На всех трех высотах климатический отклик подвыборок существенно различается. Наиболее кардинальная разница наблюдается для холодного сезона с сентября по апрель, когда на всех трех высотах подвыборка А реагирует на температуру положительно, а подвыборка В – нейтрально (LOW, MID) или отрицательно (HIGH). Кроме того, подвыборки А на всех высотах испытывают также более выраженное положительное влияние осадков в первой половине зимы (октябрь-декабрь) и весной (апрель-май). Влияние климата текущего сезона роста в большей степени зависит от высоты участка, но его интенсивность также несколько выше у подвыборок А. С увеличением высоты отклик на температуры мая-июня меняет знак с отрицательного на положительный; отклик на осадки, наоборот, с положительного на отрицательный. В центре ареала взаимоотношения климат – прирост ближе к наблюдаемым на нижней границе. В целом реакции на климатические факторы сезона роста по мере увеличения высоты сдвигаются на более поздние даты. Однородный климатический отклик, наблюдающийся в течение нескольких месяцев, приводит к тому, что интегрированные для этих сезонов по ежемесячным данным климатические ряды имеют более высокие корреляции с приростом ели (Таблица 3.7). Так, реакции на зимние температуры и осадки достигают 0.32-0.51 и 0.32-0.37 соответственно у положительно чувствительных к ним подвыборок А.

Корреляции стандартных хронологий ШГК ели с климатическими факторами

Климатический фактор	LOW A	LOW B	MID A	MID B	HIGH A	HIGH B
1951-2015 гг.						
T IX*-IV	0.324	0.178	0.509	0.155	0.406	-0.328
T V	-0.200	-0.170	-0.088	0.060	0.004	0.076
T VI	0.039	-0.008	-0.104	-0.396	0.173	0.006
P X*-XII*	0.336	0.164	0.323	-0.068	0.374	-0.036
P V	0.299	0.079	0.204	-0.142	0.051	-0.159
P VI	-0.069	-0.178	0.081	0.038	0.164	-0.017
1951-1980 гг.						
T IX*-IV	0.575	0.447	-0.185	-0.080	0.143	-0.227
T V	-0.068	-0.286	-0.017	-0.438	-0.050	0.316
T VI	0.216	0.228	-0.216	-0.137	0.201	-0.070
P X*-XII*	0.298	0.168	-0.097	0.195	0.216	-0.142
P V	0.001	0.275	-0.046	0.377	0.156	-0.336
P VI	0.033	-0.075	-0.256	-0.320	-0.181	-0.072
1981-2010 гг.						
T IX*-IV	-0.001	-0.144	-0.107	-0.191	-0.198	-0.359
T V	-0.250	-0.194	-0.132	-0.283	-0.179	-0.149
T VI	-0.100	-0.093	-0.479	-0.182	0.292	0.003
P X*-XII*	0.250	-0.036	-0.154	0.292	0.409	0.250
P V	0.362	-0.027	-0.131	0.225	0.033	-0.023
P VI	-0.282	-0.336	0.279	0.104	0.303	0.107

Полужирным шрифтом выделены корреляции, значимые на уровне $p < 0.05$, полужирным курсивом – на уровне $p < 0.10$. Месяцы предыдущего года отмечены звездочкой (*)

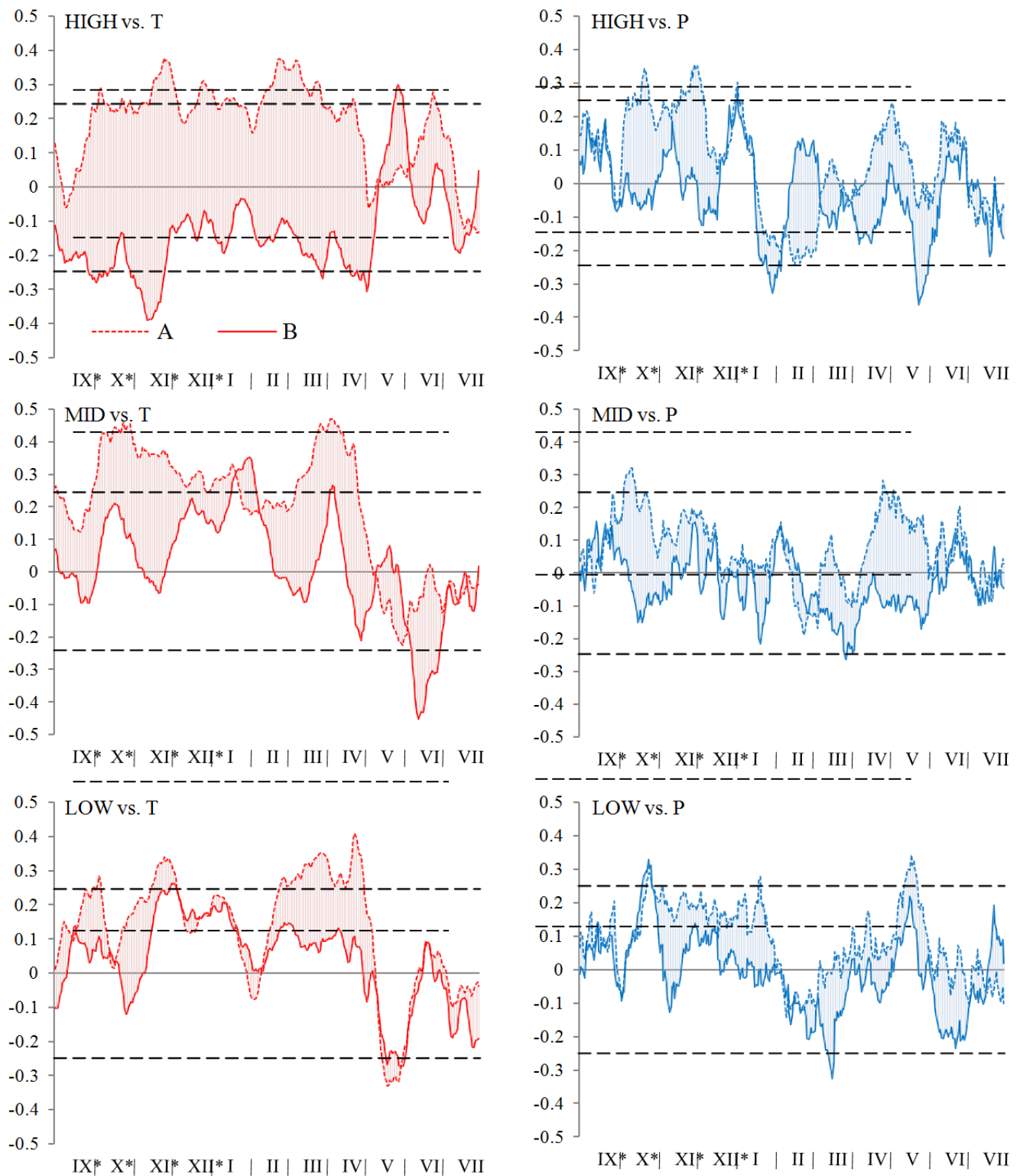


Рисунок 3.14. Корреляции подвыборочных стандартных хронологий ШГК или со скользящими рядами температуры и осадков (окно 21 день, шаг 1 день) с предыдущего сентября по текущий июль. За пределами этого периода корреляции с климатическими факторами незначимы для всех хронологий. Месяцы предыдущего года отмечены звездочкой (*)

Положительный отклик прироста ели на температуру холодного сезона и осадки его первой половины выражен у тех деревьев, которые произрастают на более крутых склонах с менее плодородной и более каменистой почвой. В таких условиях снеговой покров устанавливается медленно, часто сдувается или сползает вниз по склону и в целом имеет меньшую глубину, чем на ровном ландшафте или во впадинах. Включения твердых пород также остывают быстрее, чем более мощные почвы. В результате сочетания этих факторов почва в морозы промерзает быстрее и глубже, и низкие зимние температуры могут вызывать повреждения корневой системы, особенно наиболее тонких всасывающих корешков, а значит подавлению роста деревьев (Ruess et al., 1998; Groffman et al., 2001; Tierney et al., 2001; Weih, Karlsson, 2002). Низкие зимние температуры в горных экосистемах являются стрессовым фактором для растений и могут вызывать физиологический шок у листового аппарата, что отрицательно сказывается на росте и развитии растений в следующем сезоне (Kullman, 1993; Oleksyn et al., 1998; Wang et al., 2005). Во второй половине холодного сезона количество выпадающих осадков уменьшается, а снеговой покров достигает возможного для данного ландшафта максимума, вследствие чего положительное влияние осадков ослабевает. У деревьев, произрастающих в более благоприятных микроусловиях, эта реакция менее выражена. С другой стороны, существуют свидетельства о возможности отрицательного отклика прироста хвойных на зимние температуры, например, в Скандинавии (Mäkinen et al., 2000; Miina, 2000; Helama, Sutinen, 2016). Такую реакцию связывают с изменением баланса углеводов в наиболее мягкие зимы и последующим опадением хвои, что приводит к замедлению роста ранней древесины (Jonsson, 1969; Skre, Nes, 1996). Однако, свидетельства о воздействии мягких зим на баланс углеводов противоречивы. Увеличение зимних температур может вызывать снижение количества углеводов, накопившихся за прошедший вегетационный период и увеличить их запас для более активного роста на предстоящий сезон (лето) (Cullen et al., 2001). Более теплые зимние температуры могут способствовать увеличению прироста в течение следующего сезона (Yuan, Li, 1999).

Высотные закономерности влияния на прирост ели весенне-летних температур и осадков характерны для высотной поясности распространения растительности. На верхней границе ареал ели и ее рост ограничены недостатком тепла, поэтому наблюдается положительный отклик на температуру конца мая-июня. Количество весенне-летних осадков на этой высоте достаточно, а в понижениях рельефа (подвыборка В) даже избыточно, что обеспечивает нейтрально-отрицательный отклик (Helama, Sutinen, 2016; Yang et al., 2017). На нижней границе ареала ель, имея относительно высокие требования к почвенному увлажнению, раньше других хвойных пород начинает страдать от его дефицита, что обуславливает в мае положительные корреляции прироста с осадками и отрицательные – с температурой как регулятором потерь почвенной влаги (Mäkinen et al., 2002; Lei et al., 2016; Chen et al., 2017). Соответственно, в середине ареала, где климатические условия промежуточные, климатический отклик в период формирования годовых колец существенно зависит от микроусловий; например, положительное влияние осадков мая наблюдается только для деревьев, произрастающих на склонах. Помимо направления реакции на климатические факторы, некоторый высотный градиент наблюдается и для ее временных рамок, например, максимум отклика на температуры сдвигается с середины мая на середину июня. Очевидно, это обусловлено высотным температурным градиентом и соответствующими изменениями периода камбиальной активности (Begum et al., 2013; Kraus et al., 2016; Rossi et al., 2008, 2014).

Возникает вопрос, чем может быть вызвана относительно слабая выраженность реакции ели на лимитирование температурой начала сезона роста, характерное для верхней и северной границы леса? Возможной причиной этого явления может быть выраженная континентальность климата исследованного региона, находящегося практически в центре Азии. Большая разность между летними и зимними температурами приводит к тому, что по мере увеличения высоты и соответствующего падения температур морозные зимы начинают лимитировать рост деревьев раньше (т.е. на меньших высотах), чем недостаток

тепла в течение сезона роста. В результате ареал вида просто не поднимается до предела, обусловленного весенне-летними температурами.

Поскольку температуры, в первую очередь зимние, за рассматриваемые десятилетия существенно изменились, имело смысл рассмотреть два равных подпериода 1951-1980 и 1981-2010 гг. Однако при их сравнении следует учесть, что небольшая длина рядов (30 лет) приводит к снижению достоверности статистически выявленных закономерностей. Тем не менее, просматривается тенденция к сдвигу корреляций прироста ели с температурами. Например, корреляции с температурами холодного сезона на нижнем участке сменились с положительных (до 0.57) на незначимые отрицательные значения (до -0.14); на верхнем участке в подвыборке А положительная корреляция 0.14 сменилась отрицательной -0.20, а в подвыборке В отрицательные корреляции усилились от -0.23 до -0.36. Падение корреляций с температурами наблюдается и в мае-июне, но менее заметное. Существенных закономерностей в изменении реакции прироста на осадки со временем не было выявлено. Подобные тренды в динамике климатического отклика деревьев характерны для континентального климата: сходное поведение ели вследствие изменения климата обнаружено, например, на северо-западе Китая (Lei et al., 2016). То, что на верхней границе ареала (участок HIGH) повышение летних температур не сопровождается увеличением их влияния на прирост, является косвенным доказательством предположения о не достижении ареалом ели предела лимитирования по теплообеспеченности. В таком случае региональное повышение зимних температур за последние десятилетия может привести к поднятию верхней границы ареала ели, т.е. гипотезу можно будет подтвердить обнаружением подроста ели на бóльших высотах.

Анализ низкочастотных компонент вариации временных рядов показал, что сглаженные 11-летней скользящей средней хронологии подвыборок А на участках HIGH и MID имеют очень высокие корреляции со сглаженными рядами температуры сентября-апреля (0.90 и 0.85 соответственно) и осадков октября-декабря (0.79 и 0.72 соответственно) (Рисунок 3.15).

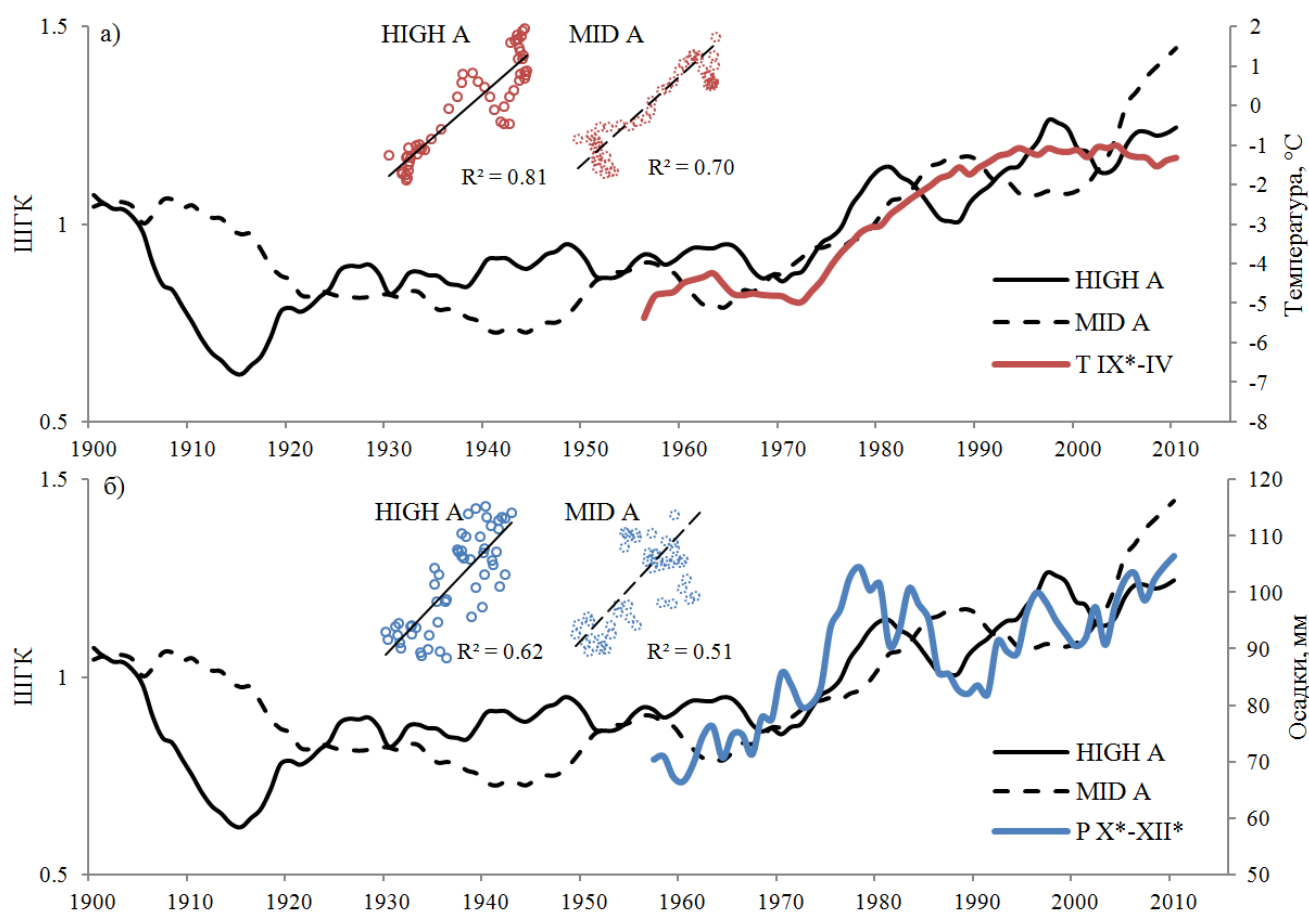


Рисунок 3.15. Низкочастотные компоненты (ряды, сглаженные центрированной 11-летней скользящей средней) колебаний прироста ели и климатических факторов: сравнение динамики температур холодного сезона (а) и осадков его первой половины (б) с наиболее чувствительными к ним хронологиями. На врезках показаны соответствующие линейные зависимости

Таким образом, хронологии, чувствительные к климату холодного сезона, улавливают не только его погодичные колебания, но и длительные тренды. Известно, что зимние температуры по всей Центральной Азии имеют сильную отрицательную взаимосвязь с центральноазиатским зимним антициклоном Siberian High (Gong, Ho, 2002). С другой стороны, как показано в той же работе, взаимосвязи с этим антициклоном зимних осадков неоднозначны и ослабляются воздействием региональных особенностей рельефа и в целом пространственной неоднородностью этого фактора. Тем не менее, для района исследования длительные колебания температуры и осадков холодного сезона хорошо коррелируют (0.68), что может говорить о влиянии антициклона и на осадки в

районе исследования. В связи с этим представляется перспективным в дальнейших исследованиях изучить возможности использования полученных хронологий радиального прироста ели сибирской для реконструкции атмосферной циркуляции.

Выводы по разделу 3

1. Сравнение трех подходов дендроклиматического анализа показало: а) традиционный дендроклиматический анализ дает оценки значимости ежемесячных средних температур и сумм осадков для формирования радиального прироста, тем самым выделяя положительное или отрицательное влияние условий отдельных месяцев; б) использование частных корреляций ранжирует климатические факторы по их значимости и уточняет временной интервал влияния ведущего фактора на изменчивость прироста, что имеет наибольший потенциал для реконструкции этого фактора; в) короткие скользящие временные интервалы обобщения климатических факторов позволяют более точно устанавливать критические интервалы в сезоне, когда их влияние наиболее значимо, и которые не совпадают с календарными месяцами, что объясняет более слабую корреляцию прироста и ежемесячных климатических рядов.

2. Подход, использующий корреляции древесно-кольцевых хронологий с климатическими рядами, рассчитанными с 21-дневным скользящим окном по суточным данным, наиболее перспективен для экофизиологических исследований и для анализа влияния прогнозируемых изменений климата на рост древесных растений.

3. Для сухих лесов и лесостепей вплоть до границы подтаежной зоны наиболее характерно положительное влияние осадков и отрицательное – температур первой половины текущего и второй половины предыдущего вегетационного сезона, обусловленные ролью климатических факторов в регуляции режима увлажнения. Влияние обоих факторов зимой связано с повреждением растений морозом, защитной и влагоаккумулирующей функциями снегового покрова.

4. Существенный вклад в климатический отклик хвойных вносят локальные условия. В экосистемах, подверженных дефициту увлажнения, это, в первую очередь, ландшафтно-почвенный комплекс, определяющий динамику почвенной влажности. В локальных условиях, способствующих усилению стресса, обусловленного климатическими экстремумами (в лесостепи это сухие местообитания), влияние видовых различий в колебаниях радиального прироста уменьшается, и наоборот.

5. В горных лесных экосистемах условия произрастания также существенно модифицируют климатическое влияние на рост хвойных, в частности ели сибирской, во всем ареале ее распространения, приводя к дивергенции в длительных трендах прироста и его климатическом отклике. Однако вследствие сильной расчлененности рельефа эта модификация приводит к необходимости учитывать скорее микроусловия для отдельных деревьев, чем усредненную характеристику участка.

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

В данном разделе рассмотрены особенности закономерностей роста и климатического отклика, обусловленные индивидуальными различиями между деревьями – фенотипическими (энергия роста) и генетическими.

4.1. Особенности климатического отклика деревьев сосны с различной энергией роста

Для выявления особенностей деревьев с различной энергией роста были использованы наиболее объемные выборки по району исследования – около 200 деревьев сосны обыкновенной в Минусинских ленточных борах (Таблица 2.1, Рисунок 4.1) на четырех участках, расположенных в пределах 25 км от метеостанции Минусинск: Малая Минуса (MIN) – 40 деревьев, Тараска (TAR) – 34 дерева, Малая Ничка (NIC) – 29 деревьев и Зеленый Шум (ZSH) – 95 деревьев. Сравнительная характеристика участков приведена в Таблице 4.1. Следует отметить, что участок ZSH испытывает влияние близко расположенных городов (Абакан, Минусинск), которое выражается в локальном повышении температур на 1-1,5°C в течение холодного периода и высоком антропогенном воздействии – загрязнение воздуха, рекреационная нагрузка; также микроклимат этого участка смягчается близостью крупного водотока – р. Енисей (т.е. уменьшается диапазон изменчивости температур, увеличивается количество осадков).

Для анализа временной изменчивости климатического отклика были рассмотрены два подпериода: 1915-1963 гг. и 1964-2012 гг, второй подпериод характеризуется более влажным летом (увеличением количества осадков с мая по октябрь) и более мягкой зимой (увеличением температур с ноября по март) (Рисунок 2.4), что характерно для Центральной Азии (например, Wu et al., 2013).

Краткая характеристика участков сбора материала

Участок	Древостой	Нижние ярусы растительности	Почва и топография
ZSH	<i>Pinus sylvestris</i> без примесей, средней плотности	Подлесок плотностью 30%: <i>Cotoneaster melanocarpus</i> , <i>Caragana arborescens</i> , <i>Spiraea chamaedrifolia</i> и др. Травянистый покров злаково-разнотравный.	Супесчаная почва, 10- 15 см плодородного слоя (7-10% гумуса). Средняя влажность почвы. Рельеф плоский, уклоны до 5°.
MIN	<i>Pinus sylvestris</i> с примесью <i>Betula pendula</i>	Подлесок аналогично ZSH. Травянистый покров злаково-разнотравный, 10- 15% мохового покрытия.	Супесчаная почва, 8- 10 см плодородного слоя (7-10% гумуса), менее плотная, чем на ZSH. Средняя влажность почвы. Рельеф плоский, уклоны до 10°.
TAR		Аналогично MIN, но моховое покрытие только 5-10%.	Почва более песчаная, чем на MIN. Низкая влажность почвы. Ровный склон холма, уклон 15-45°.
NIC	<i>Pinus sylvestris</i> с примесью <i>Betula pendula</i> и <i>Populus tremula</i>	Подлесок плотностью 35%: <i>Caragana arborescens</i> , <i>Cotoneaster melanocarpus</i> , <i>Rosa acicularis</i> . Травянистый покров злаково- разнотравный,	Почва содержит меньше песка и больше гумуса (10-15%), влажность от средней до высокой. Рельеф – неровная равнина, уклоны до 10°.

		преобладает <i>Carex macroura</i>).	Много ручьев и болотистых участков.
--	--	--------------------------------------	-------------------------------------



Рисунок 4.1. Карта района исследования с указанием мест сбора материала (круги) и метеостанций (звезды)

При стандартизации индивидуальных хронологий на первом этапе производили удаление возрастного тренда, представленного негативной экспонентой или линейной функцией (Methods of dendrochronology..., 1990). Для выделения групп деревьев со сходной энергией роста рассчитали по полученным числовым параметрам индивидуальные функции возрастного тренда за первые 100 лет жизни каждого дерева (когда разница между деревьями наиболее велика), в том числе и прогнозируемые – для деревьев, не достигших возраста 100 лет. Затем получили усредненные значения с шагом 10 лет, т.е. по 10 значений для каждого дерева. Далее по этим значениям для всего набора хронологий был проведен кластерный анализ. Первоначально для оценки возможности такого разбиения использовали иерархическую классификацию методом полной связи (Рисунок 4.2 а), которые показали наличие в выборке групп хронологий, сходных между собой, но имеющих резкое отличие от хронологий других групп. Однако

необходимое количество групп осталось неявным, поэтому далее провели кластеризацию выборки методом К-средних при количестве кластеров от 3 до 8. Дискриминантный анализ показал, что при 3 и 4 кластерах качество классификации недостаточно высоко (Рисунок 4.2 б), а при увеличении количества кластеров от 5 до 8 качество увеличивается незначительно; с другой стороны, при этом уменьшается объем кластерных выборок, поэтому приняли оптимальное количество кластеров для имеющейся выборки, равное пяти. Ранее в дендроклиматологии аналогичная методика – сочетание иерархической классификации и метода К-средних – была использована для разделения деревьев на локальном уровне по типу климатического отклика на три группы с положительным, отрицательным и незначимым откликом прироста на температуру (Wilmking et al., 2004, 2005).

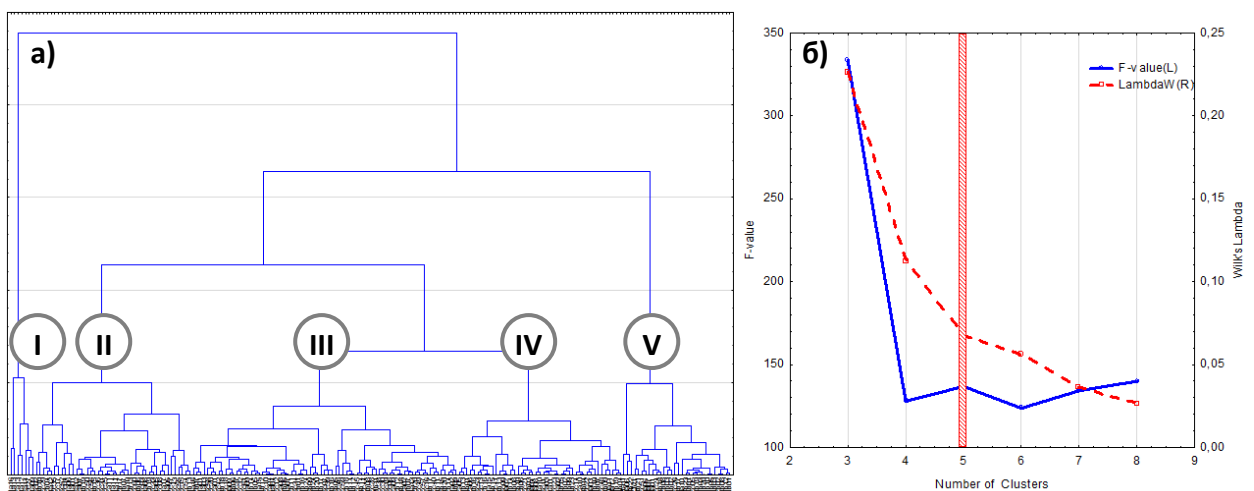


Рисунок 4.2. Классификация хронологий по параметрам возрастных кривых;

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

Для верификации результатов классификации была проведена группировка исходных погодичных возрастных кривых по кластерам и расчет усредненной экспоненциальной функции возрастного тренда для каждого кластера. Полученные

графики и функции приведены на Рисунке 4.3. Отчетливо проявляются различия между кластерами в параметрах возрастных кривых.

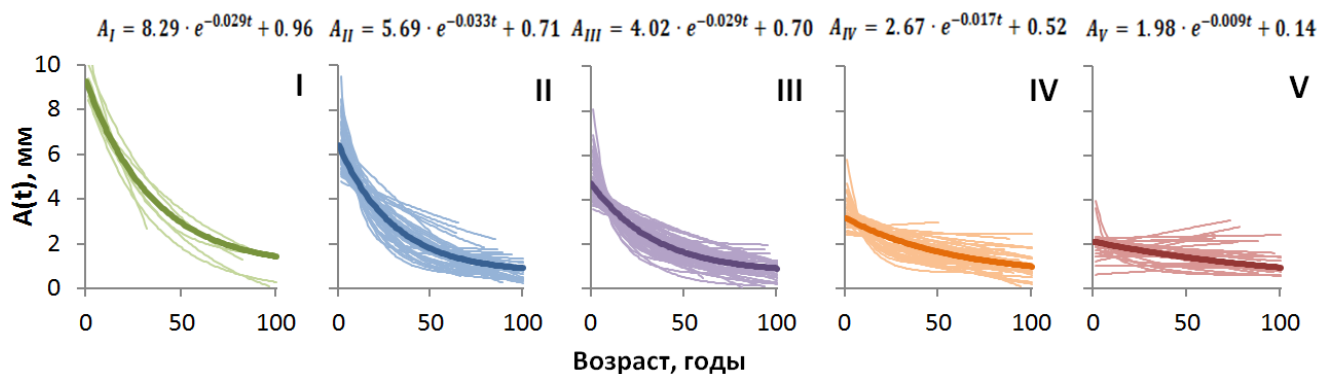
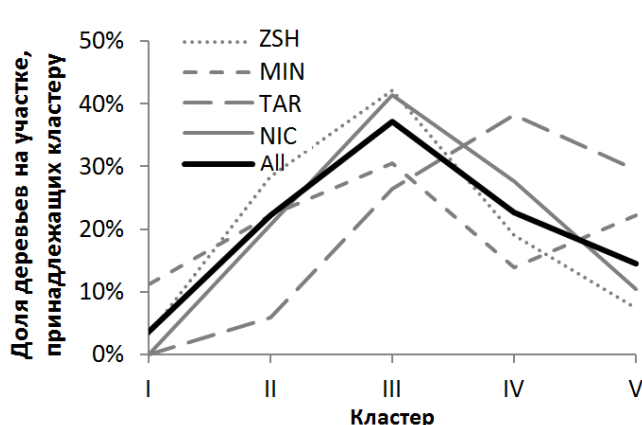


Рисунок 4.3. Результаты классификации: индивидуальные годовичные возрастные кривые и усредненные функции возрастного тренда для каждого кластера

На Рисунке 4.4 показано, что на каждом участке представлены деревья из различных кластеров, причем распределение близко к нормальному (критерий Шапиро-Уилкса значим на уровне $p < 0.005$). На участках NIC и TAR к I кластеру не отнесено ни одной хронологии, кроме того, на участке TAR распределение сильно сдвинуто к IV-V кластерам. На участке MIN в распределении повышена доля крайних (I и V) кластеров.



Участок	Кластер					Всего	W-тест Шапиро-Уилкса
	I	II	III	IV	V		
ZSH	3	27	40	18	7	95	W=0.8913 p=0.0000
MIN	4	8	11	5	8	36	W=0.8963 p=0.0027
TAR	0	2	9	13	10	34	W=0.8627 p=0.0005
NIC	0	6	12	8	3	29	W=0.8804 p=0.0034
All	7	43	72	44	28	194	W=0.9039 p=0.0000

Рисунок 4.4. Распределение индивидуальных хронологий по кластерам

На втором этапе стандартизации хронологий проводили удаление автокорреляционной зависимости и усреднение индивидуальных индексированных хронологий для получения обобщенных (локальных – ZSH, MIN,

TAR и NIC, кластерных – I...V и региональной – All) хронологий (Methods of dendrochronology..., 1990). Для остаточных обобщенных хронологий получены статистические характеристики, которые представлены в Таблице 4.2. Для всех хронологий EPS превышает пороговое значение 0.85, межсериальные коэффициенты корреляции значимы на уровне $p < 0.005$, что указывает на высокий уровень общего внешнего сигнала, хотя значения межсериального коэффициента корреляции ниже, чем обычно наблюдаемые в регионах, где имеется один внешний лимитирующий фактор (Шиятов, 1986). Это может быть обусловлено наличием в лесостепной зоне нескольких значимо влияющих на ШГК климатических факторов, а также более высоким влиянием неклиматических внешних факторов – локальных условий, конкуренции и пр. (Магда, Ваганов, 2006). Тем не менее, объем выборок во всех случаях достаточен для дендроклиматического анализа. Коэффициенты корреляции между локальными хронологиями высокие (Таблица 4.3). Необходимость учитывать влияние локальных условий места произрастания подтверждается пространственным распределением значений коэффициентов корреляции между локальными хронологиями, которые зависят не только от расстояния между участками, но и от почвы и рельефа: максимальная корреляция наблюдается между смежными участками MIN и TAR, а хронология ZSH коррелирует с остальными в меньшей степени.

На каждом участке выборка представлена деревьями различных возрастов – от 21 до 167 лет в целом по району. Для всех участков возрастная структура выборки примерно одинакова (Рисунок 4.5 а), кроме участка TAR, где в выборке отсутствуют деревья возрастом более 100 лет.

Таблица 4.2

Статистические характеристики стандартизованных (остаточных) локальных и региональной хронологий

Характеристика	Хронологии				
	локальные				All
	MIN	TAR	NIC	ZSH	
Длительность, годы	167	100	142	133	167
Количество деревьев N	40	34	29	95	198
Возраст деревьев, годы	21-167	40-96	39-142	31-133	21-167
$stdev$	0.19	0.19	0.20	0.28	0.19
$sens$	0.22	0.23	0.24	0.33	0.23
EPS	0.88-0.98	0.96-0.97	0.92-0.96	0,99	0,97-0,99
$r\text{-}bar$	0.44-0.51	0.44	0.40-0.48	0.56-0.62	0.41-0.48

Таблица 4.3

Коэффициенты корреляции между региональной и локальными хронологиями за период 1915-2012 гг.

	MIN	TAR	NIC	All
ZSH	0.633	0.589	0.656	0.947
MIN		0.895	0.776	0.828
TAR			0.700	0.776
NIC				0.811

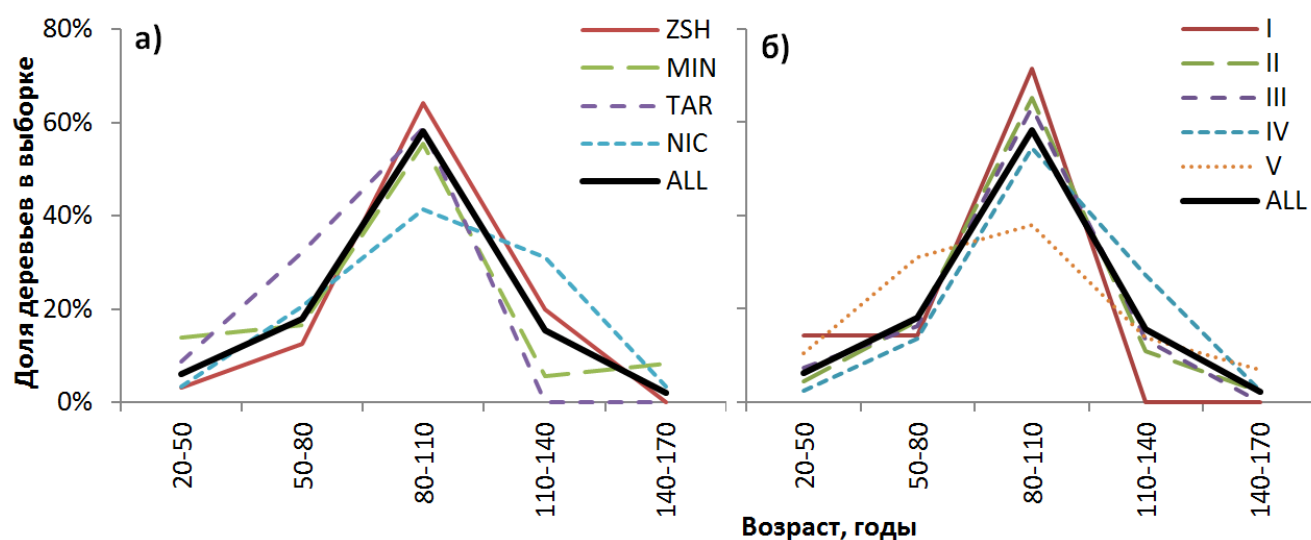


Рисунок 4.5. Возрастная структура региональной выборки, локальных (а) и кластерных (б) выборок деревьев

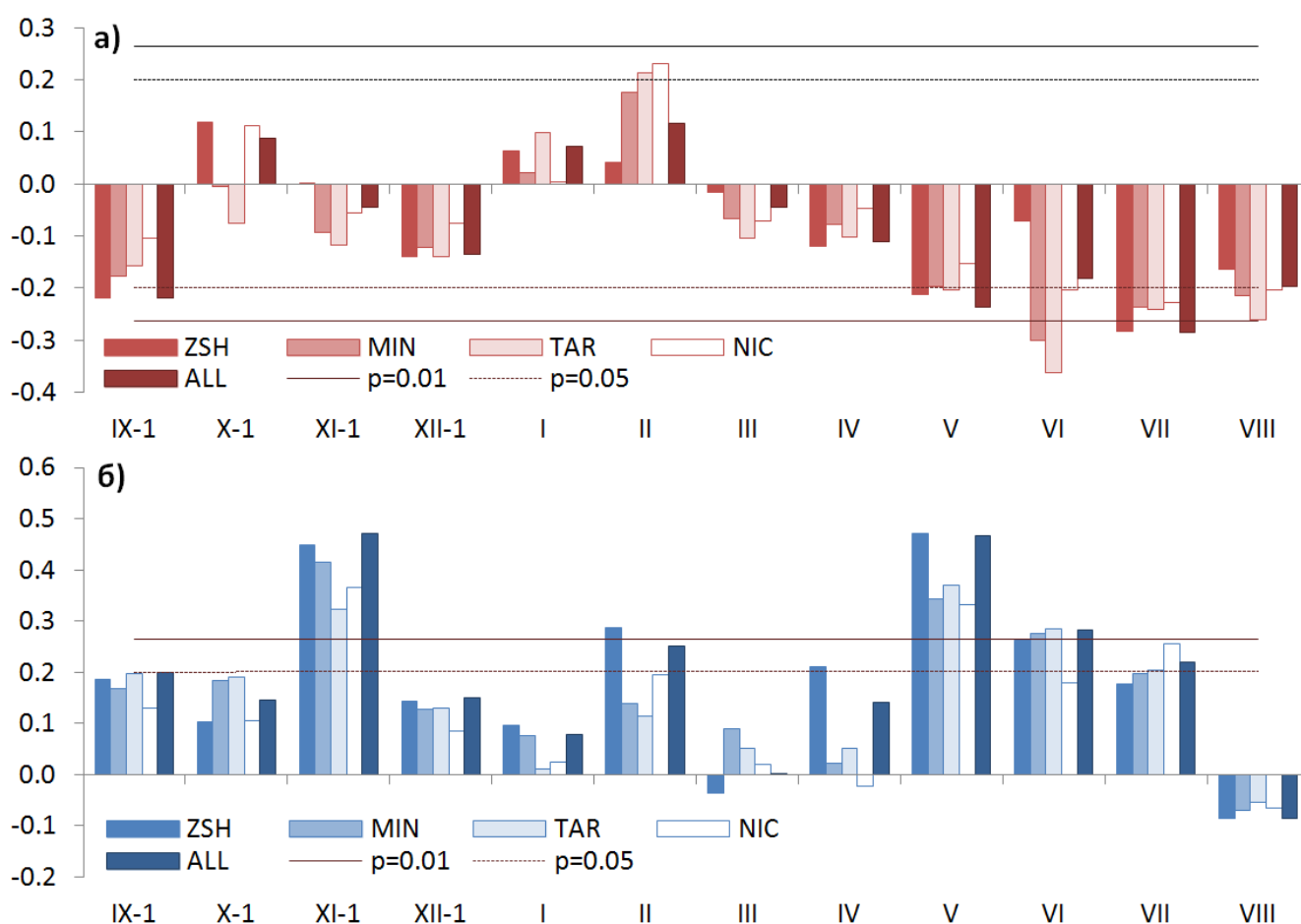


Рисунок 4.6. Коэффициенты корреляции локальных и региональной хронологий с климатическими переменными: температурой (а) и осадками (б)

Климатический отклик в радиальном приросте сосны носит комплексный характер, типичный для лесостепей центральной Азии. Осадки мая-июня текущего сезона оказывают прямое положительное влияние на ШГК как источник увлажнения в условиях недостаточного их количества (Рисунок 4.6). Ноябрь в регионе является периодом первых морозов и установления снежного покрова, т.е. осадки этого периода играют в основном защитную роль и имеют высокую значимость на региональном уровне. Наличие значимой корреляции хронологии ZSH с осадками апреля и пониженный ее отклик в июле позволяет предполагать более раннюю активацию процессов роста древесины сосны и сдвиг сезона роста в целом на этом участке. Отрицательное воздействие температуры мая-июля является косвенным, так как ее повышение приводит к усилению транспирации и испарения влаги с поверхности почвы, результатом чего является водный стресс растений. Локальные особенности этого отклика связаны с водным режимом ближайших водотоков и водоемов (р. Енисей, малые водные объекты в районе участка NIC), которые являются дополнительным источником увлажнения при максимальном уровне воды. Значимость температуры и осадков сентября предыдущего года (т.е. после завершения ростовых процессов) объясняется возможностью накопления осадков этого периода в почве и их последующего использования весной.

Статистические характеристики кластерных хронологий приведены в Таблице 4.4. Стандартное отклонение, коэффициент чувствительности и EPS в крайних (I и V) кластерах несколько ниже по сравнению со средними (II-IV) кластерами. Относительно невысокие значения чувствительности и EPS могут быть обусловлены объединением в одну выборку деревьев из различных локальных условий произрастания, значимость влияния которых в лесостепной зоне показана ранее (Бабушкина и др., 2011). Тем не менее, для всех хронологий EPS превышает пороговое значение 0.85, межсериальные коэффициенты корреляции значимы на уровне $p < 0.005$. Объем выборок неодинаковый – V и особенно I кластеры представлены меньшим количеством деревьев.

Статистические характеристики стандартизованных (остаточных) кластерных хронологий

Характеристика	Кластерные хронологии				
	I	II	III	IV	V
Длительность, годы	101	142	135	142	167
Количество деревьев N	7	46	69	45	31
Возраст деревьев, годы	32-100	39-142	21-135	50-142	37-167
$stdev$	0.18	0.22	0.21	0.25	0.20
$sens$	0.21	0.24	0.24	0.21	0.23
EPS	0.87	0,92-0,98	0,96-0,99	0,96-0,97	0,86-0,96
$r\text{-}bar$	0.52	0.39-0.52	0.41-0.51	0.43-0.51	0.43-0.46

Сравнение корреляций кластерных хронологий между собой (Таблица 4.5) показывает, что кластеры II-IV наиболее сходны между собой; V кластер коррелирует с остальными в меньшей степени; наибольшее отличие имеет I кластер. В целом различия нарастают при увеличении «расстояния» между кластерами. Меньшая степень сходства с остальными и более низкие статистические $stdev$ и EPS хронологий I и V кластеров могут быть связаны как с меньшим объемом выборок, так и с взаимодействием климатических и фитоценотических (конкурентных) факторов. Наиболее развитые деревья, для которых влияние конкуренции минимально, являются более устойчивыми к воздействию климатических переменных, что приводит к ослаблению климатического сигнала (Van Den Brakel, Visser, 1996). Для ослабленных и угнетенных деревьев влияние фитоценотических факторов становится сравнимым по силе с климатическим и заглушает, «зашумляет» его, что приводит к снижению чувствительности хронологий, отмеченному, например, в работе Martin-Benito et al. (2008).

Коэффициенты корреляции между кластерными хронологиями за 1915-2012 гг.

	II	III	IV	V	All
I	0.736	0.721	0.728	0.719	0.763
II		0.971	0.920	0.828	0.973
III			0.954	0.871	0.987
IV				0.932	0.979
V					0.917

В других условиях произрастания ранее были показаны различия климатического отклика для деревьев, классифицированных по классу кроны или диаметру ствола, т.е. по объему жизненного пространства и соответственно, доступности необходимых ресурсов (Martin-Benito et al., 2008; Campelo et al., 2013). Такие различия наблюдаются и в лесостепях Юга Сибири. Усиление негативного влияния температур первой половины сезона и климата предыдущего сентября для деревьев с малой энергией роста связано с уменьшением доступности почвенной влаги вследствие меньшего объема, разветвленности и глубины залегания корневой системы. Наблюдающееся в июле ослабление влияния температуры и осадков у деревьев пониженной энергии роста связано с различиями в сроках камбиальной активности (Rossi et al., 2008). Так, для района исследования деление клеток заканчивается примерно в начале августа (Porkova et al., 2018; Фонти и др., 2019), но у более слабых деревьев этот процесс заканчивается раньше. Поскольку камбиальная зона воспринимает большую часть климатического сигнала (Vaganov et al., 2011), доминирующие деревья в этот период показывают более значимый климатический отклик.

В каждом кластере собраны деревья различного возраста; различия в возрастной структуре между кластерами, за исключением самого небольшого по объему выборки I кластера, практически отсутствуют (Рисунок 4.5 б). Сравнение усредненных показателей и общего массива возрастных кривых, сгруппированных по кластерам (Рисунок 4.3), показало, что в каждом кластере действительно

собраны деревья со сходной энергией роста. Так, в I кластере сгруппированы немногочисленные деревья с максимальной по региону энергией роста, резко отличающиеся от остальных кластеров, для которых различия между соседними кластерами намного меньше. В V кластер попадают деревья с наименьшей энергией роста, для которых во внешнем сигнале должен присутствовать более значимый вклад фитоценотического влияния (конкуренции) и особенностей рельефа. Особенно эти различия заметны в первые десятилетия роста деревьев (Рисунок 4.7). Расчет площади сечения ствола показывает, что динамика этой величины отражает различия между кластерами еще более значимо. Например, у деревьев I кластера средняя площадь сечения ствола в 2.1-2.4 раза больше, чем у деревьев «соседнего» II кластера (при сравнении одновозрастных деревьев). Таким образом, можно считать, что классификация по энергии роста отражает конкурентные отношения деревьев между собой. Так, резкое увеличение радиального прироста (т.е. энергии роста) отдельного дерева при исключении влияния конкуренции (например, гибель соседних деревьев) показано еще в работе Blasing et al. (1983).

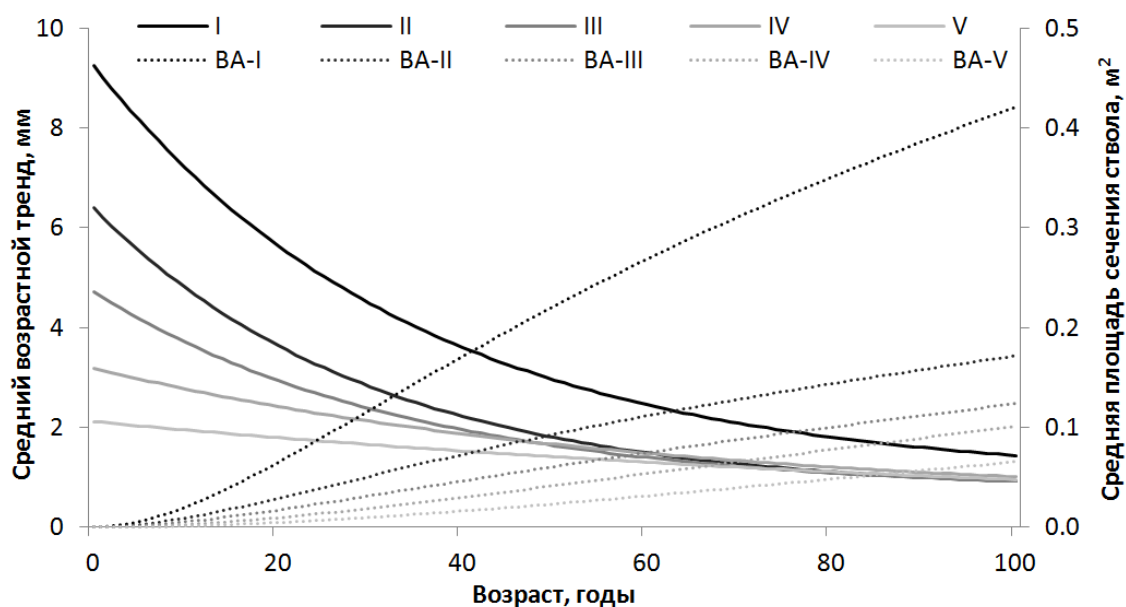


Рисунок 4.7. Усредненная по кластерам возрастная динамика радиального прироста (сплошные линии) и площади сечения ствола (basal area – BA, штриховые линии)

Анализ распределения деревьев по кластерам для каждого участка (Рисунок 4.5) показывает, что отклонения распределения от нормального зависят от объема выборки; сдвиг распределения в сторону деревьев малой энергии роста наблюдается на участках с более экстремальными локальными условиями – меньшим почвенным увлажнением вследствие большего расстояния от водных объектов (MIN, TAR) и расположения участка на крутом склоне холма (TAR). Таким образом, особенности распределения локальных выборок по кластерам коррелируют с условиями местообитания.

Для выявления зависимости климатического отклика от энергии роста был проведен дендроклиматический анализ кластерных хронологий (Рисунок 4.8). В целом климатический сигнал кластерных хронологий сходен с региональным, однако, имеются различия. Так, отрицательное влияние температуры сентября предыдущего года, мая и июня текущего усиливается по мере уменьшения энергии роста деревьев от I к V кластеру. В июле, наоборот, корреляция с температурой максимальна для деревьев I кластера. Усиление климатического сигнала у медленно растущих деревьев наблюдается также и для осадков предыдущего сентября. Можно отметить уменьшение влияния осадков февраля и мая на рост деревьев, относящихся к крайним кластерам (I, V). В июле – самом жарком месяце – резко выделяется сильная реакция прироста деревьев на осадки в I кластере. Тем не менее, для всех кластеров наблюдается общая картина регионального климатического сигнала.

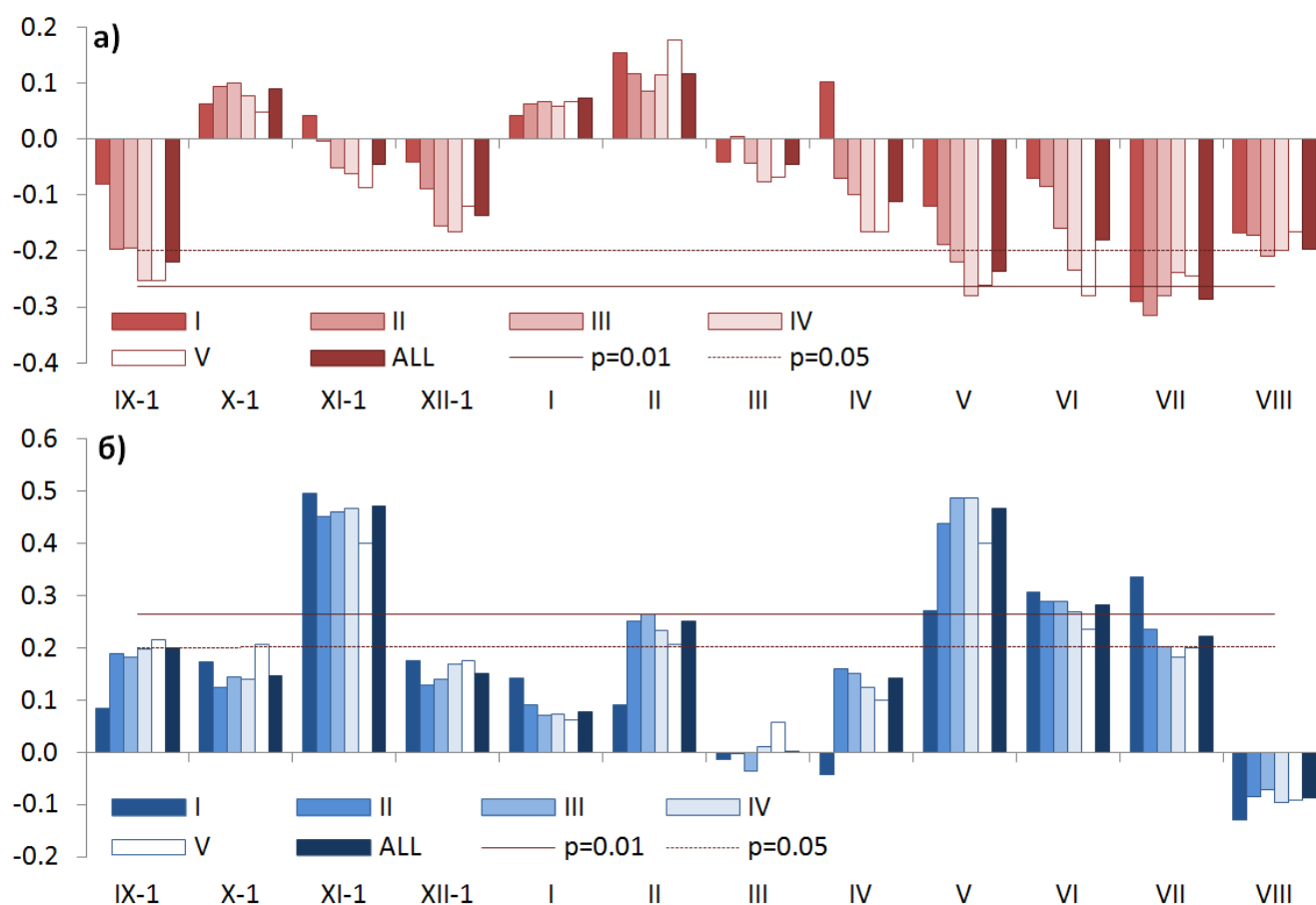


Рисунок 4.8. Парные коэффициенты корреляции кластерных хронологий с температурой (а) и осадками (б) за период 1915-2012 гг.

При исследовании динамики климатического отклика (сравнении парных коэффициентов корреляции хронологий с климатическими факторами для двух подпериодов – 1915-1963 и 1964-2012 гг.) были выявлено следующее (Рисунок 4.9). Учитывая длительные тенденции в росте температуры и летних осадков в районе исследования, интересно, что изменения климатического отклика однонаправлены у деревьев из разных кластеров. Так, отрицательное влияние температуры апреля в первом периоде (1915-1963) сменяется на нейтральное во втором. При этом, положительное влияние температуры апреля на деревья I кластера свидетельствует об успешной акклиматизации к раннему теплу доминирующих в древостое деревьев. Максимальный эффект высоких температур в лимитировании прироста также смещается по сезону от весенних (апрель–май) к июлю и августу. Параллельно возрастает восприимчивость прироста деревьев к поступлению осадков, как осенне-зимних, так и раннелетних, особенно важными оказываются

осадки мая. Оценивая данные, представленные на Рисунке 4.9, в целом, можно предположить, что если текущие изменения климата в регионе существенно изменят сезонность, особенно выпадения осадков, это может оказаться дополнительным инструментом конкуренции в древостоях.

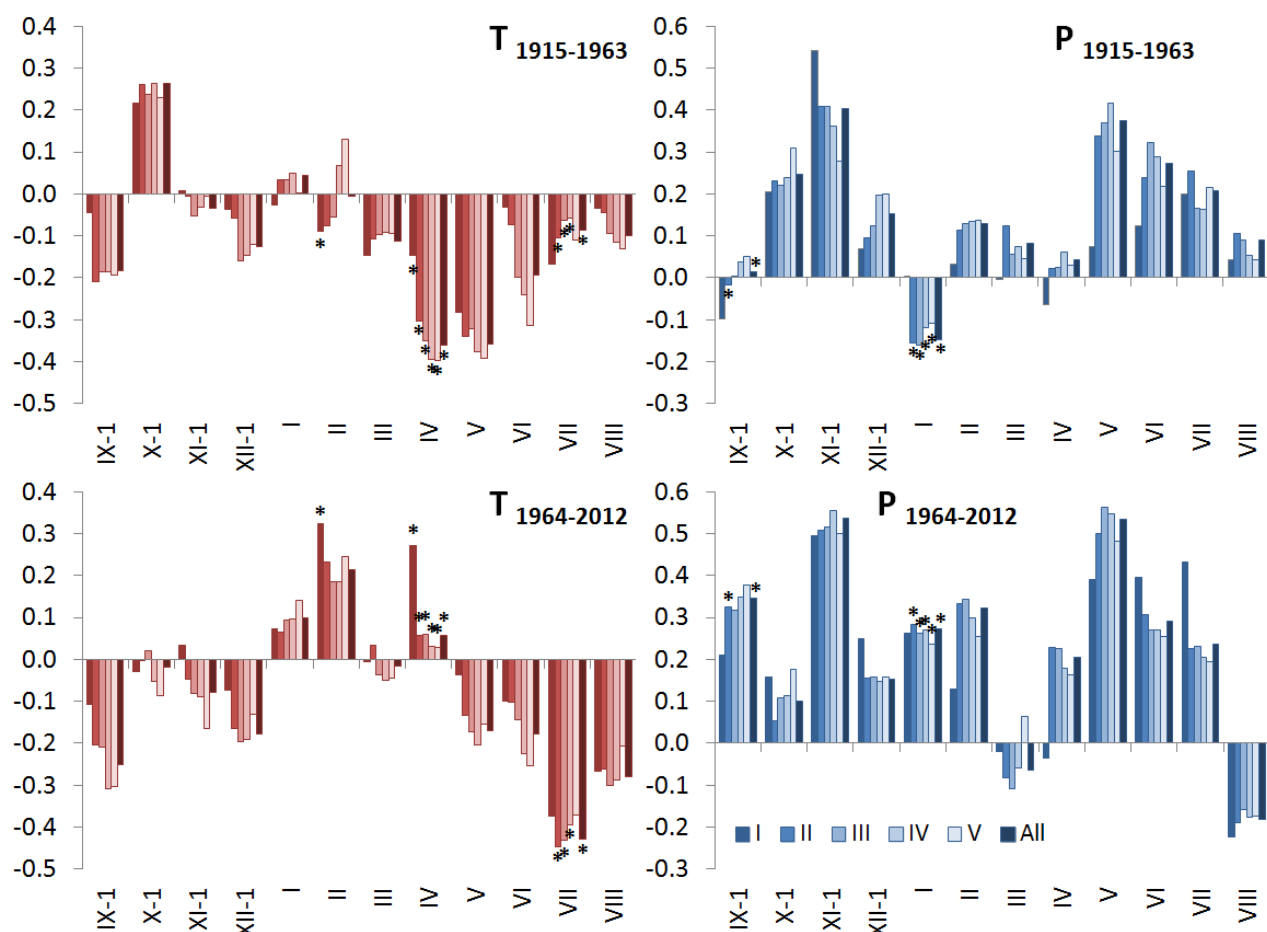


Рисунок 4.9. Динамика зависимости климатического отклика (коэффициентов корреляции) от энергии роста. Коэффициенты корреляции, значимо различающиеся на уровне $p < 0.05$, отмечены звездочками (*)

В целом же климатический отклик относительно стабилен, т.к. уровень значимости различий между коэффициентами корреляции за два подпериода $p > 0.03$. Различия между кластерами также стабильны для большинства значимых компонент климатического отклика.

Таким образом, в условиях лесостепной природной зоны комплексный климатический сигнал наиболее полно выражен в средних по энергии роста

деревьях II-IV кластеров, но для некоторых климатических переменных целесообразнее рассматривать отклик крайних кластерных хронологий: наиболее быстрорастущие деревья (I кластер) имеют более сильный отклик на осадки июля, наиболее медленнорастущие (V кластер) – на температуру мая-июня и климат предыдущего сентября. Например, для детального исследования климатического сигнала и дендроклиматических реконструкций можно использовать отдельные подвыборки деревьев, классифицированных по энергии роста – доминирующие (I), средние по положению (II-IV) и угнетенные (V кластер).

4.2. Поиск взаимосвязей между генетической гетерозиготностью индивидуальных деревьев лиственницы, особенностями их роста и климатического отклика

В данном исследовании впервые предложено использовать комбинацию обоих типов генетических маркеров, рекомендуемых для исследования влияния глобального изменения климата на генетическую изменчивость популяций и видов (Angeloni et al., 2012): 1) селективно-нейтральных (межгенные микросателлиты и «снипы» в некодирующих районах генома) и 2) адаптивных (микросателлиты, тесно сцепленные с функциональными адаптивными генами и «снипы» в кодирующих участках генома). Также впервые предложено использовать в качестве признака устойчивости развития среднее значение прироста (AvTRW), дисперсию (VarTRW) и другие характеристики радиального прироста деревьев. Эти признаки особенно важны тем, что они взаимодействуют с очень важными средовыми и климатическими факторами, такими как осадки, температура и длительность вегетативного периода.

Представленная работа выполнена на стыке двух дисциплин – дендрохронологии и популяционной геномики (Krutovsky, Neale, 2005; Gonzalez-Martinez et al., 2006; Крутовский, 2006). Данный подход позволяет более эффективно изучать проблемы адаптации природных популяций в условиях глобального изменения климата (King et al., 2013) и его влияния на генетическую изменчивость популяций и видов (Pauls et al., 2013).

Для дендроклиматического анализа были выбраны климатические данные по гридам, имеющие бóльшую длительность (1901-2015 гг.) по сравнению с данными метеостанций. Учитывая географическое расположение участков, для выявления климатического отклика хронологий BER были использованы данные по координатам 54-54.5°N 89.5-90°E, EFR – усредненные по координатам 54-55°N 89-90°N.

Керны лиственницы сибирской были собраны в июле 2014 года на двух участках (Рисунок 4.10) в Ширинском районе Хакасии: 1) возле п. Беренжак (BER) – лиственничный лес с сосной на пологом склоне; 2) вблизи от п. Ефремкино (EFR) – лиственничник на крутом склоне и у его подножия. Расстояние между участками – 25 км. На каждом участке было взято по два керны с 50 деревьев. По данным двух кернов были получены усредненные измеренные ряды для каждого дерева (Рисунок 4.11). Длительность рядов ШГК достигает 293 лет на участке BER и 214 лет на участке EFR.

С помощью программы ARSTAN далее были построены кривые возрастного тренда для каждого дерева по двум методам: 1) сплайн с длиной 67% от длины ряда; 2) экспоненциальная или линейная (при появлении отрицательных значений на экспоненциальной кривой) функции:

$$\begin{aligned} A(t) &= a \cdot e^{-b \cdot t} + d, \\ A(t) &= c \cdot t + d, \end{aligned} \tag{1}$$

где a, b, c, d – числовые коэффициенты, подбираемые для каждого дерева отдельно; $t = i + PO$ – камбиальный возраст годичного кольца, i – номер кольца в ряду, PO – количество годичных колец от сердцевины дерева до наиболее внутреннего кольца на образце (pith offset), если образец не проходит через сердцевину.

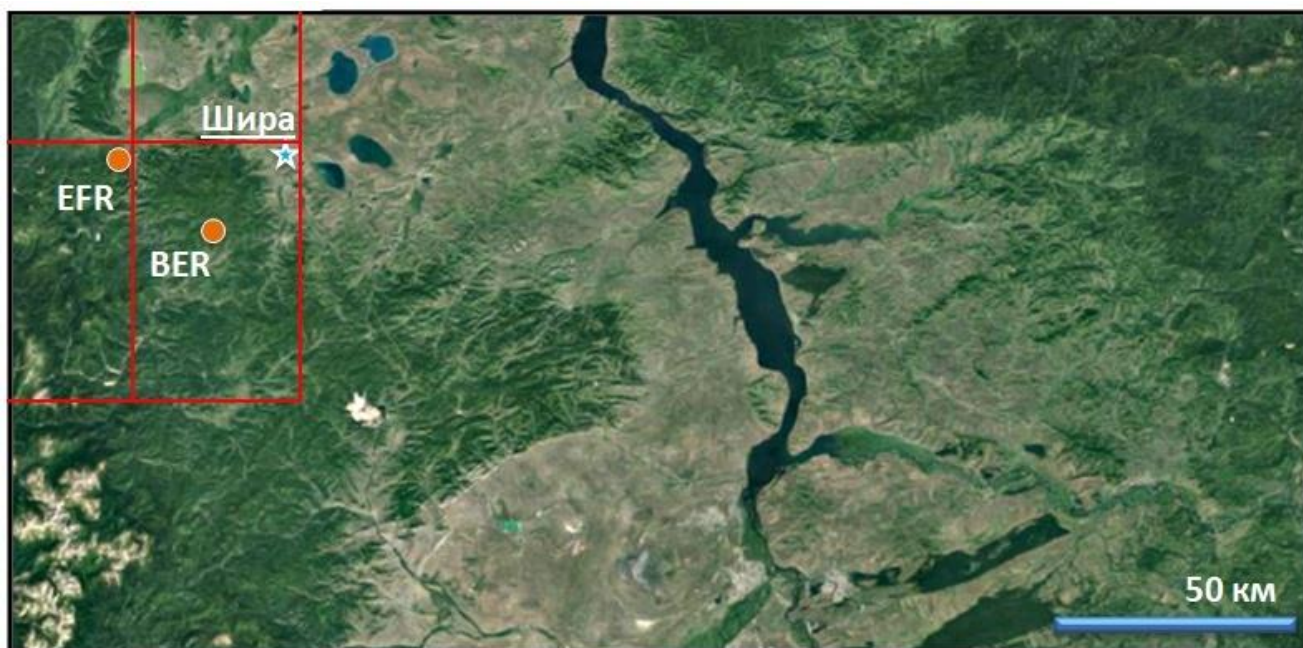


Рисунок 4.10. Карта района исследования с указанием мест сбора материала (круги), метеостанции (звезда) и линий географической сетки для климатических рядов температур и осадков CRU TS, PDSI

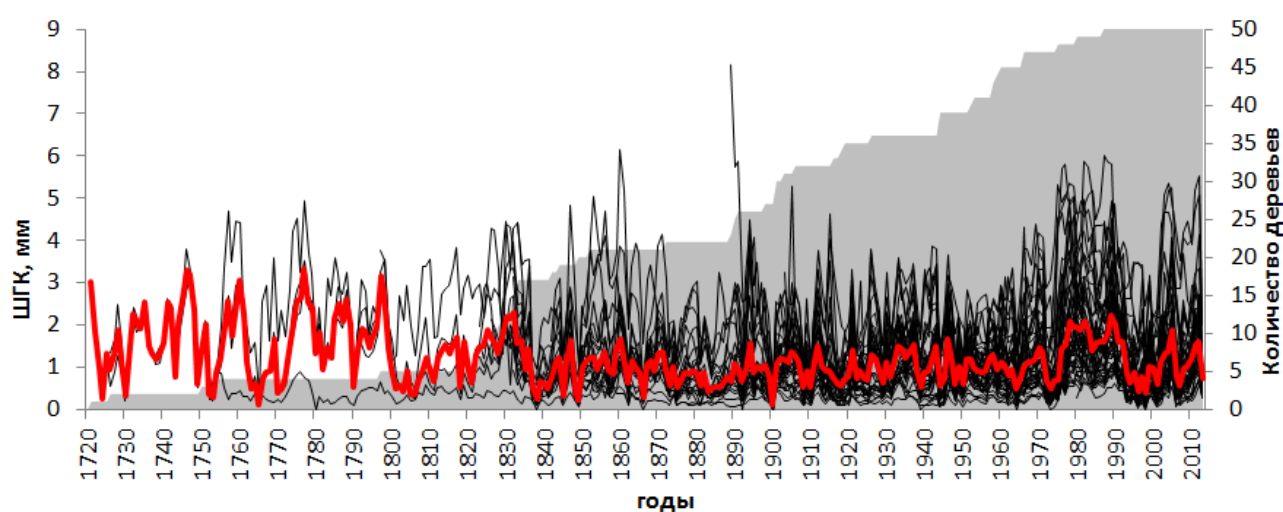


Рисунок 4.11. Измеренные хронологии отдельных деревьев и локальная измеренная хронология (красная линия) на примере участка BER с указанием глубины выборки

Для каждого дерева были отобраны образцы хвои для генетического анализа, методика которого кратко изложена ранее (Подраздел 2.6). В процессе генотипирования были получены данные по 8 микросателлитным локусам

(Таблица 2.4). Для обеих популяций наблюдается высокая генетическая изменчивость во всех локусах – от 3 до 15 аллелей на локус (Таблица 4.6). Наблюдаемая гетерозиготность H_0 варьирует от 0.040 до 0.560 на локус и в среднем составляет 0.315 и 0.260 для всех локусов в исследуемых популяциях BER и EFR, соответственно. По данным $AvTRW$ и $VarTRW$ пока трудно сделать заключение о характере их связи с $IndHet$ (Таблица 4.7, Рисунок 4.12). Наблюдаются определённые тренды, но необходимо увеличение числа локусов и более точный метод генотипирования. В то же время характеристики $AvTRW$ и $VarTRW$ положительно коррелируют между собой с высокой значимостью. Это может быть вызвано влиянием на радиальный прирост двух систем факторов:

1) комплекс быстро меняющихся климатических факторов, общий для всей популяции и приводящий к синхронному падению радиального прироста в неблагоприятные годы у всей популяции;

2) конкуренция между деревьями за свет, влагу и почвенные ресурсы, а также генетические факторы, действующие постоянно и индивидуально (для доминирующих деревьев – в наименьшей степени, для угнетённых – в наибольшей), приводящие к ограничению радиального прироста в течение всей жизни дерева.

В общем, основываясь на этой связи, можно заключить, что в условиях внешнего стресса деревья формируют узкие кольца вне зависимости от их генотипа, тогда как в оптимальных условиях некоторые из них могут откликаться более, формируя более широкие кольца прироста, показывая нелинейный отклик.

Взаимосвязь других статистических характеристик радиального прироста с $IndHet$ рассчитывалась для измеренных (raw) и двух типов стандартизованных (std, res) индивидуальных рядов годовых колец (Таблица 4.8, Рисунок 4.12). Однако, все коэффициенты корреляции этих характеристик с $IndHet$ тоже близки к нулю и незначимы.

Таблица 4.6

Генетическая вариация микросателлитных локусов в двух популяциях лиственницы сибирской

Популяция	Параметр	<i>bcLK056</i>	<i>bcLK224</i>	<i>bcLK066</i>	<i>bcLK260</i>	<i>bcLK235</i>	<i>UBC-1-22</i>	<i>UAKLj6</i>	<i>bcLK232</i>	Mean±SE
BER	N_a	10	4	4	5	15	3	9	4	6.8±1.5
	N_e	6.2	2.8	1.4	2.1	8.8	1.2	5.6	1.7	3.7±1.0
	H_o	0.340	0.180	0.260	0.340	0.560	0.040	0.380	0.420	0.315±0.056
	H_e	0.839	0.637	0.270	0.517	0.886	0.185	0.821	0.407	0.570±0.095
	F	0.595	0.717	0.037	0.343	0.368	0.784	0.537	-0.032	0.419±0.106
EFR	N_a	9	3	4	5	9	3	7	3	5.4±0.9
	N_e	5.4	1.8	1.2	1.4	4.3	1.4	4.3	1.2	2.6±0.6
	H_o	0.420	0.200	0.180	0.120	0.440	0.260	0.320	0.140	0.260±0.043
	H_e	0.816	0.455	0.168	0.287	0.768	0.295	0.767	0.165	0.465±0.099
	F	0.486	0.561	-0.073	0.582	0.427	0.120	0.583	0.154	0.355±0.089

Окончание таблицы 4.6

Популяция	Параметр	bcLK056	bcLK224	bcLK066	bcLK260	bcLK235	UBC-1-22	UAKLy6	bcLK232	Mean±SE
<i>mean±SE, BER & EFR</i>	N_a	9.5±0.5	3.5±0.5	4.0±0.0	5.0±0.0	12.0±3.0	3.0±0.0	8.0±1.0	3.5±0.5	6.1±0.9
	N_e	5.8±0.4	2.3±0.5	1.3±0.1	1.7±0.3	6.5±2.2	1.3±0.1	4.9±0.7	1.4±0.2	3.2±0.6
	H_o	0.380±0.040	0.190±0.010	0.220±0.040	0.230±0.110	0.500±0.060	0.150±0.110	0.350±0.030	0.280±0.140	0.288±0.035
	H_e	0.828±0.011	0.546±0.091	0.219±0.051	0.402±0.115	0.827±0.059	0.240±0.055	0.794±0.027	0.286±0.121	0.518±0.068
	F	0.540±0.055	0.639±0.078	-0.018±0.055	0.463±0.120	0.398±0.030	0.452±0.332	0.560±0.023	0.061±0.093	0.387±0.067

N_a – количество аллелей; $N_e = \frac{1}{\sum_{i=1}^n p_i^2}$ – эффективное количество аллелей; $H_o = \frac{N_{het}}{N}$ – наблюдаемая гетерозиготность;

$H_e = 1 - \sum_{i=1}^n p_i^2$ – ожидаемая гетерозиготность; $F = (H_e - H_o)/H_e = 1 - (H_o/H_e)$ – индекс фиксации; где N_{het} – количество гетерозиготных деревьев, N – общее количество генотипированных деревьев, p_i частота появления i -й аллели в популяции

Таблица 4.7

Корреляции между индивидуальной гетерозиготностью и основными параметрами радиального прироста лиственницы

Популяция	Характеристика	AvTRW / VarTRW	IndHet / AvTRW	IndHet / VarTRW
BER	коэфф. корр., R	0,805	0,215	0,265
	объем выборки, N	50	50	50
	ур. значимости, p	0,000	0,134	0,063
EFR	R	0,660	0,203	0,203
	N	50	50	50
	p	0,000	0,156	0,158
Вся выборка	R	0,726	0,146	0,122
	N	100	100	100
	p	0,000	0,147	0,225

Таблица 4.8

Корреляции между индивидуальной гетерозиготностью и параметрами индивидуальных рядов радиального прироста лиственницы

Выборка	raw					std			res	
	mean	stdev	sens	ac1	Rm	stdev	sens	ac1	stdev	sens
Все	<u>0,126</u>	<u>0,111</u>	<u>0,054</u>	<u>-0,062</u>	<u>0,02</u>	<u>0,02</u>	<u>0,04</u>	<u>÷</u>	<u>0,00</u>	<u>0,00</u>
	0,213	0,272	0,597	0,540	<u>4</u>	<u>3</u>	<u>8</u>	<u>0,038</u>	<u>5</u>	<u>2</u>
					0,81	0,82	0,63	0,710	0,96	0,98
					4	2	5		4	5
BER	<u>0,215</u>	<u>0,222</u>	<u>0,109</u>	<u>-0,142</u>	<u>÷</u>	<u>0,04</u>	<u>0,08</u>	<u>÷</u>	<u>0,04</u>	<u>0,05</u>
	0,134	0,122	0,449	0,325	<u>0,17</u>	<u>5</u>	<u>8</u>	<u>0,117</u>	<u>7</u>	<u>0</u>
					<u>3</u>	0,75	0,54	0,420	0,74	0,73
					0,23	7	2		4	2
					1					

EFR	<u>0,172</u>	<u>0,202</u>	<u>0,119</u>	<u>-0,035</u>	<u>0,19</u>	<u>0,01</u>	<u>0,11</u>	<u>-</u>	<u>0,05</u>	<u>0,00</u>
	0,234	0,159	0,412	0,809	<u>0</u>	<u>7</u>	<u>5</u>	<u>0,068</u>	<u>9</u>	<u>6</u>
					0,18	0,90	0,42	0,637	0,68	0,96
					6	7	6		4	9

В числителе указаны значения коэффициентов корреляции R параметров хронологий радиального прироста с IndHet, в знаменателе – уровень их значимости p . Rm – корреляция индивидуального ряда с локальной (master) хронологией

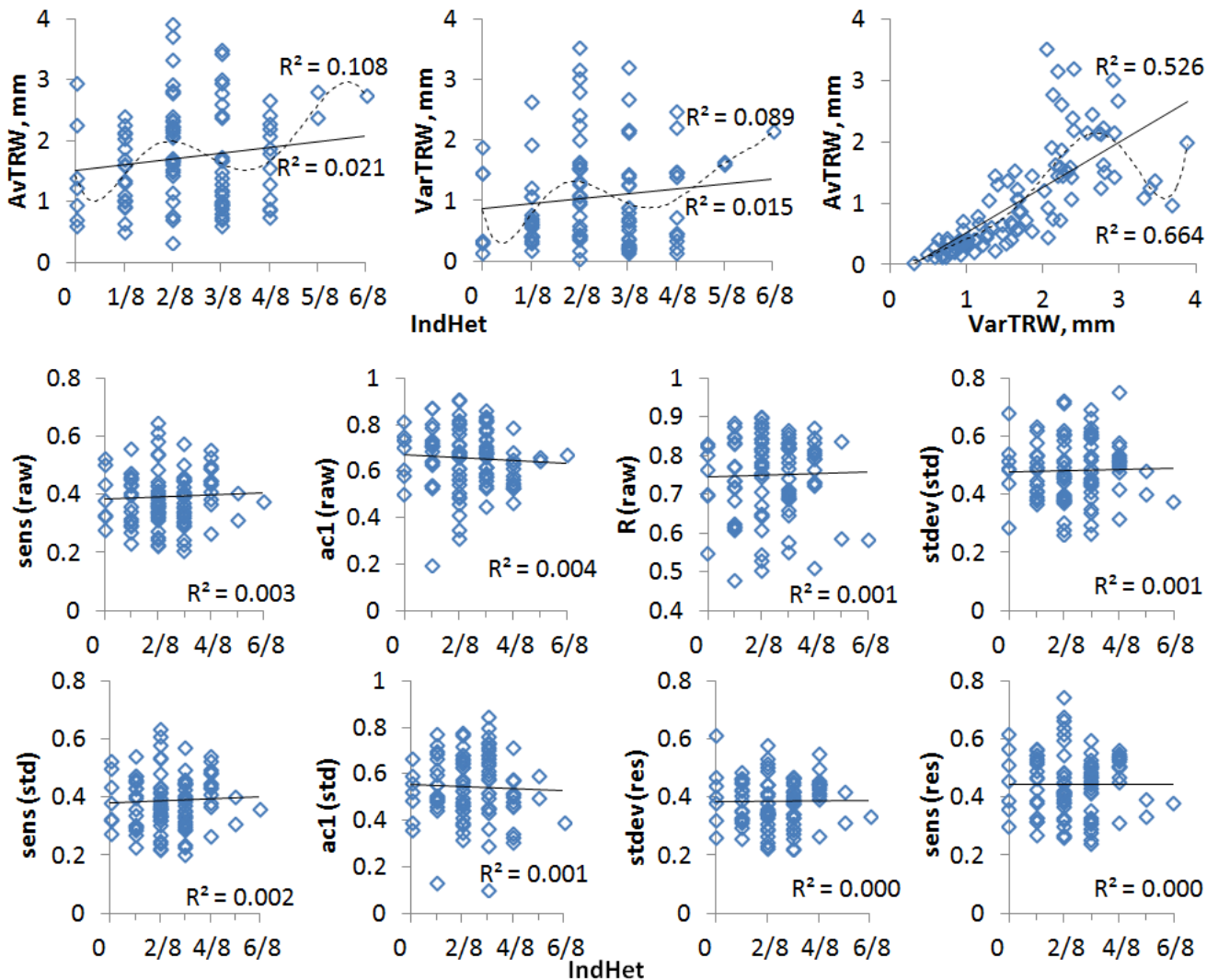


Рисунок 4.12. Распределения рассматриваемых параметров радиального прироста и гетерозиготности для полной выборки (100 деревьев)

Поскольку абсолютный прирост зависит от возраста деревьев (в соответствии с кривыми возрастного тренда), для одной из популяций BER сравнили группы деревьев, характеризующиеся разным уровнем IndHet, с

группами (кластерами) деревьев, классифицированным по их возрастным кривым, рассчитанным двумя методами – экспонентой и сплайном (Рисунок 4.13). Для классификации выборки расчет расстояний между возрастными кривыми был произведен для возрастного интервала 6-127 лет (медианы Me показателя PO и камбиального возраста деревьев T соответственно). Расстояния Δ_{ij} рассчитывали для каждой пары i -го и j -го деревьев по формуле:

$$\Delta_{ij} = \frac{1}{t_1 - t_2 + 1} \sum_{t=t_1}^{t_2} |A_i(t) - A_j(t)|, \quad (4.1)$$

где $t_1 = \max(PO_i, PO_j, Me(PO))$ и $t_2 = \min(T_i, T_j, Me(T))$ – границы общего возрастного интервала для рассматриваемых деревьев i и j с учетом вышеуказанных ограничений. Полученная таблица расстояний была использована для проведения иерархического кластерного анализа локальной выборки деревьев; объединение кластеров проводилось по методу полной связи.

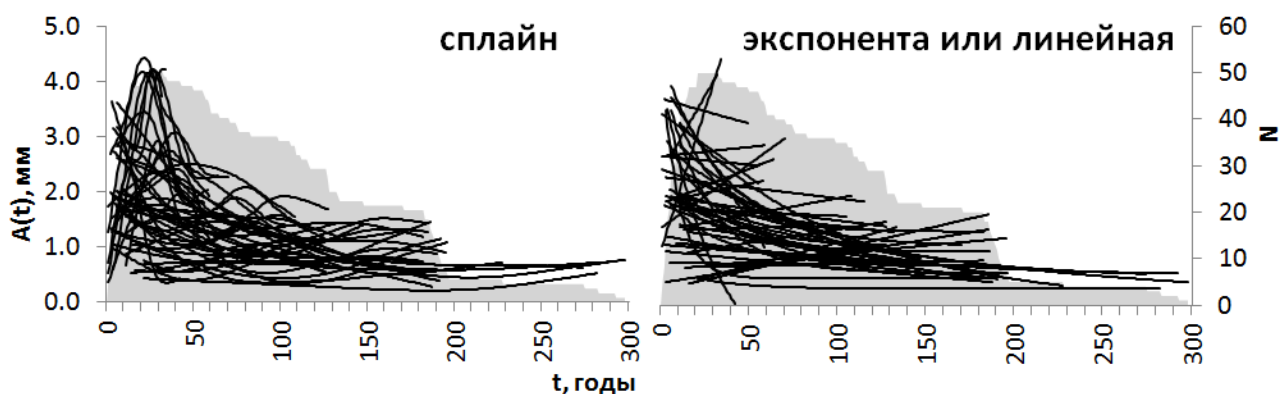


Рисунок 4.13. Возрастные кривые для участка BER, рассчитанные различными методами, с указанием глубины выборки для каждого возраста

Различные методы вычисления возрастной кривой приводят к различным результатам классификации (Рисунок 4.14, 4.15), хотя эти различия невелики (на участке BER 37 деревьев попадает в тот же кластер при обеих классификациях, 13 – в соседний). Тем не менее, общего поведения в распределении деревьев с различными значениями IndHet получено не было для обеих популяций.

Затем каждая популяция (BER, EFR) была разделена на две подвыборки, после удаления деревьев моложе 50 лет: с низким IndHet (в пределах от 0 до 0.25)

и с более высокими значениями IndHet (0.375-0.750). Для каждой из подвыборок получены стандартные и остаточные хронологии, статистические характеристики которых представлены в Таблице 4.9. Наиболее значимые и стабильные различия между подвыборками деревьев с низкой и высокой IndHet выявлены у характеристики EPS, которая выше у более гетерозиготных хронологий на всех этапах стандартизации.

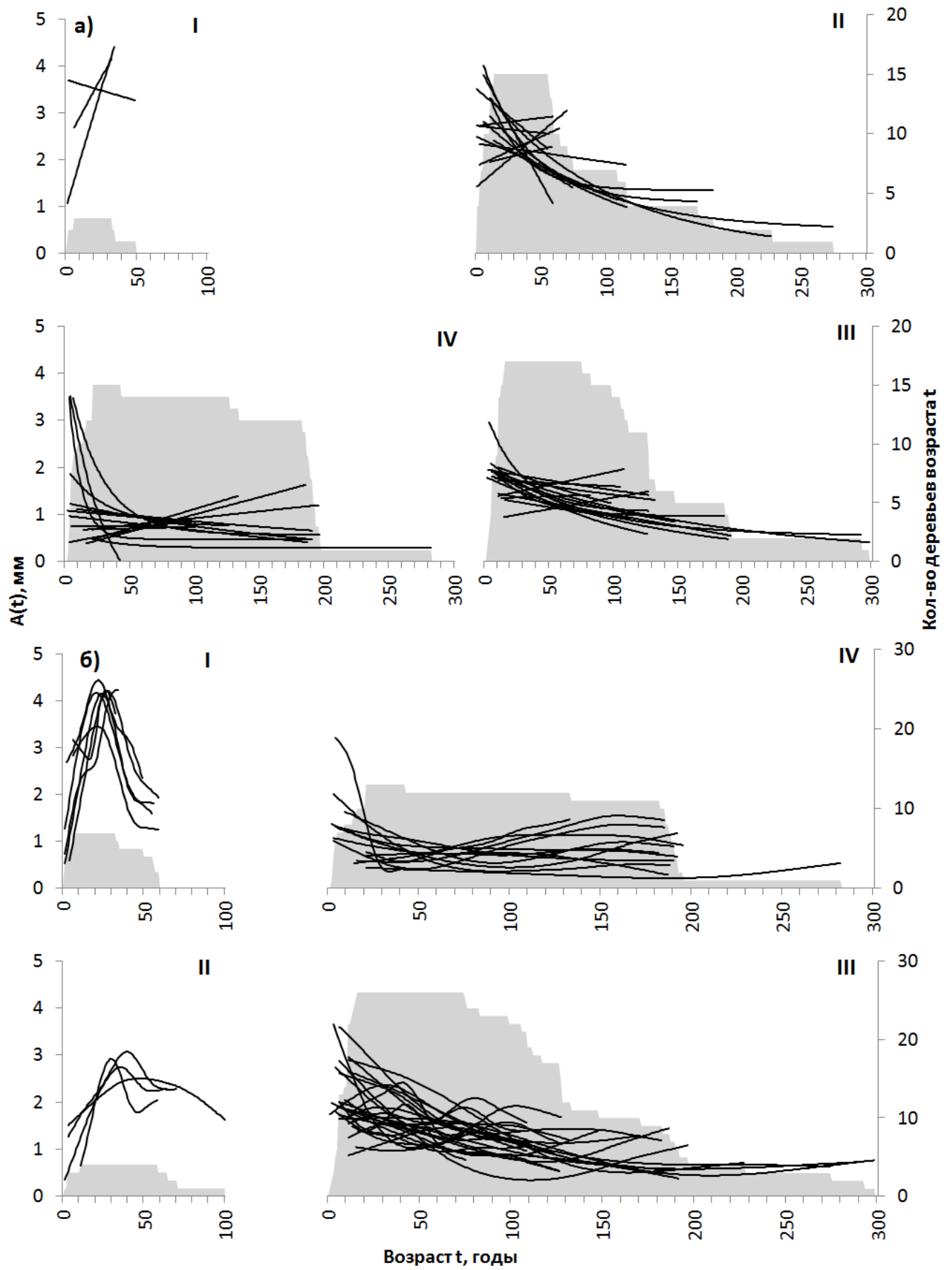


Рисунок 4.14. Кластеры возрастных кривых, рассчитанных как сплайны (а), экспоненциальные или линейные функции (б)

Статистические характеристики (mean $\pm$ stdev) хронологий локальных подвыборок с низкой (low IndHet) и высокой (high IndHet) гетерозиготностью

Тип хронологии	Характеристика	BER		EFR	
		low IndHet	high IndHet	low IndHet	high IndHet
raw	AvTRW	1.42 $\pm$ 0.63	1.37 $\pm$ 0.68	0.80 $\pm$ 0.72***	1.85 $\pm$ 0.77***
	VarTRW	0.74 $\pm$ 0.26	0.75 $\pm$ 0.34	1.13 $\pm$ 0.45	1.11 $\pm$ 0.45
	sens	0.36 $\pm$ 0.07**	0.39 $\pm$ 0.07**	0.44 $\pm$ 0.11	0.47 $\pm$ 0.10
	ac1	0.66 $\pm$ 0.14	0.65 $\pm$ 0.15	0.67 $\pm$ 0.14**	0.59 $\pm$ 0.12**
	rbar	0.57 $\pm$ 0.12*	0.62 $\pm$ 0.15*	0.56 $\pm$ 0.10	0.59 $\pm$ 0.08
	eps	0.94 $\pm$ 0.05***	0.96 $\pm$ 0.02***	0.94 $\pm$ 0.04***	0.97 $\pm$ 0.01***
	R	0.74 $\pm$ 0.10	0.75 $\pm$ 0.10	0.69 $\pm$ 0.14***	0.76 $\pm$ 0.08***
std	stdev	0.48 $\pm$ 0.09*	0.51 $\pm$ 0.12*	0.53 $\pm$ 0.11	0.51 $\pm$ 0.10
	sens	0.36 $\pm$ 0.07**	0.39 $\pm$ 0.07**	0.43 $\pm$ 0.11	0.46 $\pm$ 0.10
	ac1	0.57 $\pm$ 0.14	0.56 $\pm$ 0.17	0.54 $\pm$ 0.11***	0.43 $\pm$ 0.14***
	rbar	0.56 $\pm$ 0.13**	0.62 $\pm$ 0.15**	0.57 $\pm$ 0.09**	0.62 $\pm$ 0.09**
	eps	0.93 $\pm$ 0.05***	0.96 $\pm$ 0.02***	0.94 $\pm$ 0.03***	0.97 $\pm$ 0.01***
res	stdev	0.37 $\pm$ 0.06*	0.39 $\pm$ 0.07*	0.43 $\pm$ 0.09	0.45 $\pm$ 0.09
	sens	0.43 $\pm$ 0.08*	0.46 $\pm$ 0.08*	0.48 $\pm$ 0.12	0.49 $\pm$ 0.10
	rbar	0.62 $\pm$ 0.09	0.65 $\pm$ 0.10	0.60 $\pm$ 0.07	0.62 $\pm$ 0.09
	eps	0.94 $\pm$ 0.06*	0.96 $\pm$ 0.03*	0.95 $\pm$ 0.03**	0.97 $\pm$ 0.01**
Кол-во деревьев		41	54	55	27

Уровень значимости различия между значениями статистических характеристик хронологий high и low IndHet.: * p < 0.10, ** p < 0.05, *** p < 0.01

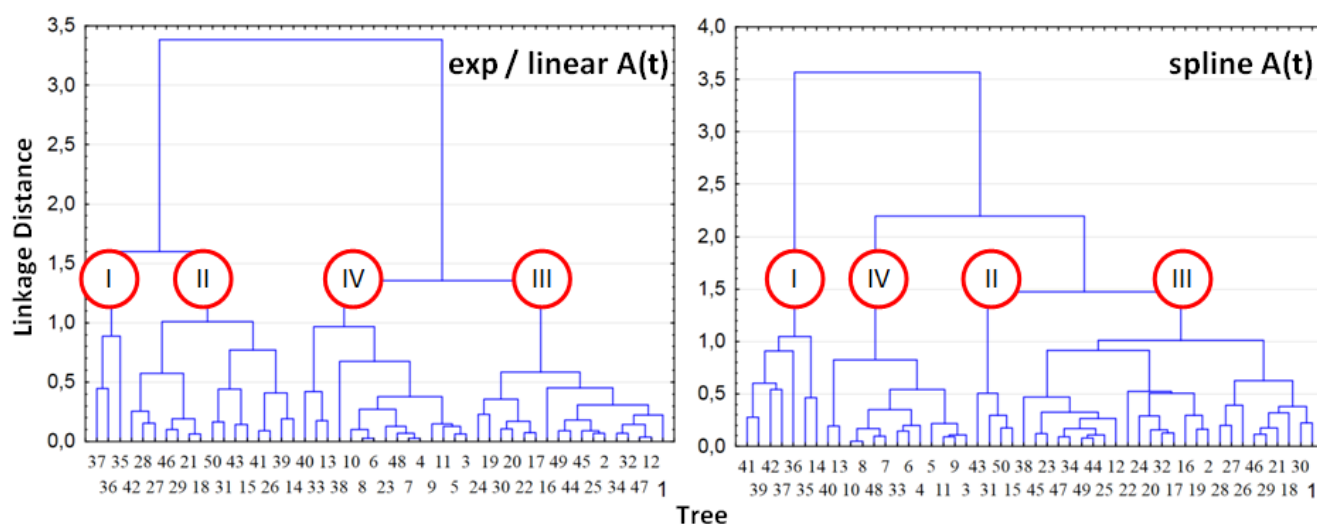


Рисунок 4.15. Иерархические дендрограммы для локальной выборки BER, кластеризация по возрастным кривым. Отмечены основные кластеры

Также для std хронологий значимое различие между подвыборками на обоих участках наблюдается для межсерийного коэффициента корреляции; для gaw и res хронологий это различие имеет тот же знак, но не является значимым. Вместе с наблюдаемым для BER повышением чувствительности, а для EFR – корреляции индивидуальных хронологий с подвыборочной, эти закономерности свидетельствуют о тенденции к более выраженному общему для всей популяции внешнему сигналу у деревьев с более высокой гетерозиготностью. Автокорреляция у более гетерозиготных хронологий, наоборот, ниже (хотя значимо это различие только для популяции EFR), то есть их радиальный прирост текущего года в меньшей степени зависит от прироста предыдущего года. Таким образом, исходя из выявленных тенденций, можно предположить, что для деревьев с высокой гетерозиготностью более явно выражено влияние общих для популяции факторов (климат, общая характеристика ландшафта и почвы), а для гомозиготных – влияние индивидуальных стрессовых факторов (микроусловия, конкурентные отношения и пр.).

Для каждой подвыборки также был проведен дендроклиматический анализ – рассчитаны коэффициенты корреляции обобщенных std и res хронологий с ежемесячными суммами осадков, средней температурой и PDSI (Рисунок 4.16). Для подвыборок с более высокой гетерозиготностью на обоих участках

наблюдается более сильный отрицательный отклик на температуры весенне-летнего периода, на участке BER – положительный на показатели увлажнения (осадки, PDSI) этого же периода. В то же время на более влажном участке EFR положительное влияние увлажнения, наоборот, более выражено у подвыборки с более низкой гетерозиготностью. Тем не менее, контрастного результата, однозначно свидетельствующего о различиях в реакции на ведущие климатические факторы между двумя группами, получено не было.

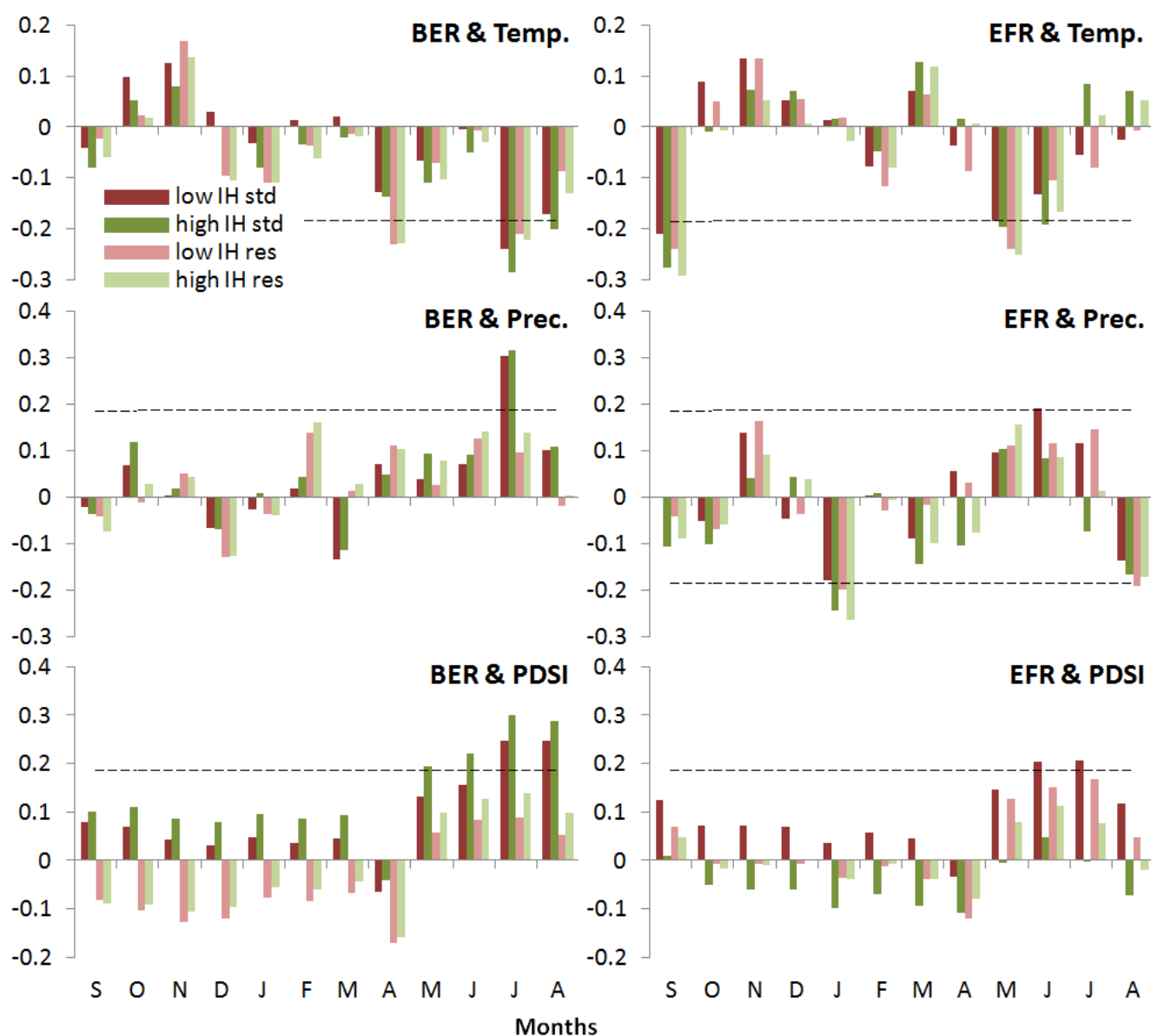


Рисунок 4.16. Климатический отклик в хронологиях локальных подвыборок с меньшей и большей гетерозиготностью с указанием уровня значимости $p < 0.05$.

Эффект индивидуальной гетерозиготности может быть весьма комплексным, и, возможно, средний уровень гетерозиготности является более оптимальным с точки зрения устойчивости к стрессовым факторам, чем низкий или высокий (Алтухов и др., 1986; Алтухов, 1996, 1998, 1999; Алтухов, Москалейчик, 2006; Olano-Martin et al., 2011). По мере того, как общие внешние факторы становятся более экстремальными, деревья проявляют бóльшую синхронность в отклике (Cook, 1985; Briffa, Jones, 1990). В одних и тех же условиях общий сигнал также зависит от толерантности растений к условиям среды (Merian, Lebourgeois, 2011). Основываясь на более низких значениях автокорреляции в индивидуальных сериях, можно предполагать, что для деревьев с высокой гетерозиготностью изменчивость радиального прироста аккумулирует эффект общего фактора(ов) в целом для популяции (климат, топология местообитания, почвы), особенно эффект климатических факторов и их высокочастотные составляющие. Для деревьев меньшей гетерозиготности, преобладает эффект микроусловий и конкуренции, что может являться индикатором их меньшей устойчивости.

Выводы по Разделу 4

1. Классификация индивидуальных хронологий ШГК по особенностям кривой возрастного тренда позволяет сгруппировать деревья со сходной энергией (скоростью) роста, что отражает фитоценотические отношения в древостое. Статистические характеристики кластерных обобщенных хронологий зависят от жизненного пространства и чувствительности к внешним факторам деревьев, объединенных в каждый кластер.

2. Хронологии ШГК сосны в лесостепной зоне Юга Сибири содержат общий комплексный климатический сигнал, однако его интенсивность и сезонность зависит от энергии роста деревьев: иссушающее влияние летних температур больше влияет на прирост медленнорастущих деревьев, корневая система которых имеет меньшую площадь. В июле на климатический отклик влияет длительность периода камбиальной активности, также определяющаяся энергией роста.

3. Изменения климатического отклика в зависимости от локальных условий, энергии роста и длительных временных трендов климатических переменных имеют сходную амплитуду и в равной степени могут учитываться для повышения качества дендроклиматических реконструкций. Для учета энергии роста при реконструкции можно использовать кластеры хронологий, максимально подверженные влиянию реконструируемого фактора (или набора факторов). В условиях лесостепной зоны южной Сибири это, как показано, средние по энергии роста деревья.

4. Разделение популяции на группы по индивидуальной гетерозиготности и анализ статистических характеристик индивидуальных и групповых хронологий годовичных колец дают полезную дополнительную информацию о влиянии внешних факторов на генотипы древесных растений. Можно полагать, что радиальный прирост деревьев с высокой гетерозиготностью более устойчив к климатическим изменениям, поскольку быстрее восстанавливает высокую скорость роста после стресса. И наоборот, деревья с низкой гетерозиготностью показывают большую зависимость от условий предшествующих лет, аккумулируя эффект стрессового воздействия более продолжительно.

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

В данном разделе рассмотрены результаты использования созданной сети длительных древесно-кольцевых хронологий в двух аспектах: а) исследования гидрологических характеристик наиболее интересного и крупного из бессточных озер Хакасии – оз. Шира; б) длительной реконструкции осадков как основного внешнего источника влаги для территории Хакасско-Минусинской котловины в целом. Во втором случае особое внимание было уделено выявлению лет с минимальным влагообеспечением, т.е. годам и периодам засух.

5.1. Взаимосвязи динамики гидрологического режима Беле-Ширинской бессточной области с региональным климатом и длительными хронологиями радиального прироста лиственницы лесостепной зоны

Географически исследованная территория относится к Беле-Ширинской бессточной области, расположенной в междуречье Енисея и Оби (Рисунок 2.5). Используются хронологии ШГК лиственницы сибирской трех участков, расположенных на расстоянии 1-3 км от рек Туим и Сон: TUIM, SON1, SON2 (Рисунок 5.1). Микроусловия и основные черты растительности были практически одинаковы для всех участков. Для SON1 и SON2 отобраны только живые деревья, для участка TUIM использованы 31 живое дерево и 32 спила от сохранившихся пней (для увеличения длительности хронологии).

Представлялось важным: 1) проанализировать отклик в длительных хронологиях по лиственнице на изменения режима увлажнения в годичном и более длительном масштабе; 2) проверить возможность использования этих хронологий для анализа компонентов гидрологического режима бессточного водосбора; 3) оценить перспективы и ограничения дендрохронологического метода для выявления прошлых изменений гидрологического режима исследуемой территории.



Рисунок 5.1. Карта района исследования с указанием мест сбора материала (круги), гидропостов (квадраты) и метеостанции (звезда)

Из гидрологических данных использовали полученные из среднемесячных рядов измерений уровня оз. Шира ежемесячные и годовые колебания уровня ΔL и остаточные ряды L_{res1} и L_{res3} , полученные после удаления длительного тренда, выраженного линейной функцией и полиномом 3-й степени (Рисунок 2.6). Инструментальные климатические данные были взяты для метеостанции Шира. Использованы данные среднемесячных температур для периода 1966-2012, среднемесячного количества осадков для периода 1936-2012. Для оценки гидротермического режима теплого периода (май-сентябрь) использован гидротермический коэффициент Селянинова (ГТК). Для исследуемой территории этот коэффициент имеет более отчетливую связь с ростом древесных растений, чем, например, PDSI.

Построенные хронологии радиального прироста деревьев покрывают период с 1719 по 2013 гг. Высокая корреляция хронологий участка TUIM по живым деревьям и по спилам пней позволила объединить обе хронологии в одну (Рисунок 5.2). Аналогично, по оценке статистических данных и полному совпадению лет наиболее высоких и низких приростов (реперных лет), были объединены две хронологии SON1 и SON2. Относительно высокая корреляция TUIM и SON хронологий в дальнейшем позволила их объединить в одну обобщенную региональную хронологию SHIRA (Таблица 5.1). Статистические характеристики

локальных и региональной хронологий ($\bar{r} > 0.5$, $EPS > 0.85$ и для большинства хронологий чувствительность более 0.3) свидетельствуют о наличии в них общего внешнего сигнала, подтверждая возможность использования региональной хронологии для дендроэкологического анализа (Таблица 5.2). На начало периода сопоставления прироста лиственницы с климатическими и гидрологическими рядами (1936 год) региональная хронология обеспечена 67 деревьями.

Таблица 5.1

Корреляции между хронологиями ШГК различных выборок (все корреляции значимы на уровне $p < 0.05$)

Выборки	Общий период	Хронология	
		std	res
TUIM керны / TUIM спилы	1790-2011	0.89	0.88
SON1 / SON2	1873-2013	0.47	0.65
TUIM / SON	1864-2013	0.65	0.72

Таблица 5.2

Статистические характеристики хронологий (std / res)

Характеристика	Хронология		
	TUIM	SON	SHIRA
Период, годы	1719-2013	1864-2013	1719-2013
$\bar{r}$	0.66 / 0.66	0.53 / 0.55	0.64 / 0.65
EPS^*	0.99 / 0.99	0.95 / 0.94	0.99 / 0.99
$sens$	0.43 / 0.47	0.28 / 0.32	0.42 / 0.44

* EPS рассчитан, начиная с 1936 года – начала климатических наблюдений

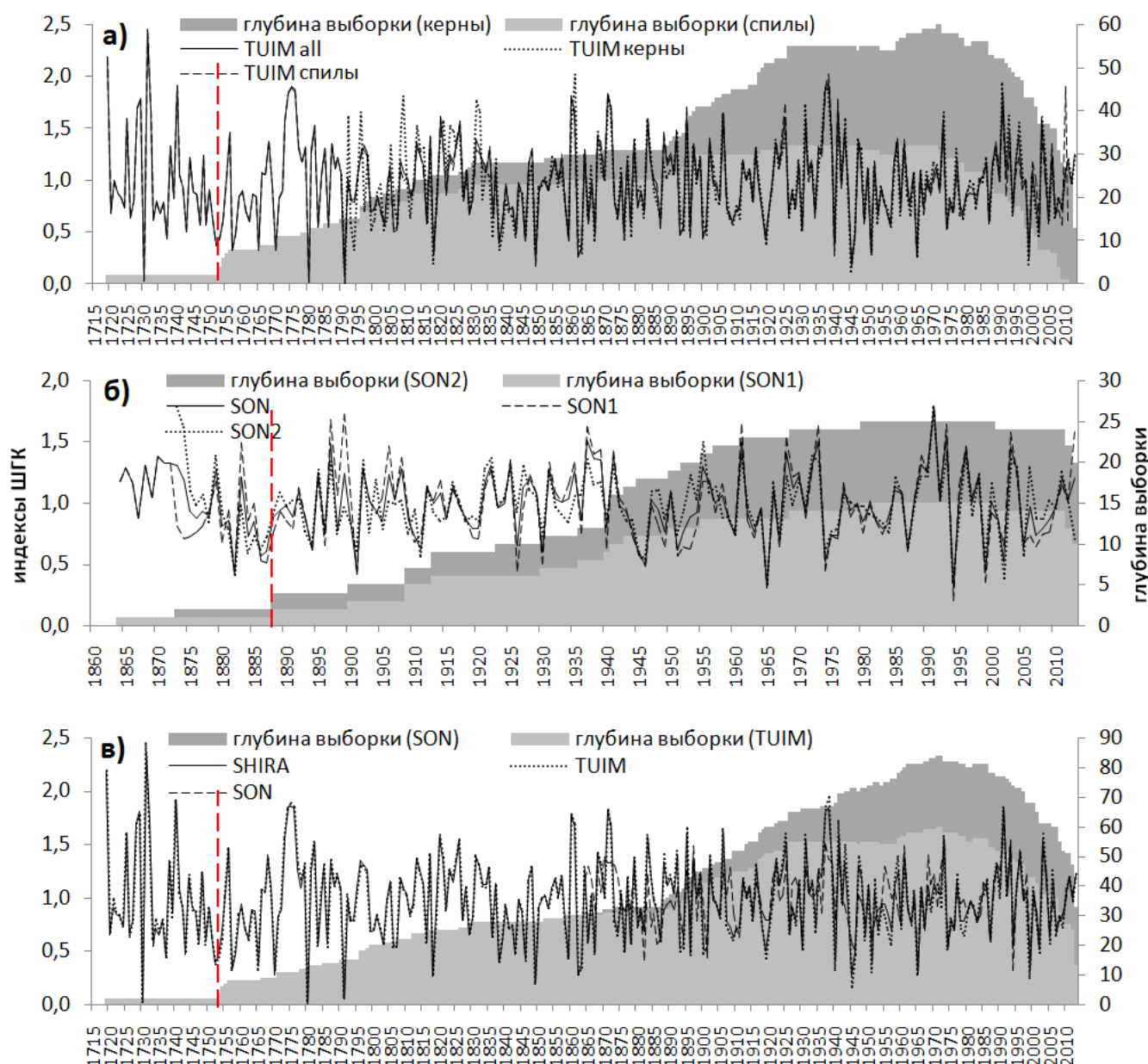


Рисунок 5.2. Остаточные хронологии ШГК лиственницы с указанием глубины выборки (количества деревьев) для каждого года: TUIM – отдельные хронологии, построенные по кернам и спилам, и комбинированная локальная хронология (а); SON – отдельные хронологии двух участков вдоль реки и комбинированная хронология (б); хронологии TUIM, SON и региональная хронология SHIRA (в). Вертикальной штриховой линией отмечено начало периода $EPS > 0.85$ для комбинированных хронологий

Корреляционный анализ выявил значимую зависимость радиального прироста лиственницы от температуры и осадков (Рисунок 5.3). Осадки второй

половины предыдущего сезона, равно как и осадки первой половины текущего сезона оказывают положительное влияние на прирост. Отклик на изменения температуры отрицательный и слабее, чем на осадки, значим только для температуры сентября предыдущего и мая текущего года. ГТК положительно коррелирует с радиальным приростом. Значимые коэффициенты корреляции для него отмечаются с июля по сентябрь предыдущего года.

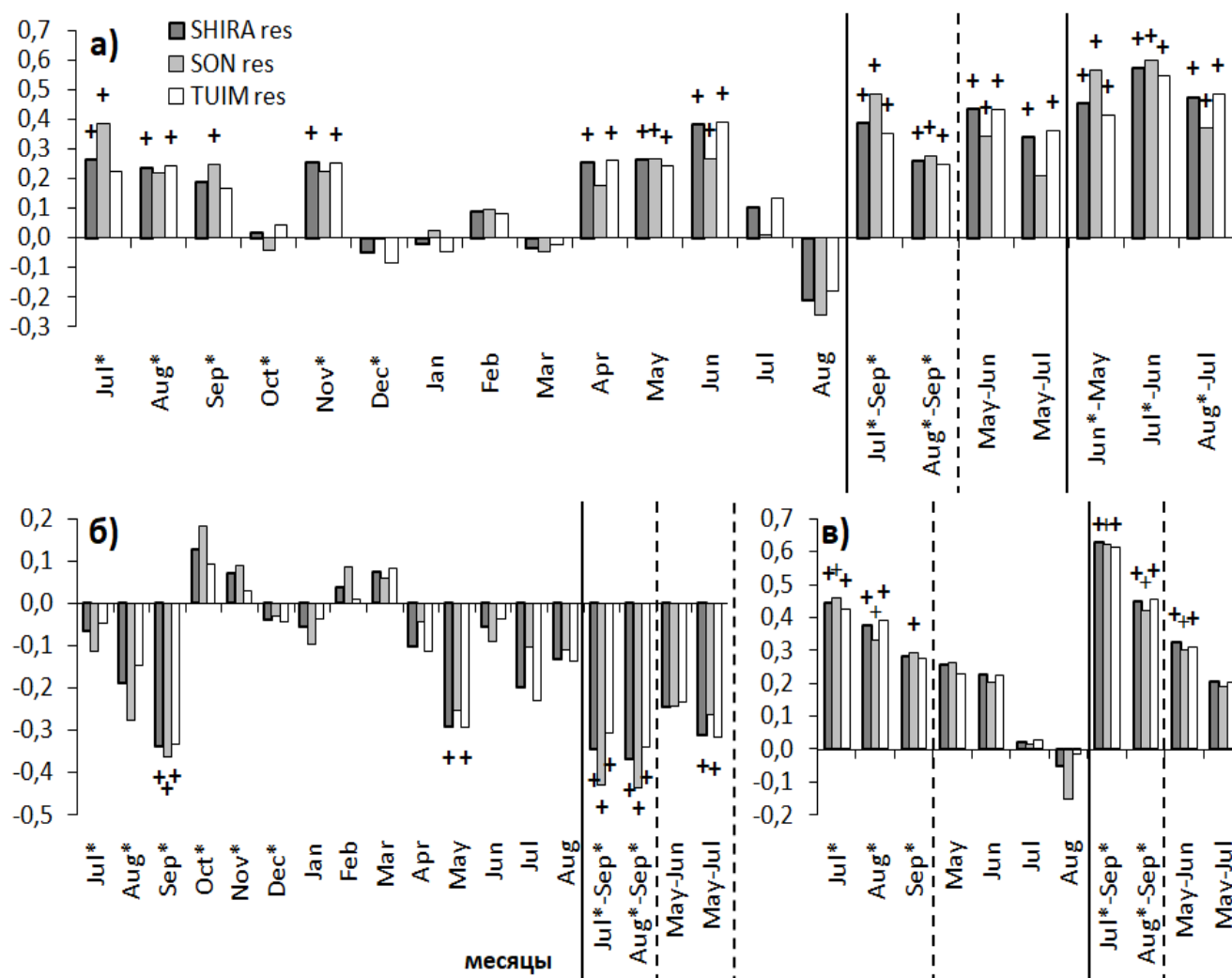


Рисунок 5.3. Корреляции остаточных хронологий ШГК с климатическими переменными за отдельные месяцы и сезоны: осадки (а), температура (б), ГТК (в). Корреляции, значимые на уровне $p < 0.05$, отмечены знаком (+). Звездочками (*) отмечены месяцы предыдущего года

Мы также рассмотрели агрегированные по двум подпериодам (первая и вторая половины сезона) данные. Наиболее значимые и высокие корреляции прироста лиственницы с осадками и ГТК отмечаются для периодов июль-сентябрь предыдущего года и май-июнь текущего года. Для температуры значимая корреляция наблюдается для августа-сентября предшествующего и мая-июля текущего годов. Корреляция увеличивается при большем агрегировании данных по отдельным месяцам, и максимум отклика прироста лиственницы на осадки отмечается для 12-месячного (годового) периода с июля предшествующего года по июнь текущего.

Осадки второй половины сезона оказывают влияние на рост через аккумуляцию субстратов деревом для активации роста в следующем году. Аккумуляция особенно важно для лиственницы как листопадного дерева, поскольку использование резервов жизненно важно для развертывания новой хвои (Schulze et al., 2005). Отрицательное влияние температуры является косвенным, так как высокие температуры увеличивают эвактранспирацию и потери влаги из почвы. Известно, что высокий снежный покров играет двойную роль: работает как термоизолятор и добавляет дополнительную влагу в почвенный слой весной (Николаев, Скачков, 2011, 2012). Для исследованного района зимние осадки составляют не более 6-14 % от годовых, при этом наиболее быстрое нарастание снежного покрова наблюдается в ноябре, что объясняет положительное влияние осадков ноября на радиальный прирост лиственницы. Ранее показано, что большая часть клеток годовичного кольца у лиственницы формируется в мае-июне (до 75%) (Vaganov et al., 2011). Это объясняет меньший эффект условий июля текущего сезона на радиальный прирост.

Уровень оз. Ши́ра не имеет значимой положительной связи ни с хронологией лиственницы, ни с изменчивостью осадков (Таблица 5.3). Остаточные ряды L_{res1} и L_{res3} после удаления тренда (линейного или нелинейного) показывают аналогичные результаты. С другой стороны, первые разности ΔL_{June} , т.е. разности уровня озера между июнем текущего и июнем предшествующего года, имеют тесную положительную связь как с общим количеством осадков за этот период, так и с

радиальным приростом деревьев. Корреляционный анализ для величин с разным числом агрегированных месяцев четко показывает, что для изменения уровня оз. Шира и радиального прироста деревьев максимальная корреляция наблюдается для периода, заканчивающегося июнем текущего года (0.61, 0.64 и 0.63 для периодов, заканчивающихся в мае, июне и июле, соответственно). Примечательно, что стандартные хронологии (и локальные, и региональная) сильнее коррелируют с ΔL оз.Шира, чем с осадками, в то время как остаточные хронологии – наоборот (Таблица 5.3 и Рисунок 5.4 а, б).

Таблица 5.3

Взаимосвязи между гидрологическими характеристиками оз. Шира, хронологиями ШГК лиственницы и осадками с июля по июнь

	Уровень воды в июне (L)	Отклонение уровня от линейного тренда в июне (L_{res1})	Отклонение уровня от полиномиального тренда в июне (L_{res3})	Первая погодичная разность уровня воды в июне (ΔL)	Годовая сумма осадков с июля по июнь (P)
SHIRA std	-0.29*	0.05	-0.36*	0.64*	0.46*
SON std	-0.16	0.06	-0.22	0.59*	0.48*
TUIM std	-0.30*	0.04	-0.38*	0.63*	0.44*
SHIRA res	-0.21	-0.04	-0.26*	0.55*	0.57*
SON res	-0.10	-0.02	-0.17	0.54*	0.60*
TUIM res	-0.21	-0.04	-0.28*	0.54*	0.55*
P	-0.29*	-0.13	-0.09	0.55*	—

Корреляции рассчитаны для периода 1937-2012 гг. (70-74 года из-за пропусков в гидрологических рядах наблюдений).

* Корреляции, значимые на уровне $p < 0.05$.

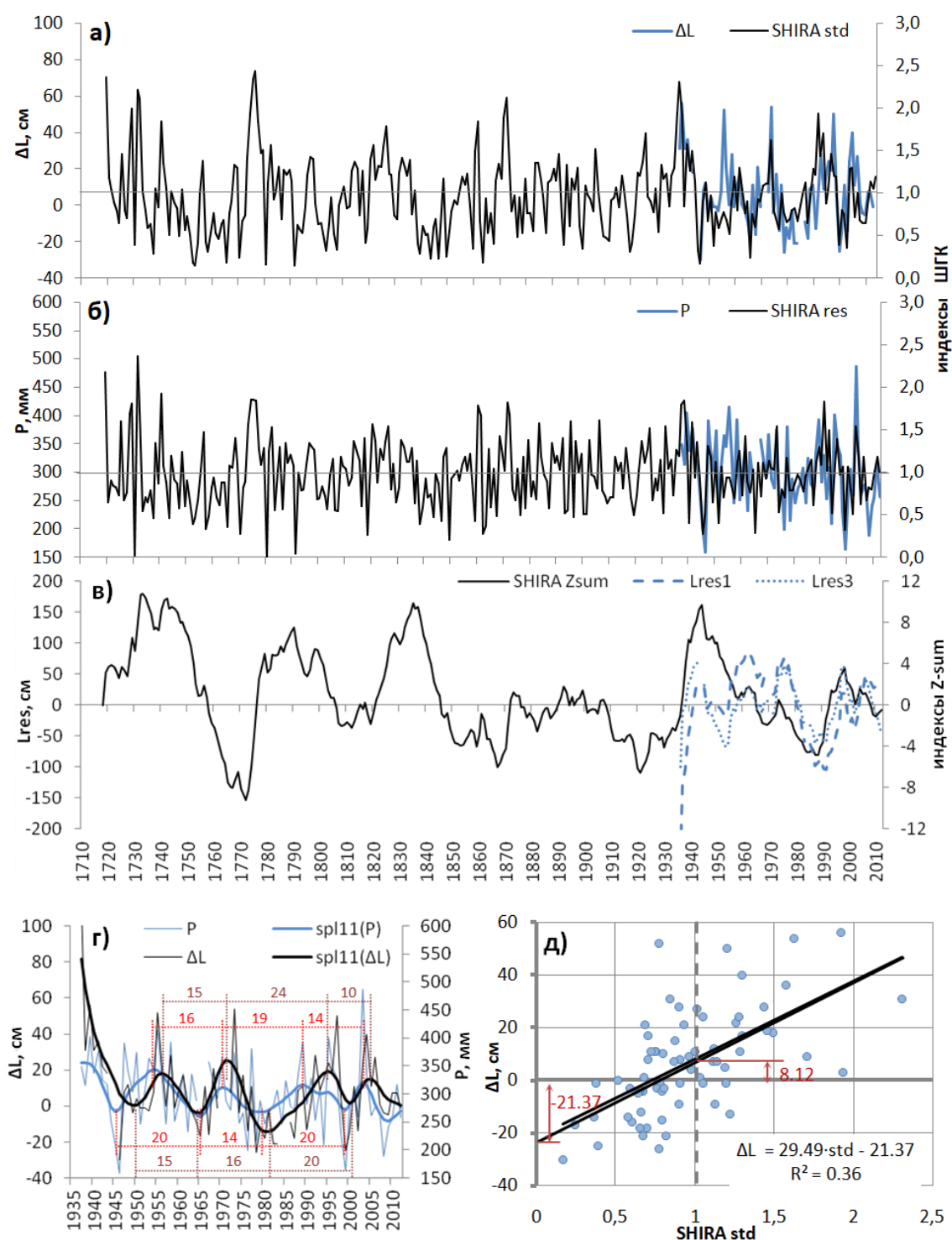


Рисунок 5.4. Динамика режима увлажнения и хронологий ШГК: погодичная разность уровня оз. Ширы в июне ΔL и стандартная региональная хронология (а); годовая сумма осадков с июля по июнь P и остаточная региональная хронология (б); отклонения уровня оз. Ширы от линейного и кубического трендов и региональная интегральная хронология Z-sum (в); динамика ΔL и P , сглаженная 11-летними кубическими трендами (г); зависимость ΔL от стандартной региональной хронологии и ее линейная аппроксимация (д)

Причиной такой закономерности может являться включение автокорреляционной составляющей в стандартных хронологиях. Так, автокорреляция первого порядка ΔL значительно выше нуля ($ar-1 = 0.32...0.55$), также как и у стандартных хронологий ШГК ($ar-1 = 0.45, 0.50$ и 0.45 для TUIM, SON и SHIRA соответственно). У остаточных хронологий автокорреляция близка к нулю. В то же время у климатических рядов автокорреляция относительно невелика для среднемесячных значений температуры всех месяцев ($ar-1 \leq 0.31$) и близка к нулю у осадков (Таблица 5.4).

Таблица 5.4

Автокорреляция первого порядка ($ar-1$) основных гидротермических переменных

Месяц	Погодичная разность уровня оз. Ши́ра ΔL	Среднемесячная температура T	Месячная сумма осадков P
Jan	0.55	-0.02	0.06
Feb	0.48	0.10	0.00
Mar	0.46	-0.15	0.01
Apr	0.44	-0.13	-0.10
May	0.32	0.23	-0.03
Jun	0.34	0.30	0.05
Jul	0.34	0.23	-0.04
Aug	0.39	0.24	-0.11
Sep	0.46	0.10	0.12
Oct	0.50	0.21	-0.09
Nov	0.51	-0.23	-0.04
Dec	0.54	0.31	-0.05

Расчеты проводились за 1966-2012 гг. для температуры и за 1937-2012 для остальных переменных

Параметр ΔL значимо коррелирует не только с 12-месячной суммой осадков с июля предыдущего по июнь текущего года (Таблица 5.3, последняя колонка), но

и с осадками предыдущих лет (тот же временной ряд, но с определенным запаздыванием). Максимальные корреляции отмечены для запаздывания 1, 2, 3 года и 8 лет: $r_{-1} = 0.28$ ($p < 0.05$), $r_{-2} = 0.26$ ($p < 0.05$), $r_{-3} = 0.22$ ($p = 0.08$), and $r_{-8} = 0.29$ ($p < 0.05$). Связь с учетом запаздывания заметна и для рядов, сглаженных 11-летним кубическим сплайном (Рисунок 5.4 г). Эти графики показывают, что сглаженные кривые осадков опережают сглаженные кривые изменения уровня озера, причем корреляции максимальны при запаздывании 2 года ($r_{-2} = 0.75$, $p < 0.01$). Сглаженные кривые ΔL и осадков показывают близкие к синусоидальным квазициклические изменения гидроклиматического режима территории со средним периодом в 17 лет: 1) расстояние между последовательными максимумами/минимумами на сглаженных кривых составляет 10-24 года и 14-20 лет для ΔL и осадков соответственно; 2) кривая кросс-корреляции между сглаженными ΔL и осадками имеет синусоидальный характер при средних оценках периода в 17 лет. Можно предполагать, что эти длительные колебания уровня на сглаженных рядах являются следствием более глобальных климатических флуктуаций, таких как Арктическая Осцилляция (Arctic Oscillation, AO), Северная Тихоокеанская осцилляция (North Pacific Oscillation, NPO) или Сибирский Антициклон (Siberian High), но это требует дальнейших исследований.

Флуктуации с периодом в 15-20 лет можно заметить и на нормированной (Z-scores) древесной хронологии, хотя они включаются в другие, более длительные вековые колебания (Рисунок 5.4 в). Современная часть древесной хронологии Z-sum (интегрированный ряд Z-scores) в целом синхронна двум рядам изменчивости уровня L_{res1} and L_{res3} , которые получены после исключения линейного или нелинейного длительных трендов (Таблица 5.5), также с двухлетним запаздыванием гидрологических переменных.

Корреляции между остаточными рядами уровня оз. Ши́ра после удаления длительных трендов и интегральными хронологиями Z-sum за 1936-2012 гг.

Ряды уровня оз. Ши́ра после удаления тренда	Хронология Z-sum		
	SHIRA	SON	TUIM
линейного (L_{res1})	0.19	0.02	0.20
кубического (L_{res3})	0.33*	0.49*	0.26*

* Корреляции, значимые на уровне $p < 0.05$.

Текущие условия для оз. Ши́ра, в терминах изменения уровня (ΔL), есть устойчивое повышение уровня (Рисунок 2.6 а). Уровень воды не только показывает рост, но и значительную вариабельность по годам со стандартным отклонением в 19,55 см, почти в 3 раза превышающим среднее значение (6,78 см). Этот тренд не является только климатическим, поскольку такого повышения не наблюдается в динамике осадков, а повышение температуры ($r=0.56$, $N=47$, $p<0.001$) работает в обратном направлении, повышая потери влаги за счет эвапотранспирации. Не объясняют повышение уровня озера и наблюдаемые тренды в зимних (ноябрь-март) осадках, поскольку их реальный вклад в водный баланс не превышает 10%. Было сделано предположение, что возрастающий уровень озера связан с поступлением воды из оз. Иткуль. Сделанные нами грубые оценки, основанные на рекомендациях (Bear, 1972), показывают, что подземные воды из оз. Иткуль могут достигать оз. Ши́ра через 7-8 лет. На это указывает и положительная корреляция ΔL с региональными осадками с 8-летним запаздыванием. При этом, оз. Иткуль как проточное озеро интегрирует текущие осадки своего водосбора и частично воду из водосбора р. Туим. Устойчивый рост уровня оз. Ши́ра предполагает некоторое постоянное поступление воды.

Потенциал для статистического анализа погодичных изменений уровня оз. Ши́ра по древесным хронологиям суммирован в регрессии ΔL как функции от стандартной региональной хронологии SHIRA (Рисунок 5.4 д). Эти ряды имеют высокую и значимую связь, близкую к линейной ($r = 0.60$, $p < 0.01$) с некоторым

увеличением разброса значений для высоких уровней озера. Древесно-кольцевая хронология объясняет 36% изменчивости в ΔL для периода калибровки 1936-2012 гг. Прогнозируемый ΔL из регрессионной модели имеет положительное значение +8.12 см при значениях индексов радиального прироста, близких к единице, в то время как при индексах прироста, близких к минимальным (около 0), прогнозное значение ΔL имеет отрицательное значение -21.37 см. Это означает, что для экстремально неблагоприятных лет прогнозируемое изменение уровня -21,37 см, что соответствует потерям $7693 \times 10^3 \text{ м}^3$ воды из озера. Для сравнения, Савичев и др. (2015) оценивают максимальный объем притока воды из оз.Иткуль в оз.Шира в $6791 \times 10^3 \text{ м}^3$. Такое падение уровня коррелируется с исключительно сухим годом. Но серия засушливых лет может не только резко уменьшить уровень озера, но и увеличить его соленость. Явление повышенной солености озера зафиксировано в исторических документах в начале 20 столетия (Rogozin et al., 2010) и подтверждается низкими приростами лиственницы в региональной хронологии (Рисунок 5.2). В последующие несколько десятилетий оз. Шира компенсировало потери и увеличивало уровень в среднем на 6-8 см ежегодно.

5.2. Реконструкция засух за последние 200 лет на территории Хакасско-Минусинской котловины

В продолжение и дополнение предыдущего исследования мы сосредоточили свое внимание на использовании ранее представленных подходов для восстановления экстремальных условий роста древесных растений в степной части Хакасско-Минусинской котловины, а именно, в реконструкции засух по длительным древесно-кольцевым хронологиям. Поскольку осадки являются принципиально важным климатическим фактором для роста всех древесных пород территории и именно дефицит осадков формирует экстремальные засухи, то основным предметом анализа была реконструкция осадков за период наиболее значимый для роста деревьев, оценка истории засух на территории и попытка найти связи между особенностями атмосферной циркуляции и формированием засушливых и влажных лет на данной территории.

Для работы из созданной пространственной базы данных были выбраны четыре локальных хронологии сосны обыкновенной, произрастающей в сходных условиях: BER, BID, KAZ, MIN (Таблица 2.1, Рисунок 5.5). При стандартизации хронологий возрастные тренды оценивали сплайном. В анализе использовали остаточные индексированные хронологии, поскольку в динамике сезонных и годовых осадков автокорреляции не наблюдаются. Основные статистические характеристики хронологий приведены в Таблице 5.6. Длительность четырех хронологий находится от 257 (BER1) до 164 (BID) лет. Средняя межсериальная корреляция варьирует от 0.48 (MIN) до 0.60 (BID).

Для реконструкции на основе этих локальных хронологий были получены региональные хронологии методом главных компонент. Анализ главных компонент (PCA) для хронологий MIN, BID, и KAZ показывает четкий общий статистический сигнал в радиальном приросте для их общего периода, при этом первая главная компонента включает 65 % вариабельности прироста на этих участках.

Таблица 5.6

Статистические характеристики хронологий ШГК сосны

Характеристика	BER1	BID	KAZ	MIN
Период	1752-2008	1849-2012	1767-2013	1847-2013
Длительность, годы	257	164	247	167
Кол-во деревьев / кернов	14/14	15/15	47/67	123/198
<i>stdev</i>	0.244	0.301	0.314	0.202
1-й год $EPS > 0.85$	1836	1903	1777	1879
<i>r-bar</i>	0.527	0.601	0.585	0.489
<i>PC1</i> (%)	57.4	63.3	59.8	51.3



Рисунок 5.5. Карта района исследования с указанием мест сбора материала (круги) и метеостанций (звезды)

В качестве источников климатических данных использовали среднемесячные ряды температуры и осадков метеостанций Шира, Абакан, Минусинск, и Таштып. Ряды четырех станций обобщили методом усредненных стандартизированных аномалий (Jones, Hulme, 1996) за 1948-2012 гг. для калибровки модели реконструкции.

Связь между хронологиями и региональными месячными значениями температуры и осадков анализировали с помощью программы Seascorr (см. Подраздел 3.1), которая позволяет рассчитывать парные и частные корреляции между индексами прироста и месячными величинами осадков и температуры с

различной длительностью сезона (Meko et al., 2011). Seascorr показал, что осадки с июля предыдущего по июнь текущего года являются наиболее значимым фактором, подходящим для реконструкции (Рисунок 5.6). Влияние температуры, суммированное в частных корреляциях, значимо только в июле. Оно может быть связано с прямым отрицательным воздействием экстремально высоких температур в июле (самом жарком месяце) через перегрев тканей и возникновение теплового стресса, поскольку косвенное воздействие температуры как регулятора эвапотранспирации подавляется при переходе от парных к частным корреляциям.

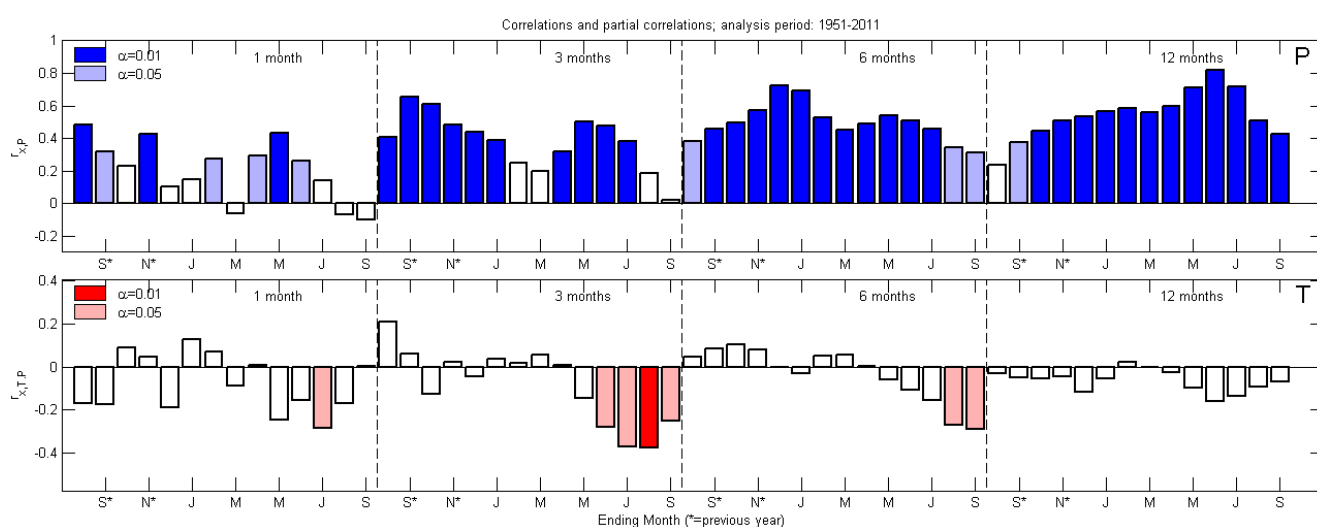


Рисунок 5.6. Корреляционный дендроклиматический анализ остаточной хронологии ШГК сосны с ежемесячными региональными климатическими рядами за 1948-2012 гг., проведенный в программе Seascorr: парные корреляции с осадками (сверху), частные корреляции с температурой (снизу). Отмечены уровни значимости корреляций $p<0.05$ и $p<0.01$

Модель реконструкции годовой суммы осадков была получена на основе линейной регрессионной модели. В качестве независимых переменных использовали главные компоненты, полученные при обобщении хронологий. Более короткая модель реконструкции (1849-2012 гг.) построена на базе главных компонент для хронологий MIN, BID, и KAZ, более длинная (1777-2008 гг.) – KAZ и BER. Начало указанных периодов реконструкции было определено с учетом требования $EPS>0.85$ для каждой использованной хронологии. Уравнения

регрессии были откалиброваны на периоде 1948-2012 гг. Для получения длительной реконструкции также использовали «вложенные» модели (Touchan et al., 2008, 2011, 2016). Такие модели позволяют использовать более длинные хронологии для ранних интервалов реконструкции, в то время как более поздние интервалы имеют повышенное качество модели за счет представленности большим количеством образцов. Хотя самая ранняя часть реконструкции имеет более низкую точность, использованная процедура позволяет добиться максимальной продолжительности модели реконструкции. Переменные модели определены пошаговой регрессионной процедурой, при этом использовался полный набор доступных главных компонент и необходимые статистические оценки (R^2_{adj} и C_p статистика Маллоу; Mallows, 1973). Модели для обеих реконструкций оценивались процедурой перекрестной верификации (split-sample): разделением всего периода на два подпериода для перекрестной калибровки и верификации, позволяющим оценить стабильность модели (Snee, 1977; Meko, Graybill, 1995; Touchan, 2014). Калибровка оценивалась R^2_{adj} , качество модели – коэффициентом корреляции между инструментальным рядом и моделью R , подавлением ошибок RE и коэффициентом эффективности CE (Cook et al., 1994). Качество модели для окончательной реконструкции оценивалось, используя PRESS-процедуру и калибровку на полном периоде использованных климатических данных 1948-2012 гг. (Weisberg, 1985; Fritts et al., 1990; Meko, 1997; Touchan et al., 2011, 2014, 2016).

Пошаговая регрессия, учитывающая R^2_{adj} и C_p , привела к результату, в котором PC1 оказался единственной независимой переменной для модели регрессии 1849-2012 гг. Аналогичная процедура была применена для более длительной модели (1777-2012) и показала, что обе хронологии KAZ и BER могут использоваться как независимые переменные в модели. Верификация split-sample подтвердила стабильность связи между осадками и приростом деревьев во времени для обеих моделей (Таблица 5.7).

Калибровка и верификация моделей методом split-sample

Модель	Калибровка		Верификация			
	период	R^2_{adj}	период	r	RE	CE
1777-2008	1948-1978	0.55	1979-2008	0.71	0.49	0.41
	1979-2008	0.57	1948-1978	0.72	0.42	0.33
1849-2012	1948-1980	0.63	1981-2012	0.72	0.68	0.65
	1981-2012	0.72	1948-1980	0.80	0.59	0.54

«Вложенные» модели, откалиброванные на периоде 1948-2012 гг., объясняют 54-67% вариации осадков, согласно R^2_{adj} . Динамика изменчивости реконструированных и инструментально измеренных осадков приведены на [Рисунке 5.7](#). Начальные годы для «вложенных» моделей реконструкции – 1777 и 1849, число хронологий, включенных в эти модели – 2 и 3, соответственно. Перекрестная оценка по PRESS-процедуре (Weisberg, 1985) также показывает, что обе модели адекватно оценивают осадки (Cross-validation на [Рисунке 5.7 б](#)).

Модели реконструкции были использованы для выявления наиболее сухих и влажных лет (Dracup et al., 1980). В качестве пороговых значений использовали процентиля 25% и 75% по данным инструментальных рядов осадков за период 1932-2012 гг. В результате было получено 48 засушливых лет со средним интервалом между ними 6 лет. Мы классифицировали экстремальные события по длительности (количество последовательных экстремально засушливых лет): длительность в 1, 2 и 3 года имеют 27, 9 и 1 событие, соответственно. Максимальный интервал между экстремумами – 15 лет (1918-1932). Наиболее длительная засуха (3 года) наблюдалась в 1861-1863 гг. Наиболее сухой год в реконструкции – 1974 (всего 224 мм осадков в год), в то время как по инструментальным данным самый сухой год – 1965 (215 мм осадков). Частота сухих лет максимальна в 19-м столетии.

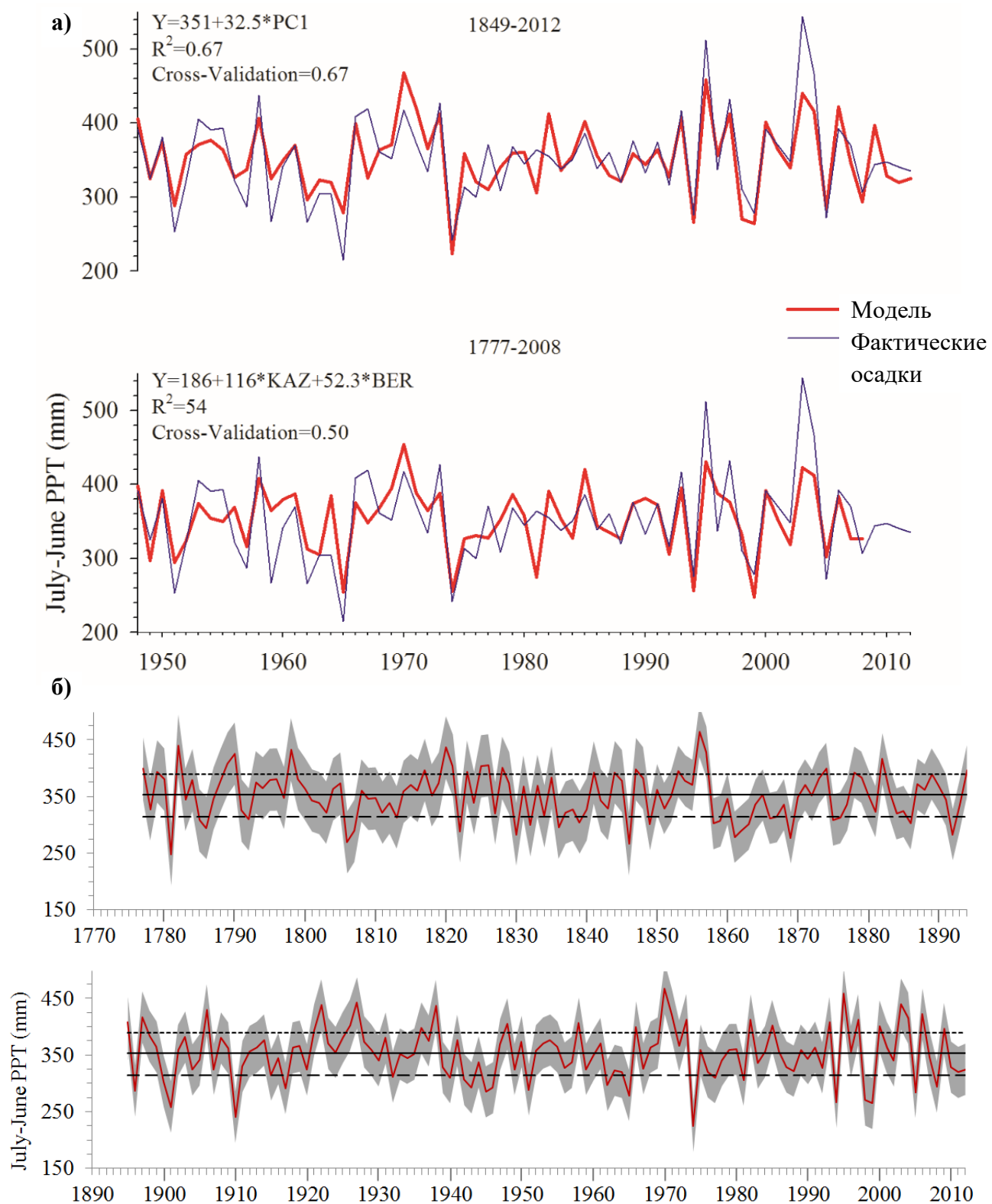


Рисунок 5.7. Реконструкция годовой суммы осадков с июля по июнь: динамика инструментального ряда и моделей реконструкции осадков за 1849-2012 гг. (а); динамика реконструированных осадков за 1777-2008 гг. (б); горизонтальные линии – 25% (штриховая), среднее значение (сплошная) и 75% (точечная) осадков

за 1948-2012 гг., рассчитанных для регионального инструментального ряда осадков. Тенью показан доверительный интервал 80%

Реконструкция показывает 49 влажных лет со средним интервалом в 5.7 лет. Такие события имели длительность 1 или 2 года (31 и 9 событий соответственно). Максимальный интервал между влажными годами – 19 лет (1799-1817). Наиболее влажный год в реконструкции – 1970 (467 мм), в то время как наиболее влажный год по инструментальным данным – 2003 (544 мм). Частота влажных лет практически одинакова для 19 и 20-го столетий.

Низкочастотные изменения увлажнения рассматривались на реконструированных осадках, сглаженных 5-летней скользящей средней (Рисунок 5.8). Было выявлено несколько длительных относительно сухих и относительно влажных периодов. Наиболее сухой период – 1942-1946 (303 мм осадков в среднем), наиболее влажный – 1969-1973 (408 мм), совпадающий с особенно высоким радиальным приростом.

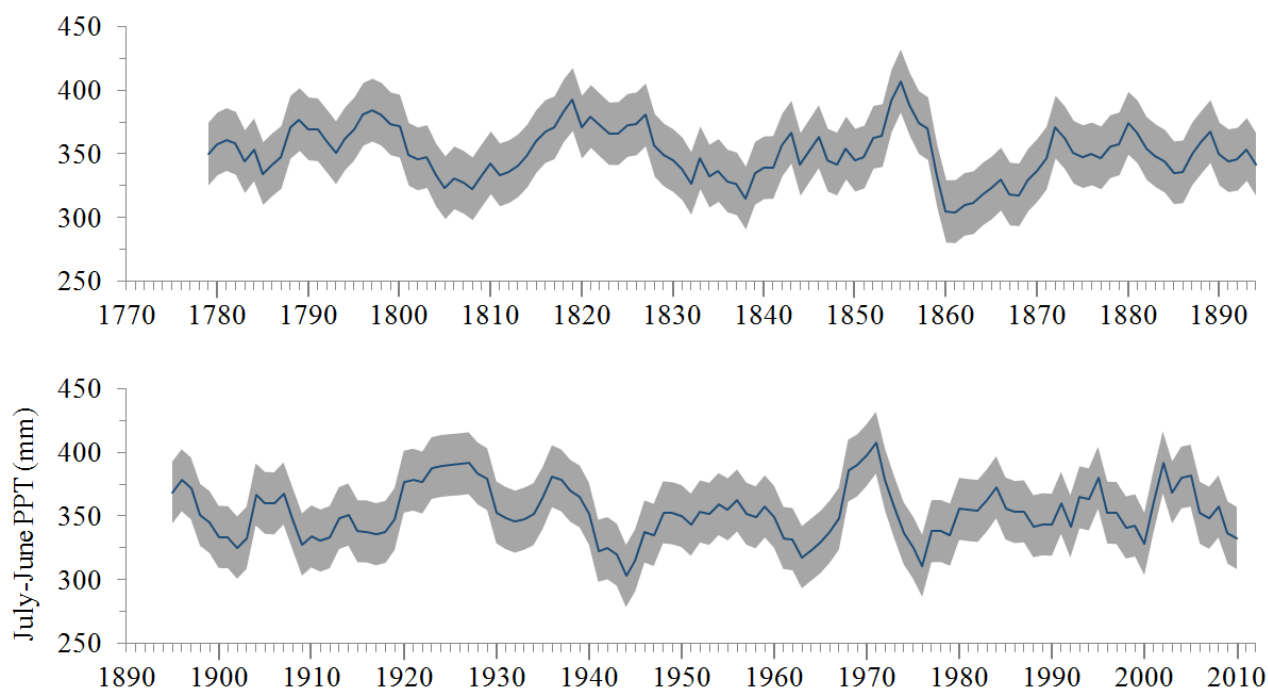


Рисунок 5.8. Динамика реконструированная осадков за 1777-2017 гг., сглаженная 5-летней скользящей средней. Тенью показан доверительный интервал 80%

Несколько документально зафиксированных важных исторических событий совпадают с экстремально сухими событиями и периодами в реконструкции. Быстрянский (1916) пишет, что засуха в 1836-1837 гг. привела к неурожайным годам. Костров (1859) установил, что засухи в 1830 и 1849 гг. резко уменьшили сбор зерновых и уменьшили их экспорт в Красноярскую губернию, что привело к отрицательному влиянию на экономику региона. Бутанаев (2002) отмечает, что засухи в 1900-1902 гг. обусловили потери в сборе кормов и сокращению поголовья коней в регионе.

Поскольку в формировании сильных засух наибольший вклад принадлежит первой половине сезона, влияние особенностей весенне-летней циркуляции атмосферы на режим увлажнения и прирост *Pinus sylvestris* исследовали с помощью композитной карты аномалий геопотенциальных высот изобары 500 мб, рассчитанной как разность аномалий в наиболее сухие и влажные годы (выбранные согласно модели реконструкции) в базе данных реанализа NCEP/NCAR за период 1948-2012 гг. (Kalnay et al., 1996) с помощью онлайн инструмента, разработанного NOAA/ESRL (<https://www.esrl.noaa.gov/psd/cgi-bin/data/composites/printpage.pl>) (Рисунок 5.9). Эта карта показывает четкую картину аномалии высокого давления, располагающуюся к югу от района исследования (северо-запад Китая и юго-запад Монголии). Такая аномалия соответствует усилению стабильности погоды и низкой активности ветров и осадков, а расположение центра аномалии предполагает западное направление ветра и антициклонический тип циркуляции для исследованного региона в течение засушливых лет.

NCEP/NCAR Renanalysis
500mb Geopotential Height (m) Composite Anomaly 1981-2010 climo

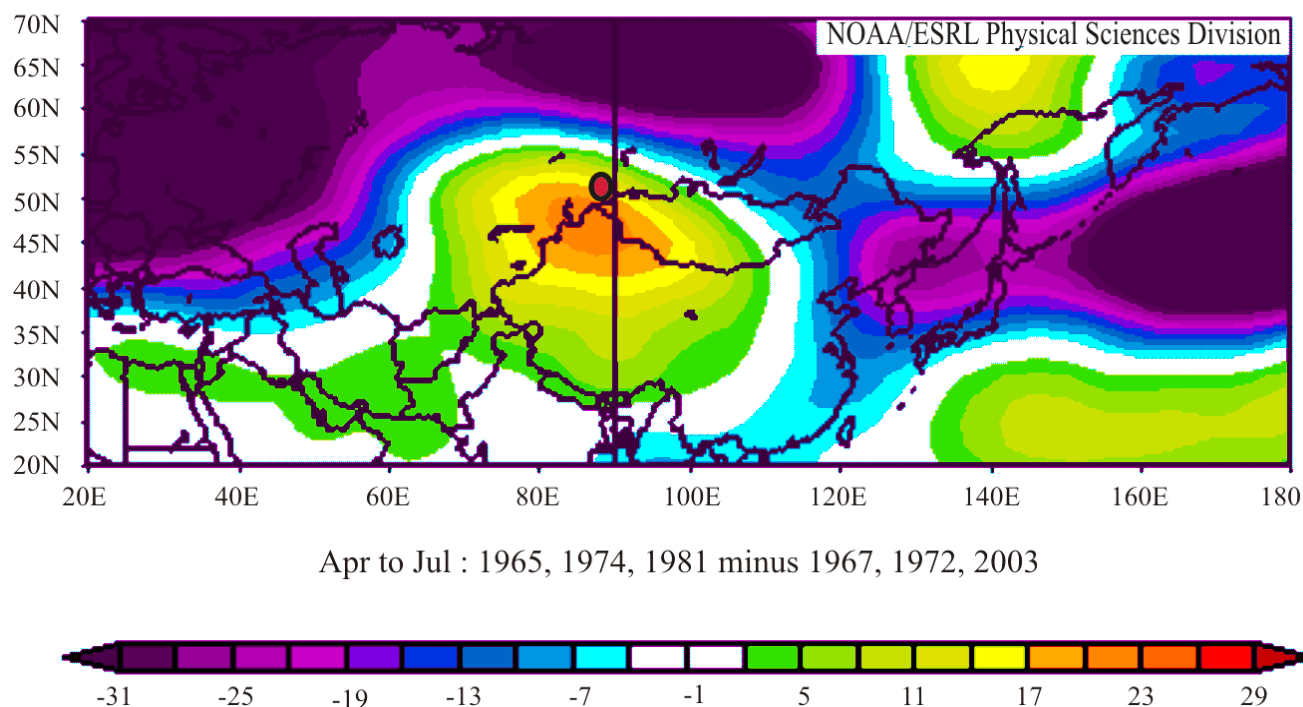


Рисунок 5.9. Композитная карта разности геопотенциальных высот изобары 500 мб между сухими (1965, 1974, 1981) и влажными годами (1967, 1972, 2003).
Цветная шкала – разность геопотенциальных высот в метрах. Отмечено расположение района исследования

Выводы по Разделу 5

1. Для исследованной территории водосбора бессточного озера Шира апробирован новый подход в дендрогидрологическом анализе, основанный на тесной взаимосвязи между радиальным приростом деревьев и погодичной разностью в многолетней динамике уровня воды в озере.
2. Значимые связи между радиальным приростом и годовым изменением уровня озера основываются на сходстве элементов водного баланса озера и водного баланса территории произрастания деревьев. Именно эти общие составляющие позволяют использовать длительные древесно-кольцевые хронлогии для реконструкции изменений уровня озера Шира.
3. Дефицит осадков при высоких температурах обуславливает проявления сильных засух на территории Хакасско-Минусинской котловины. Реконструкция

засух и влажных периодов по длительным древесно-кольцевым хронологиям не только позволяет оценить их частоту и относительную периодичность, но и находит подтверждение в исторических документах.

4. Статистический анализ частоты засушливых лет и периодов – инструмент оценки вероятности этих экстремальных событий на территории, что имеет важное прикладное значение для ряда отраслей экономики региона: лесного и сельского хозяйства, гидроэнергетики и др.

5. Апробирована оценка особенностей пространственного поля атмосферного давления между «сухими» и «влажными» годами, перспективная в прогнозировании сильных засух на территории Хакасии.

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

В данном разделе мы сосредоточились на: 1) анализе климатически обусловленных колебаний урожайности ведущих зерновых культур региона, на которую, несомненно, оказывает влияние дефицит увлажнения территории; 2) использовании созданной сети длительных древесно-кольцевых хронологий в реконструкции динамики урожайности зерновых как инструмента для выработки практических рекомендаций. Эти исследования явились продолжением работы по реконструкции сухих и влажных лет, а также параметров гидрологического режима, представленных в предшествующем разделе.

6.1. Климатически обусловленная динамика урожайности основных зерновых культур Хакасии

В данной части исследований были поставлены следующие задачи:

- 1) сравнить многолетнюю динамику урожайности зерновых по рядам, усредненным по административным районам, и данным сортоиспытательных участков Хакасии;
- 2) провести классификацию административных районов земледельческой территории Хакасии согласно закономерностям климатически обусловленной динамики урожайности зерновых;
- 3) провести детальный анализ климатической чувствительности зерновых на различных стадиях развития растений;
- 4) сделать прогноз динамики урожайности зерновых на ближайшие годы при сохранении текущих климатических трендов.

Согласно принятому агроклиматическому районированию (Агроклиматические ресурсы ..., 1974; Воронцова и др., 1976; Ведров, Лазарев, 1997; Жирнова, 2005), земледельческая территория Хакасии разделена на 3 почвенно-климатические зоны: подтайга предгорий (ТА – Таштыпский район), степи на обыкновенных и южных черноземах (ОР – Орджоникидзевский, ШН – Ширинский, ВО – Боградский, частично ВЕ – Бейский район), степи на

каштановых и темно-каштановых почвах (AL – Алтайский, AS – Аскизский, UA – Усть-Абаканский и часть Бейского района). Зона подтайги занимает узкую полосу, примыкающую к горной части республики. Почвенный покров данной зоны представлен темно-серыми и серыми лесными почвами, земледелие осуществляется преимущественно на склонах. Степи находятся на обыкновенных и южных среднетяжелых черноземах, расположенных в северной части региона, и являются зоной недостаточного увлажнения. Наиболее сухая зона – степи на каштановых и темно-каштановых почвах в центральных районах республики, где устойчивое земледелие возможно только при орошении. Основная площадь сельскохозяйственных угодий зоны (за исключением большей части Усть-Абаканского района) покрыта развитой сетью ирригационных каналов, пассивно питающихся от Енисея, Абакана и их притоков (Схема территориального планирования..., 2011).

Тем не менее, климатические условия Хакасии позволяют возделывать широкий набор сельскохозяйственных культур. В качестве источников данных об урожайности зерновых использовали статистические ежегодные ряды урожайности двух типов (Рисунок 2.1, 6.1): 1) обобщенные по посевным площадям для каждого административного района за 1960-2012 гг.; 2) данные государственных сортоиспытательных участков (ГСУ) за 1939-1995 гг. Достаточно длинные ряды данных имеются по следующим ГСУ: Богградский (54°17' с.ш. 91°06' в.д.), Таштыпский (52°52' с.ш. 89°55' в.д.), Усть-Абаканский (53°40' с.ш. 91°17' в.д.) и Ширинский (54°42' с.ш. 89°46' в.д.). Выбор в качестве индикатора продуктивности зерновых урожайности, то есть веса зерна в метрических центнерах, полученного с одного гектара посевной площади, позволяет исключить из рассмотрения динамику площадей посева зерновых (Therrell et al., 2006), а также учесть случаи сплошной гибели посевов (т.е. сбора урожая с площади меньшей, чем посевная). Ряды урожайности, обобщенные по нескольким районам, рассчитывали усреднением исходных рядов. В данной работе наряду с валовой урожайностью по всем зерновым культурам, рассмотрена урожайность яровой пшеницы, ярового ячменя и овса, занимающих в среднем 95% посевных площадей

среди зерновых культур Хакасии (Рисунок 6.2). Для оценки фаз роста и развития зерновых использована десятичная шкала Задокса (Zadoks et al., 1974). Примерные сроки наступления фенологических фаз и уборки урожая в регионе получены из неопубликованных данных Минсельхозпрода Республики Хакасия.

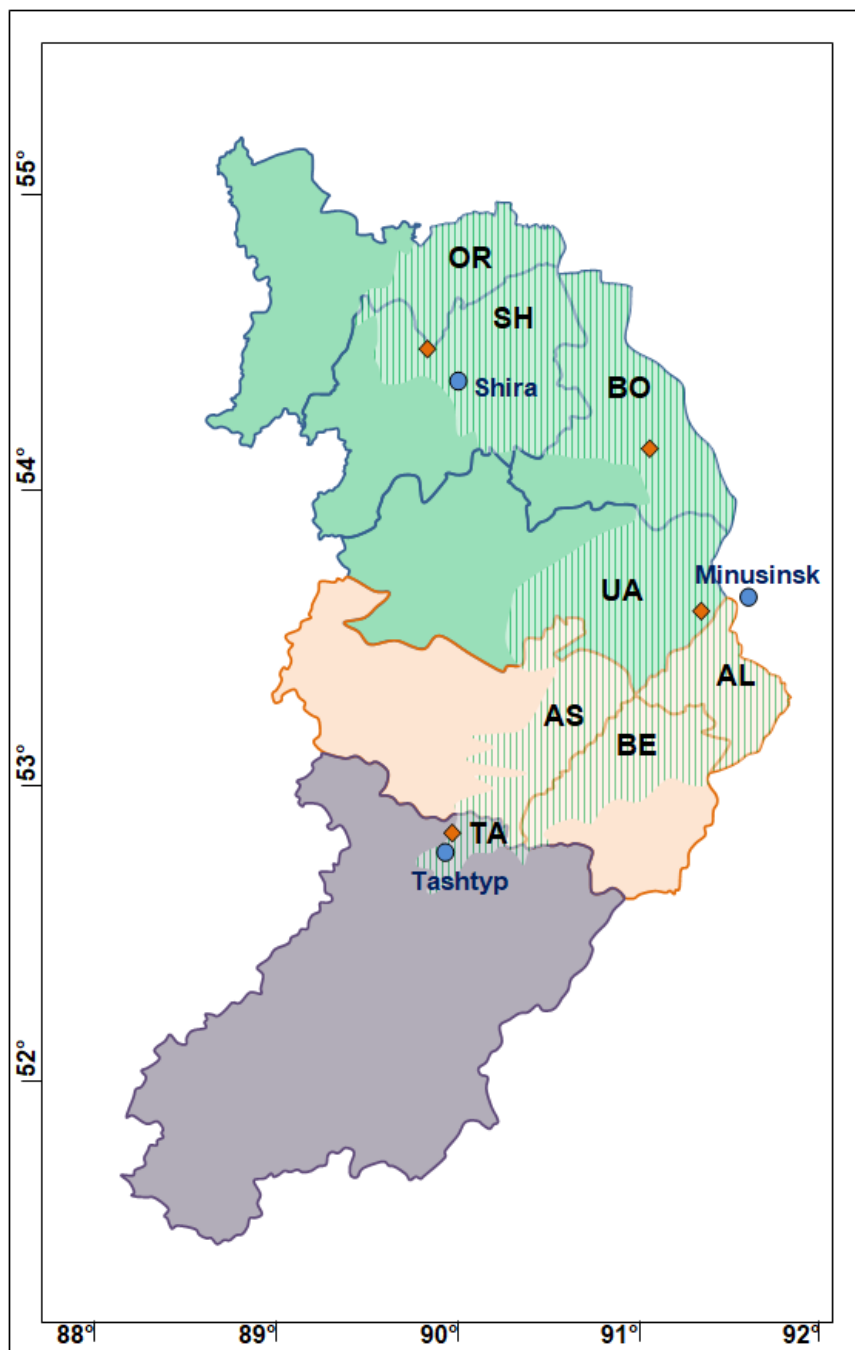


Рисунок 6.1. Карта Республики Хакасия. Административные районы показаны цветами в соответствии с зонированием, полученным в данной работе.

Территории, пригодные для массового выращивания зерновых, показаны штриховкой. Отмечено расположение метеостанций (круги) и ГСУ (ромбы)

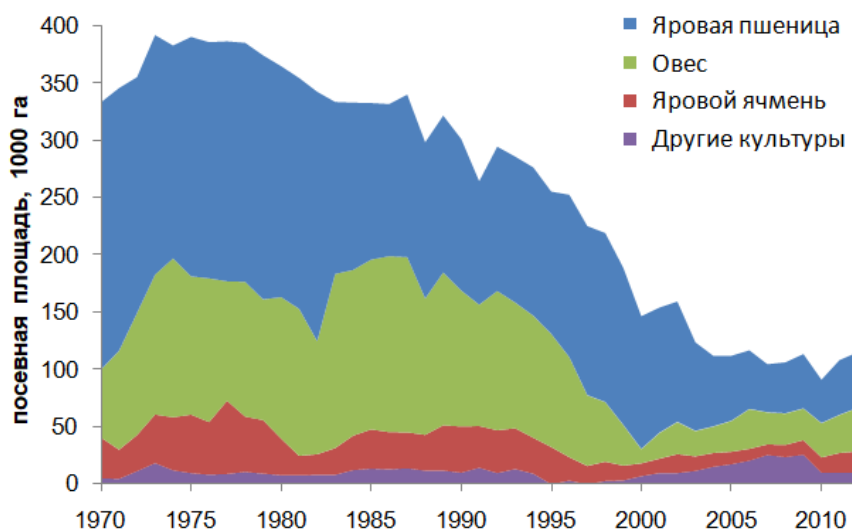


Рисунок 6.2. Динамика посевных площадей зерновых культур в Хакасии

Для всех рядов урожайности зерновых по районам и ГСУ были рассчитаны основные статистические характеристики (Таблица 6.1, 6.2). Погодичные колебания урожайности очень высоки по всей территории республики, поскольку Хакасия, как и большинство регионов России, относится к зоне рискованного земледелия, где урожайность зависит, в первую очередь, от текущих природных условий и катастрофически снижается при их неблагоприятном сочетании (Агроклиматические ресурсы ..., 1974; Сиптиц, Гатаулина, 2014; Сиптиц и др., 2018). Диапазон изменчивости и средний уровень урожайности для всех рассматриваемых зерновых культур зависит, в первую очередь, от агроклиматических условий: в предгорьях (Таштыпский район) урожайность максимальна, в сухих степях Усть-Абаканского и Аскизского района – минимальна. Несмотря на принадлежность Алтайского района к территории сухих степей, урожайность здесь сравнима с предгорьями. Это может быть обусловлено его расположением между двумя крупнейшими реками республики – Абаканом и Енисеем, что смягчает климат и значительно облегчает орошение земель (район характеризуется наиболее развитой сетью ирригационных каналов по республике). Коэффициент вариации рядов урожайности имеет преобладающий высотный градиент, т.е. возрастает по направлению от предгорий к приенисейским степям. В погодичной компоненте изменчивости (чувствительность) рядов урожайности широтный градиент (возрастание к югу от Орджоникидзевского до Аскизского

района) в Алтайском, Бейском и Таштыпском районах смягчен повышением увлажнения за счет ландшафта и гидрологических условий. Из исследуемых зерновых культур наиболее высокая среднемноголетняя и максимальная урожайность в большинстве районов Хакасии наблюдается у пшеницы, наименьшая – у овса. Тем не менее, при повышенном увлажнении в предгорьях урожайность овса поднимается до более высоких значений, чем у пшеницы и ячменя. Статистические характеристики изменчивости урожайности, наоборот, у пшеницы минимальны, у овса – максимальны. Эти различия между культурами могут быть обусловлены более высокой чувствительностью урожайности овса к неблагоприятным факторам, в том числе климатическим, по сравнению с ячменем и особенно пшеницей. Ряды урожайности по ГСУ по сравнению с соответствующими средними по районам рядами имеют более высокую среднюю (в 1,6-1,8 раза) и максимальную (в 1,8-2,3 раза) урожайность и меньшие коэффициенты вариации и автокорреляции первого порядка при примерно равной чувствительности.

Таблица 6.1

Статистические характеристики рядов урожайности по административным районам

Район	<i>mean</i> , ц/га	<i>min – max</i> , ц/га	<i>stdev</i> , ц/га	<i>var</i>	<i>ar-1</i>	<i>sens</i>
Все зерновые						
OR	11.2	2.6 – 19.8	4.3	0.39	0.38	0.36
SH	9.7	1.4 – 22.6	4.5	0.46	0.4	0.46
BO	9	1.2 – 20.2	4.8	0.53	0.37	0.5
UA	7.8	1.0 – 16.4	3.9	0.5	0.32	0.54
AL	10.9	1.8 – 24.2	5.4	0.5	0.39	0.46
AS	7.8	0.5 – 17.2	4.1	0.52	0.23	0.62
BE	10	3.0 – 19.4	4.8	0.48	0.39	0.45
TA	13.1	3.6 – 21.5	4.5	0.34	0.32	0.34

Продолжение таблицы 6.1

Район	<i>mean</i> , ц/га	<i>min – max</i> , ц/га	<i>stdev</i> , ц/га	<i>var</i>	<i>ar-1</i>	<i>sens</i>
Яровая пшеница						
OR	13.1	4.1 – 20.0	4.4	0.33	0.48	0.31
SH	10.5	1.4 – 21.2	4.3	0.41	0.52	0.38
BO	9.1	1.8 – 19.0	4.4	0.48	0.43	0.47
UA	9	1.0 – 16.1	4.2	0.46	0.32	0.51
AL	13.9	3.0 – 28.1	7.6	0.55	0.57	0.43
AS	8.9	1.2 – 21.2	5	0.56	0.37	0.61
BE	11.1	3.1 – 22.3	5.9	0.53	0.58	0.4
TA	14.5	4.5 – 22.8	4.9	0.33	0.3	0.35
Яровой ячмень						
OR	11.9	0.9 – 26.1	6.3	0.53	0.31	0.51
SH	11.2	0.0 – 24.8	5.1	0.45	0.46	0.47
BO	9.3	1.3 – 20.5	5	0.54	0.4	0.55
UA	7.5	0.2 – 18.6	4.2	0.55	0.17	0.68
AL	10.7	0.0 – 27.9	7.2	0.67	0.55	0.63
AS	6.8	0.0 – 22.7	5.5	0.81	0.31	0.84
BE	10.8	0.0 – 26.8	5.9	0.55	0.39	0.55
TA	12.4	3.6 – 29.1	5.7	0.46	0.21	0.48
Овес						
OR	10.8	2.2 – 19.3	5.1	0.47	0.28	0.48
SH	9.9	1.3 – 23.9	5.3	0.54	0.4	0.52
BO	9	0.3 – 23.2	5.6	0.62	0.32	0.7
UA	8	0.2 – 18.6	4.6	0.57	0.26	0.65
AL	11.7	1.4 – 22.5	5.2	0.45	0.24	0.48
AS	7.2	0.2 – 14.3	4.1	0.57	0.24	0.71
BE	9.8	1.5 – 19.1	5	0.5	0.35	0.5
TA	14.6	2.9 – 32.4	6.8	0.46	0.29	0.43

Таблица 6.2

Статистические характеристики рядов урожайности на ГСУ

ГСУ	<i>mean</i> , ц/га	<i>min – max</i> , ц/га	<i>stdev</i> , ц/га	<i>var</i>	<i>ar-1</i>	<i>sens</i>
Яровая пшеница						
SH	17.4	1.1 – 34.3	8.2	0.47	0.37	0.48
BO	20	1.7 – 40.7	8.8	0.44	0.29	0.44
UA	12.7	0.9 – 24.5	5.8	0.45	-0.09	0.63
TA	20.3	6.4 – 39.8	6.8	0.34	0.11	0.38
Яровой ячмень						
SH	15.9	0.5 – 36.8	9.5	0.6	0.22	0.76
BO	17.2	2.2 – 35.8	8.2	0.47	-0.07	0.58
UA	12.8	0.3 – 38.1	7.4	0.58	-0.3	0.72
TA	17.7	3.2 – 34.6	8	0.45	0.22	0.5
Овес						
SH	17.7	2.3 – 41.2	11	0.62	-0.1	0.84
BO	17.3	1.1 – 35.2	9.9	0.57	0.1	0.74
UA	15.5	1.1 – 38.7	8.5	0.55	-0.07	0.68
TA	23.2	3.0 – 48.7	9.4	0.41	0.11	0.46

Это связано с особенностями функционирования ГСУ, где проводятся испытания новых сортов зерновых культур на участках с однородными ландшафтно-почвенными условиями в контролируемых условиях, и комплекс агротехнических мероприятий также может отличаться от таковых для массовых посевов в хозяйствах (Методика государственного..., 1985; Ведров, Лазарев, 1997; Climate Change..., 2010). Различие в уровне автокорреляции обусловлено зависимостью урожайности от качества посевного материала и тем, что в хозяйствах для посева, как правило, используют семена урожая предыдущего года.

Пространственный анализ корреляционных взаимосвязей между рядами урожайности по районам (Таблица 6.3) показывает преобладание широтного градиента: чем больше разница между районами по широте, тем слабее корреляция между соответствующими рядами. По долготе градиент не наблюдается. При этом

земледельческую территорию Хакасии можно разбить на три зоны с высоким сходством динамики урожайности в пределах каждой из них: северная – Орджоникидзевский, Ширинский, Богградский и Усть-Абаканский районы, центральная – Алтайский, Аскизский и Бейский районы, и южная – Таштыпский район (Рисунок 6.1, Рисунок 6.3). Очевидно, что это разделение совпадает с существующим агроклиматическим районированием территории республики (Агроклиматические ресурсы ..., 1974; Воронцова и др., 1976; Ведров, Лазарев, 1997). Исключение составляет Усть-Абаканский район, который по агроклиматическому районированию относится к центральной зоне – степям на каштановых почвах, а по динамике урожайности более близок к северным районам – степям на черноземах. Это указывает на более значимую роль в обеспечении урожайности таких факторов, как климатические градиенты вегетационного сезона и наличие ирригационной системы, по сравнению с типом почвы. Классификация подтверждается всеми использованными методами: диапазонами коэффициентов корреляции в пределах зоны и между зонами, результатами кластерного анализа, приведенными ниже закономерностями климатического отклика в урожайности зерновых по районам.

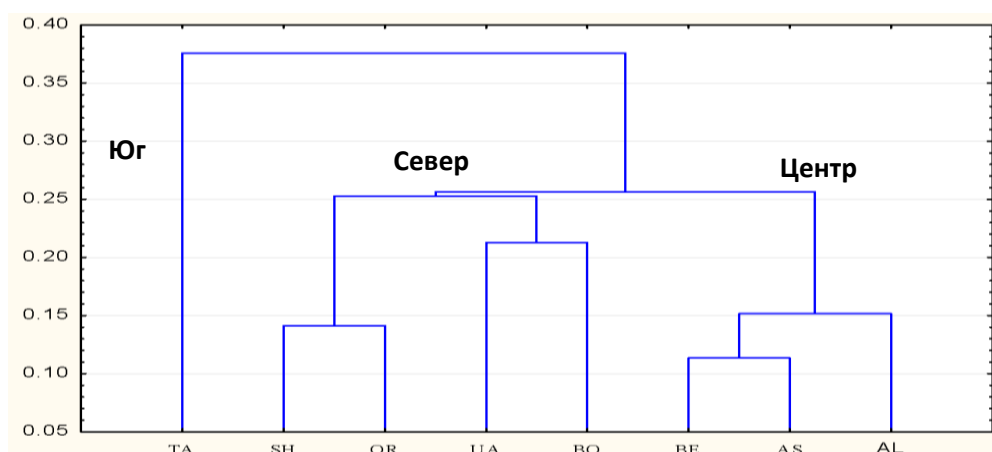


Рисунок 6.3. Кластерная иерархическая классификация рядов урожайности всех зерновых по районам. Корреляции между рядами урожайности использованы как мера сходства

Таблица 6.3

Корреляции между рядами урожайности по районам

	Все зерновые							Яровая пшеница						
	OR	SH	BO	UA	AL	AS	BE	OR	SH	BO	UA	AL	AS	BE
OR														
SH	0.86							0.79						
BO	0.63	0.73						0.59	0.70					
UA	0.73	0.75	0.79					0.76	0.79	0.74				
AL	0.58	0.59	0.71	0.74				0.51	0.61	0.67	0.77			
AS	0.49	0.52	0.58	0.62	0.79			0.59	0.58	0.49	0.60	0.62		
BE	0.49	0.59	0.64	0.59	0.85	0.89		0.51	0.70	0.61	0.58	0.64	0.82	
TA	0.41	0.42	0.33	0.40	0.58	0.56	0.62	0.36	0.47	0.40	0.50	0.61	0.56	0.71
	Яровой ячмень							Овес						
	OR	SH	BO	UA	AL	AS	BE	OR	SH	BO	UA	AL	AS	BE
OR														
SH	0.76							0.71						
BO	0.59	0.75						0.58	0.71					
UA	0.62	0.59	0.58					0.66	0.60	0.72				
AL	0.41	0.41	0.48	0.27				0.52	0.65	0.67	0.57			
AS	0.40	0.43	0.37	0.33	0.51			0.64	0.56	0.56	0.51	0.74		
BE	0.30	0.55	0.51	0.23	0.61	0.56		0.46	0.62	0.59	0.54	0.86	0.77	
TA	0.13	0.03	-0.07	0.31	0.24	0.18	0.18	0.25	0.18	-0.03	0.09	0.19	0.39	0.09

Выделенные корреляции значимы на уровне $p < 0.05$.

Значения коэффициентов корреляции между рядами урожайности зерновых культур по ГСУ с усредненными по соответствующим районам, несмотря на относительно короткий общий временной период (с учетом пропущенных лет $N = 16 \dots 24$), составляют $r = 0.57 \dots 0.89$ (Рисунок 6.4, 6.5). При сравнении рядов урожайности одной культуры по различным ГСУ было обнаружено, что сходство между ними уменьшается вдоль градиента осадков с учетом расстояний между ГСУ для всех трех культур. Максимальное сходство наблюдается у Богградского ГСУ с Ширинским ($r = 0.47 \dots 0.65$) и Усть-Абаканским ($r = 0.40 \dots 0.69$), минимальное – у Усть-Абаканского с Ширинским ($r = 0.21 \dots 0.44$) и Таштыпским

($r = 0,16 \dots 0,48$). В целом, закономерности динамики урожайности на четырех ГСУ соответствуют их географическому расположению.

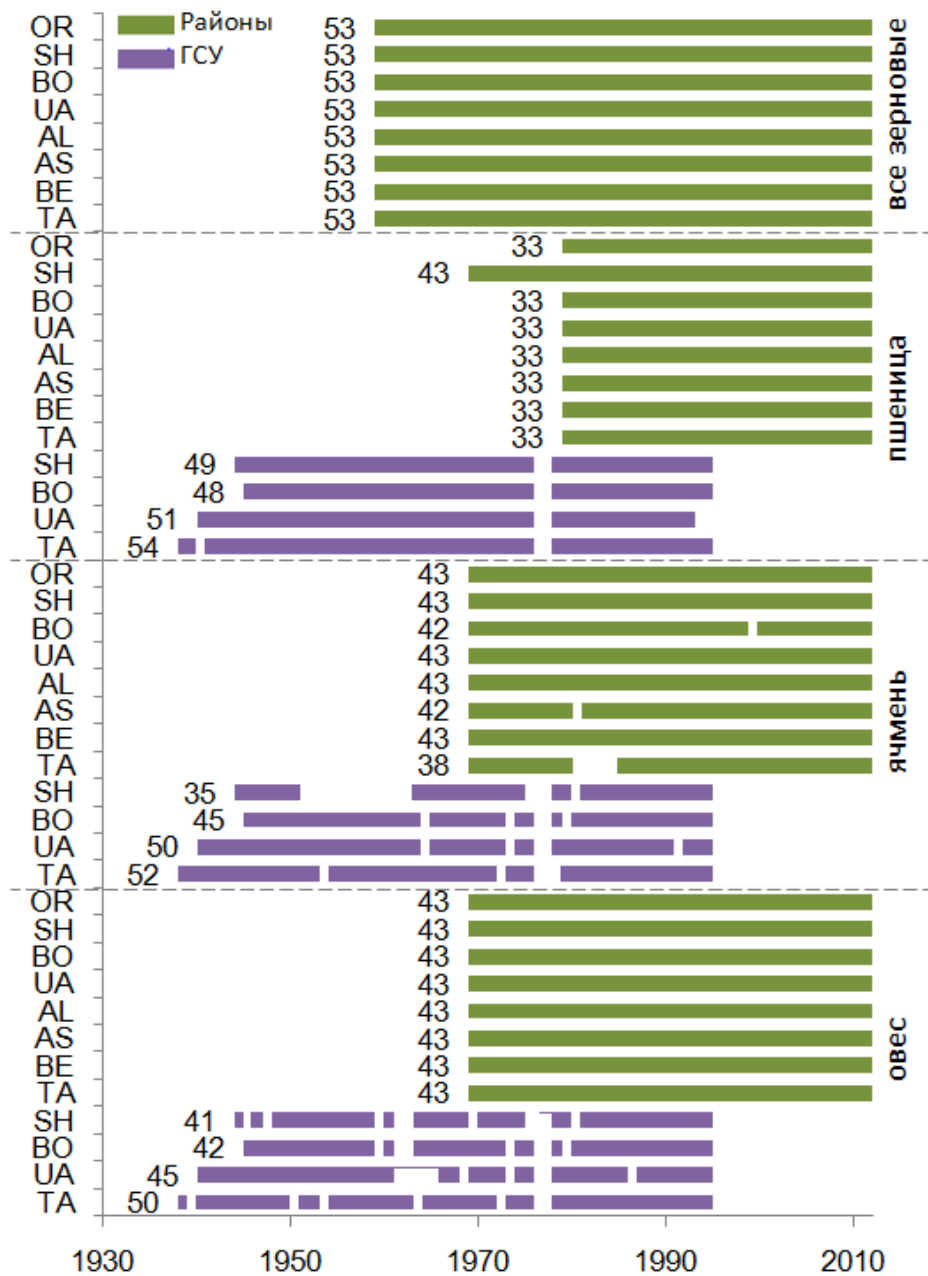


Рисунок 6.4. Периоды и количество лет документирования урожайности по районам и ГСУ

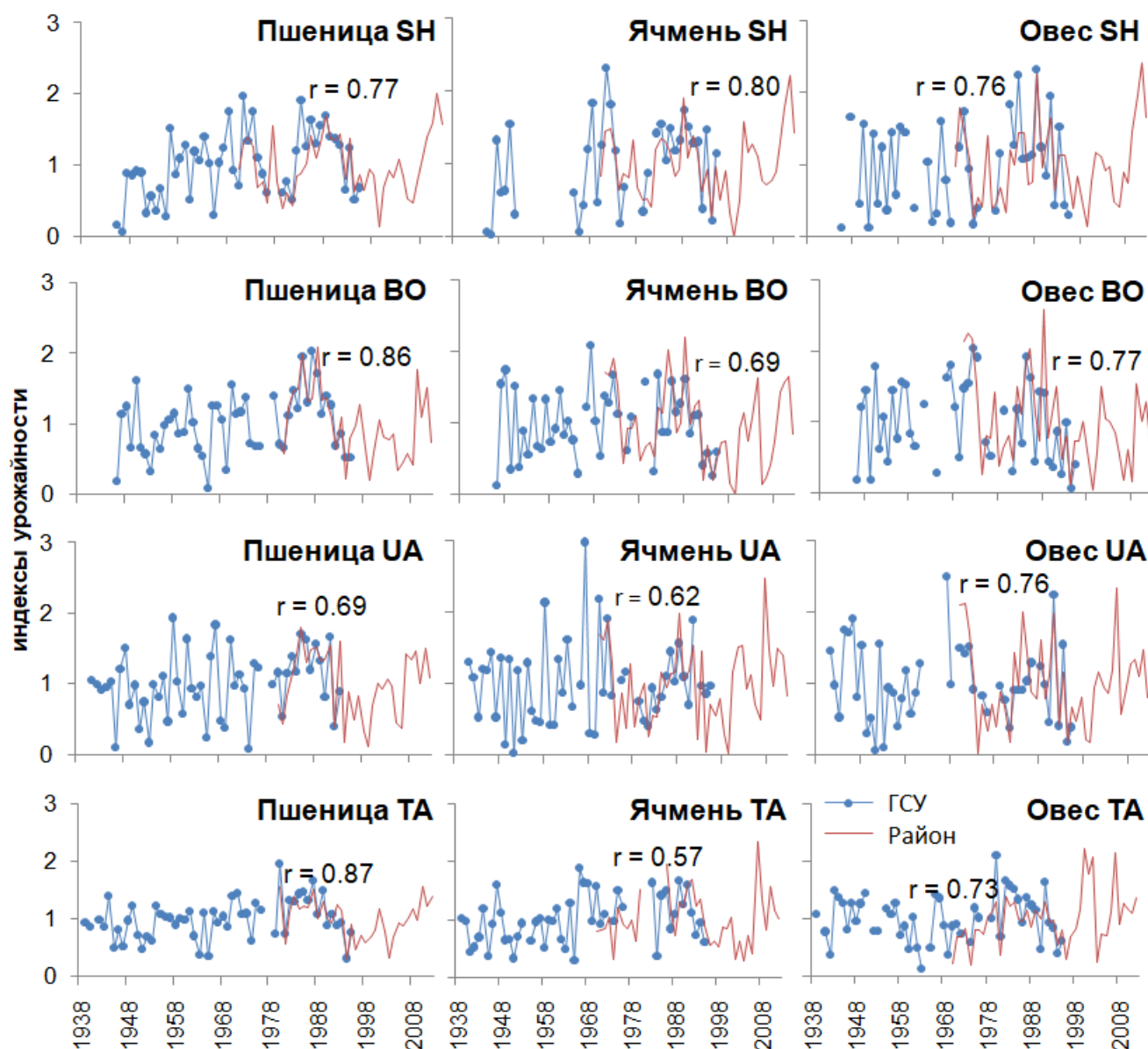


Рисунок 6.5. Индексированные (стандартные) ряды урожайности по ГСУ и соответствующим районам

Анализ корреляций между рядами урожайности разных культур в пределах одного района показал, что по всей территории Хакасии наблюдаются значимые положительные взаимосвязи, интенсивность которых изменяется вдоль высотного градиента: в восточных районах, прилегающих к р. Енисей, коэффициенты корреляции находятся в диапазоне 0,72...0,93, в западных районах $r = 0,50...0,73$, в Таштыпском районе $r = 0,33...0,52$ (Таблица 6.4). Это соответствует градиенту увлажнения, указывая на климатическую обусловленность общего сигнала в

урожайности (чем сильнее выражен климатический отклик, тем больше сходство в изменчивости урожайности между культурами).

Таблица 6.4

Корреляции между рядами урожайности разных культур в пределах района

Культуры	Районы							
	OR	SH	BO	UA	AL	AS	BE	TA
Пшеница × Ячмень	0.52	0.82	0.79	0.73	0.72	0.70	0.88	0.52
Пшеница × Овес	0.50	0.86	0.88	0.59	0.76	0.72	0.93	0.41
Ячмень × Овес	0.73	0.87	0.87	0.63	0.71	0.60	0.79	0.33

Все коэффициенты корреляции значимы на уровне $p < 0.05$

Предварительный анализ корреляций рядов урожайности зерновых культур с осадками, температурами и ГТК показал, что по влиянию климата на урожайность районы Хакасии отчетливо разбиваются на такие же три зоны (Рисунок 6.6). На сортоиспытательных участках при тех же закономерностях и градиентах, в целом, климатический отклик слабее, чем усредненный по районам. Менее выраженный климатический отклик урожайности зерновых на сортоиспытательных участках может объясняться следующими причинами: 1) при усреднении по всем посевным площадям района сглаживаются неклиматические особенности (почва, ландшафт, различия в агротехнике, сортах и качестве посевного материала между хозяйствами), в то время как на ГСУ ландшафтно-почвенные условия однородны и оптимальны для выращивания культур; 2) повышенное внимание к качеству посевного материала и агротехническим мероприятиям, постоянная смена сортов на ГСУ не только повышают их урожайность по сравнению с массовыми посевами, но и частично компенсируют неблагоприятные погодные условия, тем самым ослабляя климатическое лимитирование (Жирнова, 2005; Therrell et al., 2006; Climate Change..., 2010).

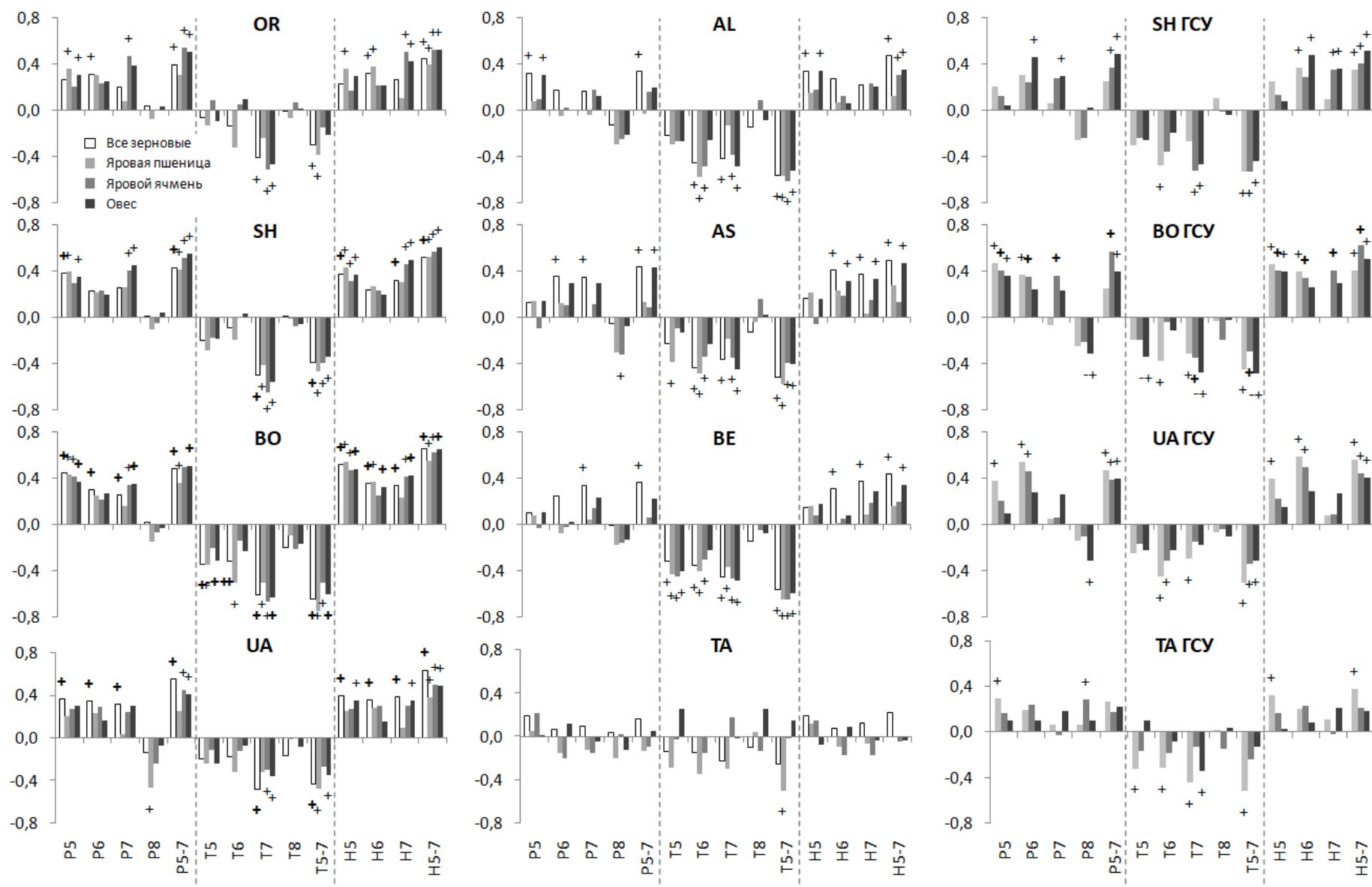


Рисунок 6.6. Корреляции рядов урожайности по районам и ГСУ с осадками (Р), температурой (Т) и ГТК (Н) с мая по август. Отмечены корреляции, значимые на уровне $p < 0.05$

Следует также отметить, что Усть-Абаканский и особенно Таштыпский ГСУ, в отличие от большей части посевных площадей соответствующих районов, расположены вблизи границы с центральной группой и в сходных с ней агроклиматических условиях, поэтому имеют климатический отклик, более близкий к центральной группе.

Климатические условия периода, предшествующего посеву (с сентября предыдущего года по апрель) не оказывают значимого влияния на урожайность. Для многих регионов мира, включая, например, сельскохозяйственные территории Европы, характерно влияние на урожайность климатических характеристик зимнего и ранневесеннего периода (Hlavinka et al., 2009; Wu et al., 2014; Huhtamaa et al., 2015). В Хакасии же вследствие высокой амплитуды суточных колебаний температуры, характерных для резко континентального климата, снеготаяние заканчивается в конце марта – начале апреля, т.е. приблизительно за месяц до начала посевной кампании, поэтому с учетом малоснежных зим в Хакасско-Минусинской котловине влияние зимних осадков и ранневесенних температур на урожайность не является значимым. В связи с этим, в работе климатический отклик рядов урожайности показан только за период с мая по август.

В северной зоне Хакасии урожайность зерновых положительно коррелирует с количеством осадков и ГТК, отрицательно с температурами, значимые корреляции наблюдаются в период с мая по июль (Рисунок 6.7). В центральной зоне взаимосвязи урожайности с осадками и ГТК ниже, коэффициенты корреляции достигают уровня значимости $p < 0.05$ только для мая и периода май-июль в целом, корреляции с температурами, напротив, более высокие. Также наблюдается отрицательный отклик урожайности на осадки августа, значимый для пшеницы и ячменя. В Таштыпском районе отклик урожайности всех культур на температуру слабый, на осадки и ГТК значимый отклик отсутствует.

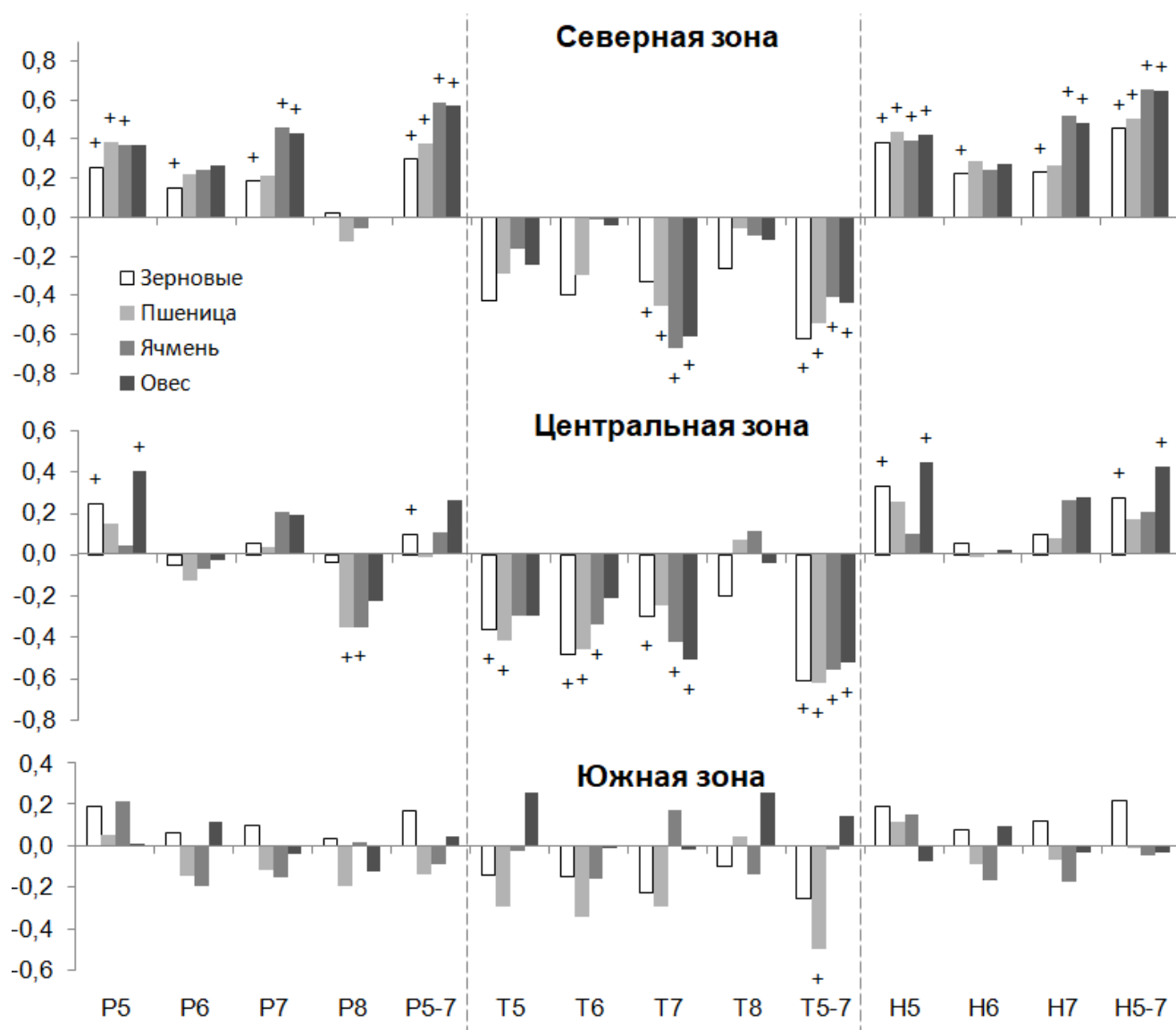


Рисунок 6.7. Корреляции рядов урожайности по зонам с осадками (Р), температурой (Т) и ГТК (Н) с мая по август. Отмечены корреляции, значимые на уровне $p < 0.05$

Климатический отклик в урожайности зерновых культур Хакасии характерен для недостаточно увлажненных степных и лесостепных условий при континентальном климате (ср. Dong et al., 2016) и сравним с другими регионами умеренных широт (например, Ceglár et al., 2016; Liu et al., 2016). Однако, даже на относительно небольшой территории республики он пространственно неоднороден, что связано как с наличием выраженных градиентов климатических переменных, так и с использованием орошаемого земледелия в центральных

районах, приводящим к подавлению отклика на осадки (Hlavinka et al., 2009; Ceglar et al., 2016).

В северных районах Хакасии осадки теплого периода являются критически важным климатическим фактором как основной источник влаги. Повышение температур, напротив, усиливает эвапотранспирацию, иссушает почву и вызывает у растений водный стресс. В течение наиболее жаркого периода 20 июня – 25 июля также возможно повышение дневных температур над критическим значением (для рассматриваемых культур около 30°C), приводящее к возникновению теплового стресса и подавлению роста и развития растений (Агроклиматические ресурсы..., 1974; Семенов и др., 2004; Koehler et al., 2013; Liu et al., 2016). Воздействие температур и осадков суммируется в течение периода с мая по июль. Максимальное влияние осадков здесь наблюдается вплоть до выхода в трубку (май) и в течение репродуктивного периода (конец июня – июль). Соответственно, гидротермический коэффициент Селянинова, объединяющий в себе влияние температур и осадков на влажность воздуха и почвы, для этой зоны очень сильно коррелирует с урожайностью в мае, июле и за весь сезон в целом.

В центральной зоне, несмотря на дефицит увлажнения, положительное влияние осадков и ГТК на урожайность невелико, однако отрицательный отклик урожайности на температуру более значителен. Полагаем, что такой климатический отклик связан с развитой речной системой этой территории (бассейны р. Абакан и р. Енисей) и сетью ирригационных сооружений как значимого источника увлажнения (Схема территориального планирования..., 2011; Ceglar et al., 2016). Даже в отсутствие затрат на орошение, сеть каналов может служить для временного депонирования влаги от стока осадков. Этому способствует и более плоский рельеф, и высокий уровень грунтовых вод в центре республики по сравнению с северными районами. В отдельные годы (например, 1994 г.) при ливневых дождях в период уборки возможно полегание стеблей и потери урожая.

В предгорьях на юге агроклиматические условия наиболее оптимальны для выращивания зерновых, о чем свидетельствует слабый отклик урожайности на

климатические факторы. Однако, данная территория не имеет высокой значимости для экономики Хакасии, так как характер рельефа приводит к ограничению возможных посевных площадей (около 3.6% от суммарных площадей по республике).

Также были рассмотрены так называемые реперные годы, то есть годы, для которых наблюдается значительное отклонение урожайности исследуемых зерновых культур от среднеемноголетнего значения (за пределами интервала $\text{mean} \pm \text{sd}$ для половины и более исходных рядов). Для периода с 1970 по 1995 год (общего для всех рядов) наиболее высокая урожайность отмечена в 1972, 1988 и 1991 гг., наиболее низкая – в 1974, 1981 и 1994 гг. Климатические характеристики вегетационного сезона для этих реперных лет показаны на Рисунке 6.8. Очевидно, что неурожайные годы отличаются более высокими температурами со второй половины мая по июль при очень маленьком количестве осадков этого же периода. В то же время, в августе и сентябре в урожайные годы отмечено меньшее количество осадков.

Обобщенные в течение месяца и тем более сезона климатические переменные не отражают деталей их краткосрочных колебаний внутри этого периода, которые могут оказывать большое влияние на рост и развитие растений, и, следовательно, на урожайность (Fishman, 2016). Важность краткосрочных климатических колебаний связана также с малой длительностью фаз роста и развития зерновых (на различные фазы приходится от 5-10 до 15-20 дней) и меняющейся в зависимости от фазы требовательностью растений к обеспеченности влагой, теплом и светом. Поэтому для уточнения критических периодов влияния климатических факторов был проведен корреляционный анализ рядов урожайности пшеницы, ячменя и овса, обобщенных по зонам (включая данные ГСУ), с температурами и осадками, рассчитанными для скользящих 10-дневных шагов с мая по сентябрь (Рисунок 6.9). Следует отметить, что общие тенденции наблюдаются для всех культур и зон: положительный отклик на осадки и отрицательный на температуру в пределах периода с начала мая по середину августа, сменяющийся затем на слабо выраженный и непостоянный реверсивный

отклик (отрицательный на осадки и положительный на температуру). Тем не менее, степень выраженности отклика в течение сезона сильно варьирует в зависимости от зоны.

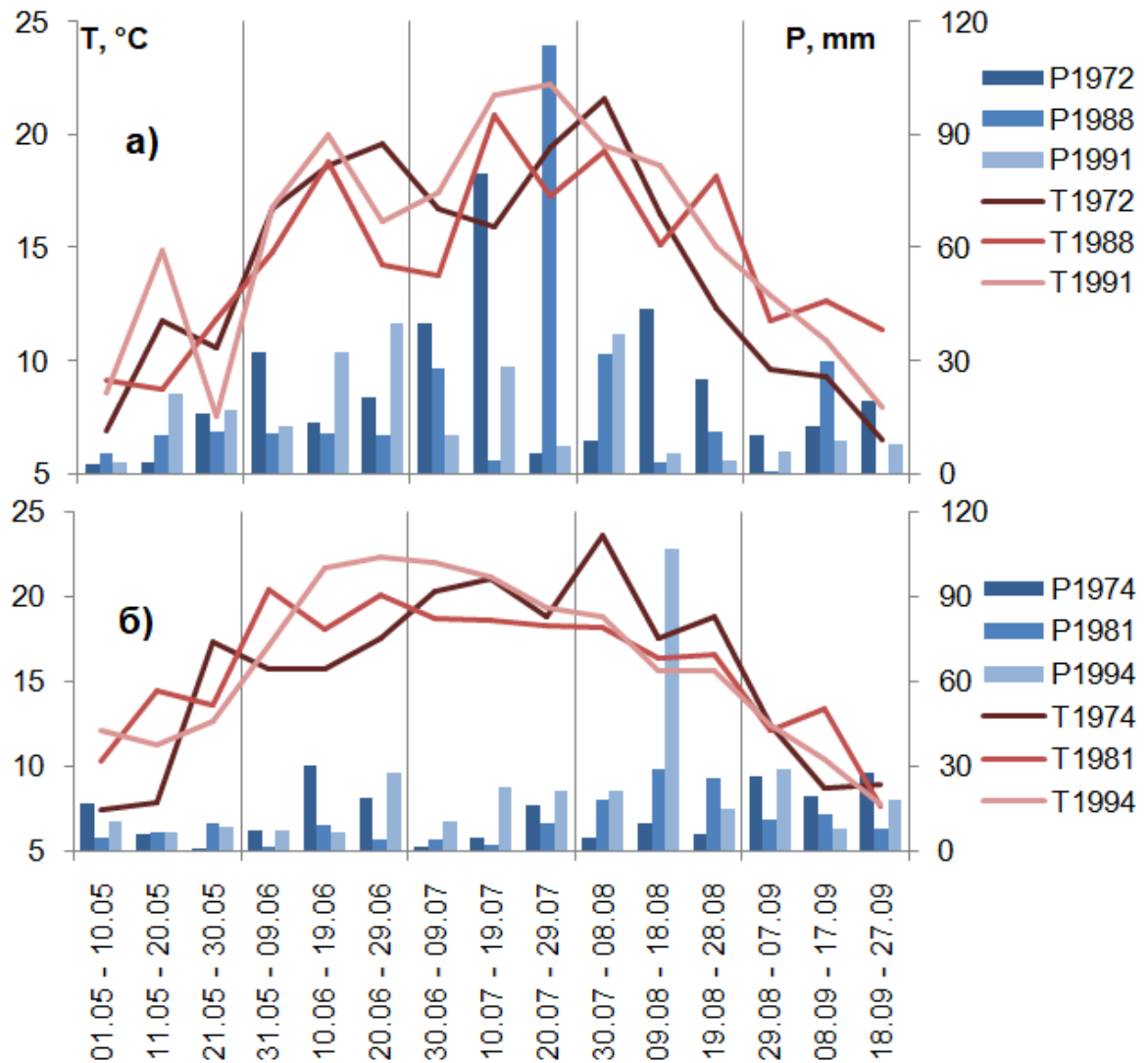


Рисунок 6.8. Температура Т и осадки Р по декадам с мая по сентябрь (по данным метеостанции Минусинск) для реперных лет с высокой (а) и низкой (б) урожайностью

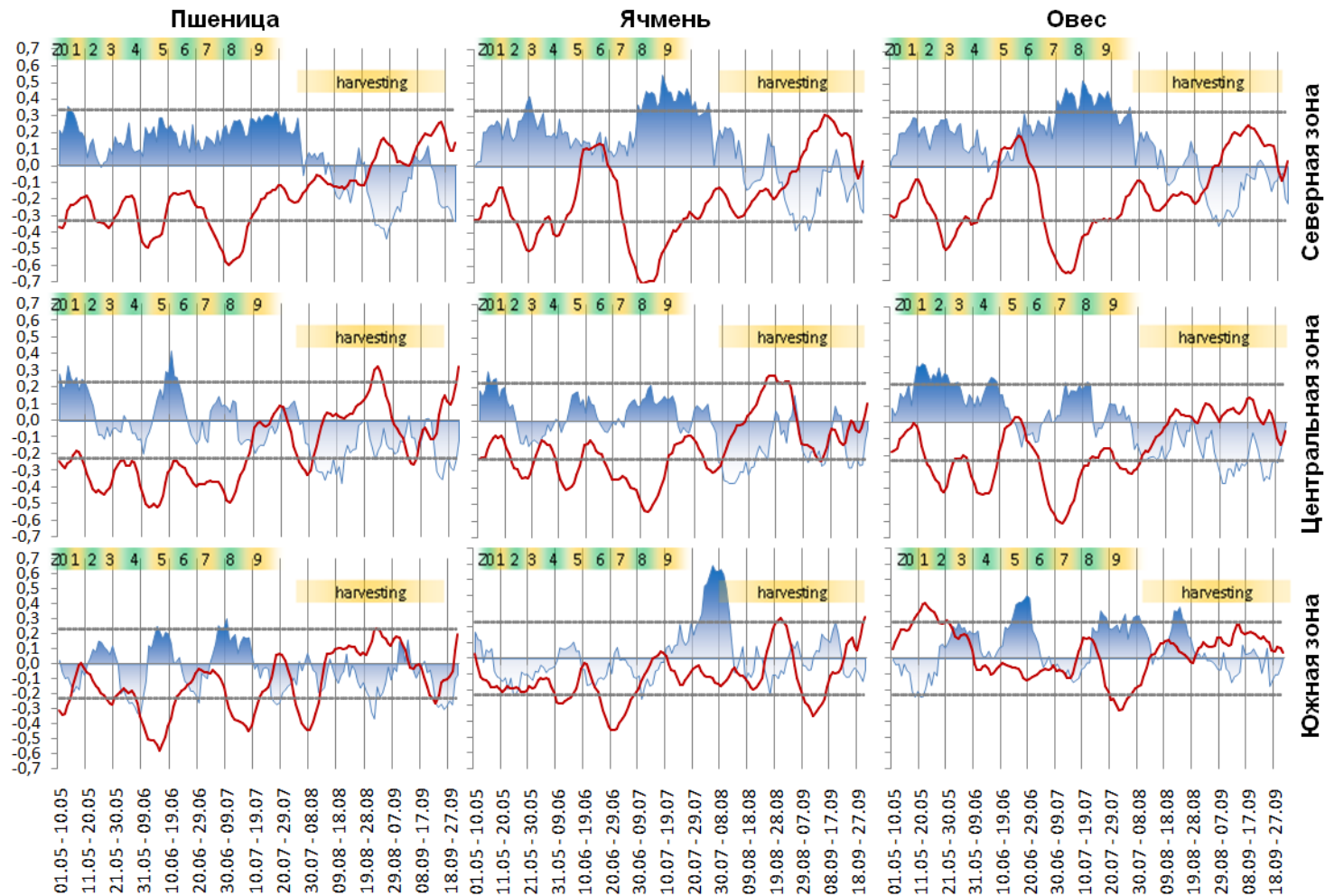


Рисунок 6.9. Корреляции рядов урожайности по зонам со скользящими (окно 10 дней, шаг 1 день) рядами температуры (линии) и осадков(области) с мая по сентябрь. Штриховые линии показывают уровень значимости $p=0.05$. Цветными полосами отмечены усредненные периоды сбора урожая (harvesting) и стадии роста зерновых культур по шкале Задокса (Zadoks et al., 1974) в Хакасии: Z0 – прорастание, 1 – всходы, 2 – кущение, 3 – удлинение стебля, 4 – выход в трубку, 5 – появление колоса, 6 – цветение, 7 – молочная спелость, 8 – восковая спелость, 9 – созревание

На севере Хакасии максимальная корреляция урожайности всех трех культур с температурами наблюдается в период с 25 июня по 20 июля, что соответствует репродуктивному периоду, т.е. фазам цветения и созревания зерна. Менее выражен подъем корреляции в конце мая, приходящийся на удлинение стебля и выход в трубку. Корреляции с осадками положительны в течение всего периода развития растений – с 1 мая по 10 августа, у ячменя и овса достигая максимума в первой половине июля, у пшеницы влияние осадков слабее. В период сбора урожая, напротив, можно отметить слабое отрицательное влияние осадков. Такая картина обусловлена тем, что в северной зоне в первых фазах вегетативного роста злаков (от посева до начала кущения) критическим фактором для развития растений является увлажнение, далее до начала колошения лимитирование осуществляется в основном температурой. Как отмечалось и ранее, при жарком и сухом климате зерновые наиболее уязвимы к климатическим колебаниям в течение репродуктивного периода, когда существует возможность возникновения одновременно водного и теплового стресса (ср. например, Wang et al., 2016b).

Для центральной зоны отклик на температуру и, особенно, на осадки менее выражен, чем для северной. Положительный отклик на осадки резко ослабевает в середине июня, к моменту формирования основной вегетативной массы растений. В отклике на температуру, особенно у овса, появляется третий максимум в конце июля – начале августа, что соответствует последней фазе созревания зерна. Второй пик приходится на колошение, когда потребности растений во влаге максимальны и важны все доступные ее источники (Раунер, 1981; Ведров, 1984; Биоэкологические основы..., 1997; Яровая пшеница..., 1998; Wheat growth..., 2008; Жирнова, 2005; Келер, 2013). Во время других фаз развития растений ирригация смягчает дефицит увлажнения, и реакция на осадки уменьшается. При этом в середине вегетационного периода высокие температуры воздуха формируют дефицит влагообеспеченности посевов (вне зависимости от источника влаги), угнетая растения и приводя к снижению урожайности, а в течение периода формирования зерна к этому добавляется вероятность угнетения перегревом, т.е. теплового стресса.

На юге вследствие расположения зоны в предгорьях, смягчающего климат, корреляции урожайности с климатическими факторами минимальны, тем не менее, у всех культур наблюдается значимый отклик на осадки в середине июня – в фазах выхода в трубку и колошения. В отклике на температуру наблюдается три максимума – середина июня (выход в трубку), середина июля (восковая спелость зерна) и первая половина августа (полностью созревшее зерно), степень их выраженности варьирует в зависимости от культуры.

Площади посева зерновых по республике распределяются следующим образом: в среднем 62,9% посевных площадей приходятся на северную зону, 33,6% – на центральную и только 3,6% на Таштыпский район. Поэтому, для регрессионного анализа климатически обусловленной динамики урожайности зерновых на территории Хакасии было достаточно рассмотреть обобщенные стандартизованные ряды для северной и центральной зон.

При расчете множественных линейных регрессионных моделей динамики урожайности в качестве независимых переменных были использованы температуры мая-июля, ГТК того же периода (т.к. урожайность имеет более сильный отклик на ГТК по сравнению с осадками) и автокорреляционная составляющая. В результате была получена следующая общая формула:

$$Y = a_0 + a_1 * Y_{-1} + a_2 * T + a_3 * H + \varepsilon, \quad (6.1)$$

где Y – индексированная (стандартная) урожайность текущего года, $a_0 \dots a_3$ – числовые коэффициенты, Y_{-1} – индексированная (стандартная) урожайность предыдущего года, T – средняя температура за период с мая по июль, H – среднее значение ГТК за период с мая по июль, ε – составляющая урожайности, обусловленная неучтенными факторами, включая случайную изменчивость. Модели были построены по обобщенным рядам. В центральной зоне ГТК не имеет достаточно сильного влияния на урожайность для ее использования (соответствующие коэффициенты в регрессионной функции не являются

статистически значимыми) и потому был исключен из уравнения регрессионной модели (Рисунок 6.10, Таблица 6.5).

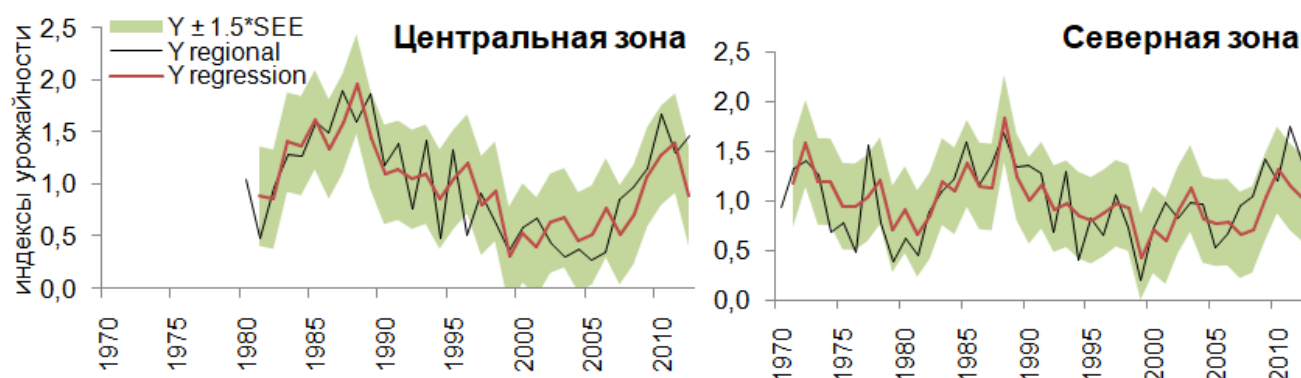


Рисунок 6.10. Регрессионный анализ на примере яровой пшеницы: модели и фактические индексированные (стандартные) ряды урожайности по зонам

Таблица 6.5

Регрессионные модели урожайности зерновых по зонам

Культура	Регрессионная функция	R	R^2	F	p	SEE
Северная зона						
Пшеница	$2.51 + 0.27 \cdot Y-1 - 0.14 \cdot T + 0.30 \cdot H$	0.69	0.47	11.4	<0.001	0.29
Ячмень	$0.87 + 0.25 \cdot Y-1 - 0.06 \cdot T + 0.68 \cdot H$	0.70	0.49	12.3	<0.001	0.35
Овес	$1.14 + 0.16 \cdot Y-1 - 0.07 \cdot T + 0.73 \cdot H$	0.68	0.46	10.8	<0.001	0.38
Центральная зона						
Пшеница	$4.78 + 0.51 \cdot Y-1 - 0.26 \cdot T$	0.79	0.63	24.5	<0.001	0.32
Ячмень	$5.42 + 0.33 \cdot Y-1 - 0.29 \cdot T$	0.67	0.45	15.8	<0.001	0.39
Овес	$4.57 + 0.19 \cdot Y-1 - 0.23 \cdot T$	0.54	0.30	8.2	0.001	0.39

Из коэффициентов частной корреляции и общих коэффициентов детерминации регрессионных моделей было рассчитано, что на севере климатические условия мая-июля объясняют 34...41% изменчивости урожайности, в центре республики – 25...32% (Таблица 6.6). На севере изменчивость урожайности ячменя и овса намного сильнее зависит от увлажнения, чем от

температуры, а для пшеницы соотношение влияния этих факторов отличается, в то же время в центральной зоне вклад температуры в изменчивость значителен для всех культур. Автокорреляция вносит вклад в изменчивость урожайности ячменя и особенно пшеницы, а для овса эта составляющая менее значительна. В целом, представленные модели объясняют примерно половину общей изменчивости урожайности, за исключением модели урожайности овса в центральной зоне. Таким образом, в полученных регрессионных моделях объясненная доля вариации урожайности достаточно высока для их практического использования и сравнима с существующими моделями для других регионов (например, Полевой, Пасов, 1979; Sharratt et al., 2003; Жирнова, 2005; Therrell et al., 2006; Wu et al., 2014; Gornott, Wechsung, 2016; Morell et al., 2016; Zhang et al., 2016b).

Таблица 6.6

Вклад различных факторов в урожайность зерновых культур согласно
регрессионным моделям по зонам

Фактор	Северная зона			Центральная зона		
	Пшеница	Ячмень	Овес	Пшеница	Ячмень	Овес
Автокорреляция первого порядка	13.5%	11.8%	5.3%	31.1%	14.0%	4.6%
Температура мая-июля	21.3%	2.9%	4.2%	31.8%	30.8%	24.9%
ГТК мая-июля	12.5%	34.5%	36.6%	—	—	—
Всего объяснено моделью (R^2)	47.3%	49.2%	46.1%	62.8%	44.7%	29.5%
Не учтенные в модели факторы	52.7%	50.8%	53.9%	37.2%	55.3%	70.5%

В условиях меняющегося регионального климата применение этих моделей позволяет прогнозировать тренды изменения урожайности и учесть их при планировании в сельском хозяйстве и экономике республики в целом. За период климатических наблюдений в пределах Хакасско-Минусинской котловины значимые изменения в количестве осадков и ГТК теплого периода отсутствуют, в то время как температуры летнего периода растут, начиная примерно с 1970-х. В связи с этим, на основе тренда можно предположить, что если за последующее

десятилетие продолжится рост температуры на 0.4 °C при относительно постоянном среднемноголетнем уровне осадков и ГТК, это может при условии сохранения текущих тенденций в выборе посевного материала и агротехнических мероприятий привести к снижению среднемноголетних значений урожайности зерновых на 2.4...6.0% в северной и на 8.5...10.7% в центральной зоне. Эта оценка потерь урожайности может оказаться заниженной, так как в модель не включены нелинейные компоненты, такие как неустойчивость реакции растений на тепловой стресс, связанная с акклиматизацией (например, Yamori et al., 2014).

6.2. Использование хронологий радиального прироста сосны и лиственницы лесостепной зоны для реконструкции высоко- и низкочастотных компонент динамики урожайности зерновых

В данном исследовании представляло интерес: 1) выявить взаимосвязи между динамикой урожайности зерновых и хронологиями ШГК; 2) провести анализ факторов окружающей среды и их экстремумов, как движущей силы для этих показателей продуктивности и их взаимосвязей; 3) получить и верифицировать длительную оценку динамики урожайности на основе годовых колец.

В сопоставлении с рядами урожайности использованы древесно-кольцевые хронологии из созданной сети, расположенные на пяти участках в лесостепном экотоне предгорий Кузнецкого Алатау (BER1, TUI, BID, KAZ) и островном лесном массиве в приенисейских степях (MIN) (Рисунок 6.11).

При анализе взаимосвязей ШГК, урожайности зерновых и экологических факторов, для исключения влияния на урожайность и ШГК медленно изменяющихся внешних факторов был использован подход, при котором проводится анализ погодичной изменчивости сравниваемых временных рядов. При этом для каждой хронологии и каждого экологического фактора рассчитали ряды первых разностей, например, для урожайности первая разность для года t рассчитывается по формуле $\Delta Y_t = Y_t - Y_{t-1}$.



Рисунок 6.11. Карта района исследования с указанием границ административных районов, пригодной для выращивания зерновых культур территории (затенение), мест сбора дендрохронологического материала (круги), ГСУ (ромбы) и метеостанций (звезды)

Данная методика ранее была успешно использована в нескольких работах при анализе влияния климата на урожайность зерновых (Nicholls, 1997; Lobell et al., 2005; Lobell, Field, 2007). Параллельно с этим для оценки более длительных

колебаний ШГК и урожайности были также использованы ряды, сглаженные 5-летней скользящей средней, отнесенной к центральному году, т.е. $Av5Y_t = \text{mean}(Y_{t-2}, \dots, Y_{t+2})$, $Av5ШГК_t = \text{mean}(ШГК_{t-2}, \dots, ШГК_{t+2})$.

Для северной и центральной зон были получены по 4 хронологии урожайности: зерновые культуры в целом (crops: CrN, CrC), пшеница (wheat: WrN, WrC), ячмень (barley: BrN, BrC) и овес (oats: OrN, OrC) (Рисунок 6.12 а, б). Статистические характеристики динамики урожайности приведены в Таблице 6.7. Значимых различий в средней урожайности между зонами не наблюдается. Изменчивость хронологий урожайности составляет 38-51%, причем значительная ее доля приходится на погодичные изменения, на что указывают высокие значения коэффициента чувствительности ($sens = 0.39-0.54$). Тем не менее, во всех рядах урожайности наблюдается и значимая автокорреляция первого порядка. Используемые в работе хронологии ШГК имеют длительность от 124 до 272 лет (Рисунок 6.12 в, г). По сравнению с рядами урожайности ШГК имеет меньшую изменчивость, как в целом (29-62%), так и относительно погодичных колебаний ($sens = 0.19-0.47$). Автокорреляция, напротив, для большинства хронологий имеет более высокие значения.

Ряды урожайности наиболее сильно коррелируют между собой в пределах каждой зоны (северная – $r = 0.80-0.95$, центральная – $r = 0.81-0.96$), между зонами корреляции ниже ($r = 0.49-0.78$) (Таблица 6.8). Для ШГК, несмотря на более слабые корреляции, наблюдается сходная картина: корреляции между хронологиями имеют максимальные значения в пределах одной территории ($r = 0.40-0.71$). Взаимосвязи между хронологиями урожайности и годовых колец относительно низкие: коэффициенты корреляции в 50% случаев не являются значимыми на уровне $p < 0.05$. Однако можно отметить сравнительно высокие корреляции рядов урожайности в северной зоне с хронологиями BER_PS ($r = 0.34-0.54$) и BID_LS ($r = 0.35-0.47$), в центральной зоне – с хронологиями BER_LS ($r = 0.45-0.63$) и BER_PS ($r = 0.36-0.47$).

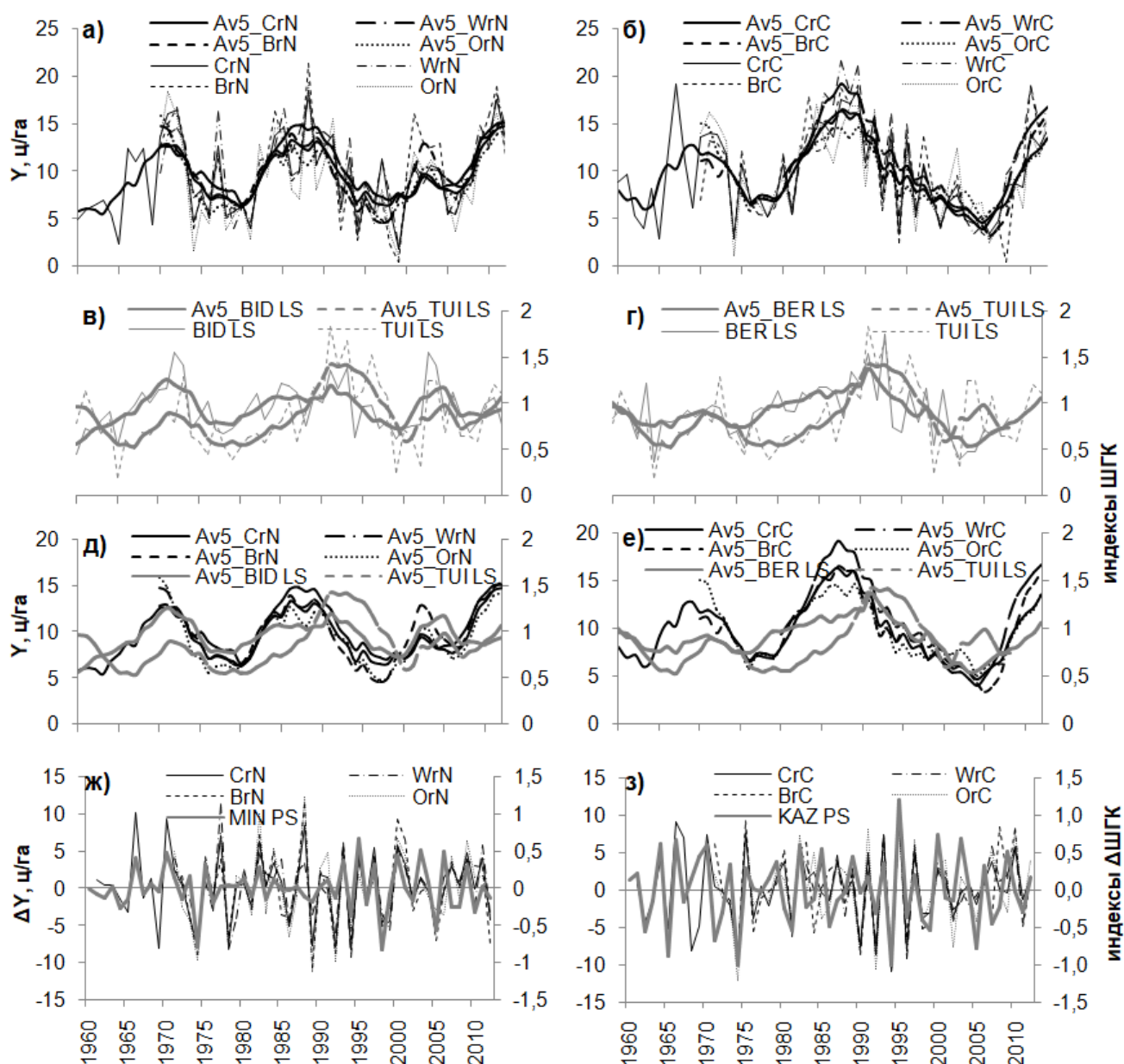


Рисунок 6.12. Компоненты вариации хронологий урожайности зерновых и ШГК: хронологии урожайности и их сглаживание 5-летней скользящей средней (Av5) в Северной (а) и Центральной зоне (б); хронологии ШГК, имеющие наиболее сходную низкочастотную компоненту с урожайностью в Северной (в) и Центральной зоне (г), и их сглаживание Av5; сравнение низкочастотных компонент урожайности и ШГК в Северной (д) и Центральной зоне (е); высокочастотные компоненты (первые разности) урожайности и наиболее сходные с ними высокочастотные компоненты ШГК в Северной (ж) и Центральной зоне (з)

Таблица 6.7

Статистические характеристики хронологий урожайности и ШГК

	Урожайность								ШГК							
	Север				Центр				<i>Pinus sylvestris</i>				<i>Larix sibirica</i>			
	CrN	WrN	BrN	OrN	CrC	WrC	BrC	OrC	BER PS	BID PS	MIN PS	KAZ PS	BER LS	TUI LS	BID LS	KAZ LS
Длит., годы	53	43	43	43	53	33	43	43	257	164	166	246	272	294	124	178
Период, годы	1960- 2012	1970- 2012	1970- 2012	1970- 2012	1960- 2012	1980- 2012	1970- 2012	1970- 2012	1752- 2008	1849- 2012	1847- 2012	1767- 2012	1737- 2008	1719- 2012	1889- 2012	1835- 2012
Кол-во кернав	-	-	-	-	-	-	-	-	14	15	40	23	14	57	16	20
<i>mean</i> *	9.34	10.40	10.00	9.27	9.73	11.31	9.87	9.76	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>stdev</i> *	4.06	3.96	4.68	4.56	4.45	5.57	5.00	4.46	0.29	0.35	0.23	0.43	0.32	0.47	0.32	0.62
<i>var</i> *	0.43	0.38	0.47	0.49	0.46	0.49	0.51	0.46	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>sens</i>	0.43	0.39	0.48	0.54	0.45	0.39	0.52	0.51	0.25	0.33	0.19	0.40	0.30	0.43	0.26	0.47
<i>ar-1</i>	0.36	0.41	0.44	0.34	0.39	0.62	0.40	0.27	0.48	0.44	0.45	0.51	0.44	0.49	0.50	0.62
<i>r-bar</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0.56	0.51	0.43	0.60	0.58	0.57	0.42	0.48

* *mean* и *stdev* для урожайности выражены в ц/га; стандартные хронологии ШГК имеют *mean*=1 и *var*=*stdev*

Таблица 6.8

Корреляции между хронологиями урожайности и ШГК

	Урожайность								ШГК							
	Север				Центр				<i>Pinus sylvestris</i>				<i>Larix sibirica</i>			
	CrN	WrN	BrN	OrN	CrC	WrC	BrC	OrC	BER PS	BID PS	MIN PS	KAZ PS	BER LS	TUI LS	BID LS	KAZ LS
CrN	1.00	0.92	0.92	0.95	0.72	0.66	0.61	0.76	0.45	0.39	0.39	0.31	0.29	0.29	0.47	0.02
WrN		1.00	0.81	0.80	0.72	0.78	0.64	0.68	0.54	0.24	0.22	0.18	0.41	0.33	0.35	0.10
BrN			1.00	0.92	0.61	0.49	0.52	0.69	0.34	0.34	0.31	0.28	0.08	0.12	0.36	0.07
OrN				1.00	0.64	0.53	0.51	0.73	0.34	0.39	0.32	0.35	0.20	0.24	0.40	0.10
CrC					1.00	0.96	0.89	0.94	0.41	0.30	0.20	0.23	0.54	0.23	0.37	0.13
WrC						1.00	0.90	0.85	0.47	0.02	-0.16	-0.02	0.63	0.14	0.16	0.28
BrC							1.00	0.81	0.47	0.15	0.10	0.10	0.56	0.23	0.22	0.14
OrC								1.00	0.36	0.32	0.22	0.28	0.45	0.22	0.36	0.18
BER PS									1.00	0.42	0.44	0.43	0.40	0.40	0.37	0.30
BID PS										1.00	0.53	0.48	0.22	0.26	0.68	0.27
MIN PS											1.00	0.53	0.18	0.32	0.44	0.26
KAZ PS												1.00	0.37	0.34	0.40	0.71
BER LS													1.00	0.52	0.42	0.37
TUI LS														1.00	0.46	0.33
BID LS															1.00	0.26
KAZ LS																1.00

Отмечены корреляции, значимые на уровне $p < 0.05$

Различия в изменчивости рядов урожайности зерновых и древесно-кольцевых хронологиях вытекают в первую очередь из их жизненных форм. Так, в урожайности зерновых, как однолетних растений большая часть изменчивости обусловлена текущими условиями, включая высокочастотные климатические колебания. Наличие значимой автокорреляции связано с практикой использования для посева зерна урожая предыдущего года, поскольку качество зерна имеет сильную положительную связь с урожайностью (Ozturk, Aydin, 2004; Meng et al., 2016). Длительная изменчивость урожайности находится под влиянием как климатических трендов, так и изменений в агротехнике и используемых сортах. Хвойные деревья, как многолетние растения, особенно вечнозеленые, характеризуются более сильной автокорреляцией и меньшей чувствительностью прироста. С одной стороны, изменчивость прироста сдерживается тем, что определяющие доступ дерева к ресурсам морфометрические показатели (размеры и структура кроны, ствола и корневой системы) имеют низкую скорость изменений. С другой стороны, для древесных растений характерно активное запасание питательных веществ, используемых затем в начале следующего сезона. Более того, у вечнозеленых деревьев в фотосинтезе участвует ассимиляционный аппарат, сформировавшийся в течение нескольких предыдущих лет (Chapin et al., 1990; Коропачинский, Встовская, 2002; Schulze et al., 2005; Яцко и др., 2009; Головкин и др., 2013). Что касается длительной динамики прироста, влияние хозяйственной деятельности человека в естественных экосистемах намного менее выражено, чем в агроэкосистемах, и длительные колебания ШГК объясняются по большей части комбинацией климатических трендов и изменений структуры древостоя. Также следует учитывать использование в работе стандартизованных данных ШГК, из которых при обработке удалена большая часть возрастного тренда в приросте, в то время как урожайность таких ярко выраженных трендов не имеет, и дополнительной математической обработке ее хронологии не подвергаются. Все эти различия приводят к тому, что, несмотря на сходство природно-климатических условий произрастания, динамика урожайности зерновых и прироста хвойных имеет относительно слабо выраженные взаимосвязи. Однако наличие той или иной

степени автокорреляции в обоих показателях продуктивности растений, а также псевдоциклические колебания регионального гидротермического режима (см. Подраздел 5.1) приводят к тому, что в низкочастотных колебаниях урожайности зерновых и ШГК хвойных может содержаться общий внешний сигнал.

Для сравнения длительных колебаний ШГК и урожайности были использованы сглаженные ряды, показанные на Рисунке 6.12 д, е. Сравнение было проведено путем кросс-корреляции сглаженных рядов, т.е. коэффициенты корреляции были рассчитаны при различном временном сдвиге хронологий ШГК (Рисунок 6.13). Более выраженное сходство длительных колебаний выявлено между урожайностью и ШГК лиственницы: BID_LS в северной зоне и BER_LS в центральной зоне, кросс-корреляции урожайности в обеих зонах с TUI_LS достигают несколько меньших значений. Максимальные значения коэффициентов кросс-корреляции наблюдаются при временном сдвиге хронологии BID_LS на 1-2 года вперед ($r = 0.54-0.79$), BER_LS на 1-2 года вперед ($r = 0.66-0.92$) и TUI_LS на 3-5 лет вперед (север – $r = 0.43-0.65$, центр – $r = 0.54-0.80$). Также стоит отметить квазипериодичность коэффициентов кросс-корреляции: расстояние между их последовательными максимумами (или последовательными минимумами) для сглаженных рядов урожайности с BID_LS составляет 19-20 лет, для сглаженных рядов урожайности с TUI_LS и BER_LS – 26-33 года. Коэффициенты кросс-корреляции сглаженных рядов урожайности и ШГК сосны намного менее выражены (максимумы неустойчивы и не превышают 0.50). Корреляции сглаженных рядов урожайности между собой выше, чем исходных: $r = 0.86-0.97$ в северной зоне, $r = 0.90-0.98$ в центральной зоне и $r = 0.57-0.87$ между зонами.

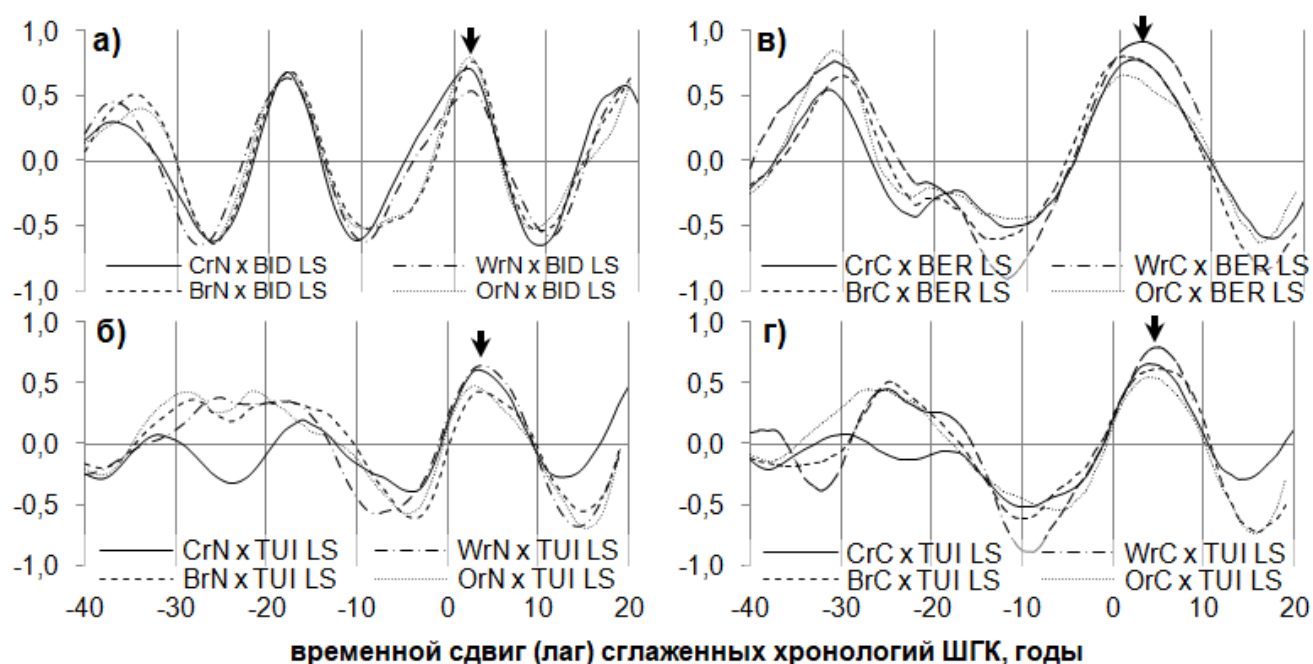


Рисунок 6.13. Кросс-корреляции сглаженных хронологий урожайности и ШГК в Северной (а, б) и Центральной (в, г) зоне. Максимальные кросс-корреляции отмечены стрелками. Квазипериодичность кривых кросс-корреляции указывает на наличие общих циклов в динамике урожайности и ШГК в масштабе десятилетий

Одним из возможных методов исследования воздействия на экосистемы климата и других факторов окружающей среды, для которых характерны значительные высокочастотные колебания, является анализ только погодичной изменчивости исследуемых показателей продуктивности растений, математически выраженной первыми разностями их рядов. Поскольку как возрастные изменения, так и развитие агротехнических технологий являются постепенными и влияют по большей части на длительные колебания рассматриваемых рядов, переход к первым разностям снижает их вклад, выделяя воздействие на продуктивность климата и гидрологического режима.

Анализ коэффициентов корреляции между рядами первых разностей урожайности зерновых показал, что взаимосвязи рядов первых разностей между собой мало отличаются от исходных рядов и имеют те же закономерности (Таблица 6.9): в северной зоне $r = 0.75-0.94$, в центральной – $r = 0.77-0.95$, различия между зонами выражены несколько сильнее – $r = 0.34-0.62$. То же можно сказать и о

взаимосвязях между хронологиями ШГК: корреляции в пределах участка максимальны ($r = 0.43-0.60$). Однако, корреляции между урожайностью и ШГК для первых разностей значительно выше, чем для исходных рядов: доля статистически значимых корреляций возрастает до 81%. Эта закономерность более выражена для хронологий сосны: в северной зоне урожайность лучше всего коррелирует с хронологией MIN_PS ($r = 0.47-0.61$); в центральной зоне – с KAZ_PS ($r = 0.51-0.62$) (Рисунок 6.12 ж, з). Диаграммы рассеяния для первых разностей урожайности и ШГК приведены на Рисунке 6.14.

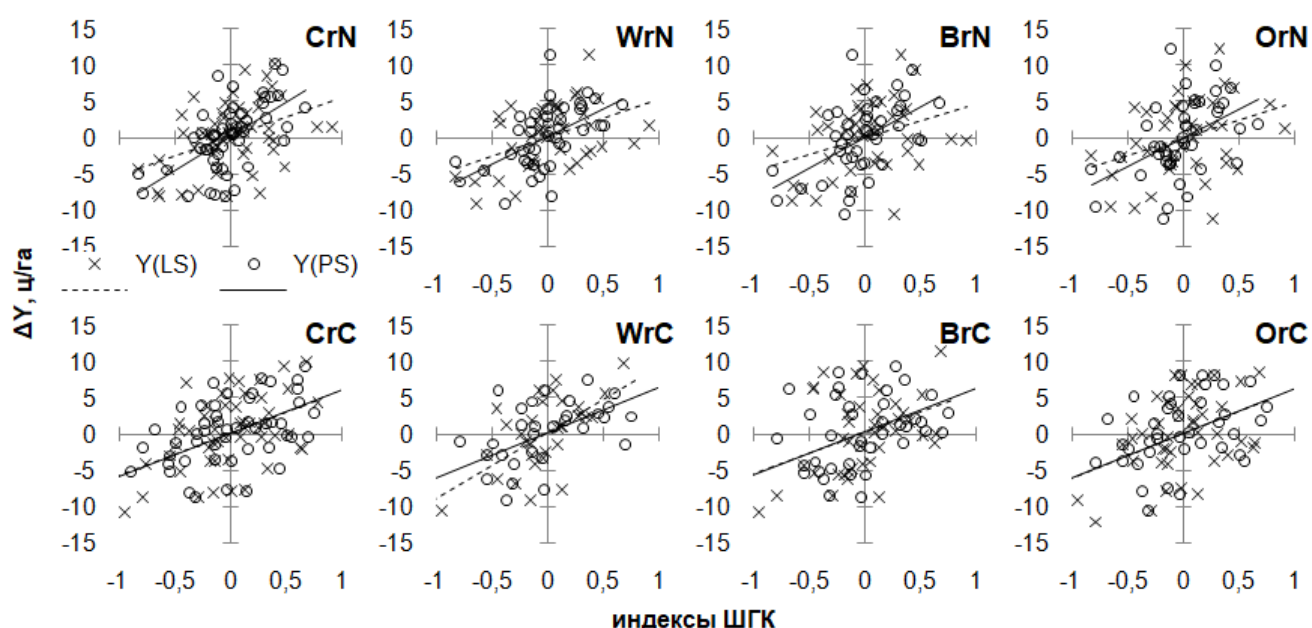


Рисунок 6.14. Взаимосвязи между первыми разностями урожайности и ШГК: MIN_PS и TUI_LS в Северной зоне, KAZ_PS и KAZ_LS в Центральной зоне

Таблица 6.9

Корреляции между первыми разностями хронологий урожайности и ШГК

	Урожайность								ШГК							
	Север				Центр				<i>Pinus sylvestris</i>				<i>Larix sibirica</i>			
	CrN	WrN	BrN	OrN	CrC	WrC	BrC	OrC	BER PS	BID PS	MIN PS	KAZ PS	BER LS	TUI LS	BID LS	KAZ LS
CrN	1.00	0.90	0.93	0.94	0.62	0.47	0.44	0.60	0.46	0.41	0.61	0.44	0.26	0.42	0.35	0.30
WrN		1.00	0.76	0.75	0.58	0.58	0.45	0.48	0.51	0.34	0.55	0.43	0.41	0.45	0.30	0.31
BrN			1.00	0.91	0.57	0.37	0.40	0.61	0.36	0.32	0.53	0.37	0.15	0.34	0.27	0.29
OrN				1.00	0.53	0.34	0.34	0.59	0.27	0.30	0.47	0.35	0.15	0.34	0.19	0.25
CrC					1.00	0.95	0.86	0.94	0.34	0.40	0.55	0.59	0.43	0.35	0.44	0.48
WrC						1.00	0.85	0.82	0.29	0.41	0.42	0.62	0.43	0.16	0.33	0.62
BrC							1.00	0.77	0.44	0.42	0.51	0.51	0.42	0.33	0.36	0.38
OrC								1.00	0.22	0.45	0.56	0.55	0.30	0.38	0.42	0.42
BER PS									1.00	0.29	0.41	0.48	0.43	0.43	0.40	0.17
BID PS										1.00	0.46	0.32	0.13	0.20	0.60	0.19
MIN PS											1.00	0.54	0.19	0.32	0.44	0.26
KAZ PS												1.00	0.44	0.35	0.40	0.57
BER LS													1.00	0.55	0.41	0.37
TUI LS														1.00	0.50	0.29
BID LS															1.00	0.27
KAZ LS																1.00

Отмечены корреляции, значимые на уровне $p < 0.05$

Для понимания влияния основных климатических факторов на прирост хвойных был проведен корреляционный анализ хронологий ШГК с ежемесячными температурами и осадками текущего и предыдущего сезона. Значимый климатический отклик наблюдается для периода с июля предыдущего по июль текущего года (Рисунок 6.15). Общие закономерности климатического отклика следующие: в июле-сентябре предыдущего и мае-июле текущего года осадки влияют на прирост положительно, температуры – отрицательно. Кроме того, наблюдается положительный отклик на оба фактора во второй половине предшествующей осени. Интенсивность отклика варьирует между хронологиями, например, реакция на осадки мая и оба фактора в июле сильнее для сосны, а в июне отклик на осадки более выражен у лиственницы.

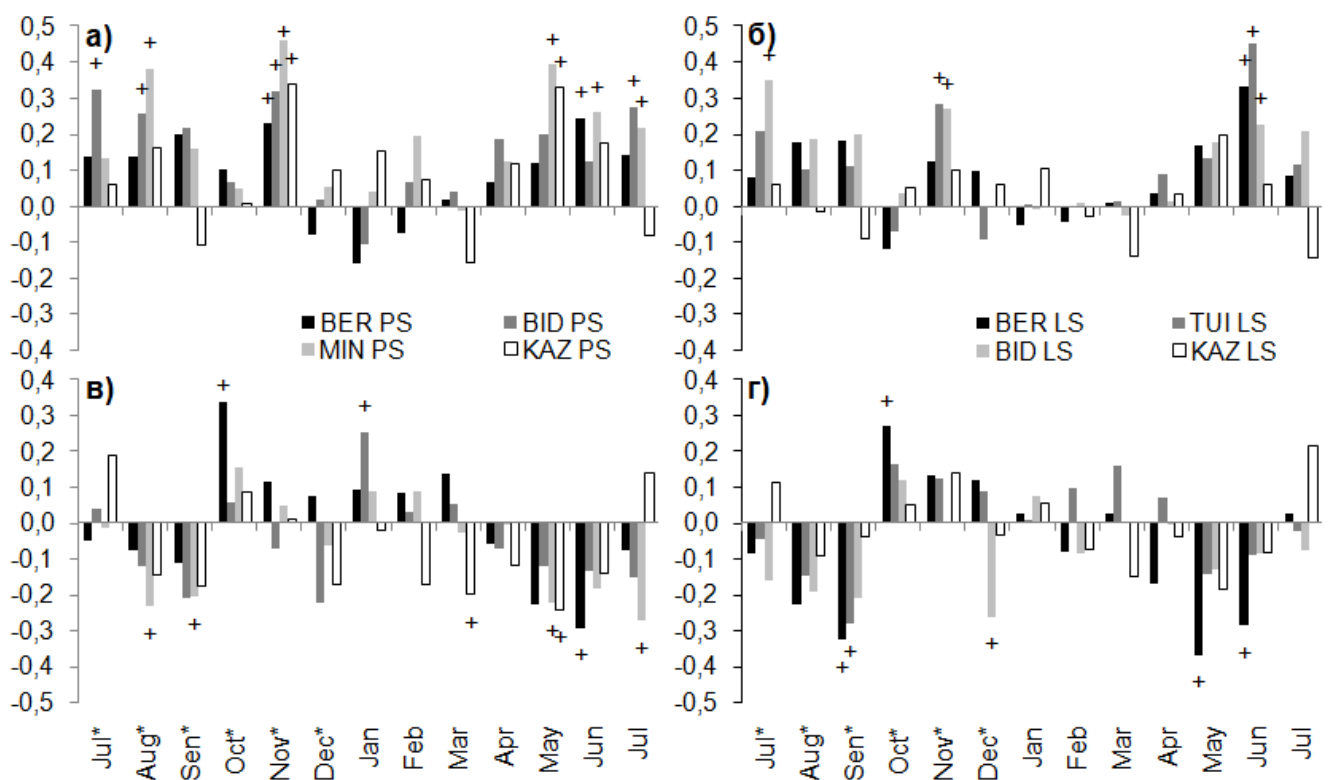


Рисунок 6.15. Корреляции хронологий ШГК сосны (а, в) и лиственницы (б, г) с ежемесячными климатическими рядами осадков (а, б) и температуры (в, г).

Хронологии сравнивали с данными ближайших метеостанций: Ши́ра для участков BER1, TUI и BID, Минусинск – MIN и KAZ. Отмечены корреляции, значимые на уровне $p < 0.05$

Для периода роста и развития зерновых значимый климатический отклик отмечен в мае-июле. Поэтому именно этот период был выбран для анализа влияния различных переменных, описывающих гидротермический режим территории, на продуктивность природных и агроэкосистем (Таблица 6.10). Отклик урожайности на температуру отрицателен и выражен в обеих зонах. В северной зоне не менее выражен положительный отклик на осадки. Для всех индексов засухи/увлажнения корреляции более выражены с урожайностью в северной зоне, причем наиболее сильно коррелирует с урожайностью WI. Сток р. Енисей практически не коррелирует с урожайностью. Для стока р. Абакан наблюдается слабая взаимосвязь с урожайностью. Анализ климатического отклика хронологий ШГК на условия мая-июля показал, что реакция более выражена у сосны. Среди показателей увлажнения наилучшие результаты так же дают осадки и WI, реакция на гидрологические колебания минимальна.

Рост и развитие растений имеет общие закономерности, обусловленные единством источников ресурсов и физиологических механизмов (например, питания, дыхания, водного баланса), поэтому следует ожидать их лимитирования одними и теми же факторами, характерного для семиаридных условий континентального климата (Мыглан и др., 2007; Sun, Liu, 2014). Более того, как урожайность зерновых культурных растений, так и радиальный прирост деревьев являются одними из основных результатов процесса накопления биомассы в течение роста и развития этих растений (например, у пшеницы зерно может составлять до 50% массы наземной части растения; Schulze et al., 2005). Однако, вследствие более длительного сезона роста и возможности запасания питательных веществ у деревьев наблюдается отклик на гидротермический режим не только текущего сезона, но и предыдущего, а также на условия холодного периода. Поэтому при рассмотрении только периода роста и развития зерновых (май-июль) климатический отклик в древесно-кольцевых хронологиях слабее, чем у урожайности.

Таблица 6.10

Корреляции хронологий урожайности и ШГК с климатическими и гидрологическими переменными, усредненными за сезон роста зерновых – май-июль (рассчитаны для исходных временных рядов и для первых разностей)

	T	P	ГТК	WI	PDSI	SPEI	QE	QA		ΔT	ΔP	ΔHTC	ΔWI	$\Delta PDSI$	$\Delta SPEI$	ΔQE	ΔQA
	исходные временные ряды									первые разности							
CrN	-0.48	0.48	0.56	0.72	0.50	0.52	0.20	0.26	ΔCrN	-0.57	0.32	0.41	0.67	0.70	0.56	0.32	0.29
WrN	-0.54	0.38	0.46	0.66	0.31	0.32	0.17	0.21	ΔWrN	-0.58	0.23	0.30	0.56	0.48	0.40	0.26	0.28
BrN	-0.41	0.58	0.63	0.68	0.48	0.55	0.33	0.40	ΔBrN	-0.43	0.47	0.52	0.65	0.63	0.58	0.44	0.40
OrN	-0.44	0.57	0.63	0.71	0.48	0.57	0.23	0.34	ΔOrN	-0.43	0.46	0.52	0.65	0.61	0.57	0.32	0.31
CrC	-0.58	0.30	0.40	0.61	0.41	0.45	0.20	0.28	ΔCrC	-0.59	0.45	0.51	0.66	0.55	0.52	0.39	0.54
WrC	-0.62	-0.02	0.12	0.45	0.14	0.16	0.22	0.14	ΔWrC	-0.63	0.18	0.26	0.49	0.35	0.22	0.32	0.51
BrC	-0.56	0.11	0.21	0.43	0.29	0.27	0.08	0.23	ΔBrC	-0.63	0.29	0.36	0.53	0.39	0.35	0.24	0.58
OrC	-0.53	0.26	0.36	0.56	0.37	0.42	0.21	0.28	ΔOrC	-0.46	0.37	0.42	0.58	0.49	0.43	0.38	0.55
BER PS	-0.32	0.26	0.25	0.37	0.15	0.21	-0.01	0.22	$\Delta BER PS$	-0.45	0.33	0.33	0.50	0.26	0.25	0.00	0.37
BID PS	-0.21	0.33	0.23	0.29	0.32	0.26	0.20	0.37	$\Delta BID PS$	-0.36	0.09	0.04	0.25	0.36	0.16	0.31	0.50
MIN PS	-0.35	0.45	0.47	0.51	0.40	0.38	0.27	0.45	$\Delta MIN PS$	-0.46	0.45	0.49	0.61	0.63	0.43	0.46	0.58
KAZ PS	-0.16	0.17	0.19	0.27	0.08	0.17	0.12	0.54	$\Delta KAZ PS$	-0.36	0.23	0.29	0.45	0.46	0.20	0.32	0.70
BER LS	-0.36	0.28	0.17	0.36	0.16	0.19	-0.21	0.04	$\Delta BER LS$	-0.32	0.25	0.16	0.31	0.14	0.14	-0.22	0.22
TUI LS	-0.14	0.35	0.17	0.22	0.29	0.24	-0.24	0.11	$\Delta TUI LS$	-0.27	0.32	0.20	0.31	0.32	0.16	0.03	0.31
BID LS	-0.16	0.32	0.25	0.28	0.41	0.27	0.18	0.18	$\Delta BID LS$	-0.15	0.10	0.06	0.17	0.40	0.21	0.19	0.36
KAZ LS	-0.06	0.01	0.00	0.12	-0.10	0.03	0.16	0.17	$\Delta KAZ LS$	-0.11	0.02	0.03	0.20	0.34	0.03	0.28	0.53

T – температура; P – осадки; HTC – гидротермический коэффициент Селянинова; WI – индекс влажности (Lei et al. 2014); QE – сток р. Енисей; QA – сток р. Абакан.

Отмечены корреляции, значимые на уровне $p < 0.05$

Корреляции урожайности и ШГК с климатом и гидрологическими характеристиками выше для погодичных колебаний, чем для исходных хронологий (Таблица 6.9). Так, для первых разностей урожайности характерны более сильные корреляции с температурой, индексами засухи PDSI и SPEI и особенно гидрологическими переменными. Для первых разностей хронологий ШГК наиболее выражено усиление отклика на температуру, WI, PDSI и сток р. Абакан. Среди экологических показателей увлажнения при использовании первых разностей WI также наиболее сильно коррелирует с ШГК и урожайностью.

Преимущество WI состоит в том, что этот индекс не только комбинирует воздействие осадков как источника влаги и температуры как иссушающего фактора, но и выделяет вклад экстремально низкого количества осадков, так как содержит их логарифм (Lei et al., 2014). Слабая взаимосвязь между показателями продуктивности растений и гидрологическими характеристиками обусловлена в первую очередь большими площадями водосбора, особенно для р. Енисей. Сток р. Абакан в большей степени обусловлен осадками Минусинской впадины и, в свою очередь, является основным источником воды для ирригационной системы центральной зоны, что и обеспечивает наличие выраженного отклика на него. Наличие ирригационной системы также обуславливает отличия в климатическом отклике урожайности в центральной зоне, ослабляя ее зависимость от осадков. Интересно, что при переходе к первым разностям усиливается в большей степени отклик на более обобщенные характеристики (усредненные по географической сетке индексы засухи, показатели стока), что позволяет выделить в качестве перспективного направления исследований пространственную стабильность погодичных колебаний климата по сравнению с их динамикой в целом.

Засухи обуславливают синхронность отрицательных экстремумов в хронологиях урожайности и ШГК, что является основной причиной наличия положительных, хоть и не всегда значимых корреляций между исходными хронологиями урожайности и ШГК. Оба показателя продуктивности растений достаточно точно улавливают как неблагоприятные сочетания – высокие температуры и дефицит влаги, так и экстремумы одного из этих факторов. Поэтому

следует ожидать, что хронологии ШГК и реконструированная на их основе урожайность позволят также восстановить историю климатических экстремумов в регионе (Touchan et al., 2016).

Для анализа неблагоприятных климатических экстремумов (наиболее засушливых лет) были выявлены значения климатических факторов мая-июля, сильно отклоняющиеся от среднемноголетних значений (Таблица 6.11). Так, в 1945, 1965 и 1999 гг. наблюдалось сочетание экстремально низкого увлажнения и высоких температур, в 1974 и 1981 гг. увлажнение также было очень низким по большинству показателей, но температуры держались на среднем уровне. В эти годы наблюдается снижение прироста хвойных, особенно сосны, и неурожай в обеих зонах для всех культур, наиболее выраженные в 1965 и 1999 гг. В 1994 году снижение урожайности наблюдалось при нормальном увлажнении и высоких температурах, падение прироста хвойных в этом году было выражено только для двух хронологий. Двухлетняя засуха 1945-1946 гг. сопряжена с низкими значениями индексов прироста в большинстве древесно-кольцевых хронологий, фактические данные по урожайности для этих лет отсутствуют.

Различия между вечнозеленой сосной и листопадной лиственницей приводят к тому, что длительные колебания прироста лиственницы имеют большее сходство с соответствующими колебаниями урожайности. В отличие от сглаженных рядов, для погодичной изменчивости урожайности более характерно сходство с динамикой прироста сосны вследствие того, что для сосны более выражен отклик на условия мая-июля (вегетационного периода зерновых), чем для лиственницы. Поэтому погодичные и длительные колебания урожайности реконструировали по отдельности, по соответствующим компонентам ШГК сосны и лиственницы. В обеих реконструкциях использовали двухфакторную линейную регрессию.

Таблица 6.11

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 $mean+1.5stdev$)

Отмечены годы с наиболее суровыми засухами. Отсутствие данных отмечено темным фоном.

Поскольку исходные хронологии как урожайности, так и ШГК содержат колебания различных частот, была выдвинута гипотеза, что полученные модели реконструкции погодичных и длительных колебаний урожайности могут быть использованы совместно для получения комбинированной модели реконструкции урожайности.

Погодичную изменчивость урожайности реконструировали по следующей формуле:

$$\Delta Y_t(\text{ШГК}) = a_0 + a_1 \cdot \text{ШГК}_t - a_2 \cdot \text{ШГК}_{t-1} + \varepsilon, \quad (6.2)$$

где ΔY_t – моделируемая первая разность ряда урожайности, ШГК_t и ШГК_{t-1} – значения древесно-кольцевой хронологии в текущем и предыдущем году, $a_0 \dots a_2$ – числовые коэффициенты многофакторной линейной регрессии, ε – остаток, обусловленный стохастическими процессами и неучтенными в модели факторами (Таблица 6.12). Отметим, что для моделирования взаимосвязи погодичных колебаний урожайности и хронологии ШГК вместо единого слагаемого $a_1 \cdot \Delta \text{ШГК}_t = a_1 \cdot (\text{ШГК}_t - \text{ШГК}_{t-1})$ использовали отдельные числовые коэффициенты a_1 и a_2 для значений ШГК текущего и предыдущего года. Такой подход позволил добиться более высоких значений коэффициента детерминации при сходных значениях критерия Фишера, т.е. повысить качество реконструкции. Наилучшие статистические характеристики моделей реконструкции первых разностей урожайности были получены при использовании хронологий ШГК сосны: в северной зоне MIN_PS, в центральной зоне – KAZ_PS (Рисунок 6.16). Поскольку длительность хронологии MIN_PS на 80 меньше, чем KAZ_PS, для северной зоны были построены также и более длительные (хотя и менее качественные) модели реконструкции по KAZ_PS. Для большинства моделей значения коэффициентов a_1 и a_2 сходны между собой не только в пределах одной модели, но в пределах одной зоны и используемой древесно-кольцевой хронологии.

Таблица 6.12

Регрессионные модели реконструкции высоко- и низкочастотной компонент изменчивости урожайности и
комбинированные модели на основе хронологий ШГК

Модель	Функция или независимые переменные	R	R^2	R^2_{adj}	F	p	SEE	Период
высокочастотный компонент изменчивости								
$\Delta CrN1$	$-1.31 + 13.16 \cdot MIN_PS - 11.63 \cdot MIN_PS_{-1}$	0.65	0.42	0.40	17.8	<0.001	3.56	1848-2012
$\Delta WrN1$	$-3.16 + 13.55 \cdot MIN_PS - 10.18 \cdot MIN_PS_{-1}$	0.67	0.45	0.43	16.2	<0.001	3.27	
$\Delta BrN1$	$-1.38 + 13.89 \cdot MIN_PS - 12.50 \cdot MIN_PS_{-1}$	0.63	0.40	0.36	9.5	<0.001	4.05	
$\Delta OrN1$	$-0.58 + 12.58 \cdot MIN_PS - 12.00 \cdot MIN_PS_{-1}$	0.56	0.31	0.26	6.5	0.004	4.56	
$\Delta CrN2$	$0.21 + 6.45 \cdot KAZ_PS - 6.50 \cdot KAZ_PS_{-1}$	0.60	0.36	0.34	14.0	<0.001	3.72	1768-2012
$\Delta WrN2$	$-0.19 + 6.24 \cdot KAZ_PS - 5.92 \cdot KAZ_PS_{-1}$	0.60	0.36	0.33	11.1	<0.001	3.53	
$\Delta BrN2$	$1.10 + 5.31 \cdot KAZ_PS - 6.51 \cdot KAZ_PS_{-1}$	0.51	0.26	0.22	6.9	0.003	4.42	
$\Delta OrN2$	$0.74 + 5.49 \cdot KAZ_PS - 6.32 \cdot KAZ_PS_{-1}$	0.48	0.23	0.19	5.9	0.006	4.75	
ΔCrC	$-0.03 + 9.29 \cdot KAZ_PS - 9.14 \cdot KAZ_PS_{-1}$	0.80	0.64	0.62	42.7	<0.001	3.04	
ΔWrC	$0.43 + 10.41 \cdot KAZ_PS - 10.71 \cdot KAZ_PS_{-1}$	0.92	0.85	0.84	82.9	<0.001	1.96	
ΔBrC	$-0.39 + 9.47 \cdot KAZ_PS - 8.84 \cdot KAZ_PS_{-1}$	0.72	0.51	0.49	20.6	<0.001	3.92	
ΔOrC	$0.45 + 9.18 \cdot KAZ_PS - 9.61 \cdot KAZ_PS_{-1}$	0.75	0.56	0.54	25.3	<0.001	3.63	

Продолжение таблицы 6.12

Модель	Функция или независимые переменные	R	R^2	R^2_{adj}	F	p	SEE	Период
низкочастотный компонент изменчивости								
Av5Y_N1	$-1.09 + 3.50 \cdot Av5TUI_LS_{-4} + 7.39 \cdot Av5BID_LS_{-1}$	0.81	0.66	0.65	43.1	<0.001	1.52	1890-2009
Av5Y_N2	$3.55 + 4.17 \cdot Av5TUI_LS_{-3} + 1.91 \cdot Av5BER_LS_{-2}$	0.62	0.39	0.36	14.1	<0.001	2.05	1737-2004
Av5Y_C	$-2.40 + 4.02 \cdot Av5TUI_LS_{-5} + 8.54 \cdot Av5BER_LS_{-1}$	0.85	0.73	0.72	59.5	<0.001	1.67	1734-2005
комбинированные модели								
CrN	MIN_PS, MIN_PS ₋₁ , Av5TUI_LS ₄ , Av5BID_LS ₁	0.76	0.57	0.53	15.1	<0.001	2.82	1890-2011
WrN		0.68	0.46	0.40	7.4	<0.001	3.15	
BrN		0.70	0.49	0.43	8.5	<0.001	3.65	
OrN		0.68	0.46	0.40	7.6	<0.001	3.83	
CrN	KAZ_PS, KAZ_PS ₋₁ , Av5TUI_LS ₃ , Av5BER_LS ₂	0.55	0.30	0.23	4.3	0.006	3.83	1768-2004
WrN		0.60	0.36	0.27	4.2	0.009	3.71	
BrN		0.54	0.29	0.20	3.1	0.030	4.65	
OrN		0.54	0.29	0.20	3.1	0.030	4.52	
CrC	KAZ_PS, KAZ_PS ₋₁ , Av5TUI_LS ₅ , Av5BER_LS ₁	0.56	0.31	0.25	4.7	0.003	4.05	1768-2005
WrC		0.75	0.56	0.47	6.6	0.001	4.33	
BrC		0.59	0.35	0.27	4.2	0.008	4.38	
OrC		0.53	0.28	0.19	3.1	0.031	4.20	

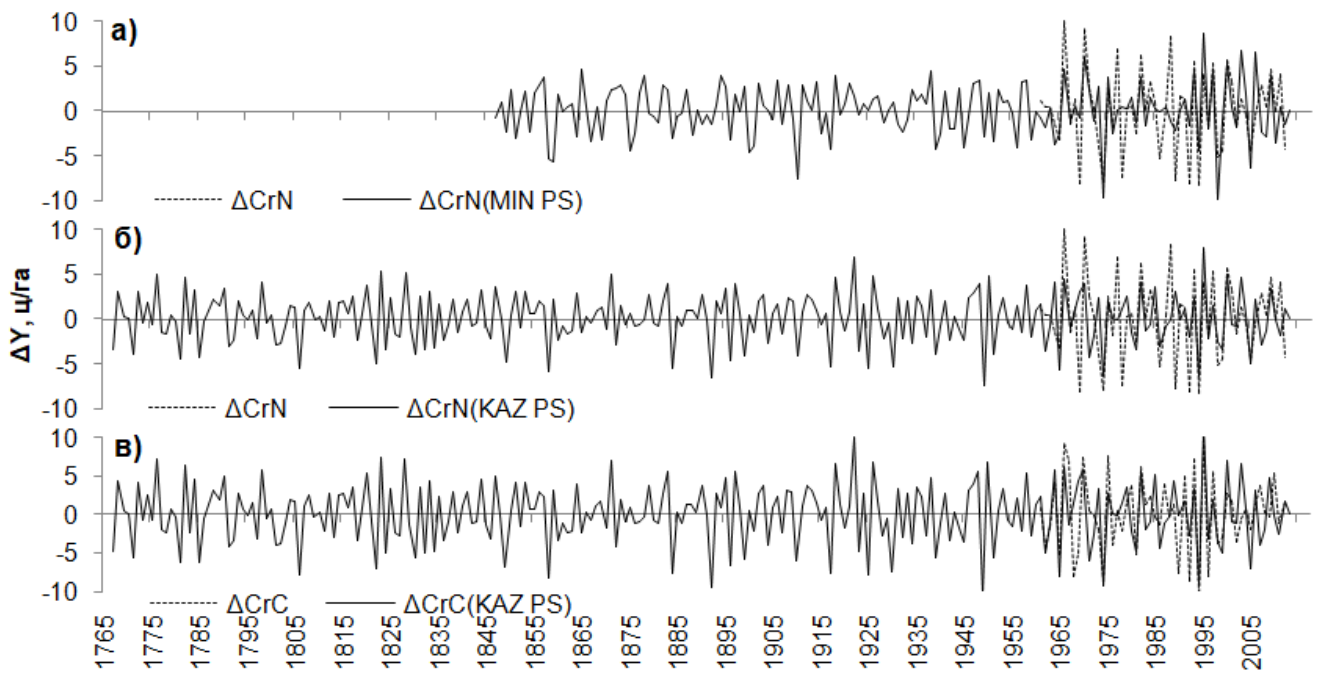


Рисунок 6.16. Реконструированные и фактические первые разности хронологий урожайности CrN (а, б) и CrC (в)

Длительные колебания урожайности реконструировали на основе сглаженных рядов ШГК по следующей формуле:

$$Av5Y_t(\text{ШГК}) = a_0 + a_1 \cdot Av5\text{ШГК}1_{t+\tau_1} - a_2 \cdot Av5\text{ШГК}2_{t+\tau_2} + \varepsilon, \quad (6.3)$$

где $Av5Y_t$ – моделируемое значение сглаженного ряда урожайности, $Av5\text{ШГК}1_{t+\tau_1}$ и $Av5\text{ШГК}2_{t+\tau_2}$ – значения двух сглаженных древесно-кольцевых хронологий, сдвинутых на τ_1 и τ_2 лет соответственно. Наиболее подходящие хронологии ШГК и значения τ_1 и τ_2 подбирались таким образом, чтобы максимизировать качество модели, ориентируясь на результаты кросс-корреляции (Рисунок 6.13). Вследствие меньшей длительности сглаженных рядов урожайности для отдельно взятых культур и высоких корреляций между ними в пределах зоны данная реконструкция была проведена для сглаженных обобщенных хронологий CrN и CrC (Таблица 6.11). Максимальное качество реконструкции ($R^2 = 0.66-0.73$) было получено при использовании сглаженных хронологий ШГК лиственницы, на севере – BID_LS и TUI_LS, в центре – BER_LS и TUI_LS (Рисунок 6.17). В связи с меньшей длиной

хронологии BID_LS для северной зоны также была рассчитана модель реконструкции на базе BER_LS и TUI_LS, однако ее качество намного ниже ($R^2 = 0.39$).

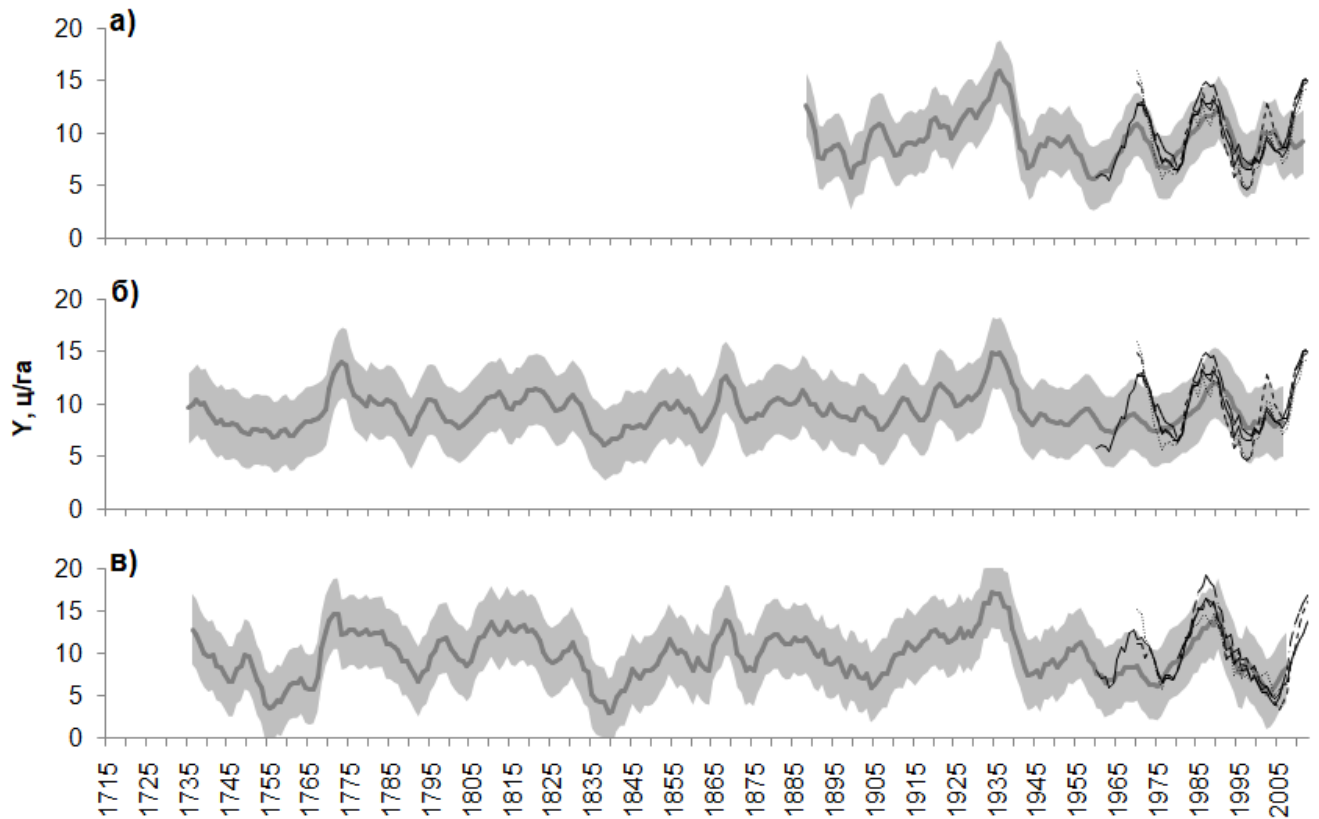


Рисунок 6.17. Реконструированные и фактические сглаженные хронологии урожайности. Реконструкция проведена на базе TUI_LS и BID_LS (а), TUI_LS и BER_LS (б) в Северной зоне; TUI_LS и BER_LS в Центральной зоне (в). Тенью отмечен 95% доверительный интервал

Обе реконструкции имеют свои преимущества и недостатки. Так, реконструированные первые разности легко позволяют выявить разовые падения урожайности, но непригодны для индикации последовательных неурожайных лет и не позволяют судить о длительных периодах высокой и низкой урожайности. И наоборот, реконструкция сглаженных рядов хорошо описывает многолетние тренды, но в ней отсутствует информация об экстремальных годах. Поэтому было выдвинуто предположение о возможности реконструкции всего диапазона колебаний урожайности путем комбинирования этих двух моделей. При этом

использование рекуррентной формулы для получения урожайности из моделей первых разностей приводит к накоплению ошибок в длительных трендах. Для коррекции этих ошибок из полученного ряда полностью удаляются длительные колебания вычитанием сглаженного ряда, и после этого ряд погодичных флуктуаций «нанизывается» на реконструированные длительные колебания. Достоинством этого подхода является также и использование в моделях древесно-кольцевых хронологий разных пород и местообитаний, что несколько уменьшает проблему коррелированности независимых переменных.

Алгоритм комбинирования моделей реконструкции высоко- и низкочастотных колебаний урожайности состоит из четырех шагов:

1) из модели реконструкции $\Delta Y(\text{ШГК})$ рассчитывается первое приближение ряда урожайности рекуррентно по формуле $Y_{1t} = Y_{t-1} + \Delta Y_t(\text{ШГК})$, причем начальное значение ряда (Y_{1847} для моделей реконструкции по MIN_PS и Y_{1768} для моделей реконструкции по KAZ_PS) принимается равным нулю для упрощения расчетов;

2) полученное первое приближение сглаживается центрированной скользящей 5-летней средней $Av5(Y_{1t})$;

3) рассчитывается второе приближение: из первого приближения Y_1 вычитается его сглаженный ряд $Av5(Y_{1t})$ и прибавляется сглаженный ряд из древесно-кольцевой реконструкции: $Y_{2t} = Y_{1t} - Av5(Y_{1t}) + Av5Y_t(\text{ШГК})$;

4) для уравнивания средних значений реконструированного и фактического ряда ко всем значениям второго приближения добавляется корректирующий числовой коэффициент k , равный разности этих средних значений.

Таким образом, комбинированная модель имеет следующее уравнение:

$$Y_t(\Delta Y, Av5Y) = Y_{t-1} + \Delta Y_t(\text{ШГК}) - Av5(Y_{t-1} + \Delta Y_t(\text{ШГК})) + Av5Y_t(\text{ШГК}) + k + \varepsilon. \quad (6.4)$$

В результате были получены комбинированные модели реконструкции урожайности в северной зоне длительностью 122 и 237 лет, в центральной зоне –

238 лет (Таблица 6.11, Рисунок 6.18). Все модели статистически значимы, однако статистические характеристики сильно варьируют. Более короткие ряды реконструкции урожайности для северной зоны имеют характеристики (например, $R^2 = 0.46-0.57$), превышающие соответствующие модели для первых разностей. В то же время, для более длительных реконструкций стандартная ошибка оценки, коэффициенты детерминации и множественной корреляции сходны с соответствующими моделями ΔY , а критерий Фишера и уровень значимости меньше за счет большего количества независимых переменных. Для центральной зоны статистические характеристики комбинированной реконструкции ниже, чем для первых разностей, но, тем не менее, достаточны для их использования.

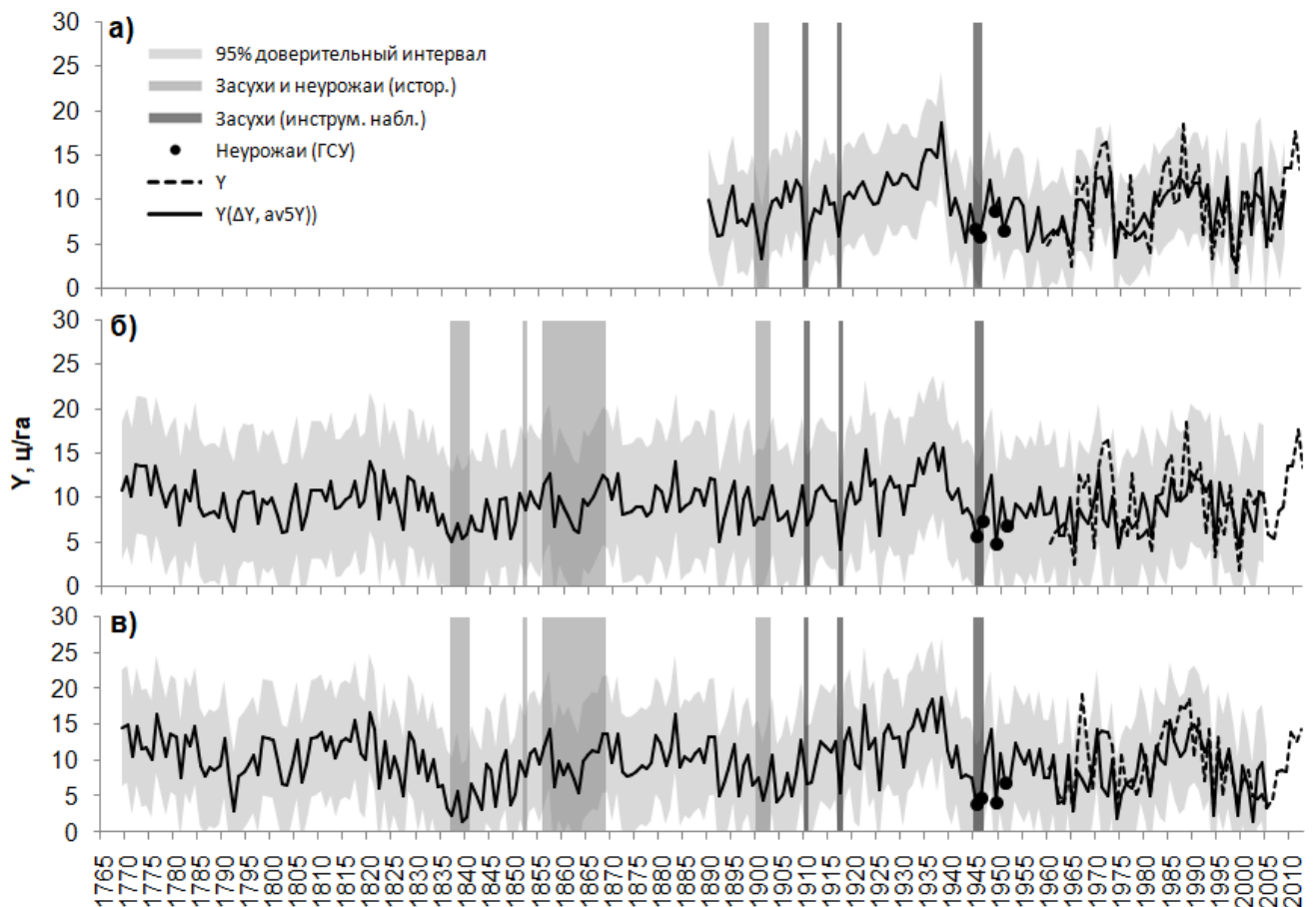


Рисунок 6.18. Комбинированные модели реконструкции урожайности, фактические ряды урожайности зерновых в Северной (а, б) и Центральной (в) зонах, свидетельства засух и неурожайных лет из других источников

Комбинированные модели урожайности в пределах периода покрытия рядов фактических данных имеют совпадающие с ними экстремумы (Таблица 6.11). За пределами периода наблюдений низкоурожайные годы подтверждаются данными по региону, полученными из других источников. Так, согласно инструментальным климатическим данным, в 1910, 1917, 1945-46 и 1951 гг. наблюдался дефицит увлажнения. На государственных сортоиспытательных участках Хакасии зарегистрирована экстремально низкая урожайность зерновых культур в 1945-46 и 1951 гг. (Жирнова, 2005).

В исторических документальных источниках также имеются свидетельства о климатических экстремумах и неурожайных годах на юге Средней Сибири (Мыглан, 2010). Например, по мнению Ватина В.А., «с 1837 года в Енисейской губернии начались неурожай, совершенно ее разорившие в 2-3 года» (Быстрянский, 1922). Там же указано, что в 1838 г. «посеянный хлеб и на лугах травы имеют посредственное произрастание по случаю отсутствия до этого времени дождей»; в 1852 году «в хлебе появился червь. Во время налива хлебов не было дождей, урожай менее против минувшего 1851 года». В труде Латкина И.В. описаны неоднократные неурожай в Минусинской котловине в период 1856-68 гг: «с 1856 года благодаря неоднократным недородам хлеба и разработке золота, цены стали повышаться (до 60 коп. за пуд ржаной муки и овса)», «В 1868 г. опять-таки благодаря ряду неурожайных годов цены повысились» (Латкин, 1890). В более современной монографии историка Бутанаева В.Я. упомянута длительная засуха в Хакасии в 1900-1902 гг.: «Сильная засуха породила бескормицу. В Абаканском и Аскизском ведомстве погибло до половины гужевых лошадей» (Бутанаев, 2002). Приведенные данные согласуются с ходом реконструированной динамики урожайности.

Выводы по разделу 6

1. Выявлены пространственные закономерности в динамике урожайности трех основных злаковых культур региона, согласованные с его климатическими, гидрологическими и ландшафтными характеристиками. Выделены три зоны,

характеризующиеся сходством в рядах урожайности и их климатическом отклике, причем их границы не совпадают с установленными ранее зонами агроклиматического районирования республики вследствие изменения регионального климата и различий между орошаемым и неорошаемым земледелием. В пределах каждой зоны колебания урожайности очень тесно связаны между собой, что позволяет рассматривать зоны как единое целое при анализе и моделировании динамики урожайности.

2. Для северной и центральной зон, как более уязвимых к погодным колебаниям, были идентифицированы ключевые климатические факторы, влияющие на рост и развитие исследуемых зерновых. В северной зоне температура и осадки теплого периода регулируют режим увлажнения, приводя к максимальной урожайности при достаточном влагообеспечении в течение вегетационного сезона. В центральной зоне, где частично реализуется орошаемое земледелие и развита гидрологическая/ирригационная сеть, урожайность обусловлена в первую очередь колебаниями температуры, влияние осадков снижается. Выделены ключевые интервалы в сезоне, где воздействие погодных условий зависит от фазы развития растений и их потребностей во влаге.

3. Построенные регрессионные модели позволили выявить существенный вклад в динамику урожайности зерновых автокорреляционной компоненты, воздействия температур и увлажнения в течение роста и развития растений. При этом доля изменчивости урожайности, обусловленная каждой из компонент, зависит от агроклиматической зоны, наличия ирригационной системы, физиологических характеристик растений и особенностей их выращивания. Также на базе этих моделей было предсказано значимое уменьшение среднемноголетней урожайности всех трех зерновых культур в течение ближайших десяти лет при сохранении текущих климатических и агротехнических трендов.

4. Изучены взаимосвязи динамики урожайности зерновых культур с радиальным приростом основных хвойных древесных пород региона – сосны и лиственницы, произрастающих в сходных природных условиях. Эти взаимосвязи обусловлены общими закономерностями процессов роста и развития растений и

единством климатического и гидрологического режимов территории, воздействие которого на экосистемы хорошо описывается индексом влажности. Различия в закономерностях роста и климатическом отклике вечнозеленой сосны и листопадной лиственницы обусловили возможность использования хронологий сосны для реконструкции погодичной изменчивости урожайности, хронологий лиственницы – для реконструкции длительных колебаний урожайности. В результате был разработан оригинальный методологический подход, позволяющий объединить реконструированные колебания урожайности разных частот, получив комбинированные модели реконструкции динамики урожайности.

РАЗДЕЛ 7. Гистометрический анализ структуры годичных колец в дендроклиматических исследованиях

В данном разделе представлены работы, фокусированные на измерениях и анализе анатомических характеристик годичных колец хвойных, растущих в разных условиях на территории Хакасии. В первом подразделе рассмотрены результаты по интегрированным данным (ранняя, переходная и поздняя древесина в годичных кольцах), во втором – использование производных характеристик трахеидограмм в анализе влияния климатических факторов на анатомическую структуру годичных колец, в третьем – доказываются новые возможности трахеидограмм, где каждая трахеида является источником информации об особенностях сезонного формирования годичного кольца и условий, в течение которых это формирование происходило. Это не только пионерное, но и приоритетное исследование, которое показывает новые перспективы использования анатомии годичных колец для восстановления условий сезона с высоким временным разрешением.

7.1. Характеристики ранней, переходной и поздней древесины хвойных семириндной зоны Хакасии как интегрирующие климатические условия сезона

Материал для анатомических измерений – три вида: сосна, лиственница и ель, произрастающие на двух смежных участках BER1 / BER2 (Рисунок 7.1), отличающихся по топографическим условиям (см. Подраздел 3.2), и, следовательно, условиям увлажнения: 5 деревьев лиственницы *Larix Dry*, 3 – сосны *Pinus Dry* на склоне BER1 (сухие условия), 5 деревьев лиственницы *Larix Wet* и 5 деревьев ели *Picea Wet* у подножия склона вдоль ручья BER2 (влажные условия). Период измерений анатомических характеристик – с 1986 по 2008 гг.. В данной работе использовали измерения радиального диаметра просвета (люмена) трахеид LD и толщины клеточной стенки CWT (Рисунок 2.8). Для каждого годичного кольца выделялись три зоны: ранняя, переходная и поздняя древесина, согласно

индексу Морка (2CWT/LD; Denne, 1989). Трахеиды, имеющие 2CWT/LD менее 0.3 относили к ранней древесине (EW), более 0.7 – к поздней (LW), 0,3-0,7 – к переходной зоне (TW). В качестве источников климатических данных использовали ежемесячные ряды температуры и осадков метеостанции Ши́ра (1966-2008 гг) и базы CRU TS (1901-2008) по координатам 54-54.5°N 89.5-90°E, а также рассчитанные на их основе ряды SPEI.

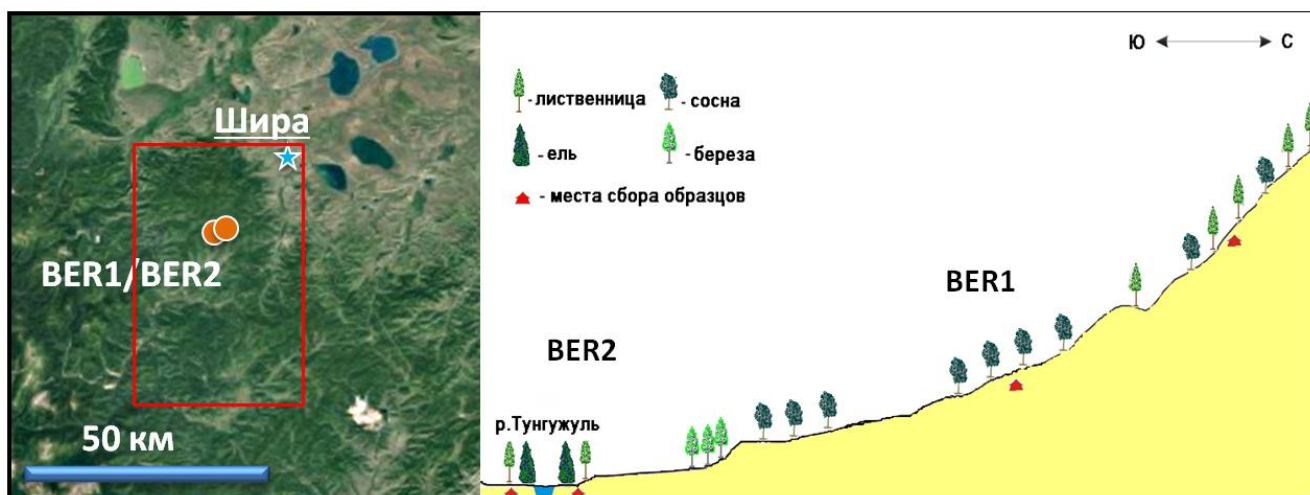


Рисунок 7.1. Карта района исследования с указанием мест сбора материала (круги), метеостанции (звезда) и линий географической сетки для климатических рядов температур и осадков CRU TS

Исследованные деревья имели относительно близкий возраст (110-186 лет), размеры (10,5-15,7 см на уровне груди) и скорость роста (средняя ШГК от 0,85 до 1,01 мм) (Таблица 7.1) с постепенно уменьшающимся (*Larix Dry*), стабильным (*Pinus Dry*), и увеличивающимся (*LarixWet* и *SpruceWet*) радиальным приростом (Рисунок 7.2). Анализ ШГК показал, что анализируемые выборки имеют хороший общий сигнал ($r\text{-bar}$ от 0,26 до 0,55). Дендроклиматический анализ (месячные температуры и осадки, индекс SPEI) показал, что деревья на склоне (сухие условия) в основном откликаются на ранне-летнюю засуху (положительно – для осадков мая-июля и отрицательно – для температуры), в то время как у подножья склона реакция на дефицит влаги отсутствовала, а у лиственницы был даже четкий положительный отклик на высокие температуры июня (Таблица 7.2).

Объем выборки и основные характеристики деревьев ($mean \pm stdev$)

Выборка	Количество деревьев	DBH, см	Возраст, годы	ШГК, мм
Larix Dry	14 (5)	13.9 ± 3.6	138 ± 46.0	1.01 ± 0.78
Larix Wet	10 (5)	14.3 ± 3.0	156 ± 7.7	0.92 ± 0.61
Picea Wet	10 (5)	10.5 ± 2.5	110 ± 21.8	0.96 ± 0.67
Pinus Dry	14 (3)	15.7 ± 3.0	186 ± 46.9	0.85 ± 0.59

Числа в скобках – количество деревьев, использованных для анатомических измерений. ШГК рассчитано за период 1986-2008 гг.

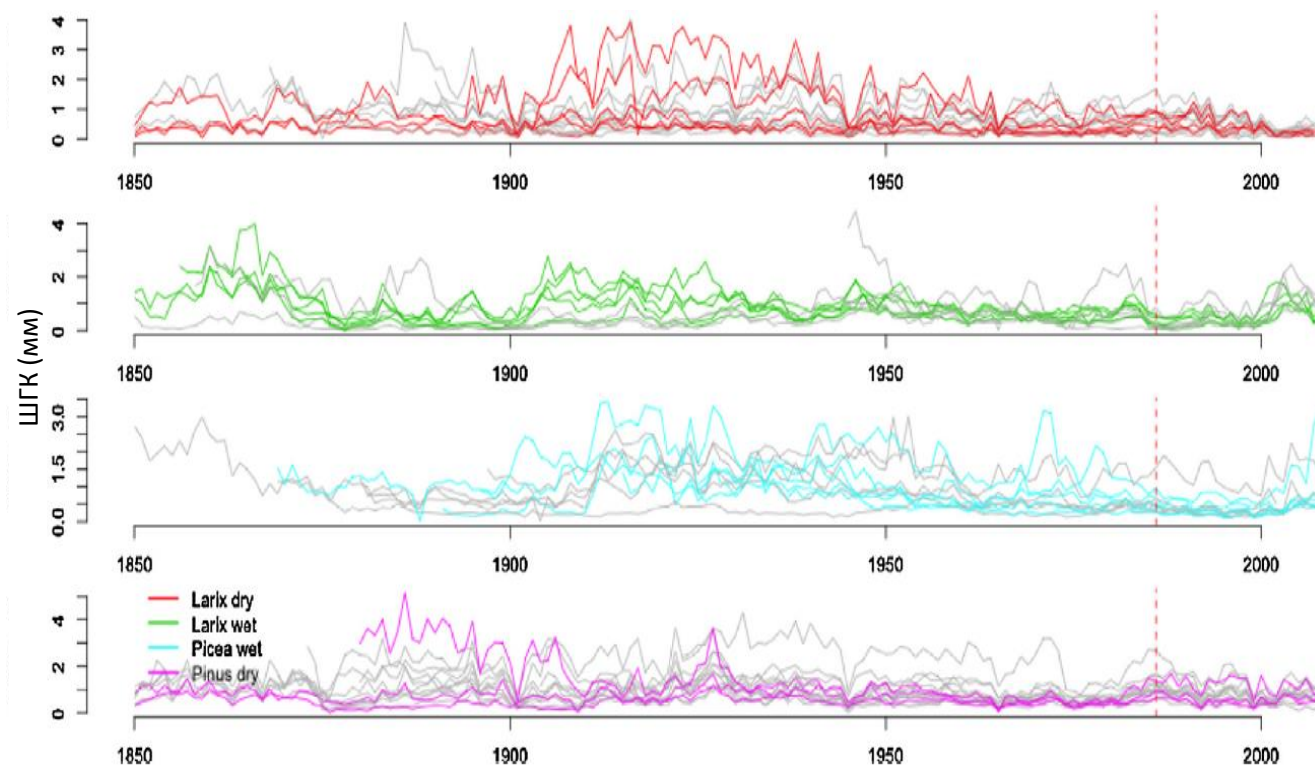


Рисунок 7.2. Исходные (измеренные) ряды ШГК. Цветными линиями отмечены деревья, использованные для анатомических измерений. Вертикальная линия указывает начало периода анатомических измерений

Хронологии ШГК и их климатический отклик. Приведены коэффициенты корреляций с ежемесячными рядами температур и осадков CRU TS за 1901-2008 гг. и (в скобках) метеостанции Шира за 1966-2008 гг.

Корреляция	Larix Wet	Picea Wet	Larix Dry	Pinus Dry
<i>r-bar</i>	0.48 (0.55)	0.26 (0.31)	0.47 (0.35)	0.55 (0.59)
Между хронологиями				
LarixWet	—	0.11 (0.27)	0.00 (−0.05)	0.04 (−0.05)
Picea Wet	—	—	0.26 (0.30)	0.22 (0.31)
LarixDry	—	—	—	0.54 (0.38)
С температурой				
May	−0.02 (−0.11)	0.07 (−0.12)	−0.18 (−0.36)	−0.26 (−0.37)
Jun	0.23 (0.50)	0.03 (0.14)	−0.15 (−0.06)	−0.24 (−0.26)
Jul	−0.15 (−0.22)	0.02 (−0.16)	0.02 (0.24)	−0.18 (−0.19)
Aug	−0.11 (−0.24)	−0.22 (−0.03)	−0.02 (0.02)	−0.09 (−0.07)
May-Jul	0.02 (0.10)	0.07 (−0.07)	−0.17 (−0.15)	−0.35 (−0.46)
Jun-Aug	−0.01 (0.11)	−0.07 (−0.01)	−0.09 (0.11)	−0.21 (−0.33)
С осадками				
May	0.00 (0.00)	0.03 (0.05)	0.17 (0.02)	0.17 (0.12)
Jun	0.03 (0.06)	−0.09 (−0.38)	0.14 (−0.10)	0.19 (0.10)
Jul	0.09 (0.18)	0.19 (0.11)	0.10 (−0.20)	0.21 (0.20)
Aug	0.05 (−0.08)	0.01 (−0.18)	−0.10 (−0.35)	0.02 (−0.19)

May-Jul	0.07 (0.17)	0.07 (−0.08)	0.21 (−0.19)	0.30 (0.23)
Jun-Aug	0.09 (0.11)	0.06 (−0.16)	0.07 (− 0.31)	0.22 (0.10)
Co SPEI				
May	−0.02 (0.30)	0.04 (0.05)	0.17 (0.01)	0.19 (0.27)
Jun	0.04 (0.02)	0.09 (0.05)	0.14 (−0.08)	0.19 (0.10)
Jul	0.10 (−0.09)	0.19 (0.02)	0.09 (0.22)	0.19 (0.22)
Aug	0.06 (−0.05)	0.02 (0.30)	−0.09 (0.24)	0.03 (0.06)
May-Jul	0.06 (0.13)	0.07 (0.07)	0.22 (0.09)	0.30 (0.34)
Jun-Aug	0.10 (−0.07)	0.06 (0.22)	0.07 (0.22)	0.21 (0.23)

Отмечены корреляции, значимые на уровне $p < 0.05$.

Трахеиды лиственницы имеют больший диаметр люмена и более толстые стенки, чем трахеиды ели и сосны (Таблица 7.3). Например, у лиственницы во влажных условиях (Larix Wet) диаметр люмена ранних трахеид составляет 49,23 мкм, (на 59% и 50% больше, чем у ели и сосны, соответственно), а толщина клеточной стенки в поздней древесине – 7,9 мкм (толще на 86% и 58%). Для лиственницы также можно отметить, что диаметр люмена и толщина клеточной стенки несколько больше у деревьев из влажных условий, чем на склоне.

Для выбранного временного периода хронологии интегральных анатомических параметров показывают относительно стабильный и слабый тренд на уменьшение, что свидетельствует об отсутствии морфометрических возрастных изменений в росте дерева (Anfodillo et al., 2013; Carrer et al., 2015; Рисунок 7.3). Общий сигнал для хронологий LD и CWT, усредненных по зонам годичного кольца, выражен сильнее для деревьев из сухих условий ($r\text{-bar}$ от 0.12 до 0.70, Таблица 7.3), чем для деревьев из влажных условий, у которых он слабый или отсутствует вообще (от −0.01 до 0.40). В целом, для деревьев сосны общий сигнал сильнее, чем для лиственницы.

В климатических изменениях за период измерений можно отметить некоторое увеличение температуры со скоростью 0.07°C/год и относительно стабильное количество осадков и проявлений засух. Тем не менее, по данным метеостанции Ши́ра, погодичная вариация летней температуры (12,3-16,8°C) и осадков (25-93 мм) значительна. Эти климатические флуктуации в ряде случаев

оказывают влияние на распределение трахеид по измеренным анатомическим параметрам (Рисунок 7.4). Когда распределения сгруппированы по классам для лет со средней летней температурой в 14, 15 и 16°C, заметно, что кривые распределения LD и CWT несколько смещаются (Рисунок 7.5). Общим для всех групп является то, что в годы с жарким летом кривые распределения смещаются в сторону меньших размеров люмена, особенно для ранней и переходной зон. Подобным образом, но в меньшей степени общности (когерентности) среди групп, смещение распределения наблюдается для лет с усилением летней засухи.

Таблица 7.3

Анатомические параметры трахеид ($mean \pm stdev$) за 1986-2008 гг.

Параметр	Larix Wet	Picea Wet	Larix Dry	Pinus Dry
Кол-во рядов (колец)	5 (135)	5 (135)	5 (135)	3 (81)
Кол-во трахеид				
EW	2030	2420	1540	1819
TW	1042	2426	863	2230
LW	1305	2492	1298	2593
<i>r-bar</i> (LD)				
EW	0.14	0.07	0.12	0.70
TW	0.01	0.18	0.41	0.40
LW	0.00	0.40	0.13	0.21
<i>r-bar</i> (CWT)				
EW	0.01	0.17	0.13	0.29
TW	-0.01	0.29	0.25	0.26
LW	0.12	0.17	0.27	0.25
LD, мкм				
EW	49.23±11.02	31.01±6.09	47.29±11.20	32.63±6.88
TW	43.68±11.05	27.76±5.67	41.35±10.50	30.77±6.42
LW	21.47±13.86	11.93±7.17	19.74±14.02	14.03±8.51
CWT, мкм				

EW	2.86 ± 0.80	2.07 ± 0.53	2.91 ± 0.87	2.70 ± 0.70
TW	4.06 ± 1.35	2.72 ± 0.72	3.82 ± 1.29	3.13 ± 0.80
LW	7.90 ± 3.08	4.25 ± 1.22	5.98 ± 2.62	5.01 ± 1.80

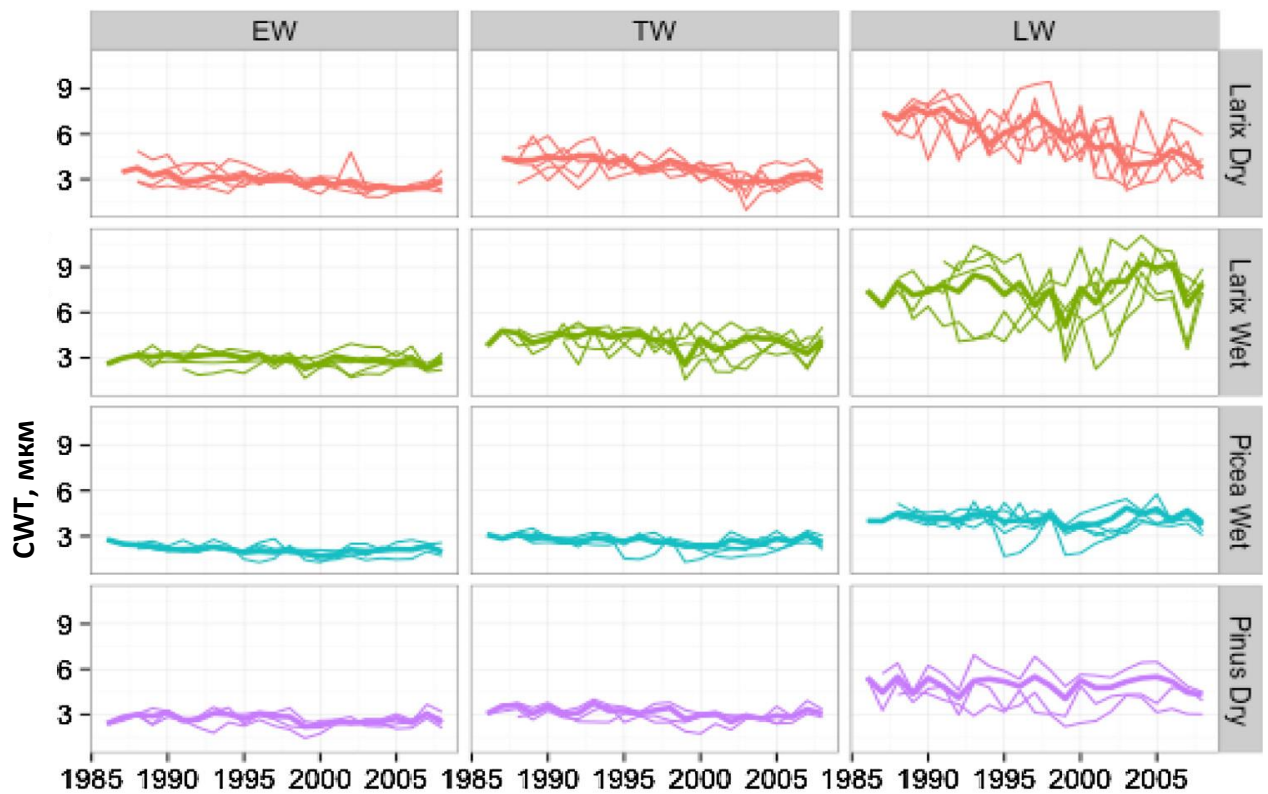
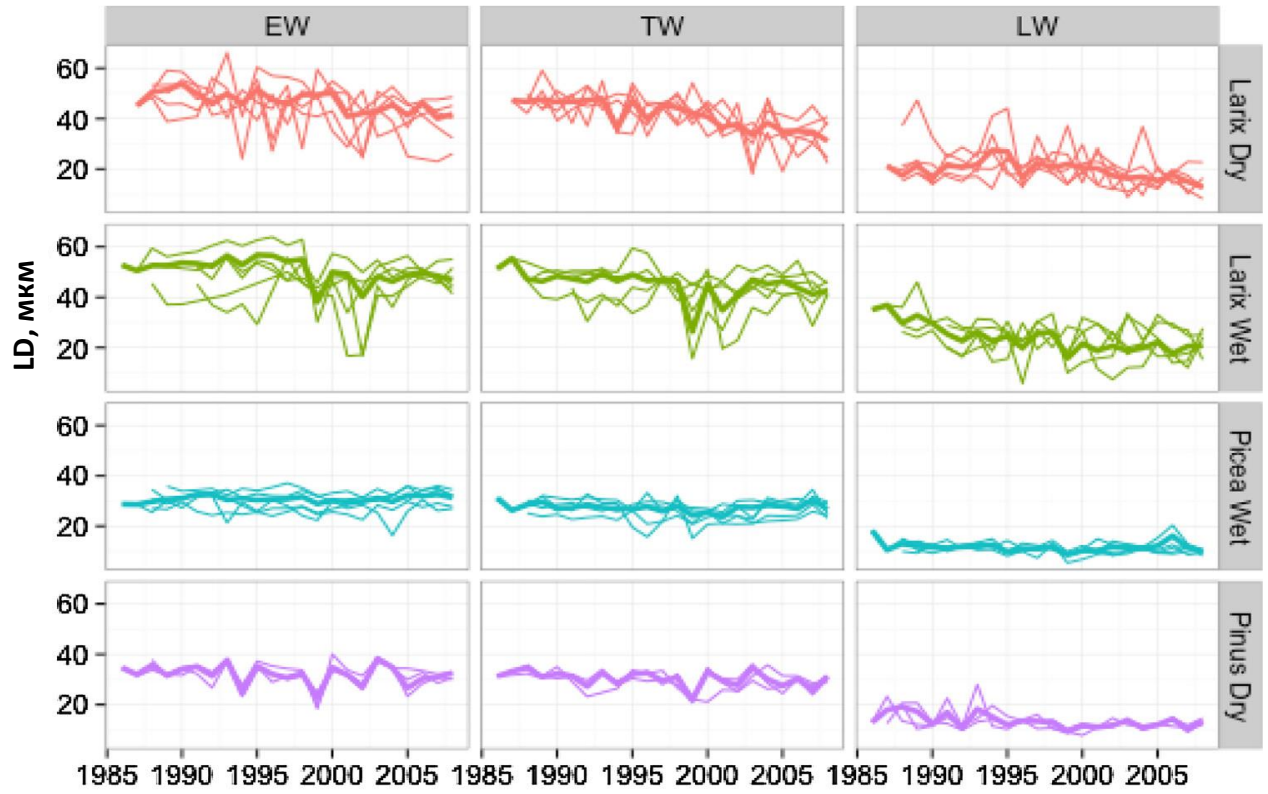


Рисунок 7.3. Измеренные ряды за 1986-2008 гг. анатомических параметров LD и CWT, обобщенных по зонам ранней (EW), переходной (TW) и поздней (LW) древесины. Тонкие линии – индивидуальные ряды, толстые – локальные

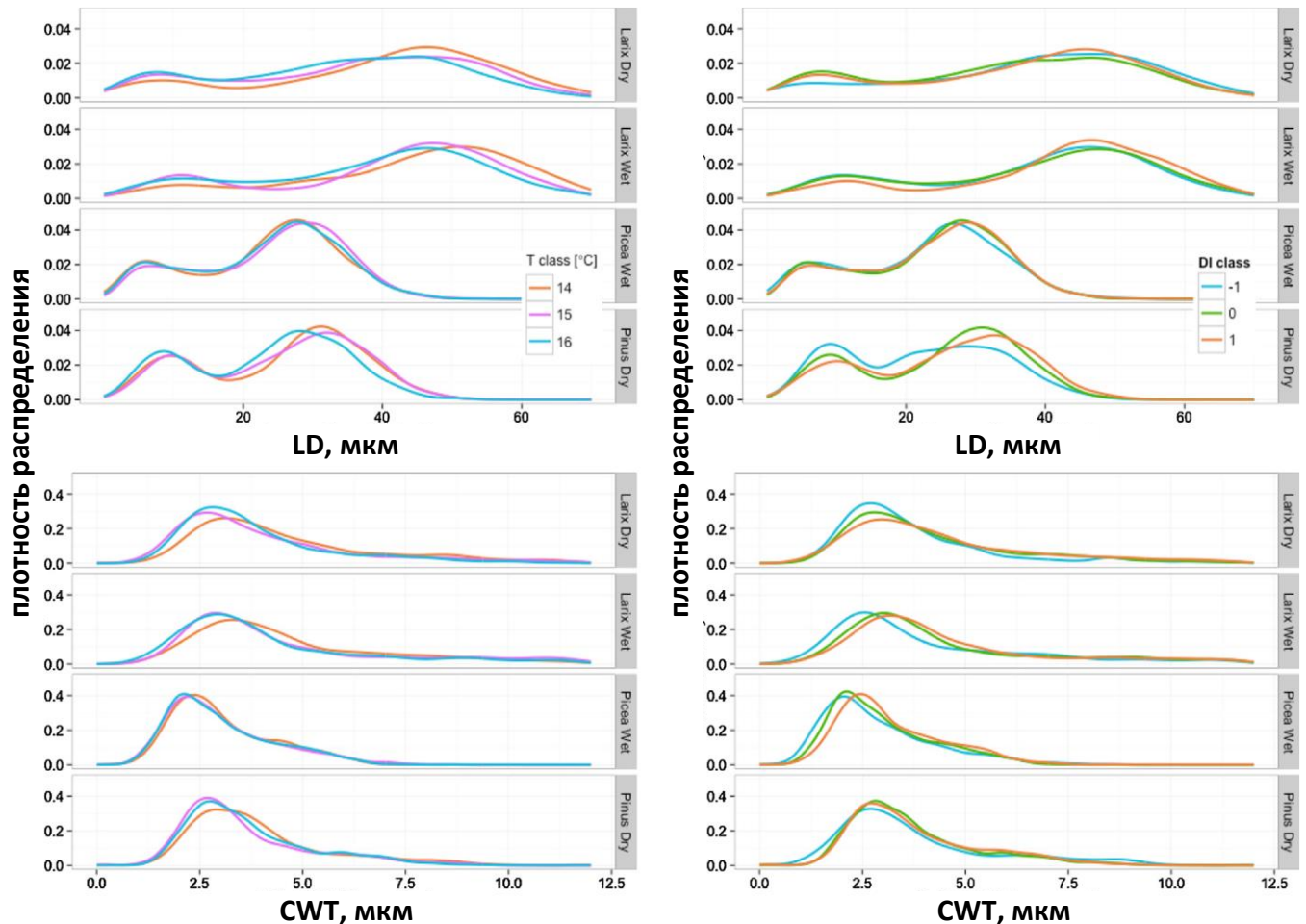


Рисунок 7.4. Сравнение плотности распределения всех индивидуальных клеток по диаметру люмена LD и толщине клеточной стенки CWT, сгруппированных по виду, местообитанию и летним климатическим условиям: температуре (слева) и индексу засухи SPEI (справа). Функции плотности распределения были рассчитаны Гауссианским сглаживанием с использованием ширины полосы “nrd0” и функции “density” языка R (R Development Core Team, 2014). Использованы данные по температуре метеостанции Шира (1986-2008 гг.). Классы по температуре включают 5, 9 и 7 лет для классов со среднелетней температурой (июнь-август) 14, 15 и 16°C соответственно (классы с температурой 12, 13 и 17°C представлены только одним годом каждый и не показаны на

рисунке). Классы по индексу засухи включают 4, 14 и 5 лет для классов со средним значением SPEI -1 , 0 и $+1$ соответственно.

Например, с увеличением влагообеспеченности сезона ($\text{SPEI} > 0$) отмечаются большие значения LD в ранней древесине лиственницы и сосны из сухих условий, уменьшение LD у лиственницы и отсутствие реакции у деревьев ели из поймы у подножия склона. Для более надежной оценки климатически обусловленного сдвига в распределениях параметров, мы сравнили средние их значения по отдельным зонам кольца: ранняя, переходная и поздняя (Рисунок 7.5). Сравнение подтверждает, что увеличение температуры в общем приводит к уменьшению люмена и толщины клеточной стенки для ранних и переходных трахеид (исключение – ель из влажных условий). Похожие тенденции наблюдаются и при увеличении засушливости летом (отрицательные значения SPEI), за исключением поздней древесины. В большинстве случаев (особенно для LD и CWT ранней древесины) получаем, что величина изменений анатомических характеристик соответствует 4-5% на 1°C . Например, среднее значение размера люмена в ранней древесине лиственницы из сухих условий составляет 49,22 мкм в течение лета со средней температурой в 14°C , и 44,77 мкм ($-9,0\%$) для лета со средней температурой 16°C . В то же время, клеточная стенка уменьшается от 3,16 мкм до 2,86 мкм ($-9,7\%$). Для сосны аналогичные оценки дают $-7,8\%$ для люмена и $-5,6\%$ для толщины клеточной стенки. И это также соответствует местоположению деревьев на склоне, где лиственница находится в более жестких по увлажнению условиях, чем сосна.

Уменьшение люмена у ранних трахеид с увеличением температуры и усилением водного стресса подтверждают аналогичные исследования, проведенные в засушливых условиях (Eilmann et al., 2009; Gea-Izquierdo et al., 2012; Bryukhanova, Fonti, 2013; Heres et al., 2014; Olano et al., 2014). Интересно, что для толщины клеточной стенки в поздней древесине эффект увеличения температуры сказывается по-иному: увеличение во влажных условиях и уменьшение – в сухих.

Из предшествующих работ известно, что толщина клеточной стенки в ранней древесине уменьшается как в случае лимитирования по температуре, так и по влажности (Eilmann et al., 2009; Liang et al., 2013; Heres et al., 2014; Bryukhanova et al., 2015), также как и в поздней (Fonti et al., 2013; Pritzkow et al., 2014). Поскольку толщина клеточной стенки поздней древесины определяет максимальную плотность в годичном кольце, по этой причине максимальная плотность часто является наиболее точным индикатором благоприятных условий в сезоне роста (Buntgen et al., 2010).

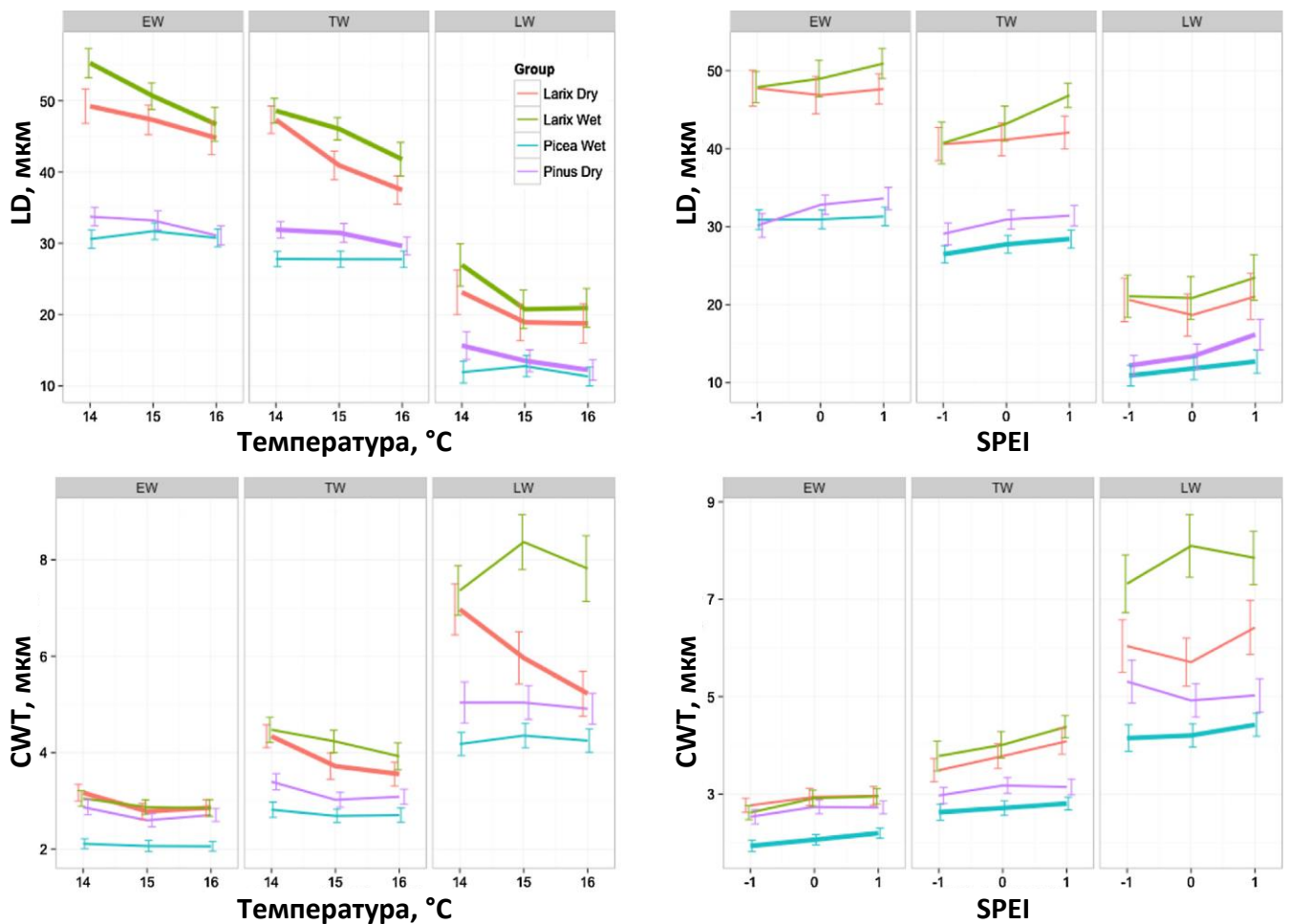


Рисунок 7.5. Изменения в значениях ($mean \pm SE$) LD и CWT, сгруппированных по видам, участкам и зонам годичного кольца (EW, TW, LW) вдоль градиентов температуры и индекса засухи. Толстыми линиями выделены значимые на уровне $p < 0.05$ различия между средними значениями экстремальных классов

Размеры анатомических элементов в годичных кольцах – важный индикатор физиологических процессов, в первую очередь обеспечения фотосинтезирующих тканей и органов водой и микроэлементами (Galiano et al., 2011; Sala et al., 2012; Royatos et al., 2013). С другой стороны, уменьшение в засушливые годы размеров люмена приводит к уменьшению проводимости трахеид как сосудистой системы. Учитывая, что проводимость зависит от диаметра сосуда в четвертой степени (Tyree, Zimmermann, 2002), при уменьшении размера люмена на 5% в ранней древесине (вследствие повышения температуры на 1°C) трахеиды лиственницы теряют примерно 32% от оптимальной проводимости.

Такие величины весьма критичны для сохранения водного баланса всего древесного растения.

7.2. Анатомия годичных колец ели как отпечаток процессов сезонного формирования ксилемы и внешнего контроля высокого временного разрешения

Исследование проводили на территории национального парка «Шушенский бор» (SHB, Таблица 2.1), на северном макросклоне хр. Борус Западных Саян, на южной границе Хакаско-Минусинской котловины (Рисунок 3.10). Предгорья начинаются на высоте 300-400 м н.у.м., а максимальная высота достигает 2318 м н.у.м. Широкий диапазон высот обусловил разнообразие растительного покрова, однако большую часть площади занимают хвойные леса, представленные следующими видами: *Pinus sylvestris*, *Pinus sibirica*, *Larix sibirica*, *Picea obovata* и *Abies sibirica*. Почвы суглинистые, маломощные и каменистые, с многочисленными выходами твердых пород. Глубина и плодородие почвенного слоя сильно варьируют в зависимости от локального ландшафта.

Для данного исследования были использованы скользящие ряды средней температуры и количества осадков с 21-дневным окном и шагом 1 день, рассчитанные на основе ежедневных температур и осадков по данным метеостанции Черемушки, расположенной у подножия хребта. Эти ряды имеют ту же длительность, что и исходный массив суточных данных, полностью покрывая

рассмотренный 50-летний период измерения анатомических параметров (1965-2014 гг.).

У подножия хребта температуры отрицательны с ноября по март, средняя температура этого периода 5-11°C ниже нуля, количество выпавших осадков 50-90 мм. Средняя температура теплого сезона (апрель-октябрь) +11-13°C, за этот сезон выпадает 360-540 мм осадков. По мере увеличения высоты падение температур наблюдается в течение всего года, его скорость составляет 0.4-0.6°C на 100 м в зависимости от сезона. Количество осадков, наоборот, с высотой быстро увеличивается: на верхней границе леса (1300-1400 м н.у.м.) выпадает примерно в три раза больше осадков, чем в предгорьях.

В предыдущем исследовании на основе данных метеостанций Черемушки и Оленья Речка (1400 м н.у.м.) были получены оценки сезонной динамики температур на рассматриваемых высотах (Рисунок 2.3). Усредненная за 1965-2014 гг. оценка вегетационного сезона ($T > +5^{\circ}\text{C}$) составляет 166 дней (24 апреля – 6 октября) на участке LOW, 142 дня (9 мая – 25 сентября) на участке MID и 121 день (19 мая – 17 сентября) на участке HIGH. Температуры, превышающие +10°C, наблюдаются в среднем 119 дней (17 мая – 14 сентября) на участке LOW, 93 дня (1 июня – 1 сентября) на участке MID и 75 дней (11 июня – 24 августа) на участке HIGH. За период инструментальных наблюдений количество осадков значимо не изменилось, но наблюдается повышение температур теплого сезона на 0.2°C за декаду, зимнего – 1.1°C за декаду. На климат последних десятилетий большое влияние оказало строительство Саяно-Шушенской плотины и заполнение водохранилища в 1975-1990 гг. (Рисунок 2.4 а, б).

Анатомическая структура древесины ели была исследована на трех участках вдоль высотного градиента, для которых ранее был проведен дендроклиматический анализ ШГК (Подраздел 3.3, Рисунок 3.10): SHB5 (LOW), SHB10 (MID) и SHB13 (HIGH). Природоохранный статус территории обеспечивает минимизацию антропогенного влияния на состояние экосистем помимо изменения локального климата. На нижней границе ареала ели (LOW) произрастает пихтово-березовый лес с кедром и сосной, ели встречаются вдоль ручья и на

поднимающемся от него северном склоне. В середине ареала (MID) лес кедровый с сосной и елью (~10%), в подросте ель более многочисленна (~30%), склоны ориентированы в восточном и западном направлении. Верхняя граница леса (HIGH) также представлена кедровником; ели произрастают на ровном участке у ручья и на восточном каменистом склоне. Ландшафтно-почвенные условия на всех высотах неоднородны в связи с высокой расчлененностью рельефа.

При выборе кернов для анатомических измерений (по 5 кернов с каждого участка) предпочтение отдавали деревьям наибольшего возраста и максимальной корреляции индивидуальной кривой индексов ШГК с локальной хронологией, чтобы для рассматриваемого периода минимизировать возрастные тренды в ШГК и особенно в анатомической структуре годичных колец (Vysotskaya, Vaganov, 1989; Lei et al., 1996; Eilmann et al., 2009). Анатомические измерения были проведены за период 1965-2014 гг. (50 лет) по 5 радиальным рядам клеток в каждом кольце (Ваганов и др., 1985; Larson, 1994; Seo et al., 2014). В исследовании использовали рассчитанные по нормированным трахеидограммам производные параметры анатомической структуры (Рисунок 2.9): 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). Их локальные хронологии (Рисунок 7.6, Таблица 7.4) были получены усреднением индивидуальных рядов.

Зависимость ШГК от продукции клеток N на всех трех участках очень близка к линейной, как для индивидуальных деревьев, так и для участка (Рисунок 7.7). На это указывает то, что линейные регрессионные функции ШГК(N) имеют коэффициент детерминации 0.90-0.99 для индивидуальных деревьев и 0.96-0.97 для участков (Таблица 7.5). Свободный член у всех функций близок к нулю, т.е. взаимосвязь между этими параметрами годичных колец близка к прямо пропорциональной. Вследствие этого угловой коэффициент линейной регрессии можно трактовать как оценку среднего радиального диаметра клеток для индивидуального дерева или для участка. Сравнение этих коэффициентов показало, что в середине ареала и на верхней границе леса средний размер клеток

25.9-33.2 и 25.6-33.3 мкм соответственно, т.е. не имеет значимых различий. Аналогично, максимальная продукция на обеих высотах находится в пределах 50 клеток за сезон.

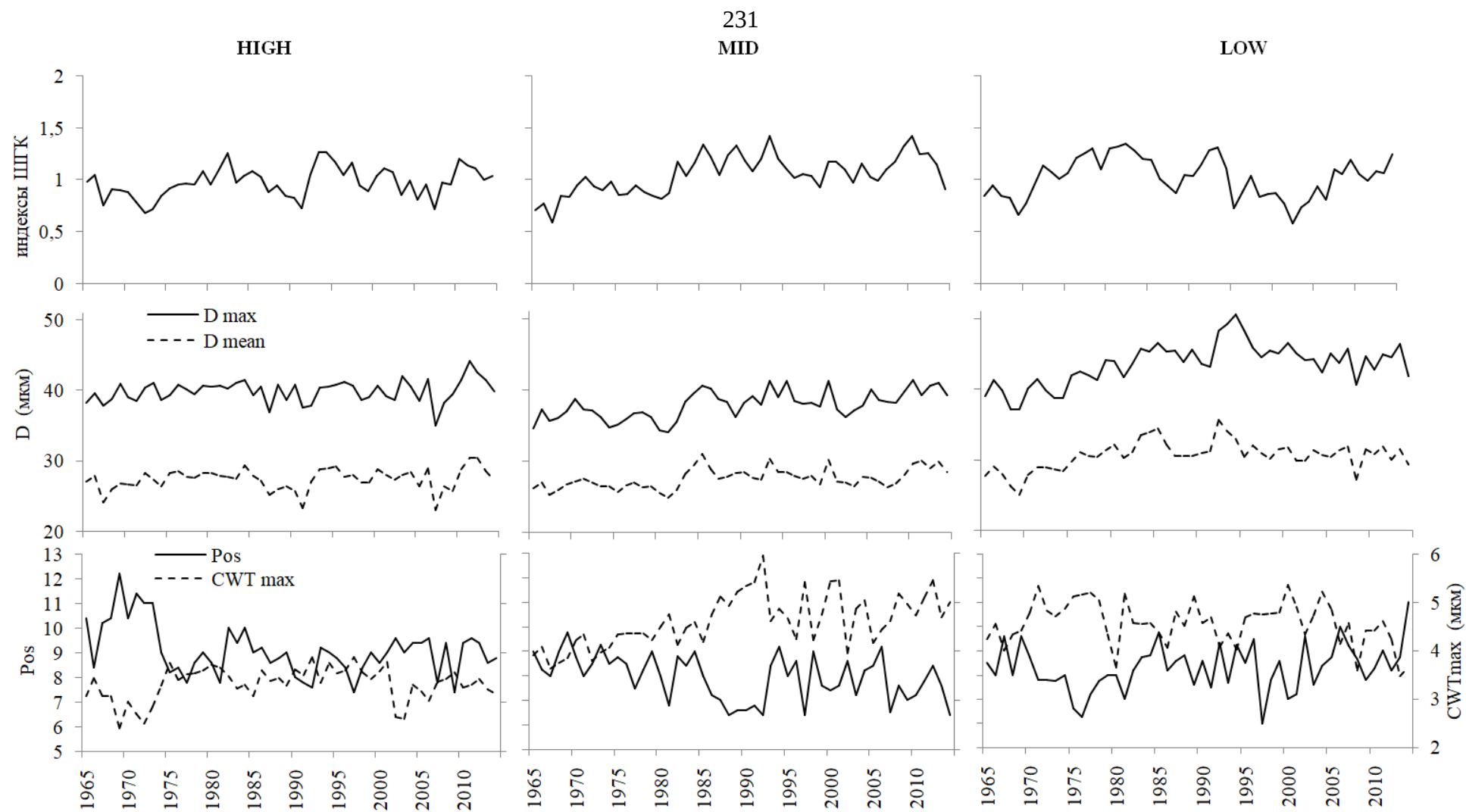


Рисунок 7.6. Локальные хронологии параметров годовичных колец ели: индексы ШГК как результат продукции клеток, максимальный и средний размер клеток (Dmax, Dmean) как результаты их растяжения, относительная позиция перехода к толстостенным клеткам (Pos) и максимальная толщина стенки (CWTmax) как результаты отложения вторичной клеточной стенки

Статистические характеристики измеренных индивидуальных рядов и локальных хронологий анатомических параметров древесины ели ($mean \pm stdev$ (мкм) / var)

Параметр	Участок	Индивидуальные ряды					Локальная хронол.
		1	2	3	4	5	
Dmax	HIGH	<u>37.7±2.0</u>	<u>35.6±3.1</u>	<u>41.0±3.9</u>	<u>40.2±2.7</u>	<u>45.0±2.3</u>	<u>39.9±1.6</u>
		5.4%	8.7%	9.6%	6.7%	5.1%	3.9%
	MID	<u>39.5±2.7</u>	<u>37.9±3.5</u>	<u>34.8±1.9</u>	<u>37.3±2.9</u>	<u>40.4±2.6</u>	<u>37.9±1.9</u>
		6.8%	9.1%	5.4%	7.7%	6.4%	5.1%
	LOW	<u>45.5±3.7</u>	<u>43.2±5.5</u>	<u>41.2±2.8</u>	<u>45.1±4.3</u>	<u>42.8±3.3</u>	<u>43.6±2.9</u>
		8.2%	12.6%	6.8%	9.5%	7.7%	6.7%
Dmean	HIGH	<u>26.6±1.4</u>	<u>24.1±2.1</u>	<u>26.1±2.9</u>	<u>27.9±2.0</u>	<u>32.3±1.6</u>	<u>27.4±1.5</u>
		5.5%	8.6%	11.0%	7.3%	4.9%	5.6%
	MID	<u>28.3±2.3</u>	<u>27.1±2.3</u>	<u>25.8±1.5</u>	<u>28±1.8</u>	<u>28.9±1.7</u>	<u>27.6±1.4</u>
		8.0%	8.6%	5.8%	6.6%	6.0%	5.1%
	LOW	<u>32.7±2.4</u>	<u>31.1±2.9</u>	<u>28.5±1.6</u>	<u>30.5±3.4</u>	<u>30.3±2.5</u>	<u>30.6±2</u>
		7.3%	9.4%	5.7%	11.1%	8.1%	6.6%
CWTmax	HIGH	<u>3.82±0.39</u>	<u>2.98±0.45</u>	<u>2.61±0.32</u>	<u>2.84±0.48</u>	<u>4.61±0.85</u>	<u>3.37±0.34</u>
		10.2%	15.2%	12.4%	16.8%	18.5%	10.1%
	MID	<u>4.44±0.85</u>	<u>4.54±0.80</u>	<u>4.98±0.55</u>	<u>4.68±0.70</u>	<u>4.63±0.80</u>	<u>4.61±0.53</u>
		19.0%	17.6%	11.1%	15.0%	17.2%	11.5%
	LOW	<u>4.53±0.93</u>	<u>3.93±0.71</u>	<u>4.55±0.97</u>	<u>4.63±0.69</u>	<u>5.40±0.53</u>	<u>4.57±0.45</u>
		20.6%	18.2%	21.3%	15.0%	9.7%	9.9%
Pos	HIGH	<u>8.0±1.6</u>	<u>10.3±1.4</u>	<u>9.7±1.9</u>	<u>9.7±1.6</u>	<u>7.7±1.6</u>	<u>9.1±1.0</u>
		19.5%	13.5%	19.4%	16.3%	21.0%	11.3%
	MID	<u>8.2±1.4</u>	<u>8.4±1.3</u>	<u>7.1±1.0</u>	<u>7.4±1.5</u>	<u>8.2±1.5</u>	<u>7.9±0.9</u>
		16.7%	15.4%	14.7%	20.6%	17.6%	11.5%
	LOW	<u>8.6±1.3</u>	<u>9.3±2.1</u>	<u>8.3±1.9</u>	<u>8.0±1.4</u>	<u>7.4±1.7</u>	<u>8.3±1.0</u>
		15.2%	22.8%	23.2%	17.2%	22.6%	11.7%

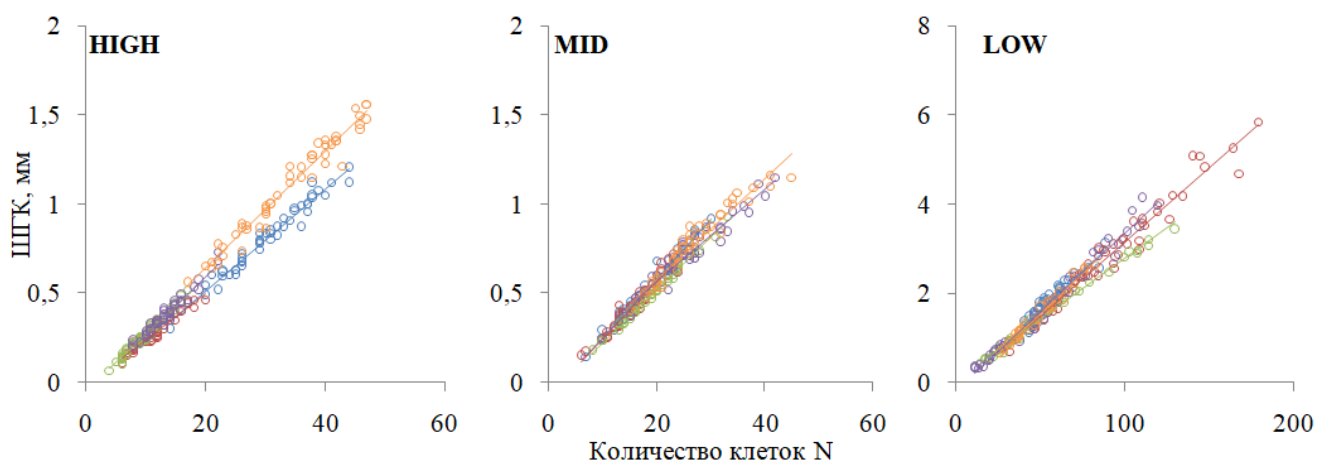


Рисунок 7.7. Взаимосвязь между количеством клеток в кольце N и ШГК ели.
Статистические характеристики линейных регрессий приведены в Таблице 7.5

Таблица 7.5

Оценки линейных регрессий ШГК(N) для рядов индивидуальных деревьев и
локальной выборки в целом

Характеристика	Индивидуальные ряды					Локальная выборка
	1	2	3	4	5	
HIGH						
R^2 линейной регрессии ШГК(N)	0.966	0.937	0.967	0.946	0.964	0.968
оценка Dmean, мкм	28.6	25.6	32.0	33.3	32.5	31.8
MID						
R^2 линейной регрессии ШГК(N)	0.982	0.948	0.985	0.941	0.941	0.960
оценка Dmean, мкм	33.2	32.4	29.8	25.9	28.1	29.4
LOW						
R^2 линейной регрессии ШГК(N)	0.904	0.954	0.993	0.980	0.981	0.968
оценка Dmean, мкм	34.7	33.4	27.3	35.4	36.4	32.5

Однако, на нижней границе ареала ели намного большая продукция, достигающая максимума в 180 клеток за сезон, сочетается с формированием более крупных клеток: средний размер 27.3-36.4 мкм. Следует отметить, что значения и изменчивость среднего размера трахеид ели как характеристики индивидуальных деревьев в пределах участка несколько ниже, чем у других хвойных в регионе. Например, как показано в Подразделе 7.3, для сосны обыкновенной и лиственницы сибирской в лесостепной зоне Минусинской котловины получены оценки среднего радиального диаметра трахеид в пределах участка 34.0-42.1 и 31.7-43.7 мкм соответственно и коэффициент детерминации для локальной зависимости ШГК(N) около 0.89 (Belokopytova et al., 2019). Однако, вследствие того, что свободный член линейной регрессии хоть и невелик, но отличается от нуля, эта оценка размера клеток может отличаться от среднего значения, рассчитанного для индивидуальных и локальных хронологий D_{mean} (Таблица 7.4). При этом отклонения достигают 6 мкм и наблюдаются как в большую сторону (на всех участках), так и в меньшую (MID, LOW).

Ширина годичного кольца является интегральной характеристикой, представляя собой фактически сумму радиальных размеров D для всех N клеток, продуцированных за сезон. Поскольку средние радиальные размеры клеток в течение жизни дерева не имеют сильных возрастных изменений и прочих длительных трендов (Vysotskaya, Vaganov, 1989; Lei et al., 1996; Vaganov et al., 2006; Eilmann et al., 2009; Dendroclimatology..., 2011; Zeng et al., 2017), взаимосвязь радиального прироста с продукцией клеток оказывается практически линейной. Стабильность этой зависимости в пределах участка и до некоторой степени на региональном уровне, наблюдающаяся у сибирской ели по сравнению с другими хвойными видами региона, хорошо согласуется с отмеченной для этого и других видов рода *Picea* относительно низкой чувствительностью (погодичной изменчивостью) радиального прироста (Mäkinen et al., 2002; Savva et al., 2006; Sidor et al., 2015; Jiao et al., 2016; Lei et al., 2016), т.е. характерной для ели низкой степенью пластичности вторичного роста.

Другие анатомические параметры клеток также имеют свои закономерности распределения в пределах одного участка и вдоль высотного градиента. Так, $D_{\max}$, как и D_{mean} , имеет сходные значения и диапазоны изменчивости на участках HIGH и MID, но существенно более высокие на участке LOW. Для обоих параметров, описывающих результаты утолщения клеточной стенки, диапазон вариации намного выше. Сходные значения этих параметров наблюдаются для участков MID и LOW ($CWT_{\max} \approx 4.6$ мкм и $Pos \approx 8$), в то время как для участка HIGH характерны меньшая доля толстостенных клеток (т.е. большее значение $Pos \approx 9$) и меньшее значение $CWT_{\max} \approx 3.4$ мкм (Таблица 7.4).

Для всех рассматриваемых параметров структуры годичного кольца наблюдаются некоторые различия между индивидуальными деревьями, как в средних значениях, так и в их погодичной динамике. Вследствие этого для локальных хронологий коэффициент вариации ниже, чем для большинства индивидуальных рядов. Однако содержание общего внешнего сигнала существенно во всех рассматриваемых параметрах годичных колец, что подтверждается значимыми корреляциями их индивидуальных рядов с локальными хронологиями (Таблица 7.6). Наиболее высокие корреляции наблюдаются у параметров $D_{\max}$ и D_{mean} .

Для деревьев, произрастающих на различной высоте, общая составляющая изменчивости менее выражена. Так, существенное сходство хронологий радиального размера клеток наблюдается только между участками LOW и MID (Таблица 7.7). Для параметров $CWT_{\max}$ и Pos , напротив, тесные корреляции наблюдаются только между участками MID и HIGH.

Таблица 7.6

Средние корреляции индивидуальных рядов параметров годовых колец ели с соответствующими локальными хронологиями

Участок	N	ШГК*	ШГКstd**	Dmax	Dmean	CWTmax	Pos
HIGH	0.45	0.40	0.49	0.59	0.60	0.45	0.41
MID	0.46	0.45	0.56	0.52	0.53	0.49	0.46
LOW	0.58	0.59	0.58	0.51	0.61	0.48	0.40

Все корреляции значимы на уровне $p < 0.05$.

* Корреляции между индивидуальными измеренными рядами ШГК и нестандартизованной локальной хронологией ШГК, полученной из 5 деревьев, использованных для анатомических измерений.

** Корреляции между индивидуальными измеренными рядами ШГК и стандартной локальной хронологией ШГК, полученной для всей выборки.

Таблица 7.7

Корреляции между локальными хронологиями одних и тех же параметров годовых колец ели на разных участках

Участки	N	ШГК	ШГКstd	Dmax	Dmean	CWTmax	Pos
LOW / MID	0.11	0.17	0.16	0.58*	0.50*	-0.01	0.09
MID / HIGH	-0.30*	-0.24	0.41*	0.22	0.36*	0.54*	0.62*
LOW / HIGH	0.25	0.26	0.16	0.11	0.27	0.02	0.28

Отмечены корреляции, значимые на уровне $p < 0.05$.

Взаимосвязи между различными параметрами годовых колец имеют одни и те же закономерности независимо от высоты (Таблица 7.8, Рисунок 7.8). Для каждого участка индексы ШГК и продукция клеток имеют тесную положительную корреляцию с максимальным и особенно со средним радиальным размером клеток. Возможной причиной такой связи может быть зависимость конечного радиального размера клеток от скорости их продукции камбиальной зоной, что косвенно включено в имитационную модель Ваганова-Шашкина (Ваганов, Шашкин, 2000;

Vaganov et al., 2006, Deslauriers et al., 2017; Li et al., 2017). Вообще, сочетание моделирования с анатомическими измерениями годовичных колец представляется весьма перспективным, что недавно показано в ряде публикаций (Anchukaitis et al., 2006; Drew, Downes, 2015; Hartmann et al., 2017; Kulmala et al., 2017; Arzac et al., 2018; Popkova et al., 2018).

Таблица 7.8

Корреляции между локальными хронологиями разных параметров годовичных колец ели в пределах каждого участка

Участок	Параметр	N	ШГК	ШГКstd	Dmax	Dmean	Pos
HIGH	ШГК	0.98*					
	ШГКstd	0.59*	0.67*				
	Dmax	0.22	0.33*	0.44*			
	Dmean	0.34*	0.50*	0.65*	0.79*		
	Pos	-0.07	-0.07	-0.20	0.14	0.10	
	CWTmax	0.36*	0.36*	0.43*	-0.04	0.08	-0.76*
MID	ШГК	0.97*					
	ШГКstd	0.84*	0.91*				
	Dmax	0.47*	0.62*	0.67*			
	Dmean	0.53*	0.72*	0.75*	0.86*		
	Pos	-0.35*	-0.34*	-0.35*	-0.21	-0.16	
	CWTmax	0.56*	0.57*	0.58*	0.41*	0.39*	-0.69*
LOW	ШГК	0.98*					
	ШГКstd	0.86*	0.85*				
	Dmax	0.24	0.38*	0.19			
	Dmean	0.53*	0.67*	0.48*	0.84*		
	Pos	-0.22	-0.14	-0.19	0.08	0.05	
	CWTmax	-0.01	-0.08	-0.10	-0.10	-0.05	-0.58*

Отмечены корреляции, значимые на уровне $p < 0.05$.

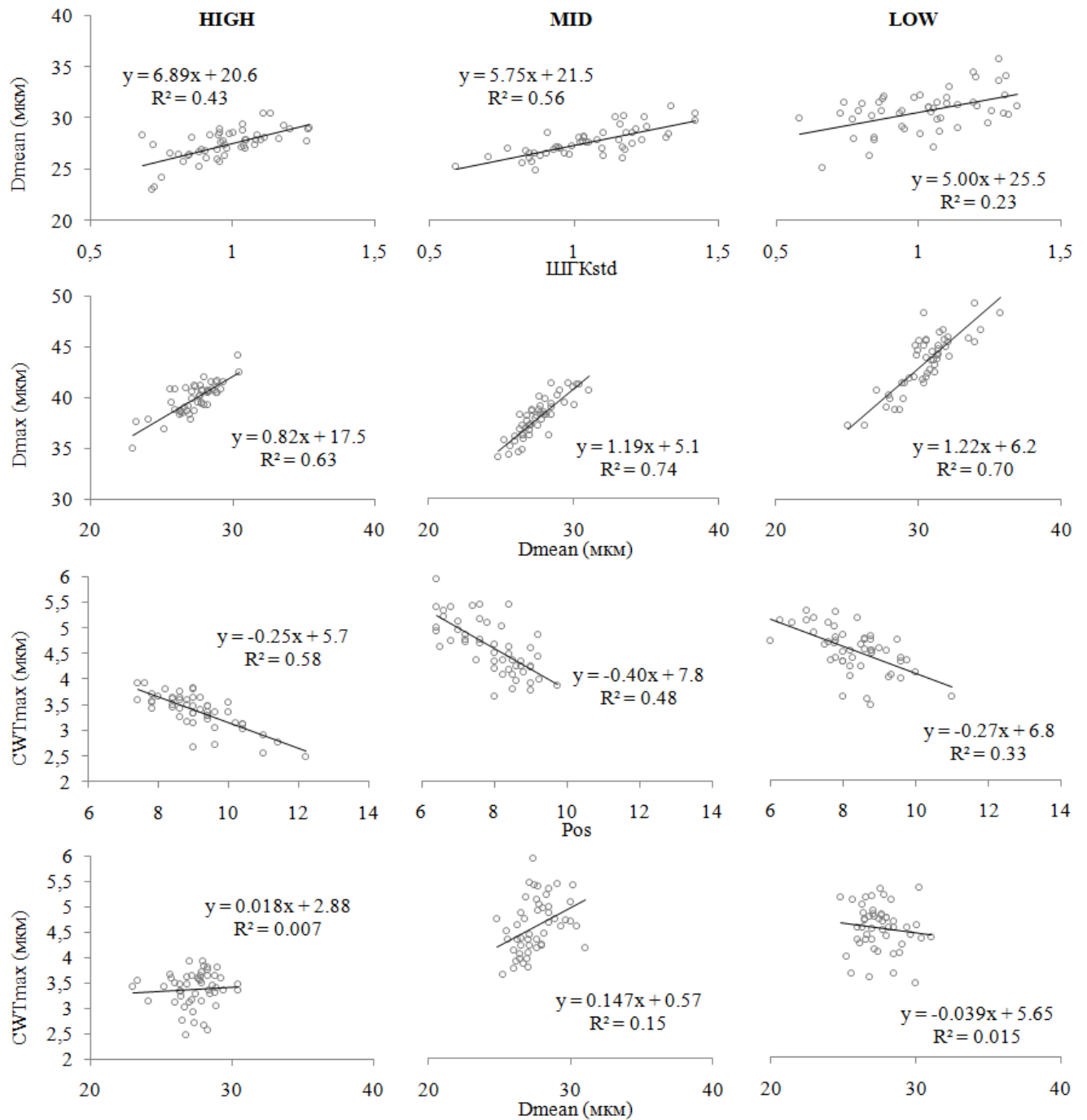


Рисунок 7.8. Взаимосвязи между параметрами годовичных колец ели в пределах каждого участка (1965-2014 гг.)

Средний и максимальный радиальный размеры клеток имеют более высокие корреляции с ШГК, чем с продукцией клеток, вследствие того, что ШГК интегрирует сигнал не только продукции, но и растяжения клеток. Между радиальными размерами клеток и анатомическими характеристиками, связанными с утолщением клеточной стенки, взаимосвязи наблюдаются только на участке MID,

причем относительно слабые. Таким образом, при переходе от процесса растяжения клеток к утолщению их стенок, наблюдающиеся до этого положительные взаимосвязи между результирующими параметрами резко ослабевают. Т.е. этот этап дифференциации трахеид только в малой степени зависит от предшествующих процессов, и содержит в основном свой независимый сигнал на внешние условия (Larson, 1994). Это предположение косвенно подтверждается более высокой вариацией параметров, связанных с растяжением клеточной стенки, по сравнению с остальными. Кроме того, имеются свидетельства того, что обусловленная в первую очередь значениями CWT максимальная плотность древесины (Björklund et al., 2017) также может иметь климатический отклик, отличающийся от ШГК (Briffa et al., 2002; Kirdyanov et al., 2007; Solomina et al., 2014; Sun et al., 2016; Rathgeber, 2017; Stine, Huybers, 2017). В любом случае, в пределах годовичного кольца взаимосвязи толщины клеточной стенки с размером клеток и их продукцией являются сложными и нелинейными (см. Ваганов и др., 1985; Силкин, 2010; Свидерская и др., 2011; Luostarinen, 2012).

Значимая устойчивая отрицательная зависимость позиции перехода к формированию поздней древесины от максимальной толщины клеточной стенки весьма интересна не только с анатомической, но и с физиологической точки зрения. Чем раньше в кольце намечается этот переход (заметное утолщение клеточной стенки), тем больших размеров достигает клеточная стенка в поздней древесине. При этом для представленных данных эти характеристики (переход и максимальная толщина клеточной стенки) не показывают связи с радиальными размерами трахеид ни во времени (разные годы), ни в пространстве (в зависимости от высоты расположения участков). Внешние и внутренние переключатели к формированию утолщенных трахеид были и остаются предметом дискуссии еще с 1970-х годов. В зависимости от условий в качестве таких переключателей назывались и резкое понижение температуры, и позднелетние засухи, и заметное уменьшение падающей радиации (в т.ч. и длины дня) (Wareing, Phillips, 1970; Wodzicki et al., 1971; Heide, 1974; Denne, 1976; Jenkins et al., 1977).

Корреляционный дендроклиматический анализ выявил интервалы в течение сезона, когда температура и осадки оказывают наиболее значимое влияние на исследуемые параметры годичных колец в соответствии с расположением участков вдоль высотного градиента и соответствующих градиентов температуры и длительности сезона роста (Рисунок 7.9). Продукция клеток и индексы ШГК слабо реагируют на летние условия, хотя можно отметить тенденцию положительного влияния температуры и отрицательного влияния осадков на верхней границе, а также обратную реакцию на нижней границе ареала ели.

В отличие от интегральных параметров годичного кольца, анатомические параметры имеют большее постоянство в климатическом отклике вдоль высотного градиента. Для максимального и среднего размера клеток критически важными независимо от высоты являются условия одного и того же периода – конца мая и первой половины июня, хотя направленность корреляций с высотой и меняется. На участке HIGH характерно значимое положительное влияние температуры; на участках MID и LOW наблюдается отрицательное влияние температур и положительное влияние осадков. Учитывая, что размер клеток достигает максимума в ранней древесине, но не в первых ее клетках, а незадолго до перехода к продукции первых клеток поздней древесины, это может служить косвенным подтверждением календарной привязки перехода от ранней к поздней древесине и по размеру клеток, т.е. их регуляции длиной светового дня. С другой стороны, согласованность скоростей деления и растяжения клеток позволяет механистически связать максимумы длительности светового дня и радиальных размеров формирующихся клеток через общую скорость роста дерева. Аргументом в пользу этого предположения являются существующие оценки максимальной скорости радиального прироста и продукции клеток древесины хвойных в период летнего солнцестояния (Rossi et al., 2006a; Gruber et al., 2009).

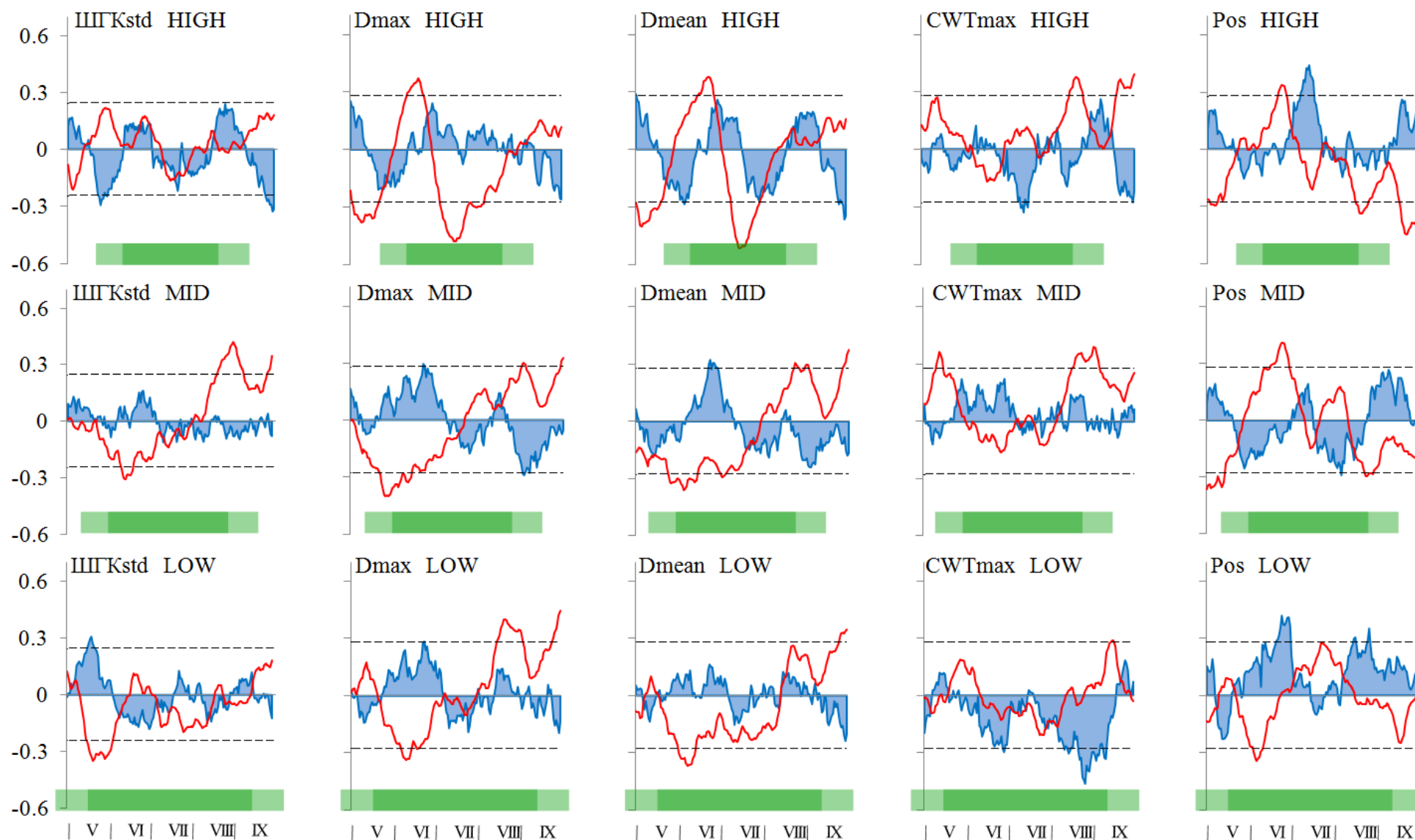


Рисунок 7.9. Корреляции локальных хронологий параметров годичных колец ели со скользящими (окно 21 день, шаг 1 день) рядами температуры (линии) и осадков (области) с мая по сентябрь. Штриховыми линиями отмечен уровень значимости $p=0.05$. Зелеными полосами отмечен усредненный тайминг сезонов с температурой более $+5^{\circ}\text{C}$ и $+10^{\circ}\text{C}$

Позиция перехода к толстостенным клеткам имеет следующие климатические реакции: положительную связь с температурой середины июня на участках HIGH и MID; на участке LOW реакция сменяется на отрицательную и сдвигается на начало месяца, зато осадки второй половины июня влияют на этот параметр положительно. Максимальная толщина клеточной стенки на всех высотах положительно реагирует на температуру ближе к концу сезона роста – середина августа на верхней границе леса, вторая половина августа в центре ареала и начало сентября на нижнем пределе произрастания ели. В отличие от размера клеток, для CWT_{max} реакция на температуру конца сезона положительна независимо от высоты, поскольку в этот период на всех высотах уже полностью завершившая формирование листва предопределяет устойчивую продукцию фотоассимилятов, используемых для отложения клеточных стенок, а увлажнение является достаточным даже на нижней границе ареала. Существуют свидетельства, что снижение температур лимитирует в первую очередь именно процесс отложения органических веществ в структуре растения (Cavieres et al., 2000; Hoch et al., 2002; Hoch, Körner, 2003; Körner, Paulsen, 2004; Piper et al., 2006; Alvarez-Uria, Körner, 2007), приводя к уменьшению утолщения клеточной стенки еще до того, как начинает подавляться процесс фотосинтеза. С другой стороны, временные рамки климатического отклика этого параметра имеют явный градиент, и на всех высотах его максимум попадает на приблизительную дату перехода температур через порог 10°C . Учитывая, что длительность промежутка времени от окончания первичного роста до перехода растения в состояние зимнего покоя также регулируется температурой (Cooke et al., 2012), а также свидетельства того, что растения начинают переходить в состояние зимнего покоя при температуре около 10°C (Kramer, Kozlowski, 1979; Rossi et al., 2008), это свидетельствует о специфике влияния условий конца вегетационного сезона на процесс утолщения клеточных стенок поздней древесины.

Если принять во внимание полученные нами данные дендроклиматического анализа (Рисунок 7.9), то в соответствии с ведущей ролью температуры на верхней границе ареала и зависимости процессов сезонного роста от увлажнения на его

нижней границе, эти факторы оказывают значимое влияние на переход к утолщению клеточной стенки на всех высотах в одно и те же время – во второй половине июня, т.е. периоде наибольшего прихода солнечной радиации вследствие максимальной длины дня. Можно говорить о том, что все три ранее указанных важнейших внешних фактора участвуют в переключении биосинтетических процессов в клетках формирующейся ксилемы, но основным является приходящая солнечная радиация. Это, несомненно, связано с окончанием сезонного роста побегов и фотосинтетического аппарата (Ваганов, Терсков, 1977, Jenkins et al., 1977; Бенькова, Шашкин, 2000; Kagawa et al., 2006). В частности, Cooke et al. (2012) отмечают, что у ели завершение роста побегов происходит под совместным воздействием фотопериода и внутренних факторов, а в работе Rossi et al. (2009) наблюдали переход в фазу утолщения стенки первых клеток поздней древесины в период завершения роста побегов и хвои у нескольких видов хвойных, включая *Picea abies*. Следовательно, следует ожидать также гормонального и генетического контроля переключения процессов дифференцировки ксилемы на формирование поздней древесины (Hartmann et al., 2017).

Совместный анализ значений параметров годовичных колец и взаимосвязей между их хронологиями вдоль высотного градиента (Рисунок 7.10) показал, что хронологии одного параметра тесно коррелируют между собой в той части ареала вида, для которой наблюдается зависимость их значений от экологического градиента. Однако, как только значение параметра достигает определенного предела, оно перестает изменяться дальше вследствие определенного генетического, физиологического или анатомического ограничения, что приводит к ослаблению или полному отсутствию значимых корреляций. Так, в нижней половине ареала средний и максимальный радиальный размер клеток уменьшаются с высотой, вероятно, согласованно с температурно-обусловленной общей скоростью роста деревьев (Vaganov et al., 2006; Castagneri et al., 2017; Deslauriers et al., 2017).

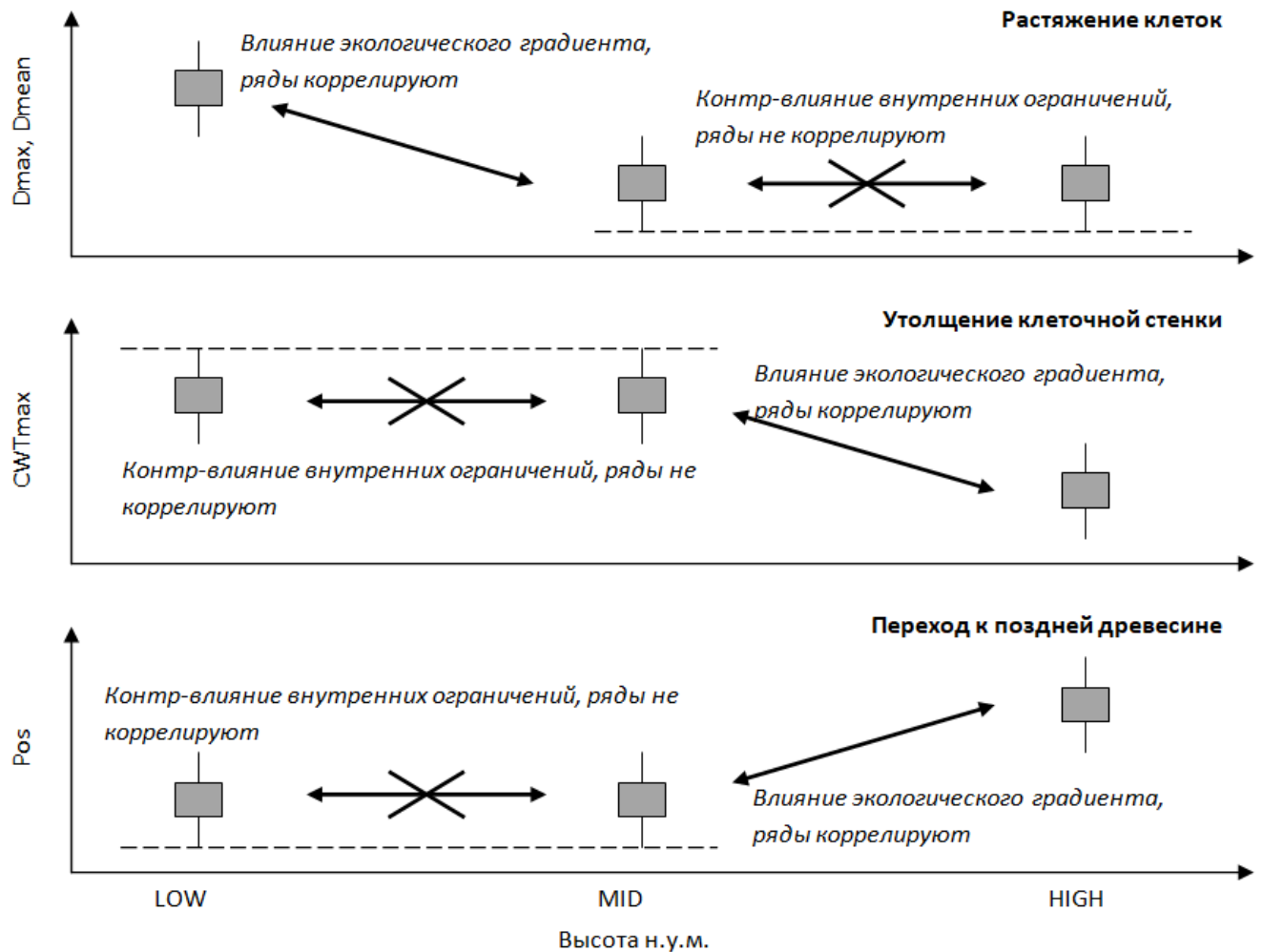


Рисунок 7.10. Закономерности изменения анатомических параметров годичных колец ели и взаимосвязей между ними вдоль высотного градиента

Однако, на участке HIGH радиальные размеры клеток находятся в том же диапазоне, что и на участке MID, причем их колебания не коррелируют. Причиной этого могут быть как требования к минимальной гидравлической проводимости трахеид ранней древесины (для Dmax), так и видоспецифичные генетические требования к структуре древесины (для обоих параметров). Эта видоспецифичность подтверждается, например, при сравнении анатомической структуры древесины двух видов хвойных в пределах одного растения – прививки кедра сибирского на сосну обыкновенную (Darikova et al., 2013). В этом случае внешние условия и гормональный контроль являются общими для обоих видов, и различия анатомической структуры годичного кольца являются генетически обусловленными.

Для параметров, связанных с утолщением клеточной стенки, наблюдается обратная картина: в верхней части ареала очевидно уменьшение максимальной CWT и доли поздней древесины с высотой, равно как и высокие корреляции между участками. Более раннее начало и позднее окончание вегетационного периода на меньших высотах обуславливают более длительный период продукции клеток и их созревания, в том числе и утолщения клеточной стенки (Gindl et al., 2000, 2001; Rossi et al., 2012). В то же время на участке LOW обе закономерности нарушаются. Это может быть связано с ограничением $CWT < D/2$ в поздней древесине и/или с генетическими требованиями. Также возможной причиной таких закономерностей является выход регулирующего внешнего фактора (например, температуры или продолжительности сезона роста) из той зоны, где он является лимитирующим.

Поскольку все рассматриваемые параметры находятся под влиянием климатических факторов по всему ареалу высотного распространения ели, а направление этого влияния является переменным для части из них, описанные выше закономерности корреляций между хронологиями разных участков определяются частично сменой лимитирующего фактора, и частично достижением анатомическими параметрами генетически или физиологически обусловленного предела. Но, очевидно, что работа с хронологиями анатомических характеристик требует особых инструментов с большим временным разрешением. На данном этапе мы можем констатировать, что такой инструмент есть – скользящее окно с выбранным шагом. Рассматривая эти результаты в более широком аспекте, аспекте ожидаемых изменений климата, то высокое разрешение, которое дают анатомические характеристики, существенно при анализе реакции роста деревьев – климат, особенно в случае существенных сдвигов в сезонности (seasonality) ведущих климатических факторов.

7.3. Трахеидограммы годовичных колец как инструмент анализа влияния климатических факторов на рост древесных растений с высоким временным разрешением

Основная цель исследований, изложенных в данном подразделе, – оценка климатического отклика анатомических характеристик ксилемы двух хвойных пород, растущих в засушливых условиях, для того, чтобы понимать чувствительность ксилемы к внутрисезонным изменениям условий на очень детальном уровне (вплоть до единичной трахеиды). Для этой цели: 1) получены хронологии анатомических характеристик и оценены их статистические параметры; 2) определены и количественно оценены связи между шириной годичного кольца, числом клеток и средними размерами клеток; 3) проведен сравнительный анализ внутрисезонных и погодичных вариаций (изменчивости) анатомических характеристик ксилемы; 4) идентифицированы ведущие факторы, определяющие анатомическую структуру годичных колец.

В работе были использованы анатомические данные, полученные для двух участков в Минусинской впадине (Рисунок 7.11): MIN в 15 км к востоку от метеостанции Минусинск, BID в 60 км к северо-востоку от этой же метеостанции.

В качестве климатических переменных использовали 15-дневные скользящие с шагом 1 день ряды температуры и осадков за теплый период (май-сентябрь), рассчитанные на основе ежедневных данных метеостанции Минусинск за 1964-2011 гг., а также аналогичные ряды ГТК и адаптированного для краткосрочных рядов индекса влажности WI ($WI = 10 \cdot \Sigma \log(P + 1) / \Sigma T$) как показатели режима увлажнения (Селянинов, 1937; Lei et al., 2014).

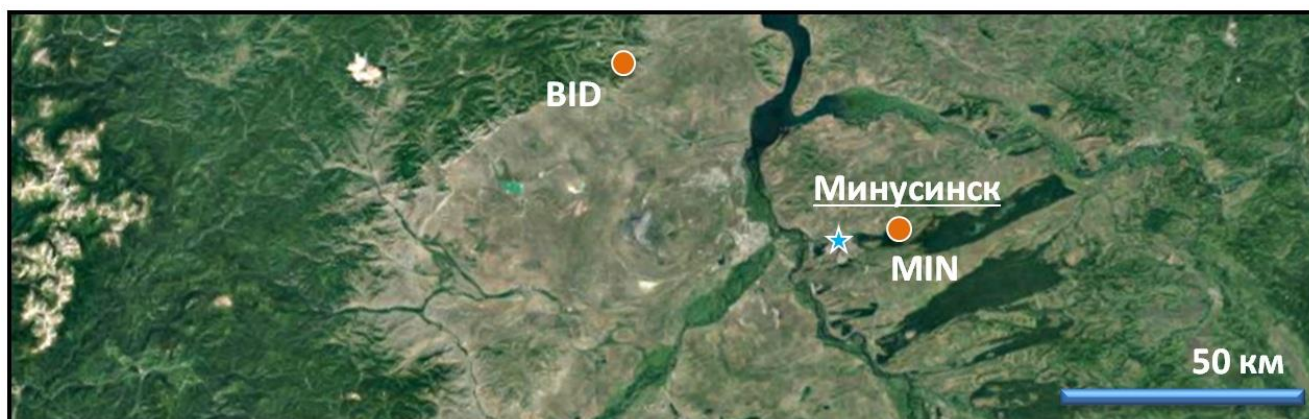


Рисунок 7.11. Карта района исследования с указанием мест сбора материала (круги) и метеостанции (звезда)

Участок BID располагается в лесостепной зоне в предгорьях Батеневского хребта и покрыт сосново-лиственничным злаково-разнотравным лесом на серых лесных почвах. Участок MIN находится в Минусинском ленточном бору в степной зоне и покрыт березово-сосновым злаково-разнотравным лесом на слоисто-эоловых гумусовых черноземах. Учитывая расположение участков относительно метеостанции и почвенно-ландшафтные условия, участки имеют близкий уровень почвенного увлажнения.

На каждом участке для исследования клеточной структуры были выбраны керны 5 живых деревьев – сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на участке MIN и лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) на участке BID. При выборе кернов для анатомических измерений предпочтение отдавали деревьям, ширина годичных колец которых имеет высокую корреляцию с локальными хронологиями (Подраздел 3.1, 4.1). Также был ограничен минимальный возраст деревьев – 100 лет, для минимизации возрастного тренда в клеточных параметрах (Vysotskaya, Vaganov, 1989; Lei et al., 1996; Eilmann et al., 2009). Длительность измеренных рядов анатомических характеристик для сосны составила 50 лет (1965-2014 гг.), для лиственницы – 36 лет (1976-2011 гг.), в исследовании использовали ряды количества клеток N , радиального диаметра D и толщины клеточной стенки CWT.

Для определения необходимого количества измеренных радиальных рядов клеток (number of files – N_f) была проведена проверка по методике, аналогичной работе Seo et al. (2014). На каждом участке для трех случайно выбранных годичных колец с различным N (~20, ~40, ~60) измерили 10 радиальных рядов, при этом для возможности их сравнения исходные измерения нормировали (растягивали или сжимали) к среднему значению N в данном кольце (Ваганов и др., 1985). Затем для каждого кольца была построена мастер-трахеидограмма (ряд измерений, усредненный по всем 10 рядам) и набор трахеидограмм, усредненных по различному количеству рядов N_f . Сравнение этих трахеидограмм между собой и с мастер-трахеидограммой показало, что усредненные трахеидограммы достаточно точно отражают анатомическую структуру кольца в целом при $N_f = 5$ (Рисунок

7.12). В дальнейшем во всех годовичных кольцах измерения перед усреднением нормировали к 15 клеткам, что позволило получить хронологии анатомических параметров для условных (нормированных) позиций клетки в кольце $n = 1 \dots 15$ (Ваганов и др., 1985, Ziaco, Biondi, 2016).

Для каждой позиции n были получены локальные хронологии D и CWT . Для этого соответствующие ряды по индивидуальным деревьям преобразовали в Z -scores (привели к $mean=0$ и $stdev=1$) и затем усреднили.

Ширина колец зависит от количества клеток практически линейно. При этом для каждого индивидуального дерева эта взаимосвязь очень тесная, так как R^2 превышает 0.9 (Рисунок 7.13, Таблица 7.9). Если же рассчитывать линейную регрессию ШГК(N) для всей локальной выборки, $R^2 \approx 0.89$ для обоих видов. Поскольку все полученные зависимости близки к прямой пропорциональности (свободный член близок к нулю по сравнению с фактическими значениями ШГК), то коэффициент линейной регрессии можно рассматривать как средний радиальный диаметр клетки, характерный для индивидуального дерева. С другой стороны, эту же характеристику можно вычислить другим способом – рассчитав средний D для каждого годовичного кольца и затем усреднив за весь период измерений.

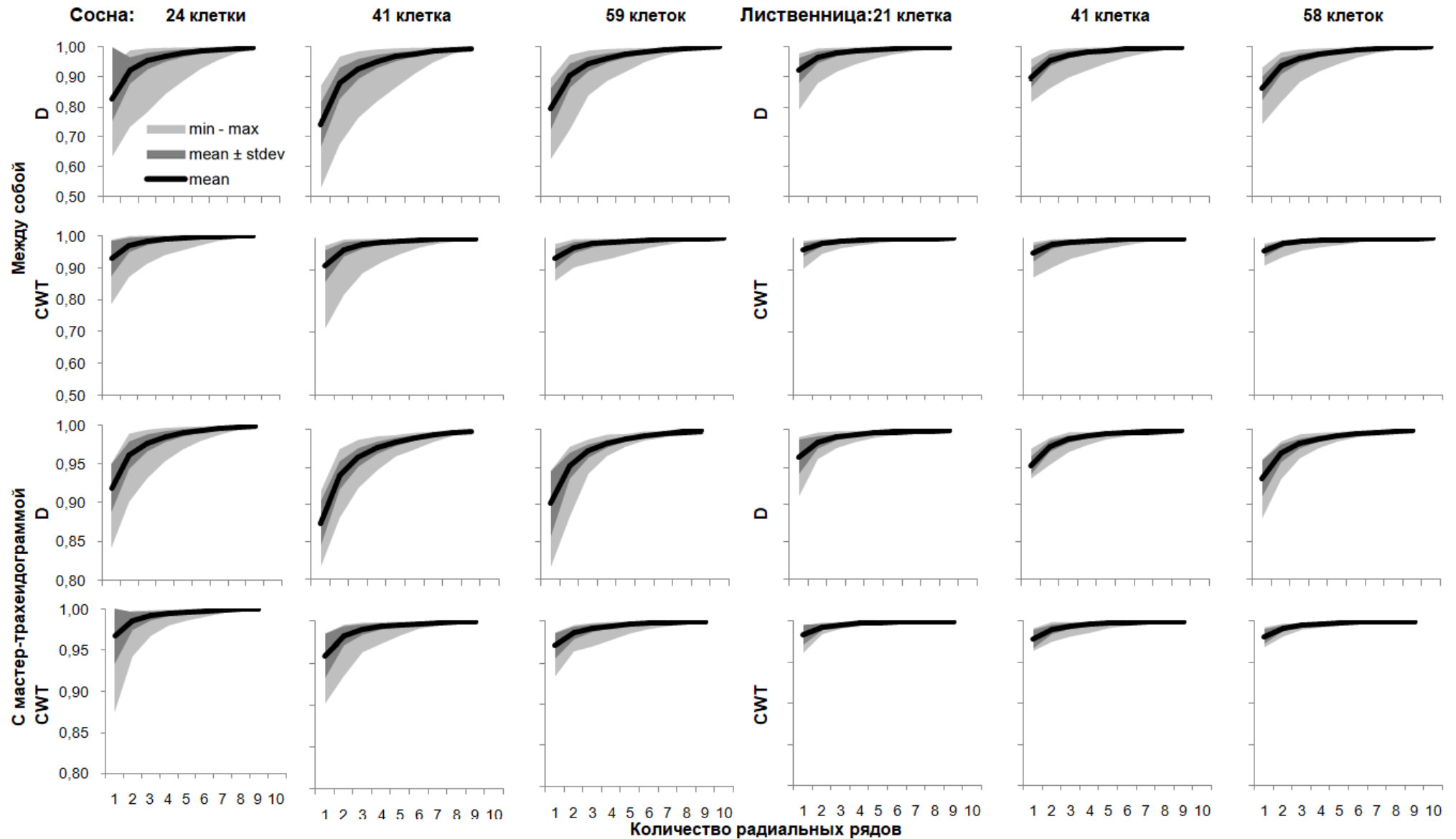


Рисунок 7.12. Результаты диагностического теста корреляций трахеидограмм, усредненных по определенному количеству случайно выбранным радиальных рядов клеток (от 1 до 9), между собой и с мастер-трахеидограммой, полученной усреднением по всем 10 измеренным радиальным рядам. Количество клеток в годичных кольцах, выбранных для теста, показано вверху

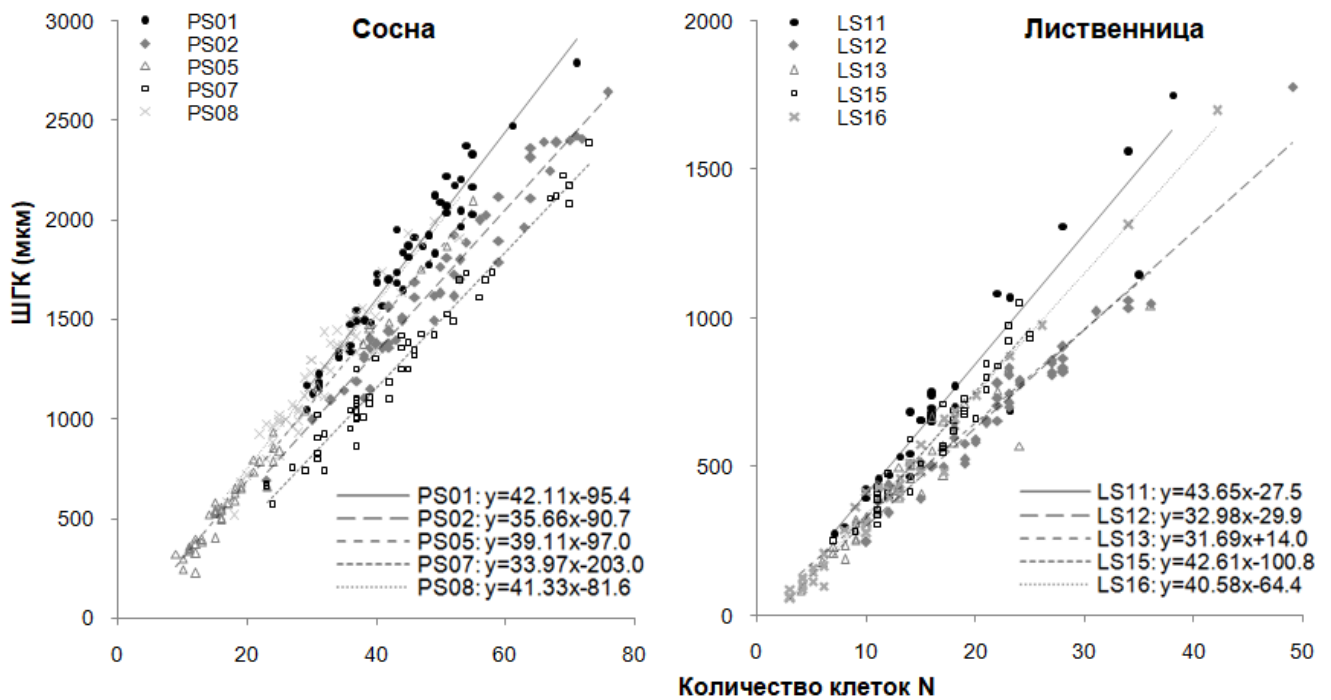


Рисунок 7.13. Взаимосвязь между количеством клеток в кольце N и ШГК сосны и лиственницы

Таблица 7.9

Анатомические характеристики индивидуальных деревьев. D_{mean1} и R^2 – оценка среднего радиального размера клеток и коэффициент детерминации для линейной регрессии ШГК(N); D_{mean2} – *mean* ряда среднего радиального размера клеток;

N_{mean} – *mean* ряда количества клеток в кольце

Характеристика	Сосна					Лиственница				
	PS01	PS08	PS05	PS02	PS07	LS11	LS15	LS16	LS13	LS12
D_{mean1} , мкм	42.11	41.33	39.11	35.66	33.97	43.65	42.61	40.58	32.98	31.69
R^2	0.94	0.92	0.99	0.96	0.97	0.91	0.94	0.99	0.94	0.90
D_{mean2} , мкм	40.05	38.50	33.42	33.72	28.94	41.71	35.94	32.34	32.36	31.59
N_{mean}	44.0	31.5	20.8	50.0	43.4	17.6	16.5	11.8	13.7	22.3

Сравнение полученных обоими методами значений показывает, что линейная регрессия дает более высокую оценку D_{mean} в среднем на 3-4 мкм. Однако, различия между деревьями сохраняются независимо от метода расчета. Более того, динамика D_{mean} для всех деревьев обоих видов имеет нулевой (горизонтальный) линейный

тренд. Сравнение среднего количества клеток в кольце и их среднего размера не выявило статистически значимых взаимосвязей между этими характеристиками независимо от метода расчета D_{mean} .

Практически линейные, близкие к прямой пропорциональности, зависимости ШГК от количества клеток свидетельствуют о том, что для отдельно взятого дерева средний размер трахеид является практически постоянным в течение наблюдаемого периода. Эта характеристика не зависит от возраста, размеров дерева или климатических изменений, однако имеет стабильные различия при сравнении индивидуальных деревьев. Вследствие этого, обобщение данных даже в пределах одного участка приводит к «размыванию» взаимосвязи между линейным приростом (ШГК) и продукцией клеток. Ранее нами было показано, что для различных местообитаний угол наклона этой зависимости различается еще более значительно (Бабушкина, 2011). Таким образом, средний размер трахеид в древесине хвойных может быть обусловлен следующими факторами: условия местообитания (как локальные, так и микроусловия) и/или внутренние, генетически обусловленные особенности роста дерева, включая его степень адаптации к условиям окружающей среды (Fonti et al., 2010).

В ряде работ было показано, что зависимость размера трахеид от их продукции во всех зонах годичного кольца имеет одинаковую форму перевернутой отрицательной экспоненты, переходя в горизонтальную прямую в области широких колец (Рисунок 7.14, Ваганов и др., 1985; см. также для региона исследования Бабушкина, 2011; Бабушкина, Белокопытова, 2015). Эта же зависимость должна наблюдаться и для среднего размера клеток по всему кольцу. Однако, учитывая, что в используемых данных доля узких колец (менее 10 клеток) невелика, большая часть рассмотренных данных попадает на горизонтальную часть кривой. Это объясняет отсутствие каких-либо значимых взаимосвязей между величинами D_{mean} и N_{mean} – в рассматриваемых местообитаниях условия не настолько экстремальны, чтобы эти взаимосвязи проявились. Очевидно, толщина клеточных стенок, являясь результатом последнего этапа дифференциации, более удаленного во времени от момента деления клеток, имеет еще меньшую степень

зависимости от его результирующих характеристик (N и ШГК). Таким образом, изменчивость анатомических параметров древесины содержит существенную долю информации, независимой от продукции клеток и радиального прироста, по крайней мере, в условиях района исследования.

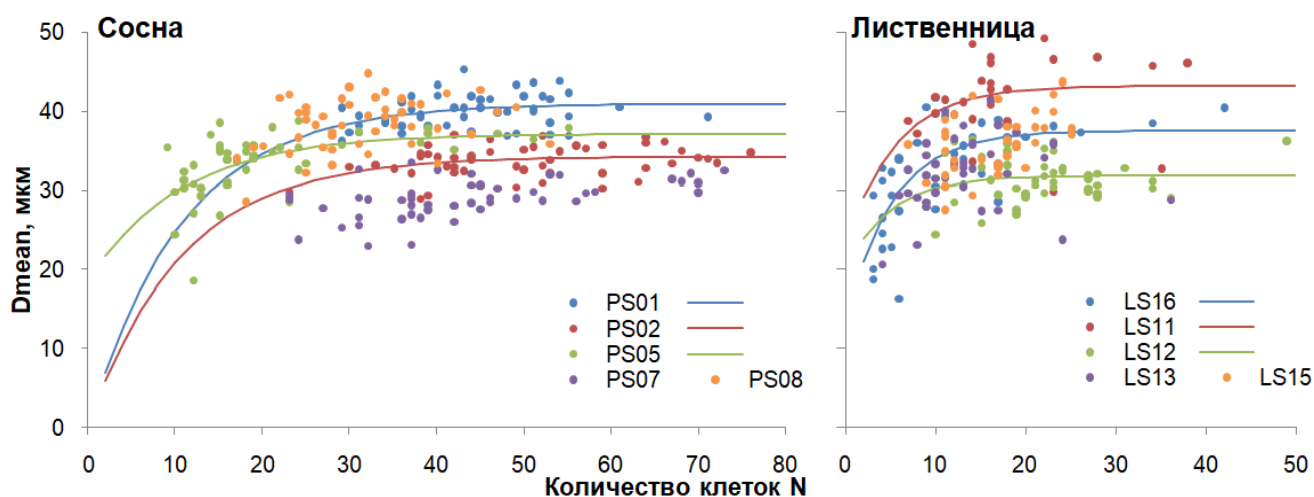


Рисунок 7.14. Взаимосвязь между количеством клеток в кольце и их средним радиальным размером для сосны и лиственницы. Линиями показаны экспоненциальные функции аппроксимации, рассчитанные для некоторых деревьев по методике, описанной в работе Бабушкиной и др. (2011)

Пространственно-временная изменчивость параметров отдельных трахеид складывается из нескольких составляющих. Во-первых, это их изменение вдоль годовичного кольца, т.е. в течение сезона. Эта составляющая обуславливает типичную структуру годовичного кольца, т.е. его разделение на раннюю древесину (крупные тонкостенные трахеиды), переходную зону и позднюю древесину (мелкие толстостенные клетки). Она учитывается путем разделения кольца на узкие зоны (условные позиции клеток) в соответствии с их нумерацией или фактическим пространственным положением в кольце, и отдельного рассмотрения каждой из этих зон (Panyushkina et al., 2003; Deslauriers, Morin, 2005; Vaganov et al., 2006; Olano et al., 2012). Вторая составляющая – пространственная вариация, т.е. между радиальными рядами клеток. При усреднении измерений по нескольким рядам (см. Seo et al., 2014) междурядовая вариация частично

подавляется, при этом в данном случае использование 5 рядов привело к достаточно существенному снижению ее уровня, чтобы в дальнейшем анализе эту составляющую можно было не учитывать. Оценка максимальной остаточной междурядовой вариации D и CWT была проведена для тех годовичных колец (по три кольца на выборку), по которым проводили определение необходимой повторности измерений. Для этого вариацию рассчитывали для набора трахеидограмм, усредненных по произвольным 5 рядам из 10 измеренных. Как показано на Рисунке 7.15, междурядовая вариация относительно невелика (в среднем по всему кольцу 4-5%, значения не превышают 10%) и не имеет выраженной зависимости от позиции клетки в годовичном кольце.

Третья составляющая, наиболее интересная при дендроклиматическом анализе анатомических параметров структуры древесины – это их погодичная вариация (т.е. морфометрическая изменчивость клеток в одной и той же зоне для каждого рассматриваемого годовичного кольца), обусловленная различиями в климатических условиях разных лет. Закономерности изменения погодичной вариации вдоль годовичного кольца позволяют разделить его на три зоны – постоянной, возрастающей и убывающей вариации. В зоне ранней древесины (1-7 позиции клеток для сосны и 1-4 для лиственницы) ее диапазон практически постоянен, затем вариация резко возрастает в переходной зоне (8-10 и 5-8 позиции соответственно), а в зоне поздней древесины (11-15 и 9-15 позиции соответственно) постепенно уменьшается (Рисунок 7.15). Погодичная изменчивость для D изменяется более плавно и в значительно меньших пределах (до 24% и 33% у сосны и лиственницы соответственно), чем таковая для CWT (до 43% и 54%). При этом для абсолютного большинства позиций клеток и у сосны, и у лиственницы минимальная погодичная вариация обоих параметров клеток превышает максимальную междурядовую. Междувидовые различия в выявленных закономерностях сводятся в основном к большей доле поздней древесины у лиственницы и, соответственно, смещению максимума вариации на более ранние позиции клеток. Кроме того, в ранней древесине толщина клеточной стенки намного более постоянна у лиственницы, чем у сосны.

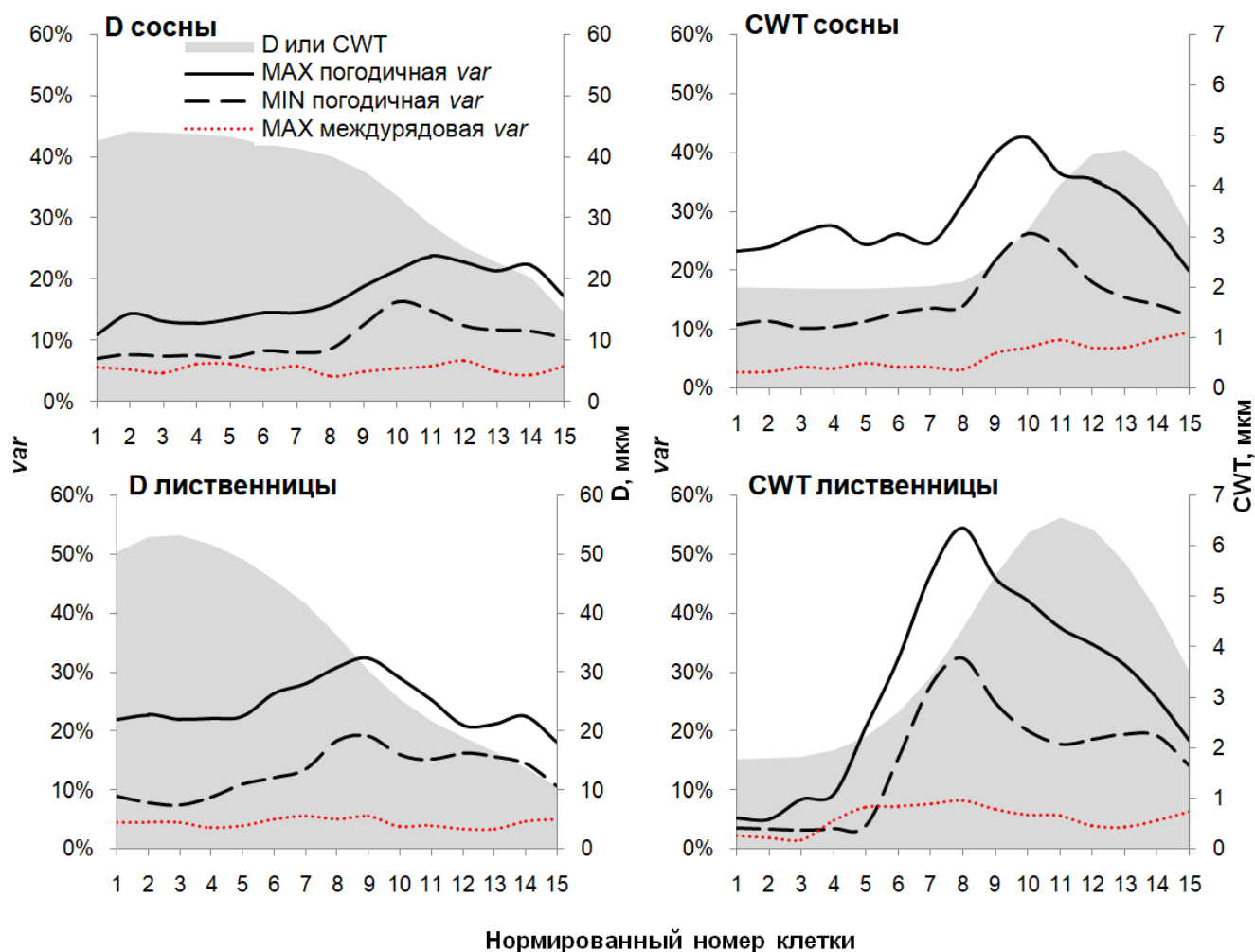


Рисунок 7.15. Нормированные к 15 клеткам усредненные трахеидограммы и компоненты изменчивости (погодичная и междурядовая вариация) клеточных параметров сосны и лиственницы. Погодичная вариация рассчитана для каждого дерева и нормированного номера клетки отдельно, приведены ее максимальные и минимальные значения. Междурядовая вариация (остаточная после усреднения по 5 рядам) рассчитана при проведении диагностического теста для количества измеренных радиальных рядов, приведены максимальные значения из полученных для 3 проверенных колец

Таким образом, для первых позиций клеток, которые относятся к ранней древесине во всех годовичных кольцах, характерно формирование клеток сходного размера, максимального для данного вида и местообитания, с относительно постоянной (минимальной) толщиной вторичной стенки. Это приводит к

постоянству и в погодичной вариации обоих параметров в этой части кольца. Далее следует учесть, что в разные годы доли ранней и поздней древесины в кольце существенно различаются, это приводит к погодичным флуктуациям места расположения переходной зоны в нормированной трахеидограмме. В результате, в середине кольца можно выделить несколько позиций клеток, которые в разные годы могут принадлежать ранней, переходной или поздней древесине, что частично объясняет повышение погодичной вариации. Также немаловажным фактором является то, что процессы накопления ассимилятов, также как и сам рост, в значительной степени обусловлены внешними условиями (Судачкова, 1977; Hall et al., 2013; Overdieck, 2016). Поэтому намного более высокие затраты органического вещества на отложение вторичной стенки по сравнению с растяжением первичной стенки в процессе увеличения размера клеток могут привести к более сильной зависимости от внешних условий, а значит и высокой вариации CWT по сравнению с D в переходной и особенно поздней древесине. Кроме того, по мере перехода к поздней древесине длительность процесса растяжения клеток уменьшается, длительность отложения вторичной стенки, напротив, возрастает (Cuny et al., 2014). Это приводит к тому, что второй процесс находится под более длительным воздействием внешних факторов, что также способствует большей вариации результирующего параметра. Тем не менее, в последних, наиболее мелких клетках процесс отложения вторичной стенки ограничен размером клетки (CWT не может превышать $D/2$). Поэтому в конце годичного кольца и оба параметра клеток, и их вариация уменьшаются синхронно.

Как видно, все эти закономерности являются общими для обоих видов хвойных, т.е. не являются видоспецифичными. Единственное ярко выраженное различие между видами связано с большей долей поздней древесины у лиственницы. Такое же наблюдается у дуба – типичного представителя кольцесосудистых листопадных древесных растений (Büyüksarı et al., 2017). Крупные сосуды, сформированные в самом начале сезона роста, обеспечивают интенсивный рост листвы. Затем формируется широкая зона мелких клеток, которая и обуславливает высокую плотность древесины у дуба. Нечто аналогичное

можно предположить и для лиственницы, также являющейся листопадным видом. Отметим, что радиальный размер клеток ранней древесины у лиственницы существенно больше, чем у сосны, что также приближает функциональные характеристики ее годовичных колец к древесине дуба (Рисунок 7.15). Можно предполагать, что развертывание новой хвои у лиственницы в начале сезона также скоординировано с формированием крупных трахеид ранней древесины, а ее дальнейшее функционирование определяет переключение ксилогенеза на формирование трахеид меньших размеров, но с более утолщенными стенками, что в свою очередь требует значительного потока ассимилятов в ксилему (Funada et al., 2001; Singh et al., 2012).

Сравнение отдельных деревьев показывает, что несмотря на наличие этой общей картины, динамика погодичной вариации вдоль годовичного кольца имеет также и индивидуальные особенности (Таблица 7.10, 7.11). Так, у деревьев с большим средним диаметром клеток наблюдается тенденция большей погодичной вариации D в зоне ранней древесины, у деревьев с большей продукцией клеток – большей погодичной вариации D и CWT в зоне поздней древесины. Для рядов, усредненных по всем 5 деревьям, погодичная вариация значительно меньше, чем для отдельных деревьев, во всех зонах годовичного кольца. Других закономерностей в индивидуальной изменчивости погодичной вариации не выявлено.

По сравнению с клеточными параметрами, погодичная вариация ШГК за эти же годы намного выше (22-61% у индивидуальных деревьев сосны, 35-86% – у лиственницы). Эта же закономерность наблюдается и на локальном уровне.

Таблица 7.10

Корреляции погодичной вариации клеточных параметров с характеристиками D_{mean} и N_{mean} индивидуальных деревьев
(см. Таблицу 7.9)

Характеристика индивидуальных деревьев		Нормированный номер клетки														
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Сосна																
$var(D)$	D_{mean1}	-0.08	-0.39	-0.47	-0.41	-0.63	-0.75	-0.69	-0.52	-0.18	0.27	0.53	0.01	-0.34	-0.12	-0.18
	D_{mean2}	-0.39	-0.70	-0.76	-0.72	-0.87	-0.94	-0.88	-0.78	-0.51	-0.02	0.22	-0.35	-0.66	-0.45	-0.46
	N_{mean}	-0.75	-0.62	-0.53	-0.59	-0.39	-0.23	-0.37	-0.55	-0.80	-0.81	-0.98	-0.90	-0.65	-0.80	-0.63
$var(CWT)$	D_{mean1}	-0.31	-0.37	-0.56	-0.49	-0.52	-0.59	-0.47	-0.26	-0.22	-0.76	-0.66	-0.25	-0.12	-0.02	-0.18
	D_{mean2}	-0.48	-0.54	-0.72	-0.62	-0.63	-0.74	-0.62	-0.34	-0.11	-0.60	-0.87	-0.58	-0.47	-0.38	-0.44
	N_{mean}	-0.29	-0.28	-0.14	-0.12	-0.05	-0.08	-0.03	0.21	0.66	0.77	-0.43	-0.76	-0.80	-0.83	-0.50
Лиственница																
$var(D)$	D_{mean1}	0.15	0.11	0.13	-0.04	-0.38	-0.41	-0.34	-0.08	-0.02	0.08	0.32	-0.09	-0.30	-0.40	-0.63
	D_{mean2}	-0.32	-0.38	-0.38	-0.60	-0.85	-0.81	-0.83	-0.68	-0.37	-0.18	-0.24	-0.51	-0.59	-0.31	-0.40
	N_{mean}	-0.93	-0.91	-0.88	-0.74	-0.28	-0.15	-0.13	-0.63	-0.96	-0.98	-0.85	-0.38	0.34	0.83	0.74

Продолжение таблицы 7.10

Характеристика		Нормированный номер клетки														
индивидуальных деревьев		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Лиственница																
<i>var</i> (CWT)	D _{mean1}	-0.76	-0.87	-0.79	-0.14	0.07	-0.16	0.25	0.62	0.60	0.34	0.28	0.14	0.11	-0.03	-0.72
	D _{mean2}	-0.68	-0.74	-0.64	-0.60	-0.55	-0.53	-0.26	0.12	0.18	-0.09	-0.21	-0.36	-0.52	-0.65	-0.70
	N _{mean}	0.62	0.47	0.66	0.59	0.43	0.33	0.31	-0.45	-0.82	-0.97	-0.95	-0.93	-0.73	-0.28	0.63

Отмечены корреляции, значимые на уровне $p < 0.05$ /

Таблица 7.11

Погодичная вариация локальных хронологий клеточных параметров сосны и лиственницы

Параметр	Нормированный номер клетки														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Сосна															
D	6.1	6.6	6.2	5.7	6.7	7.6	8.5	8.9	9.8	11.7	10.4	8.6	9.6	10.6	8.5
CWT	10.7	11.1	10.5	13.0	16.6	17.7	20.0	19.9	17.1	12.8	13.4	17.4	18.3	19.5	13.4
Лиственница															
D	8.1	8.2	7.1	7.4	7.2	7.5	7.4	9.6	16.8	21.1	17.8	14.1	12.6	11.1	8.2
CWT	2.0	2.0	2.5	4.9	9.6	12.2	24.2	25.2	25.3	22.1	20.0	18.2	17.0	15.0	9.5

Локальные хронологии D и CWT были построены для каждой позиции клеток в годичном кольце, при этом использование Z-scores позволяет уменьшить долю индивидуальных различий в процессе усреднения, подчеркнув общий сигнал. На Рисунке 7.16 показаны типичные графики локальных клеточных хронологий. Следует отметить, что доля общей изменчивости в динамике клеточных параметров изменяется вдоль годичного кольца. Наиболее высокие коэффициенты корреляции индивидуальных рядов с локальной хронологией радиальный диаметр клеток имеет в начале переходной зоны (7-8 и 4-5 позиции у сосны и лиственницы соответственно), наиболее низкие – в поздней древесине (Таблица 7.12). Толщина стенок, напротив, имеет максимальные корреляции в середине зоны поздней древесины (13 и 11-12 позиции), минимальные – в ранней древесине и начале переходной зоны. В целом же, корреляция между деревьями намного ниже для CWT, чем для D. Изменение вдоль годичного кольца доли общего внешнего сигнала в хронологиях клеточных параметров может быть обусловлено двумя основными причинами. Во-первых, для каждого параметра корреляции между индивидуальными рядами максимальны в той части годичного кольца, где максимально значение клеточного параметра. Это означает, что интенсивность общего внешнего сигнала, в том числе климатического влияния, зависит от длительности соответствующего этапа дифференциации трахеид. Во-вторых, сдвиг области высоких корреляций в направлении переходной зоны является индикатором синхронности работы внешних триггеров, вызывающих переход от формирования ранней древесины к поздней, т.е. синхронных колебаний доли ранней/поздней древесины в годичном кольце в пределах участка. Кроме того, низкие коэффициенты корреляции толщины стенки для клеток ранней древесины указывают на то, что она по большей части определяется внутренними факторами. Этот вывод подтверждается тем, что, несмотря на низкую долю внешнего сигнала, динамика CWT соседних позиций клеток в ранней древесине сходна между собой, особенно у сосны, для которой характерна относительно большая доля ранней древесины в кольце. Поскольку периоды дифференциации трахеид частично перекрываются для близких и особенно соседних позиций, для CWT в поздней

древесине и D сходство между хронологиями близких позиций обусловлено перекрытием климатического сигнала в них.

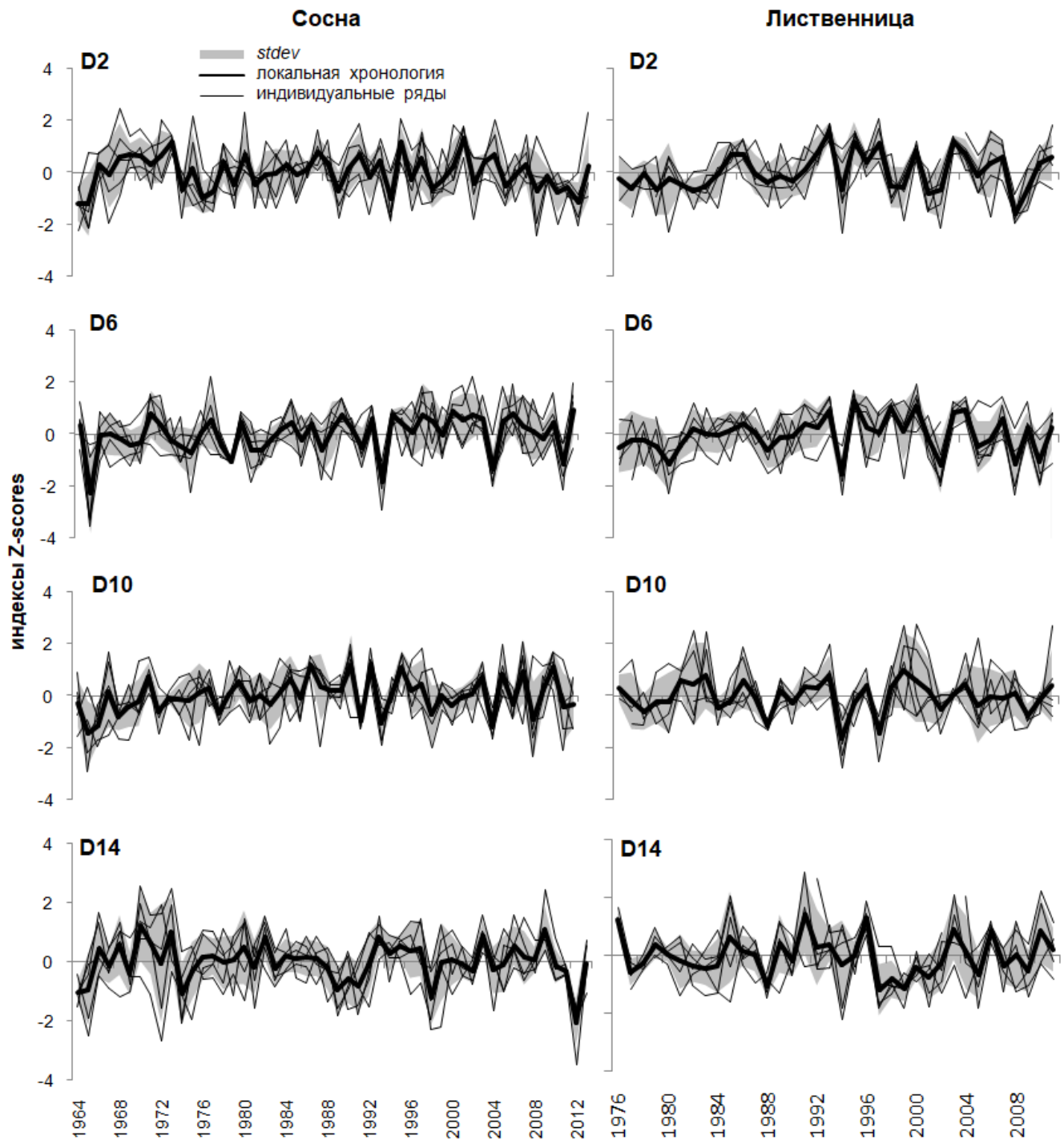


Рисунок 7.16. Индексированные (Z-scores) индивидуальные ряды и локальные хронологии клеточных параметров на примере радиального размера 2, 6, 10 и 14 нормированных клеток

Таблица 7.12

Средние корреляции индивидуальных рядов клеточных параметров с соответствующими локальными хронологиями

Параметр	Нормированный номер клетки														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Сосна															
D	0.65	0.64	0.62	0.58	0.66	0.69	0.73	0.71	0.66	0.66	0.58	0.55	0.61	0.63	0.59
CWT	0.44	0.45	0.39	0.39	0.42	0.39	0.39	0.40	0.51	0.58	0.58	0.58	0.59	0.55	0.50
Лиственница															
D	0.70	0.74	0.73	0.75	0.76	0.71	0.70	0.67	0.64	0.59	0.65	0.72	0.67	0.63	0.53
CWT	0.46	0.53	0.46	0.35	0.31	0.33	0.48	0.60	0.66	0.67	0.70	0.70	0.69	0.67	0.62

Все корреляции значимы на уровне $p < 0.05$.

Для каждого из параметров D и CWT также провели оценку корреляций между локальными хронологиями, построенными для различных позиций клеток в годичном кольце (Таблица 7.13, 7.14). Коэффициенты корреляций между хронологиями соседних позиций максимальны и достигают 0.94 для D и 0.97 для CWT. По мере увеличения расстояния между позициями клеток корреляции быстро уменьшаются. При сравнении клеток ранней и поздней древесины коэффициенты корреляции большей части не значимы и, как правило, не превышают 0.5. Для обоих видов в погодичной динамике CWT тесные взаимосвязи простираются на большее расстояние между позициями клеток в пределах одной зоны годичного кольца. Погодичная динамика D, напротив, наибольшую корреляцию показывает в переходной зоне. Различия между рассматриваемыми выборками в этих закономерностях несущественны и соответствуют ширине различных зон годичного кольца по среднемноголетним данным, не проявляя других признаков видоспецифичности.

Также для сосны были получены производные хронологии радиального размера трахеид: максимального для ранней древесины, максимального для переходной зоны и размера самой толстостенной трахеиды в поздней древесине – D_{EW} , D_{TW} и D_{LW} соответственно (Рисунок 7.17; Arzac et al., 2018).

Ширина годичных колец, а значит и продукция клеток, имеют комплексный отклик на климатические условия, сходный для обоих рассматриваемых видов: температура первой половины вегетационного сезона подавляет радиальный прирост древесины, осадки оказывают на него положительное влияние (Рисунок 7.18). Корреляционный дендроклиматический анализ с использованием скользящих 20-дневных рядов температуры и осадков позволил выявить внутрисезонные особенности климатического отклика.

Таблица 7.13

Корреляции между локальными хронологиями радиального размера клетки для разных нормированных номеров клеток

Вид		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Сосна	1															
	2	0.81														
	3	0.68	0.83													
	4	0.63	0.73	0.88												
	5	0.47	0.52	0.64	0.80											
	6	0.27	0.42	0.53	0.65	0.84										
	7	0.22	0.38	0.41	0.54	0.72	0.92									
	8	0.20	0.37	0.35	0.47	0.65	0.86	0.94								
	9	0.13	0.27	0.28	0.40	0.58	0.72	0.80	0.90							
	10	0.08	0.15	0.22	0.30	0.48	0.56	0.64	0.75	0.90						
	11	0.05	0.14	0.20	0.20	0.38	0.41	0.50	0.58	0.73	0.89					
	12	0.23	0.37	0.32	0.23	0.36	0.37	0.42	0.49	0.52	0.53	0.71				
	13	0.38	0.51	0.37	0.26	0.24	0.23	0.27	0.30	0.24	0.14	0.27	0.81			
	14	0.40	0.51	0.44	0.37	0.27	0.22	0.24	0.27	0.19	0.09	0.18	0.61	0.88		
	15	0.27	0.43	0.38	0.43	0.35	0.28	0.28	0.33	0.29	0.18	0.27	0.49	0.64	0.84	

Продолжение таблицы 7.13

Вид		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Лиственница	1															
	2	0.93														
	3	0.78	0.89													
	4	0.58	0.68	0.89												
	5	0.32	0.44	0.69	0.89											
	6	0.27	0.37	0.58	0.79	0.94										
	7	0.41	0.48	0.57	0.68	0.76	0.89									
	8	0.33	0.39	0.42	0.50	0.53	0.66	0.87								
	9	0.15	0.20	0.19	0.24	0.31	0.41	0.62	0.88							
	10	0.07	0.10	0.11	0.11	0.15	0.21	0.42	0.69	0.88						
	11	0.02	0.03	0.02	-0.05	-0.05	-0.02	0.09	0.26	0.47	0.70					
	12	0.08	0.04	-0.02	-0.17	-0.15	-0.12	-0.05	0.06	0.24	0.48	0.88				
	13	0.11	0.07	0.02	-0.18	-0.19	-0.16	-0.10	-0.02	0.12	0.35	0.73	0.91			
	14	0.10	0.11	0.06	-0.21	-0.19	-0.19	-0.13	-0.08	0.08	0.22	0.46	0.66	0.86		
	15	-0.05	-0.03	-0.08	-0.33	-0.28	-0.28	-0.22	-0.12	0.09	0.21	0.38	0.51	0.67	0.88	

Отмечены корреляции, значимые на уровне $p < 0.05$. Темным фоном отмечены $R^2 > 0.5$ (более 50% общей вариации)

Таблица 7.14

Корреляции между локальными хронологиями толщины клеточной стенки для разных нормированных номеров клеток

Вид		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Сосна	1															
	2	0.90														
	3	0.81	0.94													
	4	0.74	0.85	0.93												
	5	0.75	0.83	0.91	0.94											
	6	0.70	0.79	0.85	0.86	0.92										
	7	0.70	0.75	0.77	0.81	0.85	0.92									
	8	0.48	0.59	0.67	0.72	0.73	0.77	0.87								
	9	0.27	0.40	0.49	0.53	0.50	0.51	0.62	0.86							
	10	0.22	0.33	0.40	0.43	0.42	0.40	0.52	0.75	0.93						
	11	0.29	0.39	0.41	0.42	0.43	0.40	0.50	0.63	0.76	0.90					
	12	0.32	0.37	0.36	0.37	0.38	0.39	0.48	0.51	0.59	0.71	0.90				
	13	0.41	0.45	0.42	0.42	0.40	0.43	0.48	0.42	0.44	0.51	0.71	0.91			
	14	0.42	0.41	0.35	0.33	0.34	0.36	0.38	0.26	0.27	0.30	0.51	0.76	0.91		
	15	0.31	0.28	0.21	0.18	0.21	0.23	0.22	0.09	0.08	0.09	0.27	0.53	0.71	0.89	

Продолжение таблицы 7.14

Вид		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Лиственница	1															
	2	0.90														
	3	0.61	0.56													
	4	0.26	0.11	0.81												
	5	0.27	0.11	0.76	0.94											
	6	0.24	0.10	0.63	0.79	0.92										
	7	0.17	0.12	0.47	0.56	0.67	0.86									
	8	0.08	0.08	0.35	0.37	0.43	0.61	0.88								
	9	-0.03	-0.01	0.23	0.25	0.29	0.41	0.64	0.91							
	10	-0.05	0.00	0.15	0.19	0.21	0.29	0.47	0.74	0.92						
	11	-0.04	0.01	0.12	0.16	0.16	0.21	0.35	0.57	0.76	0.94					
	12	-0.07	-0.03	0.13	0.21	0.22	0.23	0.33	0.50	0.67	0.86	0.97				
	13	-0.04	-0.01	0.19	0.28	0.30	0.31	0.39	0.55	0.69	0.84	0.89	0.95			
	14	-0.04	-0.04	0.22	0.28	0.31	0.31	0.35	0.51	0.64	0.76	0.78	0.84	0.95		
	15	-0.01	-0.01	0.27	0.28	0.30	0.29	0.30	0.41	0.52	0.58	0.58	0.64	0.76	0.89	

Отмечены корреляции, значимые на уровне $p < 0.05$. Темным фоном отмечены $R^2 > 0.5$ (более 50% общей вариации)

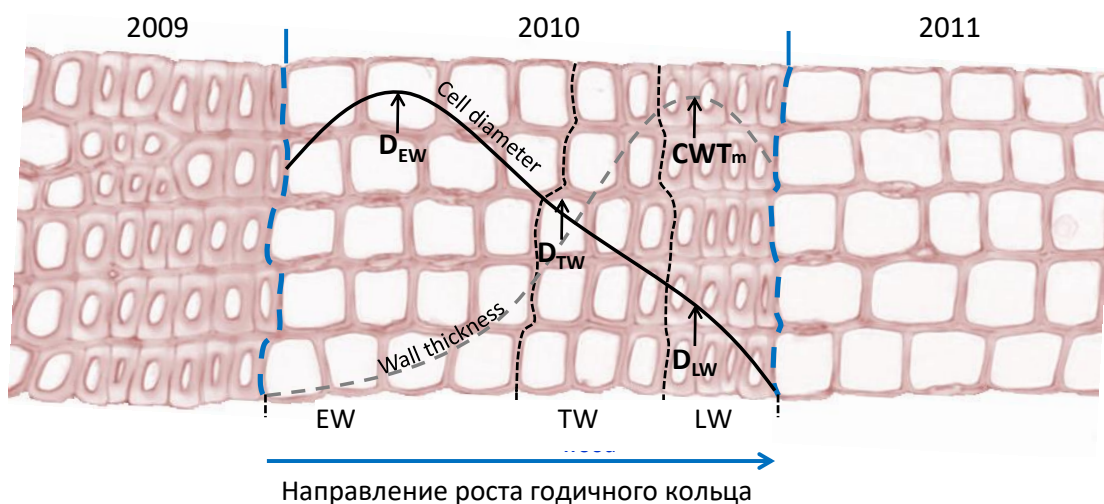


Рисунок 7.17. Схема определения D_{EW} , D_{TW} и D_{LW} . Сплошная и штриховая линии – трахеидограммы D и CWT . Вертикальными штриховыми линиями показаны границы кольца и зон ранней, переходной и поздней древесины.

Так, отрицательное воздействие температуры на радиальный прирост имеет пики в конце мая и в первой половине июля, а также менее выраженный максимум в середине августа. Периоды стимулирования роста осадками почти те же: май – начало июня и первая половина июля. Это связано с тем, что ШГК интегрирует климатическое воздействие в основном в течение периода камбиальной активности, которая определяет продукцию клеток. Поэтому ее погодичная вариация и содержание внешнего сигнала намного превышают соответствующие показатели клеточных параметров, формирующихся значительно быстрее. Заметим, что периоды значительного ослабления отклика ШГК на оба климатических фактора (конец июня, конец июля) характеризуются бóльшим количеством осадков, и наоборот, что обусловлено ролью и температуры, и осадков как регуляторов основного лимитирующего фактора – влажности почвы. Это подтверждается и реакцией хронологий на другие климатические переменные, связанные с влажностью.

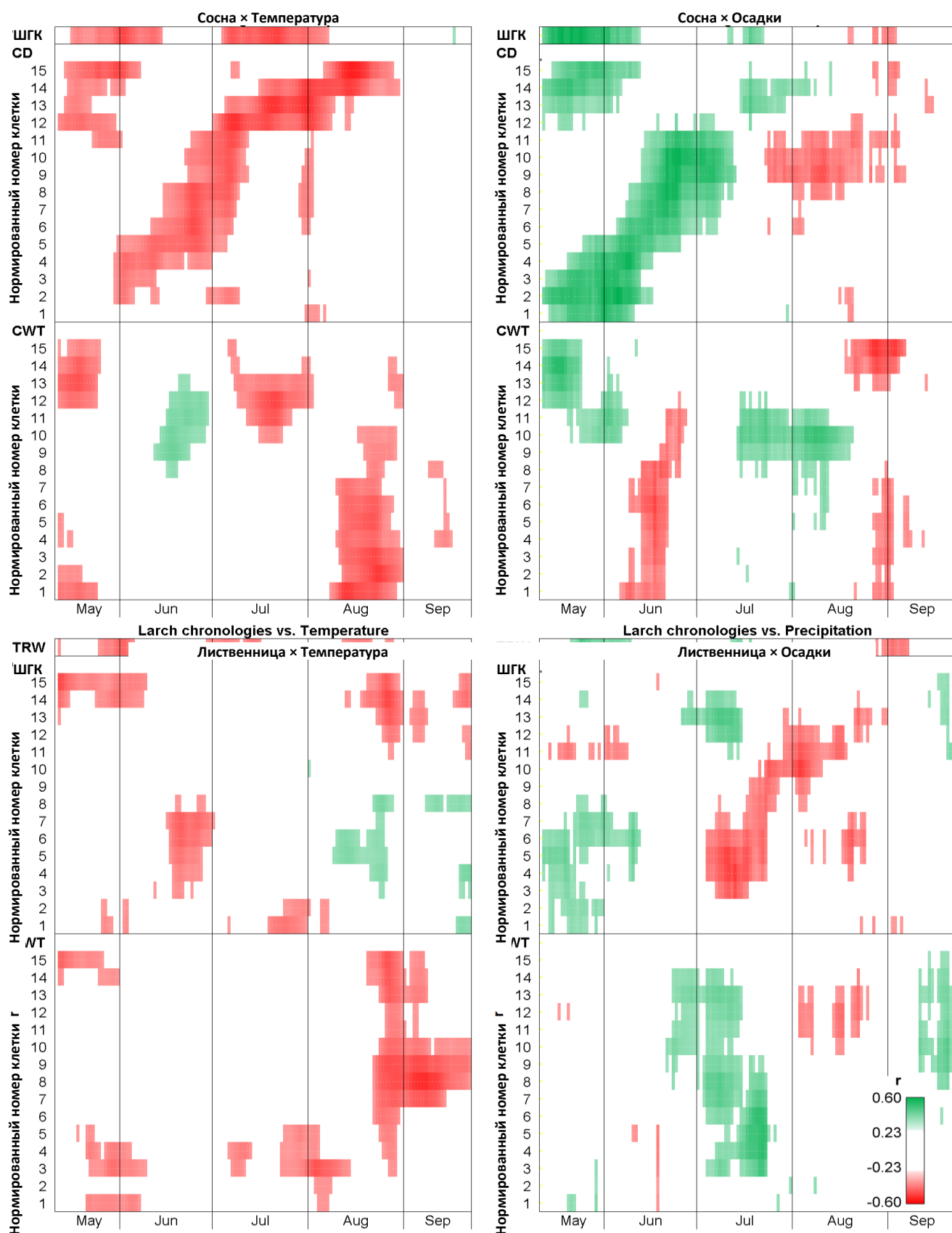
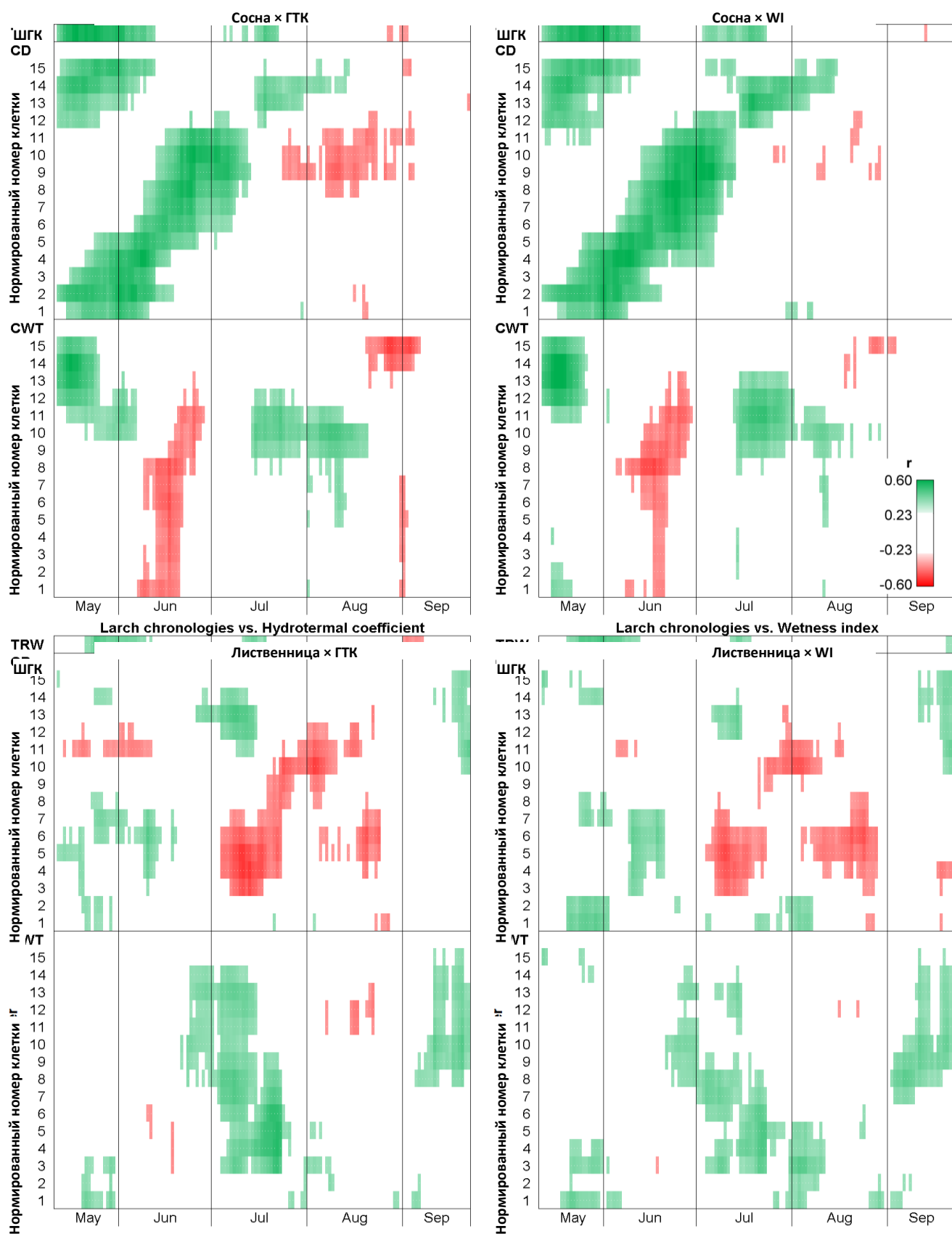


Рисунок 7.18. Корреляции локальных хронологий параметров годичных колец со скользящими (окно 20 дней, шаг 1 день) климатическими рядами. Показаны только значимые на уровне $p < 0.05$ корреляции



Продолжение рисунка 7.18

Этот же анализ был проведен и для хронологий клеточных параметров (D и CWT), причем и локальных, и рядов отдельных деревьев. Несмотря на относительно низкую долю общего сигнала в локальных хронологиях, климатический отклик клеточных параметров для всех пяти деревьев в каждой выборке аналогичен, и его отличия от отклика локальных хронологий незначительны. Общие закономерности – тенденция к положительному отклику на осадки и отрицательному на температуру – у клеточных хронологий обоих видов те же, что и у ШГК. Отклик на показатели увлажнения (ГТК и WI) мало отличается от отклика на осадки для всех хронологий.

Воздействие климата на радиальный диаметр клеток подчиняется общим закономерностям, однако период значимого влияния смещается вдоль годичного кольца по мере того, как в годичном кольце формируются новые клетки. Для первых позиций клеток это май – середина июня, в середине кольца – почти с начала июня и до середины июля, в конце годичного кольца влияние климатических факторов на размер клеток отмечается ближе к концу августа. Простым объяснением может быть то, что на радиальный размер клеток наиболее сильное воздействие оказывают текущие климатические условия в течение процесса растяжения клеток (Vaganov et al., 2011). Однако временной интервал значимой корреляции между радиальными размерами трахеид и осадками и температурой обусловлен тем, что сезон роста, представленный нормированной трахеидограммой, отражает биологический процесс, который не привязан строго к календарной шкале. В результате, в разные годы клетки в одной позиции могут дифференцироваться в несколько отличные календарные промежутки времени (Prislan et al., 2013; Gričar et al., 2014; Swidrak et al., 2014; Ziaco, Biondi 2016; Yang et al., 2017). Поэтому нельзя исключать и влияния выделенных нами климатических факторов на более ранние этапы дифференцировки, вплоть до камбиальной зоны (Vaganov et al., 2006; Cuny et al., 2014). При этом воздействие осадков на размер клеток более выражено для ранней и переходной зон. Следует также отметить, что длительность периода максимального климатического влияния несколько уменьшается только в последних позициях клеток.

Для CWT закономерности климатического отклика отличаются, в них не наблюдается временного сдвига климатических воздействий, а только изменение их интенсивности вдоль годичного кольца. Так, положительное влияние осадков на толщину стенки выражено с середины июля по середину августа и только для переходной зоны и первой половины поздней древесины (8-12 позиции клеток). Отрицательное воздействие температур более длительно, практически полностью охватывая июль и август для всего кольца. В июне наблюдается инверсия климатического воздействия на CWT – при более сухих и теплых условиях этого месяца в большей части годичного кольца (кроме последних позиций) формируются более толстостенные клетки, причем максимальный отклик также наблюдается в 8-12 позициях клеток в нормированных трахеидограммах. Значима также отрицательная корреляция CWT с обоими климатическими факторами второй половины августа и начала сентября.

Инверсия климатического отклика CWT в июне указывает на то, что при дефиците увлажнения формируются не только более мелкие, но и более толстостенные клетки. Это приводит к уменьшению водопроводящей способности клеток и соответственно, транспирации, т.е. является компенсирующим механизмом адаптации растений к водному стрессу (Nicholls, Waring, 1977; Hacke, Sperry 2001; Sterck et al., 2008). Выявленный отклик толщины стенки на климат июля в переходной зоне является следствием повышения продукции клеток поздней древесины и ее доли в кольце при более благоприятных условиях этого периода, т.е. сдвига переходной зоны ближе к началу кольца. Во второй половине поздней древесины CWT ограничена размером клеток, что приводит к сходной с D реакции на температуру.

Небольшое отставание начала периода климатического отклика у лиственницы, наблюдающееся как в ШГК, так и в клеточных хронологиях, связано с упоминавшейся ранее необходимостью полного разворачивания ассимиляционного аппарата в начале сезона. Эта закономерность соответствует наблюдениям камбиальной фенологии в работе Kraus et al. (2016) – началу

камбиальной активности у вечнозеленой ели одновременно с распусканием почек, а у лиственницы с задержкой 3 недели после инициации первичного роста.

Климатический отклик анатомических параметров лиственницы имеет в общем те же закономерности, но менее отчетливые. Так, для D можно проследить положительное воздействие осадков и отрицательное – температуры, сдвигающееся с мая – начала июня в первых позициях клеток до конца июня – первой половины июля в последних. Относительно CWT, климатический отклик в июне слабо выражен. Положительное влияние осадков, наблюдающееся с середины июня, резко ослабевает уже во второй половине июля. Зато совместное отрицательное влияние обоих факторов, так же как и у сосны, продолжается вплоть до начала августа.

Для обоих видов корреляции клеточных хронологий с условиями после окончания соответствующего этапа дифференцировки клеток, очевидно, статистически случайны и не имеют реального биологического смысла.

Для анализа реперных лет были выбраны годы с наиболее экстремальными значениями индексов ШГК сосны (выходящими за пределы диапазона $\text{mean} \pm \text{stdev}$) в пределах периода анатомических измерений: отрицательные 1964, 1965, 1974, 1998, 2012 годы и положительные 1970, 1971, 1982, 1995, 2007 годы. Для каждого набора лет были получены средние значения и стандартные отклонения для нормированных трахеидограмм и для 20-дневных скользящих рядов температуры и осадков теплого сезона (Рисунок 7.19). Положительные реперные годы характеризуются количеством осадков, до 5 раз превышающим отрицательные реперные годы в мае и первой половине июня, до 2,5 раз – в июле и первой половине августа. С другой стороны, температуры этих же периодов значимо выше в течение отрицательных реперных лет, причем разница между средними значениями достигает 3.7 и 2.6°C для первого и второго периодов соответственно. Во второй половине июня значимых различий между положительными и отрицательными реперными годами не наблюдается.

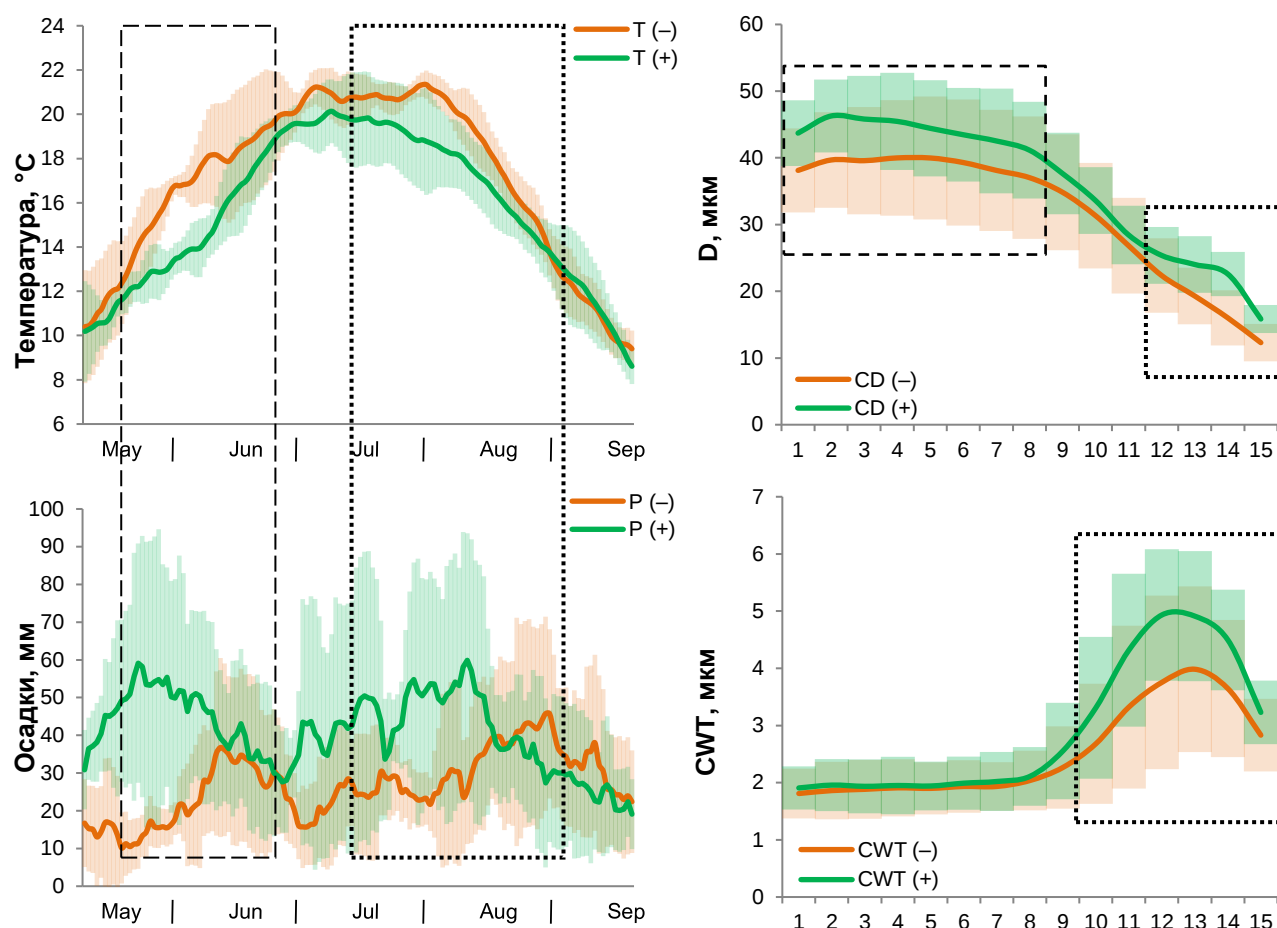


Рисунок 7.19. Положительные и отрицательные реперные годы: климатическая динамика (скользящие ряды с окном 20 дней и шагом 1 день) и трахеидограммы

D и CWT с указанием $mean \pm stdev$ (линии и области соответственно), рассчитанных для всего набора реперных лет одного знака. Прямоугольниками выделены различия между положительными и отрицательными реперными годами, значимые на уровне $p < 0.05$

Сопоставление трахеидограмм показывает, что повышенная влажность приводит к формированию более крупных клеток. В ранней (1-8 клетки) и поздней древесине (12-15 клетки) это различие достигает 4-7 мкм (11-17%) и 3-7 мкм (13-41%) соответственно, в то время как трахеиды переходной зоны не имеют значимого различия по размеру между положительными и отрицательными реперными годами. Толщина клеточной стенки в ранней древесине (1-8 клетки) не имеет значимых различий, а в 10-15 позициях трахеиды формируют более толстые стенки в течение влажных лет, чем в течение сухих (до 1.2 мкм / 31%).

Корреляционный анализ производных хронологий радиального размера по зонам годичного кольца D_{EW} , D_{TW} и D_{LW} также выявил их значимую связь с климатическими факторами (Таблица 7.15). Эта корреляция указывает на высокую чувствительность анатомических параметров к поздне-весенней и летней засухе: положительный отклик на осадки и отрицательный – на высокие температуры. Несмотря на столь строгий климатический сигнал, результаты анализа выявляют временной сдвиг около 2-х месяцев во времени климатического отклика в радиальных размерах клеток по мере продвижения вдоль годичного кольца (Рисунок 7.20). Сигнал для ранних трахеид имеет максимум 3 июня, для трахеид переходной зоны максимум наблюдается 24 июня, а для поздних трахеид – 21 июля. При этом интервалы значимой корреляции практически не пересекаются, а оценки корреляции весьма близки: 0,52; 0,47 и 0,45 соответственно для ранних, переходных и поздних трахеид.

Таблица 7.15

Корреляции локальных хронологий радиального размера клеток с ежемесячными климатическими рядами с января по сентябрь (1964-2013 гг.)

	Jan	Feb	Mar	Apr	May	Jun	Jul	Aug	Sep
Осадки									
D_{EW}	0.08	0.05	0.00	0.18	0.45	0.25	0.18	-0.19	-0.02
D_{TW}	-0.03	0.00	0.02	0.02	-0.02	0.51	0.29	-0.17	0.13
D_{LW}	0.07	0.46	-0.02	0.35	0.30	0.13	0.51	0.01	-0.07
Температура									
RW	0.07	0.18	-0.14	0.06	-0.32	-0.21	-0.36	-0.27	0.07
D_{EW}	0.09	0.25	0.03	0.04	-0.16	-0.42	-0.24	-0.08	-0.10
D_{TW}	-0.08	0.17	-0.03	-0.03	-0.07	-0.17	-0.39	-0.15	-0.14
D_{LW}	0.18	0.00	-0.18	-0.04	-0.26	-0.13	-0.44	-0.25	-0.18

Выделены корреляции, значимые на уровне $p < 0.05$.

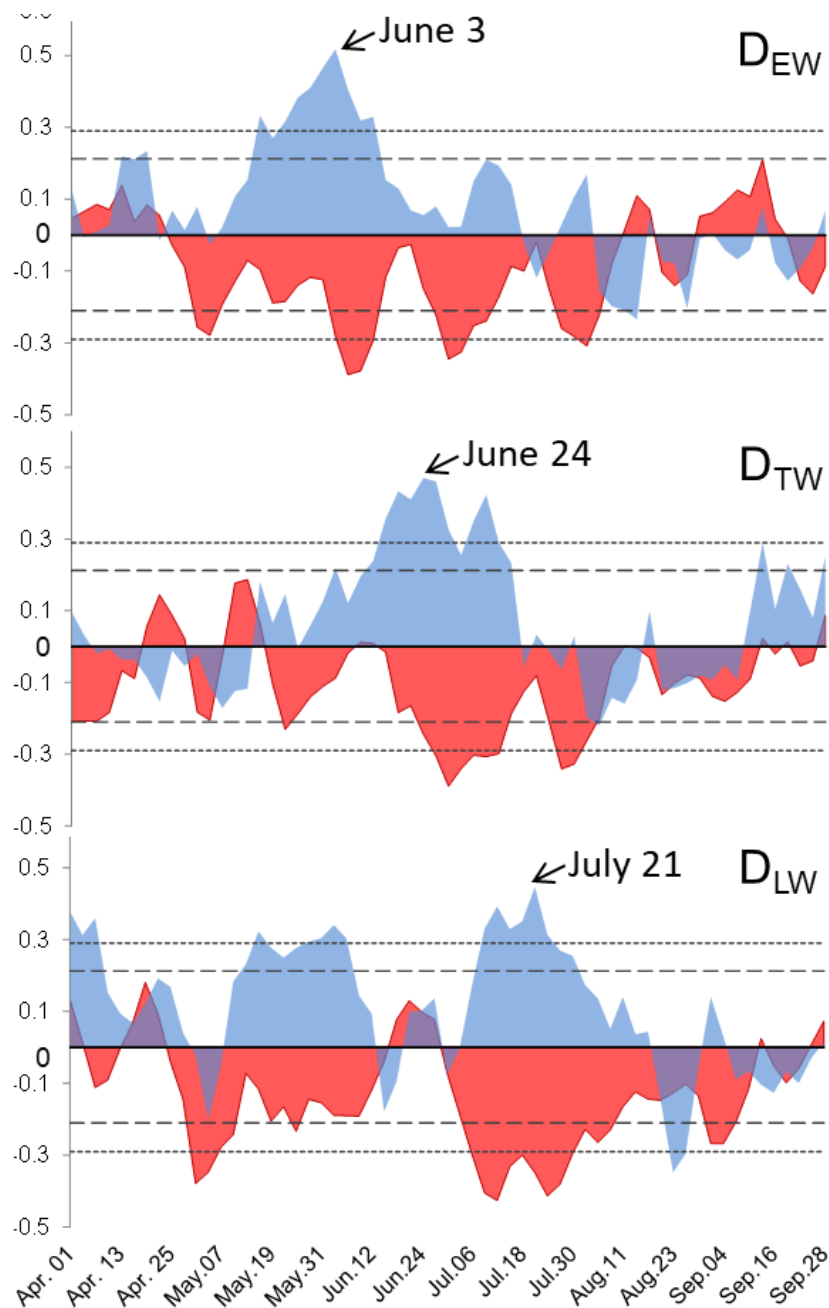


Рисунок 7.20. Корреляции локальных хронологий радиального размера ранних, переходных и поздних трахеид со скользящими (окно 11 дней, шаг 1 день) рядами температур (красные области) и осадков (синие области) апреля-сентября за 1964-2013 гг. Отмечены уровни значимости корреляций $p < 0.05$ (штриховые линии) и $p < 0.01$ (точечные линии)

Необходимо отметить, что результаты работы открывают новые возможности для исследования влияния климатических факторов на сезонный рост хвойных с высоким временным разрешением. Поэтому в перспективе дальнейших

исследований представляет интерес провести сравнительный анализ кинетики сезонного формирования годичных колец и связей анатомических характеристик с климатическими факторами, а также использовать процессные модели для уточнения их основных алгоритмов (Popkova et al., 2018; Tychkov et al., 2018).

Выводы по разделу 7

1. Анализ анатомической структуры годичных колец трех видов хвойных в двух местообитаниях показал, что независимо от вида и режима почвенного увлажнения, рост климатически обусловленного стресса приводит к уменьшению как люмена, так и толщины клеточной стенки у трахеид ранней древесины (вплоть до 5% на 1°C). Поскольку баланс между эффективностью и безопасностью водопроведения через ксилему является критическим фактором для выживания и роста деревьев, поддержание такого баланса даже в наиболее экстремальных условиях является необходимым. На основе полученных в данной работе результатов можно предположить, что засуха и повышение температуры сдерживают процесс ассимиляции углерода для формирования структуры ксилемы, что может быть триггером для нарушений функциональной анатомии ксилемы, приводящих к подавлению прироста.

2. С методологической точки зрения, анализ функций статистического распределения анатомических параметров трахеид расширяет возможности идентификации основных климатических факторов, воздействующих на анатомию ксилемы, и позволяет количественно оценить скорость изменения анатомических параметров при изменении одного из этих факторов в пределах наблюдаемых климатических флуктуаций. Однако этот метод нуждается в проверке его применимости для других видов, природных зон и климатических условий.

3. Длительные хронологии анатомических характеристик, как показал их анализ, существенно дополняют прямые измерения сезонного роста годичных колец, и есть необходимость объединения имеющихся данных, в первую очередь, для выявления тех факторов среды, которые модифицируют кинетику роста и

дифференцировки древесины и в конечном итоге формируют конечную структуру годовых колец.

4. Устойчивые связи между характеристиками анатомии годовых колец, выявленные вне зависимости от условий произрастания, свидетельствуют также и о работе внутренних механизмов регуляции дифференцировки ксилемы во взаимодействии с внешними факторами, в рассмотренном случае, климатическими условиями.

5. Статистически подтверждено, что основные анатомические характеристики (радиальный размер клеток и толщина клеточной стенки) трахеидограмм достаточно синхронно варьируют у разных деревьев, что указывает на значимый вклад климатических факторов в формирование анатомической структуры древесины.

6. Наиболее адекватным инструментом для выявления влияния климатических условий на анатомическую структуру ксилемы с достаточно высоким временным разрешением является дендроклиматический анализ с использованием скользящих суточных рядов измерений климатических факторов с окном 15-25 дней и шагом 1 день.

7. Использование анатомических характеристик трахеид открывает новые возможности в анализе климатических условий отдельных сезонов роста с высоким временным разрешением за счет коротких периодов климатического воздействия на каждую клетку в кольце. Это представляется перспективным для использования древесных колец в анатомии, физиологии, экологии, моделировании роста древесных растений. Использование погодичной вариации производных или интегрированных по определенным зонам годового кольца анатомических характеристик также позволяет выявить влияние условий отдельных интервалов в сезоне, что важно для более детальной реконструкции этих условий.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основой для проведения комплексного анализа было построение на территории Хакасско-Минусинской котловины сети длительных древесно-кольцевых хронологий радиального прироста и анатомических (гистометрических) характеристик годовых колец хвойных, в первую очередь в природных зонах, лимитируемых по увлажнению – лесостепи и сухих ленточных борах, приуроченных к гидрологическим объектам в степной зоне. Также для более полного анализа пространственной динамики лимитирующих факторов сеть была расширена на прилежащие горные массивы, вплоть до верхней границы леса, с учетом локальных условий.

Для лесостепных условий был проведен детальный дендроклиматический анализ с использованием трех различных подходов: традиционный дендроклиматический анализ ежемесячных и сезонных температур и осадков, использование частных корреляций для ранжирования климатических факторов по их значимости и короткие скользящие временные интервалы (с шагом в 1 сутки) анализа климатических факторов. В целом, для засушливых местообитаний района исследования характерно положительное влияние осадков и отрицательное – температур первой половины текущего и второй половины предыдущего вегетационного сезона, обусловленные их вкладом в динамику влажности почвы. Влияние обоих факторов зимой связано с повреждением растений холодом, защитной и влагоаккумулирующей функциями снегового покрова. Однако локальные условия, в первую очередь ландшафтно-почвенный комплекс, могут модифицировать этот климатический отклик, поэтому при построении локальных и тем более региональных хронологий необходимо учитывать однородность условий места произрастания, а также особенности климатического отклика разных пород деревьев в более экстремальных условиях. В горных экосистемах гетерогенность и мозаичность ландшафта ведет к тому, что взаимоотношения между ростом деревьев и климатом существенно зависят от микроусловий произрастания индивидуальных деревьев. Так, для ели сибирской во всем ее

высотном ареале наблюдается дивергенция в длительных трендах прироста и его климатическом отклике, связанная в первую очередь с различием снеговой обстановки. Такая дивергенция обеспечивает выживание популяции в целом при изменениях климата. С помощью кластерного анализа были получены древесно-кольцевые хронологии прироста ели, имеющие ярко выраженный отклик на климатические условия холодного сезона, что имеет особое значение вследствие высокой скорости подъема зимних температур в регионе и расширяет возможности реконструкции климатических изменений в прошлом.

Кроме условий местообитания, климатический отклик деревьев в исследуемом районе модулируют индивидуальные особенности фенотипа и генотипа. Так, классификация индивидуальных хронологий ШГК по особенностям кривой возрастного тренда позволяет сгруппировать в кластеры деревья со сходной скоростью роста, отражая фитоценотические отношения в древостое. Закономерности динамики прироста, интенсивность и сезонность климатического отклика при этом зависят от жизненного пространства, фенологии и чувствительности к внешним факторам, обусловленных энергией роста деревьев. Используемые методы позволяют повысить качество дендроэкологического анализа путем выбора местообитаний и деревьев, наиболее чувствительных к рассматриваемым внешним факторам. Разделение популяции на группы по индивидуальной гетерозиготности и анализ характеристик индивидуальных и групповых хронологий также дают полезную дополнительную информацию о влиянии внешних факторов на древесные растения с различным генотипом. Можно предполагать, что деревья с высокой гетерозиготностью более устойчивы к климатическим колебаниям, поскольку быстрее восстанавливают скорость роста после стресса. И, наоборот, деревья с низкой гетерозиготностью показывают большую зависимость от условий предшествующих лет, аккумулируя эффект стрессового воздействия.

Как показали результаты анализа пространственно-распределенной сети древесно-кольцевых хронологий, ее данные содержат информацию об интегральных характеристиках регионального режима увлажнения, будь то

гидрологический режим крупных водных объектов или усредненные по региону климатические ряды. Так, на примере колебаний уровня крупного оз. Шира показана тесная взаимосвязь между обуславливающим эти колебания территориальным режимом увлажнения и ростом деревьев в лесостепной зоне его водосбора. Учитывая бессточность оз. Шира, полученная региональная древесно-кольцевая хронология по лиственнице позволяет с высокой точностью реконструировать погодичную изменчивость (разность) его уровня, в свою очередь, отражающую текущие гидроклиматические условия всего водосборного бассейна Беле-Ширинской бессточной области. Другое использование региональной сети хронологий радиального прироста – восстановление истории засух на региональном уровне, подтверждающееся как инструментальными, так и документальными независимыми источниками. Эти реконструкции интегральных региональных характеристик могут иметь практическое применение. Учет длительных колебаний увлажнения важен при долгосрочном прогнозировании экономики региона – сельского и лесного хозяйства, а также охраны природы и сохранения биоразнообразия. Разработанные и адаптированные методики могут быть использованы и в других семиаридных регионах Сибири и сопредельных стран континентальной Азии.

На территории региона были изучены общие закономерности в высоко- и низкочастотной динамике роста хвойных с климатически обусловленной составляющей динамики урожайности зерновых культур. Была предложена оригинальная методика, использующая физиологические различия вечнозеленой сосны и листопадной лиственницы для повышения качества реконструкции урожайности за счет отдельного рассмотрения высоко- и низкочастотной составляющих. Такая методика позволила учесть как общие для обеих категорий растительности требования к теплу и влажности и единство климатического и гидрологического режимов территории, так и различия вследствие разных жизненных форм и циклов. До сравнения региональной динамики урожайности с древесно-кольцевыми хронологиями был проведен детальный анализ вклада климата и автокорреляционной составляющей в формирование урожайности.

Уточнено агроклиматическое районирование Хакасии применительно к таким культурам, как пшеница, ячмень и овес, с учетом различий между орошаемым и неорошаемым земледелием в центре и на севере республики соответственно. В северной зоне температура и осадки теплого периода регулируют режим увлажнения, приводя к максимальной урожайности при достаточном влагообеспечении в течение вегетационного сезона. В центральной зоне, где частично реализуется орошаемое земледелие и развита гидрологическая/ирригационная сеть, урожайность обусловлена в первую очередь колебаниями температуры, влияние осадков менее выражено. Климатические условия до начала посевной кампании не влияют на урожайность из-за континентального климата региона, а автокорреляция первого порядка обусловлена качеством посевного материала при использовании зерна урожая предыдущего года.

Наиболее важным этапом работы является анализ анатомических параметров структуры годичных колец хвойных с использованием различных методологических подходов к количественному описанию особенностей структуры годичного кольца и их дальнейшему дендроклиматическому анализу. Так, анализ статистического распределения клеток в годичных кольцах трех видов хвойных показал, что независимо от вида и режима почвенного увлажнения, рост климатически обусловленного стресса приводит к уменьшению как люмена (просвета), так и толщины клеточной стенки у трахеид ранней древесины (вплоть до 5% на 1°C среднелетней температуры). Используемый при этом методический подход расширяет возможности идентификации основных лимитирующих климатических факторов и позволяет количественно оценить их воздействие на анатомию ксилемы в пределах наблюдаемых климатических флуктуаций. Как показал анализ длительных хронологий анатомических параметров, они существенно дополняют прямые измерения сезонного роста годичных колец, и есть необходимость объединения имеющихся данных для выявления тех факторов среды, которые модифицируют кинетику дифференцировки ксилемы и в конечном итоге формируют конечную структуру годичных колец. Устойчивые связи между

характеристиками годовичных колец, выявленные вне зависимости от условий произрастания, свидетельствуют также и о работе внутренних механизмов регуляции дифференцировки ксилемы во взаимодействии с внешними факторами. Наиболее устойчива практически линейная взаимосвязь между линейными размерами годовичных колец и численностью продуцированных за сезон клеток независимо от вида и условий произрастания. Статистически подтверждено, что радиальный размер клеток и толщина клеточной стенки содержат специфический в пределах местообитания внешний сигнал на протяжении всего годовичного кольца. Показано, что наиболее адекватным инструментом для выявления влияния климатических факторов на анатомическую структуру ксилемы с высоким временным разрешением является дендроклиматический анализ длительных хронологий анатомических параметров с использованием скользящих климатических рядов с окном 15-25 дней и шагом 1 день.

В целом, надежно показано, что анатомическая структура годовичных колец исследованных хвойных дает новую, ранее недоступную информацию о климатических особенностях отдельных интервалов сезона роста. И в этом направлении открываются уникальные возможности использования годовичных колец как природных летописей с высоким временным разрешением.

ОСНОВНЫЕ 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. Шира ($r = 0.59-0.64$) основываются на сходстве элементов водного баланса озера и территории произрастания деревьев. Эти общие составляющие позволяют использовать древесно-кольцевые

хронологии для реконструкции динамики уровня оз. Шира и анализа его составляющих.

7. Дефицит осадков при высоких температурах обуславливает проявления сильных засух на территории Хакасско-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-кольцевые хронологии. 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 °С 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 годовичных колец, не зависящие от условий произрастания, свидетельствуют о работе внутренних механизмов регуляции дифференцировки ксилемы. Также статистически подтверждено, что характеристики трахеидограмм годовичных 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 годовичного кольца анатомических характеристик перспективен для более детальной реконструкции этих условий. Это представляется важным для использования в анатомии, физиологии, экологии, моделировании роста древесных растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абаимов, А. П. Леса Красноярского Заполярья / А. П. Абаимов, А. И. Бондарев, О. А. Зырянова, С. А. Шитова. – Новосибирск : Наука, 1997. – 208 с.

Агафонов, Л. И. Изменение климата прошлого столетия и радиальный прирост сосны в степи Южного Урала / Л. И. Агафонов, В. В. Кукарских // Экология. – 2008. – № 3. – С. 173-180.

Агафонов, Л. И. Древесно-кольцевая индикация гидролого-климатических условий в Западной Сибири : дис. ... д-ра биол. наук: 03.02.08 / Агафонов Леонид Иванович. – Екатеринбург, 2011. – 231 с.

Агроклиматические ресурсы Красноярского края и Тувинской АССР: [справочник] / [подгот. Н. П. Окишева, Н. Д. Шумилова, П. А. Киселева и др.]; Гл. упр. гидрометеорол. службы при Совете Министров СССР, Красноярск. упр. гидрометеорол. службы, Краснояр. гидрометеорол. обсерватория. – Ленинград : Гидрометеиздат, 1974. – 211 с.

Акатов, П. В. Изменение верхней границы распространения древесных видов растений на Западном Кавказе (бассейн р. Белой) в связи с современным потеплением климата / П. В. Акатов // Экология. – 2009. – № 1. – С. 37-43.

Алисов, Б. П. Климат СССР / Б. П. Алисов. – М. : Изд-во МГУ, 1956. – 128 с.

Алтухов, Ю. П. Аллозимный полиморфизм в природной популяции ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.). 3. Корреляция между уровнями индивидуальной гетерозиготности и относительным числом нежизнеспособных семян / Ю. П. Алтухов, Н. И. Гафаров, К. В. Крутовский, В.А. Духарев // Генетика. – 1986. – № 12. – С. 2825-2830.

Алтухов, Ю. П. Гетерозиготность генома, скорость полового созревания и продолжительность жизни / Ю. П. Алтухов // Доклады РАН. – 1996. – Т. 348. – № 6. – С. 842-845.

Алтухов, Ю. П. Аллозимная гетерозиготность, скорость полового созревания и продолжительность жизни / Ю. П. Алтухов // Генетика. – 1998. – Т. 34. – № 67. – С. 908-919.

Алтухов, Ю. П. Гетерозиготность генома, интенсивность метаболизма и продолжительность жизни / Ю. П. Алтухов // Доклады Академии Наук. – 1999. – Т. 369. – № 5. – С. 704.

Алтухов, Ю. П. Аллозимная гетерозиготность, интенсивность метаболизма, скорость полового созревания и продолжительность жизни / Ю. П. Алтухов, Ф. Ф. Москалейчик // Доклады Академии Наук. – 2006. – Т. 410. – № 6. – С. 842-847.

Андреев, С. Г. Регистрация годичными кольцами сосны многолетних колебаний атмосферных осадков, стока реки селенги и уровня озера Байкал / С. Г. Андреев, Е. А. Ваганов, М. М. Наурзбаев, А. К. Тулохонов // Доклады Академии Наук. – 1999. – Т. 368. – № 3. – С. 400-403.

Андреев, С. Г. Радиальный прирост деревьев как индикатор длительных изменений гидрологического режима в бассейне озера Байкал / С. Г. Андреев, Е. А. Ваганов, М. М. Наурзбаев, А. К. Тулохонов // География и природные ресурсы. – 2001a. – № 4. – С. 49-54.

Андреев, С. Г. Региональные закономерности изменчивости прироста сосны в степной зоне Бурятии / С. Г. Андреев, А. К. Тулохонов, М. М. Наурзбаев // География и природные ресурсы. – 2001b. – № 1. – С. 73-78.

Арефьев, С. П. (2017) Древесно-кольцевые хронологии как показатель колебания уровня воды в андреевской озерной системе в начале XIX - XXI в. / С. П. Арефьев, В. А. Зах // Вестник археологии, антропологии и этнографии. – 2017. – Т. 4. – № 39. – С. 161-171.

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 СФУ. Биология. – 2010. – Т. 3. – № 2. – С. 159-176.

Бабушкина, Е. А. (2011) 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.

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.

Бадмаева, Ю. В. Охрана земель сельскохозяйственного назначения лесостепной зоны Красноярского края : дис. ... канд. с.-х. наук: 06.01.02 / Бадмаева Юлия Владимировна. – Барнаул, 2018. – 145 с.

Баженова, О. И. Структура современной денудации в степях Минусинской котловины / О. И. Баженова, Е. М. Тюменцева // География и природные ресурсы. – 2010. – № 4. – С. 86-94.

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.

Белоусова, Н. И. Анализ почвенно-климатических связей на основе почвенной карты и базы данных “БИОМ” / Н. И. Белоусова, Д. И. Назимова, Н. М. Андреева // Почвоведение. – 2012. – № 2. – С. 131-131.

Бенькова, А. В. Моделирование сезонной динамики и погодичного фотосинтеза хвойных и связь с радиальным приростом (на примере сосны и лиственницы) / А. В. Бенькова, А. В. Шашкин // Строение, свойства и качество древесины : Мат-лы III междун. симп. – Петрозаводск : Изд-во ИЛ КарНЦ РАН, 2000. – С. 35-37.

Бенькова, В. Е. Особенности строения древесины северных популяций сибирских видов лиственницы / Бенькова, В. Е., Бенькова, А. В. // Лесоведение. – 2006. – № 4. – С. 28-36.

Биоэкологические основы получения высоких урожаев зерновых культур в лесостепи Красноярского края : метод. рекомендации. – Красноярск : изд-во КраснГАУ, 1997. – 24 с.

Битвинскас, Т. Т. Радиальный прирост деревьев, экстремумы климата и урожаи сельскохозяйственных культур / Т. Т. Битвинскас, В. И. Брукштус // Проблемы дендрохронологии и дендроклиматологии : тез. докл. V Всесоюз. совещ.

– Свердловск : Изд-во УрО АН СССР, 1990. – С. 20-21.

Богомазов, С. Ландшафтоведение / С. Богомазов, Е. Павликова, О. Ткачук. – Litres, 2017. – 413 с.

Боровиков, В. В. STATISTICA: искусство анализа данных на компьютере. Для профессионалов / В. В. Боровиков. – СПб: Питер, 2001. – 656 с.

Бочарников, М. В. (2011). Ботаническое разнообразие высотно-поясного спектра северного макросклона Западного Саяна / М. В. Бочарников // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2011. – Т. 13. – № 1-4. – С. 974-977.

Бочаров, А. Ю. Структура лесов и климатический отклик деревьев в зоне контакта «лес-степь» (Горный Алтай) / А. Ю. Бочаров, Д. А. Савчук // Журнал СФУ. Биология. – 2015. – Т. 8. – № 4. – С. 426-440.

Братков, В. В. Географические особенности горных умеренных семигумидных и семиаридных ландшафтов северного макросклона Большого Кавказа / В. В. Братков, З. В. Атаев, Б. О. Байрамкулова // Известия Дагестанского государственного педагогического университета. Естественные и точные науки. – 2009. – № 1. – С. 92-96.

Брюханова, М. В. Влияние погодных условий на анатомическую структуру годовичных колец лиственницы Гмелина на севере Средней Сибири / М. В. Брюханова, А. В. Кирдянов, И. В. Свищерская, Н. П. Почебыт // Лесоведение. – 2014. – № 4. – С. 36-40.

Булыгина, О. Н. Описание массива данных среднемесячной температуры воздуха на станциях России : Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2014621485 / О. Н. Булыгина, В. Н. Разуваев, Л. Т. Трофименко, Н. В. Швеца. – 2017а. – URL: <http://meteo.ru/data/156-temperature#описание-массива-данных>

Булыгина, О. Н. Описание массива данных месячных сумм осадков на станциях России : Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2015620394 / О. Н. Булыгина, В. Н. Разуваев, Н. Н. Коршунова, Н. В. Швеца. – 2017б. – URL: <http://meteo.ru/data/158-total-precipitation#описание-массива-данных>

Бутанаев, В. Я. Социально-экономическая история Хонгорая (Хакасии) в XIX – начале XX в. / В. Я. Бутанаев. – Абакан : Изд-во Хакас. гос. ун-та, 2002. – 212 с.

Быстрянский, В. А. Город Минусинск: к 100-летию юбилею города Минусинска 1822-1922 г. / В. А. Быстрянский. – Минусинск: Государственная типография, 1916-1922. – 394 с.

Ваганов, Е. А. Анализ роста дерева по структуре годичных колец / Е. А. Ваганов, И. А. Терсков. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1977. – 94 с.

Ваганов, Е. А. Гистометрический анализ роста древесных растений / Е. А. Ваганов, А. В. Шашкин, И. В. Свидерская, Л. Г. Высоцкая. – Новосибирск: Наука. Сибирское отделение, 1985. – 100 с.

Ваганов, Е. А. Методика прогноза урожайности зерновых с помощью дендрохронологических данных / Е. А. Ваганов // Экология. – 1989. – № 3. – С. 15-23.

Ваганов, Е. А. Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской субарктике / Е. А. Ваганов, С. Г. Шиятов, В. С. Мазепа. – Новосибирский филиал Федерального государственного унитарного предприятия «Академический научно-издательский и книгораспространительский центр «Наука», 1996. – 246 с.

Ваганов, Е. А. Реконструкция летней температуры воздуха в Восточной части Таймыра за последние 840 лет / Е. А. Ваганов, И. П. Панюшкина, М. М. Наурзбаев // Экология. – 1997. – Т. 6. – С. 403-407.

Ваганов, Е. А. Дендрохронологические методы в изучении истории климата Сибири / Е. А. Ваганов, С. Г. Шиятов // Проблемы реконструкции климата и природной среды голоцена и плейстоцена Сибири. – Новосибирск, 1998. – С. 56-64.

Ваганов, Е. А. Длительные климатические изменения в арктической области северного полушария / Е. А. Ваганов, К. А. Бриффа, М. М. Наурзбаев, Ф. Г. Швейнгрубер, С. Г. Шиятов, В. В. Шишов // Доклады Академии Наук. – 2000. – Т. 375. – № 1. – С. 103-106.

Ваганов, Е. А. Рост и структура годичных колец хвойных / Е. А. Ваганов, А. В. Шашкин. – Новосибирск : Наука, 2000. – 232 с.

Ваганов, Е. А. Экология древесных растений: Курс лекций / Е. А. Ваганов, В. Б. Круглов. – Красноярск, 2007. – 230 с.

Ваганов, Е. А. Дендрохронология элементного состава как перспективное направление биогеохимии / Е. А. Ваганов, А. М. Грачев, В. В. Шишов, И. П. Панюшкина, С. У. Левитт, А. А. Кнорре, Е. П. Чебыкин, О. В. Меняйло // Доклады академии наук. – 2013. – Т. 453. – № 6. – С. 1-5.

Вайс, А. А. Связь текущего прироста деревьев с морфологическими и социальными показателями на примере древостоев Восточной Сибири / А. А. Вайс // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета. – 2009. – № 47. – С. 113-129.

Ведров, Н. Г. Селекция и семеноводство яровой пшеницы в экстремальных условиях / Н. Г. Ведров. – Красноярск : Изд-во Красноярского гос. ун-та, 1984. – 240 с.

Ведров, Н. Г. Семеноводство и сортоведение полевых культур Красноярского края / Н. Г. Ведров, Ю. Г. Лазарев. – Красноярск : Изд-во Краснояр. гос. ун-та, 1997. – 138 с.

Велисевич, С. Н. Влияние климатических факторов на радиальный прирост кедра и лиственницы в экотопах с различной влажностью почвы на юге Западной Сибири / С. Н. Велисевич, О. В. Хуторной // Журнал СФУ. Биология. – 2009. – Т. 2. – № 1. – С. 117-132.

Вернигоров, Ю. М. Капиллярная модель древесных стволов / Ю. М. Вернигоров, И. А. Кипнис // Вестник Донского государственного технического университета. – 2012. – Т. 6. – № 67. – С. 24-40.

Водные ресурсы Ширинского района Республики Хакасия / Ред. В. П. Парначев. – Томск : Изд-во Том. ун-та, 1999. – 171 с.

Воронцова, В. П. Сорт и агротехника / В. П. Воронцова, А. И. Елсукова, М. И. Руденко. – Красноярск : Красноярское книжное изд-во, 1976. – 122 с.

Второй оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. – М.: Росгидромет, 2014. – 1009 с.

Галахов, В. П. Условия формирования поверхностного стока в бассейне Кулундинского озера / В. П. Галахов // Известия АлтГУ. – 2003. – №3. – С. 71-78.

Гармс, Е. О. Экосистемный отклик горных ландшафтов Алтая на изменения климата / Е. О. Гармс, М. Г. Сухова // Мир науки, культуры, образования. – 2012. – № 6. С. 500-504.

Головко, Т. К. Сезонные изменения состояния фотосинтетического аппарата трех бореальных видов хвойных растений в подзоне средней тайги на европейском Северо-Востоке / Т. К. Головко, Я. Н. Яцко, О. В. Дымова // Хвойные бореальной зоны. – 2013. Т. 30. – № 1-2. – С. 73-78.

Гроздов, В. В. Дендрология / В. В. Гроздов. – М. : Гослесбуиздат, 1960. – 355 с.

Давыденко, О. В. Агроклиматическое районирование Беларуси в условиях изменения климата / О. В. Давыденко // Вестн. Белорус. гос. ун-та. Сер. 2 : Химия. Биология. География. – 2009. – № 1. – С. 106-111.

Демаков, Ю. П. Закономерности роста деревьев ели в пойме рек Большой и Малой Кокшаги / Ю. П. Демаков, А. В. Исаев, // Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». – 2009. № 4. – С. 68-123.

Догановский, А. М. Уровенный режим озер – интегральный показатель климатических и экологических изменений / А. М. Догановский // Общество. Среда. Развитие. – 2007. – № 1. – С. 103-110.

Дылис, Н. В. Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. Изменчивость и природное разнообразие / Н. В. Дылис. – М. : Изд-во АН СССР, 1961. – 210 с.

Дэви, Н. М. Современная динамика высокогорных лесов на Северном Урале: основные тенденции / Н. М. Дэви, В. В. Кукарских, А. А. Галимова, М. О. Бубнов, С. В. Зыков // Журнал Сибирского федерального университета. Серия: Биология. 2018. – Т. 11. – № 3. – С. 248-259.

Евдокименко, М. Д. Лесозэкологические последствия пожаров в светлохвойных лесах Забайкалья / М. Д. Евдокименко // Экология. – 2011. – № 3. – С. 191-196.

Жемчужина Хакасии (Природный комплекс Ширинского района) / Ред. В. П. Парначев, И. В. Букатин. – Абакан : Изд-во ХГУ им. Н.Ф. Катанова, 1997. – 180 с.

Жирина, Л.С. Возможность прогнозирования урожайности картофеля с помощью дендроклиматологических методов / Л. С. Жирина // Временные и пространственные изменения климата и годовые кольца деревьев. – Каунас, 1987. – № 2. – С. 85-90.

Жирнова, Д.Ф. Характер многолетней изменчивости урожайности сельскохозяйственных культур в Красноярском крае и Хакасии / Жирнова Д.Ф. – Красноярск, 2005. – 126 с.

Залибеков, З. Г. Аридные земли мира и их динамика в условиях современного климатического потепления / З. Г. Залибеков // Аридные экосистемы. – 2011. – Т. 17. – № 1(46). – С. 5-13

Замолотчиков, Д. Г. Антропогенная и естественная компоненты динамики температуры на территории России / Д. Г. Замолотчиков // Использование и охрана природных ресурсов в России. – 2013. – №. 1. – С. 36-42.

Зенкова, Н. А. Влияние погодно-климатических условий на качество зерна яровой мягкой пшеницы на Южном Урале / Н. А. Зенкова // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2004. – Т. 4 – № 4-1. – С. 31-32.

Зуев, В. В. Динамика весеннего подъема уровня бессточных озер (на примере озера Красиловское Алтайского края) / В. В. Зуев, Н. Е. Зуева, С. А. Кураков, И. А. Суторихин, Н. Ф. Харламова // География и природные ресурсы. – 2016. – № 4. – С. 76-80.

Исмагилова, А. А. Анализ уровня режима озер Башкирского Предуралья / А. А. Исмагилова // Инновационная наука. – 2015. – № 11-3. – С. 304-306.

Кайбияйнен, Л. К. Эколого-физиологические исследования сосны и сосновых древостоев / Л. К. Кайбияйнен // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. – 2003. – № 5. – С. 65-73.

Келер, В. В. Экологические и сортовые особенности формирования технологических качеств яровой пшеницы в лесостепи Красноярского края /

В. В. Келер. – Красноярск : Красноярский гос. аграрный ун-т, 2007. – 122 с.

Келер, В. В. Роль экологических условий в формировании урожайности ярового ячменя в Канской лесостепи / В. В. Келер // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. – 2013. – № 7. – С. 86-88.

Кнорре, А. А. Изменчивость видового разнообразия и надземной биомассы вдоль высотного трансекта северо-западной оконечности плато Путорана / А. А. Кнорре, А. В. Кирдянов, Е. В. Федотова, М. М. Наурзбаев // География и природные ресурсы. – 2006. – № 3. – С. 75-81.

Колосков, П.И. Климатический фактор сельского хозяйства и агроклиматическое районирование / П.И. Колосков. – Л. : Гидрометеиздат, 1971. – 328 с.

Коропачинский, И. Ю. Дендрофлора Алтайско-Саянской горной области / И. Ю. Коропачинский. – Новосибирск: Наука, 1975. – 290 с.

Коропачинский, И. Ю. Древесные растения Азиатской России / И. Ю. Коропачинский, Т. Н. Встовская. – Новосибирск : Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2002. – 707 с.

Костров, Н. А. Заметки о Минусинских инородцах и обитаемых ими местностях / Н.А. Костров // Енисейские губернские ведомости. – 1859. – № 11-27.

Край тайги, озер, пещер... Хакасия. Ширинский район / Ред. И. В. Букатин, Н. Р. Абдин – Абакан : Изд-во ХГУ им. Н.Ф. Катанова, 1999. – 180 с.

Крутовский, К. В. От популяционной генетики к популяционной геномике лесных древесных видов: интегрированный популяционно-геномный подход / К. В. Крутовский // Генетика. – 2006. – Т. 42. – №. 10. – С. 1304-1319.

Кузнецова, Е. П. Внутриландшафтная изменчивость радиальных приростов лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) Терехольской долины Тывы в XX в. / Е. П. Кузнецова, Д. Н. Козлов // Журнал СФУ. Биология. – 2011. – Т. 4. – № 4. – С. 325-337.

Кулагин, А. Ю. Особенности роста ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) на начальных этапах онтогенеза в широколиственно-хвойных лесах Уфимского плато / А. Ю. Кулагин, А. Н. Давыдычев, Г. А. Зайцев // Экология. – 2006. – № 1. – С. 70-

73.

Кусковский, В. С. Минеральные озера Сибири (юг Красноярского края) / В. С. Кусковский, А. С. Кривошеев. – Новосибирск : Наука, 1989. – 200 с.

Кухта, А. Е. Влияние температуры и осадков на годичный линейный прирост сосны обыкновенной на берегах Кандалакшского залива / А. Е. Кухта // Лесной вестник. – 2009. – № 1. – С. 61-66.

Латкин, Н. В. Красноярский округ Енисейской губернии : Очерк Н. В. Латкина, чл. Имп. Рус. геогр. о-ва / Н. В. Латкин. – СПб. : Тип. и лит. В. А. Тиханова, 1890. – 75 с.

Лебедеенко, Л. А. Некоторые цитологические особенности камбия лиственницы Сукачева как показатель роста / Л. А. Лебедеенко // Проблемы ботаники, XI. – 1969. – С. 269–283.

Лир, Х. Физиология древесных растений / Х. Лир, Г. Польстер, Г. И. Фидлер. – М. : Лесн. пром-сть, 1974. – 424 с.

Ловелиус, Н. В. Изменчивость прироста деревьев. Дендроиндикация природных процессов и антропогенных воздействий / Н. В. Ловелиус. – Л. : Наука, 1979. – 232 с.

Ловелиус, Н. В. Радиальный прирост сосны в сфагновых сосняках лесной зоны России и глобальные факторы среды / Н. В. Ловелиус, К. Н. Дьяконов, С. Б. Пальчиков, А. Ю. Ретеюм, Д. Е. Румянцев, В. А. Липаткин, А. В. Черакшев // Общество. Среда. Развитие (Terra Humana). – 2013. – Т. 4. – № 29. – С. 251-259.

Ляшенко, Г. В. Пространственная изменчивость ресурсов влаги в Украине с учетом мезо- и микроклимата / Г. В. Ляшенко // Український гідрометеорологічний журнал. – 2011. – № 8. – С. 92-97.

Магда, В. Н. Радиальный прирост сосны как индикатор атмосферного увлажнения в Минусинской котловине / В. Н. Магда, А. В. Зеленова // Известия Русского географического общества. – 2002. – Т. 134. – Вып. 1. – С. 73-79.

Магда, В. Н. Радиальный прирост древесных растений как показатель увлажнения на юге Сибири : дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Магда Валерий Николаевич. – Красноярск, 2003. – 188 с.

Магда, В. Н. Климатический отклик прироста деревьев в горных лесостепях Алтае - Саянского региона / В. Н. Магда, Е. А. Ваганов // Изв. РАН. Серия географич. – 2006. – № 5. – С. 92-100.

Магда, В. Н. Выделение климатического сигнала на увлажнение из древесно-кольцевых хронологий в горных лесостепях Алтае-Саянского региона / В. Н. Магда, Й. Блок, О. Ч. Ойдупаа, Е. А. Ваганов // Лесоведение. – 2011. – № 1. – С. 28-37.

Максимов, А. А. Природные циклы. Причины повторяемости экологических процессов / А. А. Максимов. – Л. : Наука, 1989. – 235 с.

Макунина, Н. И. Структура растительности степного и лесостепного поясов межгорных котловин Хакасии и Тувы / Н. И. Макунина // Растительный мир Азиатской России. – 2010. – № 2. – С. 50-57.

Макунина, Н.И. Ботанико-географическая характеристика лесостепи Алтае-Саянской горной области / Н. И. Макунина // Сибирский экологический журнал. – 2016. – № 3. – С. 405-413.

Малаховец, П. М. Эффективность создания культур ели в условиях Севера / П. М. Малаховец // Лесное хозяйство. – 1996. – № 1. – С. 34-35.

Малышева, Н. В. Изучение ленточных боров Алтайского края методами дендрохронологии и дистанционного зондирования / Н. В. Малышева, Е. В. Рыгалов, Т. Г. Плуталова // Известия Алтайского государственного университета. – 2013. – Т. 1. – № 3(79). – С. 134-137.

Махатков, И. Д. Поливариантность онтогенеза пихты сибирской / И. Д. Махатков // Бюл. моИП. отд. Биол. – 1991. – Т. 96. – № 6. – С. 79-88.

Машуков, Д. А., Бенькова, А. В. Различия в динамике роста лиственницы Гмелина на склонах северной и южной экспозиции северной тайги Центральной Эвенкии / Д. А. Машуков, А. В. Бенькова // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. – 2014. – № 3. – С. 127-133.

Менжулин, Г. В. Влияние изменений климата на урожайность сельскохозяйственных культур / Г. В. Менжулин. – Л. : Гидрометеиздат, 1976. – С. 41-48.

Методика государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур / Ред. М. А. Федин. – Вып.1. – Москва, 1985. – 216 с.

Мохов, И. И. Особенности формирования летней жары 2010 г. на европейской территории России в контексте общих изменений климата и его аномалий. Известия Российской академии наук / И. И. Мохов // Физика атмосферы и океана. – 2011. – Т. 47. – № 6. – С. 709-709.

Мочалов, С. А. Глобальное изменение климата и проблемы лесной экологии / С.А. Мочалов // Известия Уральского государственного университета. –2002. – № 23. – С. 48-52.

Мухин, В. М. Методические основы физико-статистических видов краткосрочных прогнозов стока горных рек / В. М. Мухин // Труды Гидрометеорологического научно-исследовательского центра Российской Федерации. – 2013. – № 349. – С. 5-46.

Мыглан, В. С. Влияние климатических изменений на хозяйственную деятельность населения Южной Сибири в «малый ледниковый период» / В. С. Мыглан, Д. В. Овчинников, Е. А. Ваганов, Д. Ф. Жирнова // География и природные ресурсы. – 2007. – № 1. – С. 90-96.

Мыглан, В.С. Климат и социум Сибири в малый ледниковый период / В. С. Мыглан. – Красноярск : Сиб. федерал. ун-т, 2010 – 230 с.

Нестеров, В. Г. Вопросы современного лесоводства / В. Г. Нестеров. – М. : Сельхозгиз, 1961. – 369 с.

Николаев, А. Н. Влияние динамики снежного покрова на рост и развитие лесов в Центральной Якутии / А. Н. Николаев, Ю. Б. Скачков // Криосфера Земли. – 2011. – № 3. – С. 71-80.

Николаев, А. Н. Влияние снежного покрова и температурного режима мерзлотных почв на радиальный прирост деревьев Центральной Якутии / А. Н. Николаев, Ю. Б. Скачков // Журнал СФУ. Биология. – 2012. – Т. 1. – № 5. – С. 43-51.

Николаев, М. В. Принципы целесообразного размещения зерновых культур в условиях изменяющегося климата / М. В. Николаев // Тенденции развития

агрофизики в условиях изменяющегося климата (к 80-летию Агрофизического НИИ) : Мат-лы Междунар. конф. – Санкт-Петербург, 2012. – С. 349-353.

Николаева, С. А. Влияние различных факторов на прирост деревьев *Pinus sibirica* в высокогорных лесах Центрального Алтая / С. А. Николаева, Д. А. Савчук, А. Ю. Бочаров // Журнал СФУ. Биология. – 2015. – Т. 8. – № 3. – С. 299-318.

Никольская, Л. А. Хакасия: Экономико-географический очерк / Л. А. Никольская. – Красноярск : Красноярское книжное изд-во, 1968. – 244 с.

Новикова, Н. М. Ответные реакции экосистем на изменение водного режима территорий в степной зоне / Н. М. Новикова, Н. А. Волкова, С. С. Уланова, И. Б. Шаповалова, А. А. Вышивкин // Аридные экосистемы. – 2011. – Т. 17. – № 3(48). – С. 38-48.

Новикова, Л. Ю. Прогнозирование продолжительности вегетационного периода у сортов яровых зерновых культур в условиях изменения климата / Л. Ю. Новикова, Н. Н. Дюбин, И. В. Сеферова, И. Г. Лоскутов, Е. В. Зуев // Сельскохозяйственная биология. – 2012. – № 5. – С. 78-87.

Огуреева Г. Н. Оробиомы как базовые единицы региональной оценки биоразнообразия горных территорий / Г. Н. Огуреева, М. В. Бочарников // Экосистемы: экология и динамика. – 2017. – № 2. – С. 52-81.

Ойдупаа, О. Ч. Длительные изменения летней температуры и радиальный рост лиственницы на верхней границе леса в Алтае-Саянской горной стране / О. Ч. Ойдупаа, Е. А. Ваганов, М. М. Наурзбаев // Лесоведение. – 2004. – № 6. – С. 14-24.

Оленин, С. М. Климатически обусловленная динамика радиального прироста сосны в ленточных борах Казахстана и ее прогноз / С. М. Оленин, В. С. Мазепа // Временные и пространственные изменения климата и годовичные кольца деревьев. Часть 2. – Каунас, 1987. – С. 53-62.

Орехов, Н. И. Влияние климатических факторов на прирост по диаметру молодых культур дуба / Н. И. Орехов, А. Н. Смольянов // Лесная таксация и лесоустройство : Межвуз. сб. науч. тр. – Красноярск, 1981. – с. 60-66.

Орешкова, Н. В. Генетическое разнообразие, популяционная структура и дифференциация лиственниц сибирской, Гмелина и Каяндера по данным SSR-

маркеров / Н. В. Орешкова, М. М. Белокопъ, С. Жамъянсурен // Генетика. – 2013. – Т. 49. – №. 2. – С. 204-204.

Орлова-Беньковская, М. Я. Динамика ареала трещалки лилейной (*Lilioceris lili*, Chrysomelidae, Coleoptera) указывает на вселение вида в Европу из Азии в XVI–XVII веке / М. Я. Орлова-Беньковская // Российский журнал биологических инвазий. – 2012. – Т. 5. – № 4. – С. 80-95.

Павлов, И. Н. Биотические и абиотические факторы усыхания хвойных лесов Сибири и Дальнего Востока / И. Н. Павлов // Сибирский экологический журнал. – 2015. – Т. 22. – № 4. – С. 537-554.

Павлова, Е. В. Экологический каркас Южно-Минусинской котловины / Е. В. Павлова, М. Л. Махрова, Г. Ю. Ямских // Вестник Кемеровского государственного университета. – 2015. – Т. 2. – № 1(61). – С. 90-98.

Панин, А. В. Палеоклимат, палеогидрология и палеокриогенез на юго-востоке Саяно-Тувинского нагорья в позднеледниковье и голоцене (по результатам изучения истории озера Тере-Холь) / А. В. Панин, М. А. Бронникова, О. Н. Успенская, Ю. Н. Фузеина, Е. Д. Шеремецкая, Е. В. Селезнева, Е. А. Константинов, Д. В. Магрицкий, А. Ланг // Бюллетень Комиссии по изучению четвертичного периода. – 2012. – № 72. – С. 104-121.

Панченко, Е. Д. (2017). Гидродинамика устьевой области реки Кянда (Беломорский бассейн) в летнюю и зимнюю межень 2016 и 2017 гг. / Е. Д. Панченко // Морские исследования и образование (MARESEDU-2017) : Труды VI Международной научно-практической конференции. – Москва : Изд-во: ООО "ПолиПРЕСС", 2017. – С. 734-738.

Парначев, В.П. Минеральные озера Республики Хакасия (общая характеристика и состав вод) / В. П. Парначев, И. И. Вишневецкий, Д. Бэнкс, Н. А. Макаренко, Ю. Г. Копылова, И. В. Сметанина, Н. В. Архипова, А. Л. Архипов // Вопросы географии Сибири. – 2003. – Вып. 25. – С. 118-135.

Переведенцев, Ю. П. Низкочастотные изменения атмосферного давления и приповерхностной температуры воздуха во внетропических широтах Северного полушария / Ю. П. Переведенцев, Р. М. Вильфанд, К. М. Шанталинский // Труды

Гидрометеорологического научно-исследовательского центра Российской Федерации. – 2016. – № 360. – С. 5-25.

Пиняскина, Е. В. Исследование фотосинтетической активности растений в зависимости от высотного градиента / Е. В. Пиняскина, А. Т. Маммаев, М. Х. Магомедова, М. Ю. Алиева // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2013. – Т. 15. – № 3-2. – С. 762-764.

Полевой, А. Н. Агрометеорологические прогнозы урожайности: проблемы и перспективы / А. Н. Полевой, В. М. Пасов // Труды ИЭМ. – М : МО Гидрометеоиздата, 1979. – Вып. 13(91).

Поликарпов, Н. П. Климат и горные леса Южной Сибири / Н. П. Поликарпов, Н. М. Чебакова, Д. И. Назимова. – Новосибирск: Наука, 1986. – 226 с.

Политова, Н. Г. Изменение показателей температурно-влажностного режима приземной атмосферы и реакция горных экосистем (на примере Алтайского государственного биосферного заповедника) / Н. Г. Политова, М. Г. Сухова, Т. Н. Жилина // Вестник Томского государственного университета. – 2013. – № 371. – С. 197-200.

Раунер, Ю. Л. Климат и урожайность зерновых культур / Ю. Л. Раунер. – М. : Наука, 1981. – 163 с.

Румянцев, Д. Е. Биологические основы изменчивости годовых колец / Д. Е. Румянцев, А. А. Епишков // Фундаментальные исследования. – 2015. – № 2 (часть 3). – С. 481-486

Рыгалова, Н. В. Изучение локальных особенностей радиального прироста сосны обыкновенной Касмалинского и Барнаульского ленточных боров методом пунктирной трансекты / Н. В. Рыгалова // Известия Алтайского государственного университета. – 2014а. – Т. 1. – № 3(83). – С. 78-83.

Рыгалова, Н. В. Реконструкция урожайности зерновых культур в Алтайском крае на основе хронологий сосны предгорий Алтая / Н. В. Рыгалова // География и природопользование Сибири : сборник статей. – Барнаул : Изд-во Алт. ун-та, 2014б. – Вып. 18. – С. 184-190.

Рыгалова, Н. В. Ретроспективное изучение динамики урожайности

сельскохозяйственных культур в Алтайском крае методом дендрохронологии / Н. В. Рыгалова, Н. И. Быков, Т. Г. Плуталова // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2014. – Т. 10. – № 120. – С. 43-49.

Рыгалова, Н. В. Пространственно-временная изменчивость климатического сигнала древесно-кольцевых хронологий ленточных и Приобских боров / Н. В. Рыгалова, Н. И. Быков // Журнал СФУ. Биология. – 2015. – Т. 8. – №. 4. – С. 394-409.

Савичев, О. Г. Водный баланс системы озёр Шира – Иткуль (Хакасия) / О. Г. Савичев, Н. В. Гусева, Б. Д. Абдуллаев // Вестник Томского государственного университета. – 2015. – № 391. – С. 214-219.

Свидерская, И. В. Модельная оценка оптимального соотношения между толщиной клеточной стенки и размером люмена у трахеид хвойных / И. В. Свидерская, В. Г. Суховольский, Е. Ю. Радостева, А. В. Кирдянов // Журнал СФУ. Биология. – Т. 4. – № 2. – С. 183-196.

Севастьянов, В. В. Климат высокогорных районов Алтая и Саян / В. В. Севастьянов. – Томск: Типография ТПУ, 1998. – 202 с.

Селянинов, Г. Т. О сельскохозяйственной оценке климата / Г. Т. Селянинов // Труды по сельскохозяйственной метеорологии. – 1928. – Вып. 20. – С.169-178.

Селянинов, Г. Т. Методика сельскохозяйственной характеристики климата / Г. Т. Селянинов. – Л.: Гидрометеиздат, 1937. – С. 5-27.

Семенов, Ю. М. Современное состояние и перспективы использования агроландшафтов Минусинской котловины / Ю. М. Семенов, Г. И. Лысанова, Е. В. Максютлова // География и природные ресурсы. – 2004. – № 2. – С. 78-83.

Сидорова, О. В. Реакция на климатические изменения лиственницы Каяндера на верхней границе леса и в долине реки Индигирки / О. В. Сидорова, М. М. Наурзбаев // Лесоведение. – 2002. – № 2. – С. 73-75.

Сидорова, О. В. Региональные особенности радиального прироста лиственницы на севере Средней Сибири по тысячелетним древесно-кольцевым хронологиям / О. В. Сидорова, Е. А. Ваганов, М. М. Наурзбаев, В. В. Шишов, М. К. Хьюс // Экология. – 2007. № 2. – С. 99-103.

Силкин, П. П. Анализ микроструктуры и химического состава годичных колец в дендрологических исследованиях / П. П. Силкин // Проблемы современной дендрологии : м-лы междунар. конф., посв. 100-летию со дня рождения член-корр. АН СССР П. И. Лапина. – М., 2009. – С. 645-651.

Силкин, П. П. Методы многопараметрического анализа структуры годичных колец хвойных / П. П. Силкин. – Красноярск: Сибирский федеральный университет, 2010. – 335 с.

Сиптиц, С. О. Влияние факторов на формирование аграрной структуры / С. О. Сиптиц, Е. А. Гатаулина // Экономика сельского хозяйства России. – 2014. – № 1. – С. 44-49.

Сиптиц, С. О. Влияние природно-климатического фактора на устойчивость аграрного производства / С. О. Сиптиц, И. А. Романенко, Н. Е. Евдокимова // Международный сельскохозяйственный журнал. – 2018. – Т. 4. – № 364. – С. 15-19.

Сиротенко, О.Д. Чувствительность сельского хозяйства России к изменениям климата, химического состава атмосферы и плодородия почв / О. Д. Сиротенко, Е.В. Абашина, В.Н. Павлова // Метеорология и гидрология. – 1995. – №4. – С.107-114.

Смирнова, Н. И. Исследование связи строения ксилемы ствола с характеристикой устьичного аппарата на примере дуба монгольского и дуба черешчатого в контрастных условиях произрастания / Н. И. Смирнова, Е. А. Ваганов, И. Н. Павлов, Е. В. Калинина, А. А. Коротков // Хвойные бореальной зоны. – 2012. – Т. 29. – № 3-4. – С. 277-283.

Справочник по климату СССР. Выпуск 21. Влажность воздуха, атмосферные осадки, снежный покров. – Л. : Гидрометеиздат, 1969. – 402 с.

Судачкова, Н. Е. Метаболизм хвойных и формирование древесины / Н. Е. Судачкова. – Новосибирск: Наука, 1977. – 230 с.

Сукачев, В. Н. История растительности СССР во время плейстоцена / В. Н. Сукачев. – М.; Л., 1938. – Т. 1. – С. 183-234.

Сурова, Г. А. Влагообеспеченность растений на дерново-подзолистых почвах в условиях центра нечерноземья РФ / Г. А. Сурова // Владимирский земледелец. –

2013. – № 4. – С. 23-25.

Схема территориального планирования Республики Хакасия : [утв. Постановлением № 763 Правительства Республики Хакасия от 14 ноя. 2011 г.]. // Вестник Хакасии. – Абакан. – 2012. – 16 марта. – № 24-26.

Табакова, М.А. Зависимость прироста лиственницы Гмелина на севере Средней Сибири от локальных условий произрастания / М. А. Табакова, А. В. Кирдянов, М. В. Брюханова, А. С. Прокушкин // Журнал СФУ. Биология. – 2011. – Т. 4. – № 4. – С. 314-324.

Ткачев, Б.П. Малые реки: современное состояние и экологические проблемы : Аналит. обзор / Б. П. Ткачев, В. И. Булатов. – Новосибирск : ГПНТБ СО РАН, 2002. – 114 с.

Ткаченко, М. Е. Общее лесоводство / М. Е. Ткаченко. – М., Л. : Гослесбумиздат, 1952. – 599 с.

Туганаев, В. В. Глобальное потепление климата и стратегия сохранения фиторазнообразия / В. В. Туганаев, И. Л. Бухарина, И. Л. // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: Мат-лы всероссийской конференции. Часть 3: Молекулярная систематика и биосистематика. Флора и систематика высших растений и флористика. Палеоботаника. Культурные и сорные растения. Ботаническое ресурсосведение и фармакогнозия. Охрана растительного мира. – Петрозаводск: Изд-во ИЛ КарНЦ РАН, 2008. – С. 391-393.

Тюлина, Л. Н. К эволюции растительного покрова предгорий Южного Урала / Л. Н. Тюлина // Записки Златоустовского общ-ва краеведения, 1929. – Вып. 1. – 18 с.

Усольцев, В. А. Фитомасса лесов Северной Евразии: база данных и география / В. А. Усольцев. – Екатеринбург: УрО РАН, 2001. – 708 с.

Фильрозе, Е. М. Способ проявления границ и структуры годовичных колец / Е. М. Фильрозе, Г. М. Гладушко // Дендрохронология и дендроклиматология. – Новосибирск: Наука, 1986. – С. 68-71.

Фонти, М. В. Особенности ксилогенеза сосны обыкновенной в разновозрастном древостое Минусинской котловины (Южная Сибирь) /

М. В. Фонти, Е. А. Бабушкина, Д. Ф. Жирнова, Е. А. Ваганов // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. – 2019. – В печати.

Хантемиров, Р. М. Динамика древесной растительности и изменения климата на севере Западной Сибири в голоцене : автореф. дисс.... д-ра. биол. наук : 03.00.16 / Хантемиров Рашит Мигатович. – Екатеринбург, 2009. – 43 с.

Хейфец, М. Н. К проблеме колебания уровня озера Иссык-Куль в свете современных изменений климата. Прибрежная зона озера Иссык-Куль / М. Н. Хейфец. – Фрунзе: Илим, 1979. – С. 131-137.

Чавчавадзе, Е. С. Древесина хвойных / Е. С. Чавчавадзе. – Л.: Наука, 1979. – 190 с.

Чередниченко, В. С. Колебания климата в Иле-Балхашском бассейне и его связь с уровнем озера / В. С. Чередниченко, Э. П. Кожамметова // Гидрометеорология и экология. – 2009. – № 3. – С. 62-77.

Черных, Д. В. Горные ландшафты: пространственная организация и экологическая специфика: Аналит. обзор / Д. В. Черных, В. И. Булатов. – Новосибирск : ГПНТБ, ИВЭП СО РАН, 2002. – 83 с.

Чистяков, К. В. Горы и люди: изменения ландшафтов и этносы внутриконтинентальных гор России / К. В. Чистяков, Н. В. Каледин, И. Г. Москаленко, Д. А. Ганюшкин, А. Б. Глебова, Е. С. Зелепукина, С. А. Хрущев, М. В. Сыромятина, А. В. Козачек, С. А. Гаврилкина, Д. В. Севастьянов, С. А. Новиков, Д. С. Богатуров, А. А. Музалёв, Р. А. Амбурцев, Ю. А. Ступин. – СПб: Издательство Санкт-Петербургский государственный университет, 2009. – 453 с.

Шабанов, С. И. Динамика радиального прироста *Pinus sylvestris* на фоне резких изменений почвенно-гидрологических условий / С. И. Шабанов, В. К. Тохтарь, // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. – 2012. – № 28. – С. 73-79.

Шаровкина, М. М. Некоторые особенности строения кроны молодых генеративных деревьев *Tilia platyphyllos* Scop. в разных экологических условиях / М. М. Шаровкина, И. С. Антонова // Вестник СПбГУ. – 2011. – Сер. 3. – Вып. 3. – С. 26-36.

Шиманюк, А. П. Биология древесных и кустарниковых пород СССР / А. П. Шиманюк. – М.: «Просвещение», 1964. – 479 с.

Шишов, В. В. Анализ изменчивости радиального прироста древесных растений на территории севера Евразии в последние десятилетия / В. В. Шишов, М. М. Наурзбаев, Е. А. Ваганов, А. Б. Ивановский, М. А. Корец // Известия РАН. Сер. географ. – 2007. – № 3. – С. 49-59.

Шиятов, С. Г. Дендрохронология верхней границы леса на Урале / С. Г. Шиятов. – М.: Наука, 1986. – 136 с.

Шиятов, С. Г. Методы дендрохронологии. Часть I. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации: Учебно-методическое пособие / С. Г. Шиятов, Е. А. Ваганов, А. В. Кирдянов, В. Б. Круглов, В. С. Мазепа, М. М. Наурзбаев, Р. М. Хантемиров – Красноярск : КрасГУ, 2000. – 80 с.

Шиятов, С. Г. Изменения климата и их влияние на горные экосистемы национального парка «Таганай» за последние столетия. Влияние изменений климата на экологию охраняемых природных территорий России: Анализ многолетних наблюдений / С. Г. Шиятов, В. С. Мазепа, П. А. Моисеев, М. Ю. Братухина // Влияние изменения климата на экосистемы. Охраняемые природные территории России: анализ многолетних наблюдений / Ред. А. Кокорин, А. Кожаринов, А. Минин. – М.: WWF – Всемирный фонд дикой природы, 2001. – С. 16-31.

Шиятов, С. Г. Климатогенная динамика лесотундровой растительности на Полярном Урале / С. Г. Шиятов, В. С. Мазепа // Лесоведение. – 2007. – № 6. – С. 11-22.

Шмакин, А. Б. Динамика климатических экстремумов в Северной Евразии в конце XX века / А. Б. Шмакин, В. В. Попова // Известия Российской академии наук. Физика атмосферы и океана. – 2006. – Т. 42. – № 2. – С. 157-166.

Шнитников, А. В. Внутривековая изменчивость компонентов общей увлажненности / А. В. Шнитников. – Л. : Наука, 1969. – 245 с.

Яровая пшеница в Восточной Сибири (биология, экология, селекция и

семеноводство, технология возделывания) / Под ред. Н.Г. Ведрова. – Красноярск : Краснояр. гос. аграр. ун-т., 1998. – 312 с.

Яценко-Хмелевский, А. А. Основы и методы анатомического исследования древесины / А. А. Яценко-Хмелевский. – М., Л.: Изд-во АН СССР. – 337 с.

Яцко, Я. Н. Пигментный комплекс зимне-и вечнозеленых растений в подзоне средней тайги европейского Северо-Востока / Я. Н. Яцко, О. В. Дымова, Т. К. Головки // Ботанический журнал. – 2009. – Т. 94. – № 12. – С. 1812-1820.

Abrahamsson, S. Maternal heterozygosity and progeny fitness association in an inbred Scots pine population / S. Abrahamsson, J. Ahlinder, P. Waldmann, M. R. Garcia-Gil // *Genetica*. – 2013. – Vol. 141. – No. 1-3. – P. 41-50.

Alberto, F. J. Potential for evolutionary responses to climate change—evidence from tree populations / F. J. Alberto, S. N. Aitken, R. Alía, S. C. González-Martínez, H. Hänninen, A. Kremer, F. Lefèvre, T. Lenormand, S. Yeaman, R. Whetten, O. Savolainen // *Global Change Biology*. – 2013. – Vol. 19. – No. 6. – P. 1645-1661.

Allen, C. D. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests / C. D. Allen, A. K. Macalady, H. Chenchouni, D. Bachelet, N. McDowell, M. Vennetier, T. Kitzberger, A. Rigling, D. D. Breshears, E. T. Hogg, P. Gonzalez // *Forest Ecology and Management*. – 2010. – No. 259. – P. 660-684.

Allen, C. D. Drought-induced shift of a forest–woodland ecotone: rapid landscape response to climate variation / C. D. Allen, D. D. Breshears // *PNAS*. – 1998. – Vol. 95. – No. 25. – P. 14839-14842.

Alvarez-Uria, P. Low temperature limits of root growth in deciduous and evergreen temperate tree species / P. Alvarez-Uria, C. Körner // *Functional Ecology*. – 2007. – No. 21. – P. 211-218.

Anchukaitis, K. J. Forward modeling of regional scale tree-ring patterns in the southeastern United States and the recent influence of summer drought / K. J. Anchukaitis, M. N. Evans, A. Kaplan, E. A. Vaganov, M. K. Hughes, H. D. Grissino-Mayer, M. A. Cane // *Geophysical Research Letters*. – 2006. – Vol. 33. – No. 4. – P. L04705.

Anderegg, W. R. Drought's legacy: multiyear hydraulic deterioration underlies widespread aspen forest die-off and portends increased future risk / W. R. Anderegg, L. Plavcová, L. D. Anderegg, U. G. Hacke, J. A. Berry, C. B. Field // *Global Change Biology*. – 2013. – Vol. 19. – No. 4. – P. 1188-1196.

Anderson, R.G. Relationships between climate, vegetation, and energy exchange across a mountain gradient / R. G. Anderson, M. L. Goulden // *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*. – 2011. – Vol. 116. – No. G1. – Article 026.

Anfodillo, T. Widening of xylem conduits in a conifer tree depends on the longer time of cell expansion downwards along the stem / T. Anfodillo, A. Deslauriers, R. Menardi, L. Tedoldi, G. Petit, S. Rossi // *Journal of Experimental Botany*. – 2012. – No. 63. – P. 837-845.

Anfodillo, T. Axial conduit widening in woody species: a still neglected anatomical pattern / T. Anfodillo, G. Petit, A. Crivellaro // *IAWA Journal*. – No. 34. – P. 352-364.

Angeloni, F. Genomic toolboxes for conservation biologists / F. Angeloni, N. Wagemaker, P. Vergeer, J. Ouborg // *Evolutionary Applications*. – 2012. – No. 5. – P. 130-143.

Antonova, G. F. Effects of environmental factors on wood formation in larch (*Larix sibirica* Ldb.) stems / G. F. Antonova, V. V. Stasova // *Trees*. – 1997. – Vol. 11. – No. 8. – P. 462-468.

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.

Asante, D. K. Gene expression changes during short day induced terminal bud formation in Norway spruce / D. K. Asante, I. A. Yakovlev, C. G. Fossdal, A. Holefors, L. Opseth, J. E. Olsen, O. Junttila, Ø. Johnsen // *Plant, Cell & Environment*. – 2011. – Vol. 34. – No. 2. – P. 332-346.

Babst, F. Blue intensity parameters derived from Ponderosa pine tree rings characterize intra-annual density fluctuations and reveal seasonally divergent water limitations / F. Babst, W. E. Wright, P. Szejner, L. Wells, S. Belmecheri, R.K. Monson // *Trees*. – 2016. – Vol. 30. – No. 4. – P. 1403-1415.

Balducci, L. Compensatory mechanisms mitigate the effect of warming and drought on wood formation / L. Balducci, H. E. Cuny, C. B. Rathgeber, A. Deslauriers, A. Giovannelli, S. Rossi // *Plant, Cell & Environment*. – 2016. – Vol. 39. – No. 6. – P. 1338-1352.

Barber, V. A. Reduced growth of Alaskan white spruce in the twentieth century from temperature-induced drought stress / V. A. Barber, G. P. Juday, B. P. Finney // *Nature*. – 2000. – Vol. 405. – No. 6787. – P. 668.

Battipaglia, G. Variations of vessel diameter and $\delta^{13}\text{C}$ in false rings of *Arbutus unedo* L. reflect different environmental conditions / G. Battipaglia, V. De Micco, W. A. Brand, P. Linke, G. Aronne, M. Saurer, P. Cherubini // *New Phytologist*. – 2010. – Vol. 188. – No. 4. – P. 1099-1112.

Battipaglia, G. Structure and function of intra-annual density fluctuations: mind the gaps / G. Battipaglia, F. Campelo, J. Vieira, M. Grabner, V. De Micco, C. Nabais, P. Cherubini, M. Carrer, A. Bräuning, K. Čufar, A. Di Filippo // *Frontiers in Plant Science*. – 2016. – Vol. 7. – Article 595.

Bear J. Dynamics of fluids in porous media / J. Bear. – Dover Publications, New York, 1972. – 800 p.

Becker, A. Global change and mountain regions / A. Becker, H. Bugmann. – IGBP Report 49, Royal Swedish Academy of Sciences, Stockholm, 2001. – 48 p.

Becker, A. Ecological and land use studies along elevational gradients / A. Becker, C. Körner, J. J. Brun, A. Guisan, U. Tappeiner // *Mountain Research and Development*. – 2007. – Vol. 27. – No. 1. – P. 58-65.

Beguería, S. Standardized precipitation evapotranspiration index (SPEI) revisited: parameter fitting, evapotranspiration models, tools, datasets and drought monitoring / S. Beguería, S. M. Vicente-Serrano, F. Reig, B. Latorre // *International Journal of Climatology*. – 2014. – Vol. 34. – No. 10. – P. 3001-3023.

Begum, S. Regulation of cambial activity in relation to environmental conditions: understanding the role of temperature in wood formation of trees / S. Begum, S. Nakaba, Y. Yamagishi, Y. Oribe, R. Funada // *Physiologia Plantarum*. – 2013. – Vol. 147. – No. 1. – P. 46-54.

Begum, S. Climate change and the regulation of wood formation in trees by temperature / S. Begum, K. Kudo, M. H. Rahman, S. Nakaba, Y. Yamagishi, E. Nabeshima, W. D. Nugroho, Y. Oribe, P. Kitin, H. O. Jin, R. Funada // *Trees*. – 2018. – Vol. 32. – No. 1. – P. 3-15.

Belmecheri, S. Multi-century evaluation of Sierra Nevada snowpack / S. Belmecheri, F. Babst, E. R. Wahl, D. W. Stahle, V. Trouet // *Nature Climate Change*. – 2016. – No 6. – P. 2-3.

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. – Vol. 10. – No. 6. – P. 877-891.

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*. – 2019. – Vol. 33. – No. 1. – P. 227-242.

Bindi, M. The responses of agriculture in Europe to climate change / M. Bindi, J. E. Olesen // *Regional Environmental Change*. – 2011. – Vol. 11. – No. 1. – P. 151-158.

Biondi, F. Dendrohydrology in 2050: Challenges and Opportunities / F. Biondi, S. Strachan // *Toward a Sustainable Water Future* / Eds. W.M. Grayman, D.P. Loucks, L. Saito. – ASCE, Reston, 2012. – P. 355-362.

Björklund, J. Cell size and wall dimensions drive distinct variability of earlywood and latewood density in Northern Hemisphere conifers / J. Björklund, K. Seftigen, F. Schweingruber, P. Fonti, G. Arx, M. V. Bryukhanova, H. E. Cuny, M. Carrer, D. Castagneri, D. C. Frank // *New Phytologist*. – 2017. – Vol. 216. – No. 3. – P. 728-40.

Blasing, T.J. Filtering the effect of competition from ring-width series / T. J. Blasing, D. N. Duval, E. R. Cook // *Tree-Ring Bulletin*. – 1983. – No. 43. – P. 19-30.

Booth, T.H. Assessing species climatic requirements beyond the realized niche: some lessons mainly from tree species distribution modeling / T. H. Booth // *Climatic Change*. – 2017. – Vol. 145. – No. 3-4. – P. 259-271.

Bradley, R. S. Holocene Perspectives on Future Climate Change / R. S. Bradley //

Natural Climate Variability and Global Warming: A Holocene Perspective / Eds. R. W. Battarbee, H. A. Binney. – Wiley-Blackwell, London, 2009. – P. 254-268.

Briffa, K. R. Towards an objective approach to standardization / K. R. Briffa, T. M. L. Wigley, P. D. Jones // *Methods of Dendrochronology* / Eds. L. Kairiukstis, Z. Bednarz, E. Feliksik. – IIASA/Polish Academy of Sciences, Warsaw, 1987. – P. 69-86.

Briffa, K. R. Trees tell of past climates: but are they speaking less clearly today? / K. R. Briffa, F. H. Schweingruber, P. D. Jones, T. J. Osborn, I. C. Harris, S. G. Shiyatov, E. A. Vaganov, H. Grudd // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. – 1998. – Vol. 353. – No. 1365. – P. 65-73.

Briffa, K. R. Basic chronology statistics and assessment / K. R. Briffa, P. D. Jones // *Methods of Dendrochronology. Application in Environmental Sciences* / Eds. E. R. Cook, L. A. Kairiukstis. – Springer, Dordrecht, 1990. – P. 137-152.

Briffa, K. R. Tree-ring width and density data around the Northern Hemisphere: Part 1, local and regional climate signals / K. R. Briffa, T. J. Osborn, F. H. Schweingruber, P. D. Jones, S. G. Shiyatov, E. A. Vaganov // *Holocene*. – 2002. – Vol. 12. – No. 6. – P. 737-757.

Briffa, K. R. Large scale temperature inferences from tree rings: A review / K. R. Briffa, T. J. Osborn, F. H. Schweingruber // *Global and Planetary Change*. – 2004. – No. 40. – P. 11-26.

Briffa, K. R. A closer look at regional curve standardization of tree-ring records: justification of the need, a warning of some pitfalls, and suggested improvements in its application / K. R. Briffa, T. M. Melvin // *Dendroclimatology: progress and prospects* / Eds. M. K. Hughes, H. F. Diaz, T. W. Swetnam. – Springer Verlag, 2011. – P. 113-145.

Brown, H.P. Textbook of wood technology / H.P. Brown, A.J. Panshin, C. C. Forsaith. – McGraw-Hill, New York, 1949. – 652 p.

Bryukhanova, M. Xylem plasticity allows rapid hydraulic adjustment to annual climatic variability / M. Bryukhanova, P. Fonti // *Trees*. – 2013. – Vol. 27. – No. 63. – P. 485-496.

Bryukhanova, M. The response of $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$ and cell anatomy in *Larix gmelinii* tree rings to differing soil active layer depths / M. Bryukhanova, P. Fonti,

A. V. Kirilyanov, R. Siegwolf, M. Saurer, N. Pochebyt, O. V. Sidorova, A. Prokushkin // *Dendrochronologia*. – 2015. – No. 34. – P. 51-59.

Bunn, A.G. Topographic mediation of growth in high elevation foxtail pine (*Pinus balfouriana* Grev. et Balf.) forests in the Sierra Nevada, USA / A. G. Bunn, L. A. Waggoner, L. J. Graumlich. // *Global Ecology and Biogeography*. – 2005. – No. 14. – P. 103-114.

Bunn, A. G. Comparing forest measurements from tree rings and a space-based index of vegetation activity in Siberia / A. G. Bunn, M. K. Hughes, A. V. Kirilyanov, M. Losleben, V. V. Shishov, L. T. Berner, A. Oltchev, E. A. Vaganov // *Environmental Research Letters*. – 2013. – Vol. 8. – No. 3. – Article 035034.

Büntgen, U. Diverse climate sensitivity of Mediterranean tree-ring width and density / U. Büntgen, D. Frank, V. Trouet, J. Esper // *Trees*. – 2010. – Vol. 24. – No. 2. – P. 261-273.

Büntgen, U. Bridge over troubled water valuing Russia's scientific landscape / U. Büntgen // *Climate research*. – 2016. – Vol. 70. – No. 1. – P. 95-98.

Bush, R. M. The fitness consequences of multiple-locus heterozygosity: The relationship between heterozygosity and growth rate in pitch pine (*Pinus rigida* Mill.) / R. M. Bush, P. E. Smouse, F. T. Ledig // *Evolution*. – 1987. – Vol. 41. – No. 4. – P. 787-798.

Büyüksarı, Ü. Intra-ring properties of earlywood and latewood sections of sessile oak (*Quercus petraea*) wood / Ü. Büyüksarı, N. As, T. Dünder // *BioResources*. – 2017. – Vol. 13. – No. 1. – C. 836-845.

Cai, Q. Two centuries temperature variations over subtropical southeast China inferred from *Pinus taiwanensis* Hayata tree-ring width / Q. Cai, Y. Liu // *Climate Dynamics*. – 2017. – Vol. 48. – No. 5-6. – P. 1813-1825.

Camarero, J. J. Plastic bimodal xylogenesis in conifers from continental Mediterranean climates / J. J. Camarero, J. M. Olano, A. Parras // *New Phytologist*. – 2010. – Vol. 185. – No. 2. – P. 471-480.

Campbell, E. M. Ecological resilience and complexity: a theoretical framework for understanding and managing British Columbia's forest ecosystems in a changing climate

: Technical Report / E. M. Campbell, S. C. Saunders, K. D. Coates, D. V. Meidinger, A. MacKinnon, G. A. O'Neil, D. J. MacKillop, S. C. DeLong, D. G. Morgan. – British Columbia : Ministry of Forests and Range, Forest Science Program, 2009. – 36 p.

Campelo, F. Climatic significance of tree-ring width and intra-annual density fluctuations in *Pinus pinea* from a dry Mediterranean area in Portugal / F. Campelo, C. Nabais, H. Freitas, E. Gutiérrez // *Annals of Forest Science*. – 2006. – Vol. 64. – No. 2. – P. 229-238.

Campelo, F. Tree-ring growth and intra-annual density fluctuations of *Pinus pinaster* responses to climate: does size matter? / F. Campelo, J. Vieira, C. Nabais // *Trees*. – 2013. – Vol. 27. – No. 3. – P. 763-772.

Carrer, M. Age-dependent tree-ring growth responses to climate in *Larix decidua* and *Pinus cembra* / M. Carrer, C. Urbinati // *Ecology*. – 2004. – Vol. 85. – No. 3. – P. 730-740.

Carrer, M. Distilling allometric and environmental information from time series of conduit size: the standardization issue and its relationship to tree hydraulic architecture / M. Carrer, G. von Arx, D. Castagneri, G. Petit // *Tree Physiology*. – 2015. – Vol. 35. – No. 1. – P. 27-33.

Carrer, M. Retrospective analysis of wood anatomical traits reveals a recent extension in tree cambial activity in two high-elevation conifers / M. Carrer, D. Castagneri, A. L. Prendin, G. Petit, G. von Arx // *Frontiers in Plant Science*. – 2017. – No. 8. – P. 737.

Case, B.S. A novel framework for disentangling the scale-dependent influences of abiotic factors on alpine treeline position / B. S. Case, R. P. Duncan // *Ecography*. – 2014. – No. 37. – P. 838–851.

Castagneri, D. How does climate influence xylem morphogenesis over the growing season? Insights from long-term intra-ring anatomy in *Picea abies* / D. Castagneri, P. Fonti, G. von Arx, M. Carrer // *Annals of Botany*. – 2017. – Vol. 119. – No. 6. – P. 1011-1020.

Cato, S. Wood formation from the base to the crown in *Pinus radiata*: gradients of tracheid wall thickness, wood density, radial growth rate and gene expression / S. Cato,

L. McMillan, L. Donaldson, T. Richardson, C. Echt, R. Gardner // *Plant Molecular Biology*. – 2006. – Vol. 60. – No. 4. – P. 565-581.

Cavieres, L.A. Gas exchange and low temperature resistance in two tropical high mountain tree species from the Venezuelan Andes / L. A. Cavieres, F. Rada, A. Azócar, C. García-Núñez, H. M. Cabrera // *Acta Oecologica*. – 2000. – No. 21. – P. 203–211.

Cavin, L. Highest drought sensitivity and lowest resistance to growth suppression are found in the range core of the tree *Fagus sylvatica* L. not the equatorial range edge / L. Cavin, A. S. Jump // *Global change biology*. – 2017. – Vol. 23. – No. 1. – P. 362-379.

Ceglar, A. Impact of meteorological drivers on regional inter-annual crop yield variability in France / A. Ceglar, A. Toreti, R. Lecerf, M. Van der Velde, F. Dentener // *Agricultural and Forest Meteorology*. – 2016. – No. 216. – P. 58-67.

Chae, H. Local variability in temperature, humidity and radiation in the BaekduDaegan Mountain protected area of Korea / H. Chae, H. Lee, S. Lee, Y. Cheong, G. Um, B. Mark, N. Patrick // *Journal of Mountain Science*. – 2012. – Vol. 9. – No. 5. – P. 613-627.

Challinor, A. J. A meta-analysis of crop yield under climate change and adaptation / A. J. Challinor, J. Watson, D. B. Lobell, S. M. Howden, D. R. Smith, N. Chhetri, // *Nature Climate Change*. – 2014. – Vol. 4. – No. 4. – P. 287.

Chapman, W. L. Recent variations of sea ice and air temperature in high latitudes / W. L. Chapman, J. E. Walsh // *Bulletin of the American Meteorological Society*. – 1993. – Vol. 74. – No. 1. – P. 33-47.

Chapin III, F. S. The ecology and economics of storage in plants / F. S. Chapin III, E. D. Schulze, H. A. Mooney // *Annual Review of Ecology and Systematics*. – 1990 – Vol. 21. – No. 1. – P. 423-447.

Chelo, I. M. The opportunity for balancing selection in experimental populations of *Caenorhabditis elegans* / I. M. Chelo, H. Teotonio // *Evolution*. – 2013. – No. 67. – P. 142-156.

Chen, C. Development and characterization of microsatellite loci in western larch (*Larix occidentalis* Nutt.) / C. Chen, C. Liewlaksaneeyanawin, T. Funda, A. Kenawy, C. H. Newton, Y. A. El-Kassaby // *Molecular Ecology Resources*. – 2009. – Vol. 9. – No.

3. – P. 843-845.

Chen, Z. Tree-ring based precipitation reconstruction for the forest–steppe ecotone in northern Inner Mongolia, China and its linkages to the Pacific Ocean variability / Z. Chen, X. Zhang, M. Cui, X. He, W. Ding, J. Peng // *Global and Planetary Change*. – 2012. – No. 86. – P. 45-56.

Chen, F. A 426-year drought history for Western Tian Shan, Central Asia, inferred from tree rings and linkages to the North Atlantic and Indo–West Pacific Oceans / F. Chen, Y. J. Yuan, F. H. Chen, W. S. Wei, S. L. Yu, X. J. Chen, Z.A. Fan, R. B. Zhang, T. W. Zhang, H. M. Shang, L. Qin // *The Holocene*. – 2013. – Vol. 23. – No. 8. – P. 1095-1104.

Chen, F. Recent climate warming of central China reflected by temperature-sensitive tree growth in the eastern Qinling Mountains and its linkages to the Pacific and Atlantic oceans / F. Chen, R. B. Zhang, H. Q. Wang, L. Qin // *Journal of Mountain Science*. – 2015. – Vol. 12. – No. 2. – P. 396-403.

Chen, F. Precipitation reconstruction for the northwestern Chinese Altay since 1760 indicates the drought signals of the northern part of inner Asia / F. Chen, Y. Yuan, T. Zhang, H. Shang // *International Journal of Biometeorology*. – 2016. – Vol. 60. – No. 3. – P. 455-463.

Chen, L. Drought explains variation in the radial growth of white spruce in western Canada / L. Chen, J. G. Huang, K. J. Stadt, P. G. Comeau, L. Zhai, A. Dawson, S. A. Alam // *Agricultural and Forest Meteorology*. – 2017. – No. 233. P. 133-142.

Chytrý., M. Diversity of forest vegetation across a strong gradient of climatic continentality: Western Sayan Mountains, southern Siberia / M. Chytrý, J. Danihelka, S. Kubešová, P. Lustyk, N. Ermakov, M. Hájek, P. Hájková, M. Kočí, Z. Otýpková, J. Roleček, M. Řezníčková // *Plant Ecology*. – 2008. – Vol. 196. – No. 1. – P. 61-83.

Climate Change and Food Security: Adapting Agriculture to a Warmer World / Eds. D. Lobell, M. Burke. – Dordrecht : Springer, 2010. – 197 p.

Cook, E. R. The smoothing spline: A new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies / E. R. Cook, K. Peters // *Tree-Ring Bulletin*. – 1981. – Vol. 41. – P. 45-53.

Cook, E. R. A time series approach to tree-ring standardization : PhD Thesis / Cook Edward Roger. – Tucson: Arizona University Press, 1985. – 171 p.

Cook, E. R. A conceptual linear aggregate model for tree rings / Cook, E. R. // Methods of dendrochronology: applications in the environmental sciences / Eds. E. R. Cook, L. A. Kairiukstis. – Dordrecht; Boston ; London : Kluwer Acad. Publ., 1990. – P. 98-104.

Cook, E. R. Spatial regression methods in dendroclimatology: A review and comparison of two techniques / E. R. Cook, K. R. Briffa, P.D .Jones // International Journal of Climatology. – 1994. – No. 14. – P. 379-402.

Cook, E. R. Drought reconstructions for the continental United States / E. R. Cook, D. M. Meko, D. W. Stahle, M. K. Cleaveland // Journal of Climate. – 1999. – Vol. 12. – No. 4. – P. 1145-1162.

Cook, E. R. Program ARSTAN (Version 41d) / E. R. Cook, P. J. Krusic. – Lamont-Doherty Earth Observatory, Columbia University, Palisades, NY, 2005. <http://www.ldeo.columbia.edu/tree-ring-laboratory/res...>

Cook, E.R. Old World megadroughts and pluvials during the Common Era / E. R. Cook, R. Seager, Y. Kushnir, K. R. Briffa, U. Büntgen, D. Frank, P. J. Krusic, W. Tegel, G. van der Schrier, L. Andreu-Hayles, M. Baillie // Science Advances. – 2015. – Vol. 1. – No. 10. – Article e1500561.

Cook, B. I. Spatiotemporal drought variability in the Mediterranean over the last 900 years / B. I. Cook, K. J. Anchukaitis, R. Touchan, D. M. Meko, E. R. Cook // Journal of Geophysical Research : Atmospheres. – 2016. – Vol. 121. – No. 5. – P. 2060-2074.

Cooke, J. E. The dynamic nature of bud dormancy in trees: environmental control and molecular mechanisms / J. E. Cooke, M. E. Eriksson, O. Junttila / Plant, Cell & Environment. – 2012. – Vol. 35. – No. 10. – P. 1707-1728.

Coulthard, B. A 477-year dendrohydrological assessment of drought severity for Tsable River, Vancouver Island, British Columbia, Canada / B. Coulthard, D. J. Smith // Hydrological Processes. – 2016. – Vol. 30. – P. 1676-1690.

Cropper, J. R. Comment on “Climatic reconstruction from tree-rings” / J. R. Cropper // Climate from Tree Rings / Eds. M. K. Hughes, P. M. Kelly, J. R. Pilcher,

V. C. LaMarche Jr. – Cambridge University Press., 1982. – P. 65-67.

Cullen, L. E. Climate change and tree-ring relationships of *Nothofagus menziesii* tree-line forests / L. E. Cullen, J. G. Palmer, R. P. Duncan, G. H. Stewart // *Canadian Journal of Forest Research*. – 2001. – Vol. 31. – No. 11. – P. 1981-1991.

Cuny, H., 2013. Dynamique intra-annuelle de la formation du bois de trois espèces de conifères (sapin pectiné, épicéa commun, pin sylvestre) dans les vosges: De la description des patrons saisonniers de la croissance à l'étude de l'influence de l'environnement sur la cinétique du développement cellulaire et les caractéristiques anatomiques du xylème : [диссертация] / Henri Cuny. – Nancy : University of Lorraine, 2013. – 285 p.

Cuny, H. E. Generalized additive models reveal the intrinsic complexity of wood formation dynamics / H. E. Cuny, C. B. Rathgeber, T. S. Kiessé, F. P. Hartmann, I. Barbeito, M. Fournier // *Journal of Experimental Botany*. – 2013. – Vol. 64. – No. 7. – P. 1983-1994.

Cuny, H. E. Kinetics of tracheid development explain conifer tree-ring structure / H. E. Cuny, C. B. Rathgeber, D. Frank, P. Fonti, M. Fournier // *New Phytologist*. – 2014. – Vol. 203. – No. 4. – P. 1231-1241.

Cuny, H. Xylogenesis: Coniferous trees of temperate forests are listening to the climate tale during the growing season, but only remember the last words! / H. Cuny, C. Rathgeber // *Plant Physiology*. – 2016. – No. 171. – P. 306-317.

D'Arrigo, R. On the 'divergence problem' in northern forests: a review of the tree-ring evidence and possible causes / R. D'Arrigo, R. Wilson, B. Liepert, P. Cherubini // *Global and Planetary Change*. – 2008. – Vol. 60. – No. 3-4. – P. 289-305.

Darikova, Y. A. Changes in the anatomical structure of tree rings of the rootstock and scion in the heterografts of Siberian pine / Y. A. Darikova, E. A. Vaganov, G. V. Kuznetsova, A. M. Grachev // *Trees*. – 2013. – Vol. 27. – No. 6. – P. 1621-1631.

Davi N. K. Extension of drought records for central Asia using tree rings: west-central Mongolia / N. K. Davi, G. C. Jacoby, A. E. Curtis, N. Baatarbileg // *Journal of Climate*. – 2006. – Vol. 19 – No. 2. – P. 288-299.

David, P. A quantitative model of the relationship between phenotypic variance

and heterozygosity at marker loci under partial selfing / P. David // *Genetics*. – 1999. – Vol. 153. – No. 3. – P. 1463–1474.

De Micco, V. Discrete versus continuous analysis of anatomical and $\delta^{13}\text{C}$ variability in tree rings with intra-annual density fluctuations / V. De Micco, G. Battipaglia, W. A. Brand, P. Linke, M. Saurer, G. Aronne, P. Cherubini // *Trees*. – 2012. – Vol. 26. – No. 2. – P. 513–524.

De Micco, V. Are wood fibres as sensitive to environmental conditions as vessels in tree rings with intra-annual density fluctuations (IADFs) in Mediterranean species? / V. De Micco, G. Battipaglia, A. Balzano, P. Cherubini, G. Aronne // *Trees*. – 2016. – Vol. 30. – No. 3. – P. 971–983.

Deng, S. F. Vegetation cover variation in the Qilian Mountains and its response to climate change in 2000–2011 / S. F. Deng, T. B. Yang, B. Zeng, X. F. Zhu, H. J. Xu // *Journal of Mountain Science*. – 2013. – Vol. 10. – No. 6. – P. 1050–1062.

Denne, M. P. A comparison of root-and shoot-wood development in conifer seedlings / M. P. Denne // *Annals of Botany*. – 1972. – Vol. 36. – No. 3. – P. 579–587.

Denne, M.P. Effects of environmental change on wood production and wood structure in *Picea sitchensis* seedlings / M. P. Denne // *Annals of Botany*. – 1976. – Vol. 40. – No. 5. – P. 1017–1028.

Denne, M. P. Definition of latewood according to Mork / M.P. Denne // *IAWA Bulletin*. – 1989. – Vol. 10. – No. 1. – P. 59–62.

DeRose, R. J. Tree-ring reconstruction of the level of Great Salt Lake, USA / R. J. DeRose, S.-Y. Wang, B.M. Buckley, M.F. Bekker // *The Holocene*. – 2014. – Vol. 24. – No. 7. – P. 805–813.

Deryng, D. Global crop yield response to extreme heat stress under multiple climate change futures / D. Deryng, D. Conway, N. Ramankutty, J. Price, R. Warren // *Environmental Research Letters*. – 2014. – Vol. 9. – No. 3. – Article 034011.

Deslauriers, A. Intra-annual tracheid production in balsam fir stems and the effect of meteorological variables / A. Deslauriers, H. Morin // *Trees*. – 2005. – Vol. 19. – No. 4. – P. 402–408.

Deslauriers, A. Ecophysiology and plasticity of wood and phloem formation /

A. Deslauriers, P. Fonti, S. Rossi, C. B. K. Rathgeber, J. Gričar // Dendroecology. Ecological Studies (Analysis and Synthesis) / Eds. M. Amoroso, L. Daniels, P. Baker, J. Camarero. – Cham : Springer, 2017. – P. 13-33.

DeSoto, L. Intra-annual patterns of tracheid size in the Mediterranean tree *Juniperus thurifera* as an indicator of seasonal water stress / L. DeSoto, M. De la Cruz, P. Fonti // Canadian Journal of Forest Research. – 2011. – Vol. 41. – No. 6. – P. 1280-1294.

Devey, M. E. A genetic linkage map for *Pinus radiata* based on RFLP, RAPD, and microsatellite markers / M. E. Devey, J. C. Bell, D. N. Smith, D. B. Neale, G.F. Moran // Theoretical and Applied Genetics. – 1996. – Vol. 92. – No. 6. – P. 673-679.

Di Filippo, A. Bioclimate and growth history affect beech lifespan in the Italian Alps and Apennines / A. Di Filippo, F. Biondi, M. Maugeri, B. Schirone, G. Piovesan // Global Change Biology. – 2012. – Vol. 18. – No. 3. – P. 960-972.

Di Filippo, A. The longevity of broadleaf deciduous trees in Northern Hemisphere temperate forests: insights from tree-ring series / A. Di Filippo, N. Pederson, M. Baliva, M. Brunetti, A. Dinella, K. Kitamura, H. D. Knapp, B. Schirone, G. Piovesan // Frontiers in Ecology and Evolution. – 2015. – Vol. 3. – Article 46.

Dodd, R. S. Kinetics of tracheid differentiation in Douglas-fir / R. S. Dodd, P. Fox // Annals of Botany. – 1990. – Vol. 65. – No. 6. – P. 649-657.

Dong, T. Assessing the impact of climate variability on cropland productivity in the Canadian prairies using time series MODIS FAPAR / T. Dong, J. Liu, J. Shang, B. Qian, T. Huffman, Y. Zhang, C. Champagne, B. Daneshfar // Remote Sensing. – 2016. – Vol. 8. – No. 4. – P. 281.

Dorado Linán, I. Age effects and climate response in trees: a multi-proxy tree-ring test in old-growth life stages / I. Dorado Linán, E. Gutiérrez, I. Heinrich, L. Andreu-Hayles, E. Muntán, F. Campelo, G. Helle // European Journal of Forest Research. – 2012. – Vol. 131. – No. 4. – P. 933-944.

Douglass, A. E. Climatic cycles and tree-growth. A study of the annual rings of trees in relation to climate and solar activity / A. E. Douglass. – Washington : Carnegie Inst., 1919. – 127 p.

Dracup, J. A. On the definition of droughts / J. A. Dracup, K. S. Lee, E. G. Paulson

Jr. // Water Resources Research. – 1980. – Vol. 16. – No. 2. – P. 297-302.

Drew, D. M. A model of stem growth and wood formation in *Pinus radiata* / D. M. Drew, G. Downes // Trees. – 2015. – Vol. 29. – No. 5. – P. 1395-1413.

Driscoll, W. Divergent tree growth response to recent climatic warming, Lake Clark National Park and Preserve, Alaska / W. Driscoll, G. Wiles, R. D'Arrigo, M. Wilmking // Geophysical Research Letters. – 2005. – Vol. 32. – Article L20703.

Dulamsuren, C. Response of tree-ring width to climate warming and selective logging in larch forests of the Mongolian Altai / C. Dulamsuren, M. Khishigjargal, C. Leuschner, M. Hauck // Journal of Plant Ecology. – 2013. – Vol. 7. – No. 1. – P. 24-38.

Easterling, D. R. Climate extremes: observations, modeling, and impacts / D. R. Easterling, G. A. Meehl, C. Parmesan, S. A. Changnon, T. R. Karl, L. O. Mearns // Science. – 2000. – Vol. 289. – No. 5487. – P. 2068-2074.

Eddy, J. A. The Maunder minimum / J. A. Eddy // Science. – 1976. – Vol. 192. – No. 4245. – P. 1189-1202.

Eilmann, B. Drought-induced adaptation of the xylem in Scots pine and pubescent oak / B. Eilmann, R. Zweifel, N. Buchmann, P. Fonti, A. Rigling // Tree Physiology. – 2009. – Vol. 29. – No. 8. – P. 1011-1020.

Esper, J. Low-frequency signals in long tree-ring chronologies for reconstructing past temperature variability / J. Esper, E. R. Cook, F. H. Schweingruber // Science. – 2002. – Vol. 295. – No. 5563. – P. 2250-2253.

Esper, J. Climate signal age effects-evidence from young and old trees in the Swiss Engadin / J. Esper, R. Niederer, P. Bebi, D. Frank // Forest Ecology and Management. – 2008. – Vol. 255. – No. 11. – P. 3783-3789.

Esper, J. Trends and uncertainties in Siberian indicators of 20th century warming / J. Esper, D. Frank, U. Büntgen, A. Verstege, R. M. Hantemirov, A. V. Kirdyanov // Global Change Biology. – 2010. – No. 16. – P. 386-398.

Ettinger, A. K. Climate determines upper, but not lower, altitudinal range limits of Pacific Northwest conifers / A. K. Ettinger, K. R. Ford, J. HilleRisLambers // Ecology. – 2011. – Vol. 92. – No. 6. – P. 1323-1331.

Everett, J. T. The Arctic and Antarctic / J. T. Everett, B. B. Fitzharris, B. Maxwell // IPCC. Special Report on the Regional Impacts of Climate Change. – Cambridge, N. Y. : Cambridge University Press, 1998. – P. 85-103.

Fauquette, S. The Alps: A Geological, Climatic and Human Perspective on Vegetation History and Modern Plant Diversity / S. Fauquette, J.-P. Suc, F. Médail, S. D. Muller, G. Jiménez-Moreno, A. Bertini, E. Martinetto, S.-M. Popescu, Z. Zheng, J.-L. de Beaulieu // Mountains, Climate and Biodiversity / Eds. C. Hoorn, A. Perrigo, A. Antonelli. – Wiley-Blackwell, 2018. – P. 413-428.

Ferguson, C. W. A 7104-year annual tree-ring chronology for Bristlecone Pine, *Pinus aristata*, from the White Mountains, California / C. W. Ferguson // Tree-Ring Bulletin. – 1969. – Vol. 29. – No. 3-4. – P. 3-29.

Filion, L. Light rings in subarctic conifers as a dendrochronological tool / L. Filion, S. Payette, L. Gauthier, Y. Boutin // Quaternary Research. – 1986. – Vol. 26. – No. 2. – P. 272-279.

Fishman, R. More uneven distributions overturn benefits of higher precipitation for crop yields / R. Fishman // Environmental Research Letters. – 2016. – Vol. 11. – No. 2. – Article 024004.

Fonti, P. Studying global change through investigation of the plastic responses of xylem anatomy in tree rings / P. Fonti, G. von Arx, I. García-González, B. Eilmann, U. Sass-Klaassen, H. Gärtner, D. Eckstein // New Phytologist. – 2010. – Vol. 185. – No. 1. – P. 42-53.

Fonti, P. Xylem plasticity in response to climate / P. Fonti, S. Jansen // New Phytologist. – 2012. – Vol. 195. – No. 4. – P. 734-736.

Fonti, P. Temperature-induced responses of xylem structure of *Larix sibirica* (Pinaceae) from the Russian Altay / P. Fonti, M. V. Bryukhanova, V. S. Myglan, A. V. Kirilyanov, O. V. Naumova, E. A. Vaganov // American Journal of Botany. – 2013. – Vol. 100. – No. 7. – P. 1332-1343.

Friedrichs, D. A. Species-specific climate sensitivity of tree growth in Central-West Germany / D. A. Friedrichs, V. Trouet, U. Buntgen, D. C. Frank, J. Esper, B. Neuwirth, J. Löffler // Trees. – 2009. – No. 23. – P. 729-739.

Fritts, H. C. Tree-ring evidence for climatic changes in western North America / H. C. Fritts // *Monthly Weather Review*. – 1965. – No. 93. – P. 421–443.

Fritts, H. C. Tree-ring and climate / H. C. Fritts. – London, N. Y., San Francisco : Academic Press, 1976. – 567 p.

Fritts, H. C. Historical changes in forest response to climatic variations and other factors deduced from tree rings / H. C. Fritts // *Effects of changes in stratospheric ozone and global climate. Vol. 3: Climate Changes* / Ed. J. G. Titus. – Washington, D. C. : U.S. EPA, 1986. – 21 p.

Fritts, H. C. Dendroecology: A tool for evaluating variations in past and present forest environments / H. C. Fritts, T. W. Swetnam // *Advances of Ecological Research*. – 1989. – No. 19. – P. 111-188.

Fritts, H. C. Modeling tree-ring and environmental relationships for dendrochronological analysis / H. C. Fritts // *Forest Growth: Process Modeling of Responses to Environmental Stress*. / Eds. R. K. Dixon, R. S. Meldahl, G. A. Ruark, W. G. Warren. – Oregon: Timber Press, 1990. – P. 368-382.

Funada, R. Seasonal variations in endogenous indole-3-acetic acid and abscisic acid in the cambial region of *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. stems in relation to earlywood-latewood transition and cessation of tracheid production / R. Funada, T. Kubo, M. Tabuchi, T. Sugiyama, M. Fushitani // *Holzforschung*. – 2001. – Vol. 55. – No. 2. – P. 128-134.

Gairola, S. Forest vegetation patterns along an altitudinal gradient in sub-alpine zone of west Himalaya, India / S. Gairola, R. S. Rawal, N. P. Todaria // *African Journal of Plant Science*. – 2008. – Vol. 2. – No. 6. – P. 42-48.

Galiano, L. Carbon reserves and canopy defoliation determine the recovery of Scots pine 4 yr after a drought episode / L. Galiano, J. Martínez-Vilalta, F. Lloret // *New Phytologist*. – 2011. – Vol. 190. – No. 3. – P. 750-759.

García-González, I. Earlywood vessel area of *Quercus pyrenaica* Willd. is a powerful indicator of soil water excess at growth resumption / I. García-González, M. Souto-Herrero // *European Journal of Forest Research*. – 2017. – Vol. 136. – No. 2. – P. 329-344.

Garfinkel, H. L. Modern climate–tree-growth relationships and climatic reconstruction in sub-Arctic Alaska / H. L. Garfinkel, L. B. Brubaker // *Nature*. – 1980. – Vol. 286. – No. 5776. – P. 872-874.

Gartner, B. L. Patterns of xylem variation within a tree and their hydraulic and mechanical consequences / B. L. Gartner // *Plant Stems: Physiological Morphology*. / Ed. B. Gartner. – N. Y. : Academic Press, 1995. – P. 125-149.

Gärtner, H. A technical perspective in modern tree-ring research – how to overcome dendroecological and wood anatomical challenges / H. Gärtner, P. Cherubini, P. Fonti, G. von Arx, L. Schneider, D. Nievergelt, A. Verstege, A. Bast, F. H. Schweingruber, U. Büntgen // *Journal of Visualized Experiments*. – 2015. – No. 97. – Article 52337.

Gea-Izquierdo, G. Xylem hydraulic adjustment and growth response of *Quercus canariensis* Willd. to climatic variability / G. Gea-Izquierdo, P. Fonti, P. Cherubini, D. Martín-Benito, H. Chaar, I. Cañellas // *Tree Physiology*. – 2012. – Vol. 32. – No. 4. – P. 401-413.

Giadrossich, F. Evaporation in a Mediterranean environment by energy budget and Penman methods, Lake Baratz, Sardinia, Italy / F. Giadrossich, M. Niedda, D. Cohen, M. Pirastru // *Hydrology and Earth System Sciences*. – 2015. – Vol. 19. – No. 5. – P. 2451-2468.

Gindl, W. The influence of temperature on latewood lignin content in treeline Norway spruce compared with maximum density and ring width / W. Gindl, M. Grabner, R. Wimmer // *Trees*. – 2000. – No. 14. – P. 409-414.

Gindl, W. Effects of altitude on tracheid differentiation and lignification of Norway spruce / W. Gindl, M. Grabner, R. Wimmer // *Canadian Journal of Botany*. – 2001. – No. 79. – P. 815-821.

Gong, D. Y. The Siberian High and climate change over middle to high latitude Asia / D. Y. Gong, C. H. Ho // *Theoretical and Applied Climatology*. – 2002. – Vol. 72. – No. 1-2. – P. 1-9.

Gonzalez, P. Global patterns in the vulnerability of ecosystems to vegetation shifts due to climate change / P. Gonzalez, R. P. Neilson, J. M. Lenihan, R. J. Drapek // *Global*

Ecology and Biogeography. – 2010. – Vol. 19. – No. 6. – P. 755-768.

Gonzalez-Martinez, S.C. Forest tree population genomics and adaptive evolution / S. C. Gonzalez-Martinez, K. V. Krutovsky, D. B. Neale // *New Phytologist*. – 2006. – Vol. 170. – No. 2. – P. 227-238.

González-Varo, J. P. Contrasting heterozygosity-fitness correlations between populations of a self-compatible shrub in a fragmented landscape / J. P. González-Varo, A. Aparicio, S. Lavergne, J. Arroyo, R. G. Albaladejo // *Genetica*. – 2012. – Vol. 140. – No. 1-3. – P. 31-38.

Gornott, C. Statistical regression models for assessing climate impacts on crop yields: A validation study for winter wheat and silage maize in Germany / C. Gornott, F. Wechsung // *Agricultural and Forest Meteorology*. – 2016. – No. 217. – P. 89-100.

Gottfried, M. A fine-scaled predictive model for changes in species distribution patterns of high mountain plants induced by climate warming / M. Gottfried, H. Pauli, K. Reiter, G. Grabherr // *Diversity and Distributions*. – 1999. – Vol. 5. – No. 6. – P. 241-251.

Gottfried, M. Continent-wide response of mountain vegetation to climate change / M. Gottfried, H. Pauli, A. Futschik, M. Akhalkatsi, P. Barančok, J. L. B. Alonso, G. Coldea, J. Dick, B. Erschbamer, G. Kazakis, J. Krajčič, P. Larsson, M. Mallaun, O. Michelsen, D. Moiseev, P. Moiseev, U. Molau, A. Merzouki, L. Nagy, G. Nakhutsrishvili, B. Pedersen, G. Pelino, M. Puscas, G. Rossi, A. Stanisci, J.-P. Theurillat, M. Tomaselli, L. Villar, P. Vittoz, I. Vogiatzakis, G. Grabherr // *Nature Climate Change*. – 2012. – Vol. 2. – No. 2. – P. 111-115.

Govindaraju, D. R. Association between SNP Heterozygosity and Quantitative Traits in the Framingham Heart Study / D. R. Govindaraju, M. G. Larson, X. Yin, E. J. Benjamin, M. B. Rao, R. S. Vasan // *Annals of Human Genetics*. – 2009. – No. 73. – P. 465-473.

Graybill, D. A. Chronology development and analysis / D. A. Graybill // *Climate from Tree Rings* / Eds. M. K. Hughes, P. M. Kelly, J. R. Pilcher, V. C. LaMarche Jr. – Cambridge : Cambridge University Press, 1982. – P. 21-31.

Gričar, J. Plastic and locally adapted phenology in cambial seasonality and

production of xylem and phloem cells in *Picea abies* from temperate environments / J. Gričar, P. Prislan, V. Gryc, H. Vavrčík, M. De Luis, K. Čufar // *Tree Physiology*. – 2014. – Vol. 34. – No. 8. – P. 869-881.

Grimm, N. B. The impacts of climate change on ecosystem structure and function / N. B. Grimm, F. S. Chapin, B. Bierwagen, P. Gonzalez, P. M. Groffman, Y. Q. Luo, F. Melton, K. Nadelhoffer, A. Pairis, P. A. Raymond, J. Schimel, C. E. Williamson // *Frontiers in Ecology and the Environment*. – 2013. – Vol. 11. – No. 9. – P. 474-482.

Groffman, P. M. Colder soils in a warmer world: a snow manipulation study in a northern hardwood forest ecosystem / P. M. Groffman, C. T. Driscoll, T. J. Fahey, J. P. Hardy, R. D. Fitzhugh, G. L. Tierney // *Biogeochemistry*. – 2001. – Vol. 56. – No. 2. – P. 135-150.

Gruber, A. Temporal dynamic of wood formation in *Pinus cembra* along the alpine treeline ecotone and the effect of climate variables / A. Gruber, D. Baumgartner, J. Zimmermann, W. Oberhuber // *Trees*. – 2009. – No. 23. – P. 623-635.

Gyllenstrand, N. A Norway spruce FLOWERING LOCUS T homolog is implicated in control of growth rhythm in conifers / N. Gyllenstrand, D. Clapham, T. Källman, U. Lagercrantz // *Plant Physiology*. – 2007. – Vol. 144. – No. 1. – P. 248-257.

Hacke, U. G. Functional and ecological xylem anatomy / U. G. Hacke, J. S. Sperry // *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. – 2001. – Vol. 4. – No. 2. – P. 97-115.

Hakala, K. Sensitivity of barley varieties to weather in Finland / K. Hakala, L. Jauhiainen, S. J. Himanen, R. Rötter, T. Salo, H. Kahiluoto // *Journal of Agricultural Science*. – 2012. – No. 150. – P. 145-160.

Hall, M. Which are the most important parameters for modelling carbon assimilation in boreal Norway spruce under elevated [CO₂] and temperature conditions? / M. Hall, B. E. Medlyn, G. Abramowitz, O. Franklin, M. Räntfors, S. Linder, G. Wallin // *Tree Physiology*. – 2013. – Vol. 33. – No. 11. – P. 1156-1176.

Hamann, A. Potential effects of climate change on ecosystem and tree species distribution in British Columbia / A. Hamann, T. Wang // *Ecology*. – 2006. – Vol. 87. –

No. 11. – P. 2773-2786.

Hamlet, A. F. Production of temporally consistent gridded precipitation and temperature fields for the continental United States / A. F. Hamlet, D. P. Lettenmaier // *Journal of Hydrometeorology*. – 2005. – Vol. 6. – No. 3. – P. 330-336.

Hannrup, B. Relationships between wood density and tracheid dimensions in *Pinus sylvestris* L. / B. Hannrup // *Wood und Fiber Science*. – 2001. – Vol. 31. – No. 2. – P. 173-181.

Hansen, J. Conifer carbohydrate physiology: updating classical views / J. Hansen, R. Türk, G. Vogg, R. Heim, E. Beck // *Trees: Contributions to Modern Tree Physiology* / Eds. H. Rennenberg, W. Eschrich, H. Ziegler. – Leiden : Backhuys Publishers, 1997. P. 97-108.

Hansson, B. On the correlation between heterozygosity and fitness in natural populations / B. Hansson, L. Westerberg // *Molecular Ecology*. – 2002. – Vol. 11. – No. 12. – P. 2467-2474.

Harris, I. P. D. J. Updated high-resolution grids of monthly climatic observations – the CRU TS3.10 Dataset. / I. P. D. J. Harris, P. D. Jones, T. J. Osborn, D. H. Lister // *International Journal of Climatology*. – 2014. – Vol. 34. – No. 3. – P. 623-642.

Hartmann, F. P. Modelling wood formation and structure: power and limits of a morphogenetic gradient in controlling xylem cell proliferation and growth / F. P. Hartmann, C. B. K. Rathgeber, M. Fournier, B. Moulia // *Annals of Forest Science*. – 2017. – No. 74. – Article 14.

Heide, O. M. Growth and dormancy in Norway spruce ecotypes (*Picea abies*) I. Interaction of photoperiod and temperature / O. M. Heide // *Physiologia Plantarum*. – 1974. – Vol. 30. – No. 1. – P. 1-12.

Helama, S. A chronology of climatic downturns through the mid- and late-Holocene: tracing the distant effects of explosive eruptions from palaeoclimatic and historical evidence in northern Europe / S. Helama, J. Holopainen, M. Macias-Fauria, M. Timonen, K. Mielikäinen // *Polar Research*. – 2013. – Vol. 32. – No. 1. – Article 15866.

Helama, S. Inter-and intra-seasonal effects of temperature variation on radial growth of alpine treeline Norway spruce / S. Helama, R. Sutinen // *Journal of Mountain*

Science. – 2016. – Vol. 13. – No. 1. – P. 1-12.

Hereş, A. M. Declining hydraulic performances and low carbon investments in tree rings predate Scots pine drought-induced mortality / A. M. Hereş, J. J. Camarero, B. C. López, J. Martínez-Vilalta // *Trees*. – 2014. – Vol. 28. – No. 6. – P. 1737-1750.

Hetzer, T. High-resolution climatic analysis of wood anatomical features in Corsican pine from Corsica (France) using latewood tracheid profiles / T. Hetzer, A. Bräuning, H. H. Leuschner // *Trees*. – 2014. – Vol. 28. – No. 5. – P. 1279-1288.

Hlavinka, P. Effect of drought on yield variability of key crops in Czech Republic / P. Hlavinka, M. Trnka, D. Semerádová, M. Dubrovský, Z. Žalud, M. Možný // *Agricultural and Forest Meteorology*. – 2009. – Vol. 149. – No. 3-4. – P. 431-442.

Hoch, G. Altitudinal increase of mobile carbon pools in *Pinus cembra* suggests sink limitation of growth at the Swiss treeline / G. Hoch, M. Popp, C. Körner // *Oikos*. – 2002. – No. 98. – P. 361-374.

Hoch, G. The carbon charging of pines at the climatic treeline: a global comparison / G. Hoch, C. Körner // *Oecologia*. – 2003. – No. 135. – P. 10-21.

Holman, I. P. Can we be certain about future land use change in Europe? A multi-scenario, integrated-assessment analysis / I. P. Holman, C. Brown, V. Janes, D. Sanders // *Agricultural Systems*. – 2017. – No. 151. – P. 126-135.

Holmes, R. L. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement / R. L. Holmes // *Tree-Ring Bulletin*. – 1983. – No. 43. – P. 68-78.

Holmes, R. L. Dendrochronology Program Library – Users Manual [Электронный ресурс] / R. L. Holmes. – Tucson : Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona. – Updated September 1998.

Horacek, P. Effects of environment on the xylogenesis of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.). / P. Horacek, J. Slezingerová, L. Gandelová // *Tree-Ring Analysis: Biological, Methodological and Environmental Aspects* / Eds. R. Wimmer, R. E. Vetter. – Wallingford : CABI Publishing, 1999. – P. 33-53.

Hou, Y. Drought fluctuations based on dendrochronology since 1786 for the Lenglongling Mountains at the northwestern fringe of the East Asian summer monsoon region / Y. Hou, Z. Niu, F. Zheng, N. Wang, J. Wang, Z. Li, H. Chen, X. Zhang // *Journal*

of Arid Land. – 2016. – Vol. 8. – No. 4. – P. 492-505.

Huber, B. Über die sicherheit jahrringchronologischer datierung / B. Huber // Holz als. Roh- und Werkstoff. – 1943. – Vol. 6. – No. 10-12. – P. 263-268.

Dendroclimatology: Progress and Prospects / Eds. M. K. Hughes, H. F. Diaz, T. W. Swetnam. – Springer Verlag, 2011. – 368 p.

Hughes, M. K. Dendroclimatology in high-resolution paleoclimatology / Dendroclimatology: progress and prospects / Eds. M. K. Hughes, H. F. Diaz, T. W. Swetnam. – Springer Verlag, 2011. – P. 113-145.

Huhtamaa H., Crop yield responses to temperature fluctuations in 19th century Finland: provincial variation in relation to climate and tree-rings / H. Huhtamaa, S. Helama, J. Holopainen, C. Rethorn, C. Rohr // Boreal Environment Research. – 2015. – No. 20. – P. 707-723.

Iizumi, T. Changes in yield variability of major crops for 1981–2010 explained by climate change / T. Iizumi, N. Ramankutty // Environmental Research Letters. – 2016. – Vol. 11. – No. 3. – Article 034003.

IPCC. Meeting report of the intergovernmental panel on climate change expert meeting on climate change, food, and agriculture. – Geneva : World Meteorological Organization, 2015. – 68 p.

Isoda, K. Isolation and characterization of microsatellite loci from *Larix kaempferi* / K. Isoda, A. Watanabe // Molecular Ecology Notes. – 2006. – Vol. 6. – No. 3. – P. 664-666.

Jelinski, D. E. Associations between environmental heterogeneity, heterozygosity, and growth rates of *Populus tremuloides* in a cordilleran landscape / D. E. Jelinski // Arctic and Alpine Research. – 1993. – Vol. 25. – No. 3. – P. 183-188.

Jenkins, P. A. Influence of photoperiod on growth and wood formation of *Pinus radiata* / P. A. Jenkins, H. Hellmers, E. A. Edge, D. A. Rook, R. D. Burdon // New Zealand Journal of Forestry Science. – 1977. – Vol. 7. – No. 2. – P. 172-191.

Jiao, L. Responses to climate change in radial growth of *Picea schrenkiana* along elevations of the eastern Tianshan Mountains, northwest China / L. Jiao, Y. Jiang, M. Wang, X. Kang, W. Zhang, L. Zhang, S. Zhao // Dendrochronologia. – 2016. – No. 40.

– P. 117-127.

Jiang, Y. Response of daily stem radial growth of *Platycladus orientalis* to environmental factors in a semi-arid area of North China / Y. Jiang, B. Q. Wang, M. Y. Dong, Y. M. Huang, M. C. Wang, B. Wang // *Trees*. – 2015. – Vol. 29. – No. 1. – P. 87-96.

Jochner, M. Tree growth responses to changing temperatures across space and time: a fine-scale analysis at the treeline in the Swiss Alps / M. Jochner, H. Bugmann, M. Nötzli, C. Bigler // *Trees*. – 2018. – Vol. 32. – No. 2. – P. 645-660.

Jones, P. D. Recent global warmth during the 1980s and 1990 / P. D. Jones, T. M. L. Wigley // *Proceedings of the Fifteenth Annual Climate Diagnostics Workshop*. – Washington, DC: NOAA/CAC, 1991. – P. 344-349.

Jones, P. D. Calculating regional climatic time series for temperature and precipitation: methods and illustrations / P. D. Jones, M. Hulme // *International Journal of Climatology*. – 1996. – No. 16. – P. 361-377.

Jonsson B. Studier över den av väderleken orsakade variationen i årsringsbredderna hos tall och gran i Sverige : Studies of variations in the widths of annual rings in Scots pine and Norway spruce due to weather conditions in Sweden / B. Jonsson. – Stockholm : Institutionen för skogsproduktion, 1969. – 297 p.

Jyske, T. Intra-annual tracheid production of Norway spruce and Scots pine across a latitudinal gradient in Finland / T. Jyske, H. Mäkinen, T. Kalliokoski, P. Nöjd // *Agricultural and Forest Meteorology*. – 2014. – No. 194. – P. 241-254.

Kagawa, A. $^{13}\text{CO}_2$ pulse-labelling of photoassimilates reveals carbon allocation within and between tree rings / A. Kagawa, A. Sugimoto, T. C. Maximov // *Plant, Cell & Environment*. – 2006. – No. 29. – P. 1571-1584.

Kalnay, E. The NCEP/NCAR 40-year reanalysis project / E. Kalnay, M. Kanamitsu, R. Kistler, W. Collins, D. Deaven, L. Gandin, M. Iredell, S. Saha, G. White, J. Woollen, Y. Zhu // *Bulletin of the American meteorological Society*. – 1996. – Vol. 77. – No. 3. – P. 437-472.

Karlgren, A. FLOWERING LOCUS T/TERMINAL FLOWER1-like genes affect growth rhythm and bud set in Norway spruce / A. Karlgren, N. Gyllenstrand, D. Clapham,

U. Lagercrantz // Plant Physiology. – 2013. – Vol. 163. – No. 2. – P. 792-803.

Kelly, A. E. Rapid shifts in plant distribution with recent climate change / A. E. Kelly, M. L. Goulden // PNAS. – 2008. Vol. 105. – No. 33. – P. 11823-11826.

King, G. M. Tree growth response along an elevational gradient: climate or genetics? / G. M. King, F. Gugerli, P. Fonti, D. C. Frank // Oecologia. – 2013. – Vol. 173. – No. 4. – P. 1587-1600.

Kirdyanov, A. V. Separating the climatic signal from tree-ring width and maximum latewood density records / A. V. Kirdyanov, E. A. Vaganov, M. K. Hughes // Trees. – 2007. – Vol. 21. – No. 1. – P. 37-44.

Khasa, D. P. Isolation, characterization, and inheritance of microsatellite loci in alpine larch and western larch / D. P. Khasa, C. H. Newton, M. H. Rahman, B. Jaquish, B. P. Dancik // Genome. – 2000. – Vol. 43. – No. 3. – P. 439-448.

Khasa, D. P. Contrasting microsatellite variation between subalpine and western larch, two closely related species with different distribution patterns / D. P. Khasa, J. P. Jaramillo-Correa, B. Jaquish, J. Bousquet // Molecular ecology. – 2006. – Vol. 15. – No. 13. – P. 3907-3918.

Knorre, A. A. Twentieth century trends in tree ring stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$) of *Larix sibirica* under dry conditions in the forest steppe in Siberia / A. A. Knorre, R. T. W. Siegwolf, M. Saurer, O. V. Sidorova, E. A. Vaganov, A. V. Kirdyanov // Journal of Geophysical Research: Biogeosciences. – 2010. Vol. 115. – No. G3. – Article 002.

Koehler, A. K. Influences of increasing temperature on Indian wheat: quantifying limits to predictability / A. K. Koehler, A. J. Challinor, E. Hawkins, S. Asseng // Environmental Research Letters. – 2013. – Vol. 8. – No. 3. – Article 034016.

Kopytkovskiy, M. Climate-change impacts on water resources and hydropower potential in the Upper Colorado River Basin / M. Kopytkovskiy, M. Geza, J. E. McCray // Journal of Hydrology: Regional Studies. – 2015. – No. 3. – P. 473-493.

Körner, C. H. Alpine plant diversity: a global survey and functional interpretations. / C. H. Körner // Arctic and Alpine Biodiversity: Patterns, Causes and Ecosystem Consequences / Eds. F. S. III Chapin, C. Körner. – Berlin, Heidelberg Springer, 1995. – P. 45-62.

Körner, C. Why are there global gradients in species richness? Mountains might hold the answer / C. Körner // *Trends in Ecology & Evolution*. – 2000. – Vol. 15. – No. 12. – P. 513-514.

Körner, C. Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems / Körner, C. – Berlin, Heidelberg : Springer, 2003. – 349 p.

Körner, C. A world-wide study of high altitude treeline temperatures / C. Körner, J. Paulsen // *Journal of Biogeography*. – 2004. – No. 31 – P. 713-732.

Körner, C. The use of ‘altitude’ in ecological research / C. Körner // *Trends in Ecology & Evolution*. – 2007. – Vol. 22. – No. 11. – P. 569-574.

Körner, C. Mountain vegetation under environmental change / Körner C. // *Global Change and Sustainable Development in Mountain Regions* / Eds. R. Jandl, A. Borsdorf, H. V. Miegroet, R. Lackner, R. Psenner. – Innsbruck : Innsbruck University Press, 2009. – P. 25-29.

Körner, C. Plant adaptation to cold climates / C. Körner // *F1000Research*. – 2016. – No. 5 (F1000 Faculty Rev). – Article 2769.

Kostyakova, T. V. Precipitation reconstruction for the Khakassia region, Siberia, from tree rings / T. V. Kostyakova, R. Touchan, E. A. Babushkina, L. V. Belokopytova // *Holocene*. – 2018. – Vol. 28. – No. 3. – P. 377-385.

Kramer, P. J. Physiology of woody plants / P. J. Kramer, T. T. Kozlowski. – N. Y. : Academic, 1979. – 811 p.

Kraus, C. Elevational response in leaf and xylem phenology reveals different prolongation of growing period of common beech and Norway spruce under warming conditions in the Bavarian Alps / C. Kraus, C. Zang, A. Menzel // *European Journal of Forest Research*. – 2016. – No. 135. – P. 1011-1023.

Krutovsky, K.V. Forest genomics and new molecular genetic approaches to measuring and conserving adaptive genetic diversity in forest trees / K. V. Krutovsky, D. B. Neale // *Conservation and Management of Forest Genetic Resources in Europe* / Eds. T. Geburek, J. Turok. – Zvolen : Arbora Publishers, 2005. – P. 369-390.

Kug, J. S. Two distinct influences of Arctic warming on cold winters over North America and East Asia / J. S. Kug, J. H. Jeong, Y. S. Jang, B. M. Kim, C. K. Folland,

S. K. Min, S. W. Son // Nature Geoscience. – 2015. – Vol. 8. – No. 10. – P. 759-762.

Kulmala, L. Identifying the main drivers for the production and maturation of Scots pine tracheids along a temperature gradient / L. Kulmala, J. Read, P. Nöjd, C. B. Rathgeber, H. E. Cuny, J. Hollmén, H. Mäkinen // Agricultural and Forest Meteorology. – 2017. – No. 232. – P. 210-224.

Kullman, L. Tree limit dynamics of *Betula pubescens* ssp. *tortuosa* in relation to climate variability: evidence from central Sweden / L. Kullman // Journal of Vegetation Science. – 1993. – Vol. 4. – No. 6. – P. 765-772.

Kurbalija Novicic, Z. Heterozygosity maintains developmental stability of sternopleural bristles in *Drosophila subobscura* interpopulation hybrids / Z. Kurbalija Novicic, M. Stamenkovic-Radak, C. Pertoldi, M. Jelic, M. Savic Veselinovic, M. Andjelkovic // Journal of Insect Science. – 2011. – Vol. 11. – No. 1. – Article 113.

Kurz-Besson, C. B. Effects of recent minimum temperature and water deficit increases on *Pinus pinaster* radial growth and wood density in Southern Portugal / C. B. Kurz-Besson, J. L. Lousada, M. J. Gaspar, I. E. Correia, T. S. David, P. M. M. Soares, R. M. Cardoso, A. Russo, F. Varino, C. Mériaux, R. M. Trigo, C. M. Gouveia // Frontiers in Plant Sciences. – 2016. – No. 7. – Article 1170.

Lachenbruch, B. Traits, properties, and performance: how woody plants combine hydraulic and mechanical functions in a cell, tissue, or whole plant / B. Lachenbruch, K. A. McCulloh // New Phytologist. – 2014. – Vol. 204. – No. 4. – P. 747-764.

Lamb, H. H. Volcanic dust in the atmosphere with a chronology and assessment of its meteorological significance / H. H. Lamb // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series A, Mathematical and Physical Sciences. – 1970. – Vol. 226. – No. 1178. – P. 425-533.

Lambert, S. J. The effect of enhanced greenhouse warming on winter cyclone frequencies and strengths / S. J. Lambert // Journal of Climate. – 1995. – No. 8. – P. 1447-1452.

Lange, J. Can microsite effects explain divergent growth in treeline Scots pine? / J. Lange, R. Cruz-García, M. Gurskaya, R. Jalkanen, J. W. Seo, M. Wilmking // TRACE – Tree Rings in Archaeology, Climatology and Ecology. – Vol. 14. Scientific Technical

Report 16/04. – Potsdam : GFZ German Research Centre for Geosciences, 2016. – P. 93-101.

Larson, P. R. The vascular cambium. Development and structure / P. R. Larson // Berlin : Springer-Verlag, 1994. – 725 p.

Latreille, A. Variability of the climate-radial growth relationship among *Abies alba* trees and populations along altitudinal gradients / A. Latreille, H. Davi, F. Huard, C. Pichot // Forest Ecology and Management. – 2017. – No. 396. – P. 150-159.

Lavergne, A. Temporal changes in climatic limitation of tree-growth at upper treeline forests: Contrasted responses along the west-to-east humidity gradient in Northern Patagonia / A. Lavergne, V. Daux, R. Villalba, J. Barichivich // Dendrochronologia. – 2015. – No. 36. – P. 49-59.

Ledig, F. T. The relation of growth to heterozygosity in pitch pine / F. T. Ledig, R. P. Guries, B. A. Bonefeld // Evolution. – 1983. – Vol. 37. – No. 6. – P. 1227-1238.

Lei, H. Between- and within-tree variation in the anatomy and specific gravity of wood in Oregon white oak (*Quercus garryana* Dougl.) / H. Lei, M. R. Milota, B. L. Gartner // IAWA Journal. – 1996. – No.17 . – P. 445-461.

Lei, Y. A wetness index derived from tree-rings in the Mt. Yishan area of China since 1755 AD and its agricultural implications / Y. Lei, Y. Liu, H. Song, B. Sun // Chinese Science Bulletin. – 2014. – Vol. 59. – No. 27. – P. 3449-3456.

Lei, J. P. Climate–growth relationship stability of *Picea crassifolia* on an elevation gradient, Qilian Mountain, Northwest China / J. P. Lei, X. H. Feng, Z. Shi, D. Z. Bai, W. F. Xiao // Journal of Mountain Science. – 2016. – Vol. 13. – No. 4. – P. 734-743.

Lerner, I. M. Genetic Homeostasis / I. M. Lerner. – N.Y. : John Wiley, 1954. – 134 p.

Leung, B. Fluctuating asymmetry as a bioindicator of stress: comparing efficacy of analyses involving multiple traits / B. Leung, M. R. Forbes, D. Houle // The American Naturalist. – 2000. – Vol. 155. – No. 1. – P. 101-115.

Li, X. Age dependence of xylogenesis and its climatic sensitivity in Smith fir on the south-eastern Tibetan Plateau / X. Li, E. Liang, J. Gričar, P. Prislan, S. Rossi, K. Čufar // Tree Physiology. – 2012. – Vol. 33. – No. 1. – P. 48-56.

Li, Y. Ecological responses to holocene millennial-scale climate change at high altitudes of east and Central Asia: A case study of *Picea* / *Abies* pollen changes in lacustrine sediments / Y. Li, C. Q. Zhang, X. H. Zhou // Journal of Mountain Science. – 2014. – Vol. 11. – No. 3. – P. 674-687.

Li, X. Critical minimum temperature limits xylogenesis and maintains treelines on the southeastern Tibetan Plateau / X. Li, E. Liang, J. Gričar, S. Rossi, K. Čufar, A. M. Ellison // Science Bulletin. – 2017. – Vol. 62. – No. 11. – P. 804-812.

Liang, E. Tree-ring based summer temperature reconstruction for the source region of the Yangtze River on the Tibetan Plateau / E. Liang, X. Shao, N. Qin // Global and Planetary Change. – 2008. – Vol. 61. – No. 3-4. – P. 313-320.

Liang, E. Growth variation in *Abies georgei* var. *smithii* along altitudinal gradients in the Sygera Mountains, southeastern Tibetan Plateau / E. Liang, Y. Wang, Y. Xu, B. Liu, X. Shao // Trees. – 2010. – Vol. 24. – No. 2. – P. 363-373.

Liang, W. Climate signals derived from cell anatomy of Scots pine in NE Germany / W. Liang, I. Heinrich, S. Simard, G. Helle, I. Dorado Liñán, T. Heinken // Tree Physiology. – 2013. – No. 33. – P. 833-844.

Liang, E. Is the growth of birch at the upper timberline in the Himalayas limited by moisture or by temperature? / E. Liang, B. Dawadi, N. Pederson, D. Eckstein // Ecology. – 2014. – Vol. 95. – No. 9. – P. 2453-2465.

Lindström, H. Fiber length, tracheid diameter, and latewood percentage in Norway spruce: development from pith outward / H. Lindström // Wood and Fiber Science. – 1997. – Vol. 29. – No. 1. – P. 21-34.

Lipper, L. Climate-smart agriculture for food security / L. Lipper, P. Thornton, B. M. Campbell, T. Baedeker, A. Braimoh, M. Bwalya, P. Caron, A. Cattaneo, D. Garrity, K. Henry, R. Hottle // Nature Climate Change. – 2014. – Vol. 4. – No. 12. – P. 1068.

Livshits, G. Fluctuating asymmetry as a possible measure of developmental homeostasis in humans: a review / G. Livshits, E. Kobylansky // Human Biology. – 1991. – Vol. 63. – No. 4. – P. 441-466.

Liu, B. Modelling the effects of heat stress on post-heading durations in wheat: A comparison of temperature response routines / B. Liu, L. Liu, S. Asseng, X. Zou, J. Li,

W. Cao, Y. Zhu // *Agricultural and Forest Meteorology*. – 2016. – No. 222 – P. 45-58.

Lobell, D. B. Analysis of wheat yield and climatic trends in Mexico / D. B. Lobell, J. I. Ortiz-Monasterio, G. P. Asner, P. A. Matson, R. L. Naylor, W. P. Falcon // *Field Crops Research*. – 2005. – Vol. 94. – No. 2-3. – P. 250-256.

Lobell, D. B. Global scale climate–crop yield relationships and the impacts of recent warming / D. B. Lobell, C. B. Field // *Environmental Research Letters*. – 2007. – Vol. 2. – No. 1. – Article 014002.

Lobell, D. B. Climate trends and global crop production since 1980 / D. B. Lobell, W. Schlenker, J. Costa-Roberts // *Science*. – 2011. – Vol. 333. – No. 6042. – P. 616-620.

Luostarinen, K. Tracheid wall thickness and lumen diameter in different axial and radial locations in cultivated *Larix sibirica* trunks / K. Luostarinen // *Silva Fennica*. – 2012. – Vol. 46. – No. 5. – P. 707-716.

Lupi, C. Xylem phenology and wood production: resolving the chicken-or-egg dilemma / C. Lupi, H. Morin, A. Deslauriers, S. Rossi // *Plant, Cell & Environment*. – 2010. – Vol. 33. – No. 10. – P. 1721-1730.

Lyu, S. Different responses of Korean pine (*Pinus koraiensis*) and Mongolia oak (*Quercus mongolica*) growth to recent climate warming in northeast China / S. Lyu, X. Wang, Y. Zhang, Z. Li // *Dendrochronologia*. – 2017. – No. 45. – P. 113-122.

Mäkinen, H. Climatic signal in annual growth variation of Norway spruce (*Picea abies*) along a transect from central Finland to the Arctic timberline / H. Mäkinen, P. Nöjd, K. Mielikäinen // *Canadian Journal of Forest Research*. – 2000. – No. 30. – P. 769-777.

Mäkinen, H. Radial growth variation of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) across latitudinal and altitudinal gradients in central and northern Europe / H. Mäkinen, P. Nöjd, H. P. Kahle, U. Neumann, B. Tveite, K. Mielikäinen, H. Röhle, H. Spiecker // *Forest Ecology and Management*. – 2002. – Vol. 171. – No. 3. – P. 243-259.

Mäkinen, H. Dynamics of diameter and height increment of Norway spruce and Scots pine in southern Finland / H. Mäkinen, T. Jyske, P. Nöjd // *Annals of Forest Science*. – 2018. – No. 75. – Article 28.

Malanson, G. P. Mixed signals in trends of variance in high-elevation tree ring

chronologies / G. P. Malanson // *Journal of Mountain Science*. – 2017. – Vol. 14. – No. 10. – P. 1961-1968.

Mallows C.L. Some comments on C_p / C. L. Mallows // *Technometrics*. – 1973. – No. 15. – P. 661-675.

Mann, M. E. Global-scale temperature patterns and climate forcing over the past six centuries / M. E. Mann, R. S. Bradley, M. K. Hughes // *Nature*. – 1998. – Vol. 392. – No. 6678. – P. 779.

Martín-Benito, D. Growth response to climate and drought in *Pinus nigra* Arn. trees of different crown classes / D. Martín-Benito, P. Cherubini, M. Del Río, I. Cañellas // *Trees*. – 2008. – Vol. 22. – No. 3. – P. 363-373.

Martin-Benito, D., Influence of drought on tree rings and tracheid features of *Pinus nigra* and *Pinus sylvestris* in a mesic Mediterranean forest / D. Martin-Benito, H. Beeckman, I. Cañellas // *European Journal of Forest Research*. – 2013. – Vol. 132. – No. 1. – P. 33-45.

Matskovsky, V. V. Teberda River runoff variability AD 1850-2005 based on tree ring reconstruction Northern Caucasus, Russia / V. V. Matskovsky, E. A. Dolgova, O. N. Solomina // *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. – 2010. – Vol. 1. – No. 9. – [6 p.].

Maurer, E. P. A long-term hydrologically based dataset of land surface fluxes and states for the conterminous United States / E. P. Maurer, A. W. Wood, J. C. Adam, D. P. Lettenmaier, B. Nijssen // *Journal of Climate*. – 2002. – Vol. 15. – No. 22. – P. 3237-3251.

Maxwell, J. T. The benefit of including rarely-used species in dendroclimatic reconstructions: a case study using *Juglans nigra* in South-Central Indiana, USA / J. T. Maxwell // *Tree-Ring Research*. – 2016. – Vol. 72. – No. 1. – P. 44-52.

Meko, D. M. Tree-ring reconstruction of Upper Gila River discharge / D. M. Meko, D. A. Graybill // *Water Resources Bulletin*. – 1995. – No. 31. – P. 605-616.

Meko, D. M. Dendroclimatic reconstruction with time varying subsets of tree indices / D. M. Meko // *Journal of Climate*. – 1997. – No. 10. – P. 687-696.

Meko, D. M. Sacramento River flow reconstructed to A.D. 869 from tree rings /

D. M. Meko, M. D. Therrell, C. H. Baisan, M. K. Hughes // *Journal of the American Water Resources Association*. – 2001. – Vol. 37. – No. 4. – P. 1029-1039.

Meko, D. M. Tree-ring inferences on water-level fluctuations of Lake Athabasca / D. M. Meko // *Canadian Water Resources Journal*. – 2006. – Vol. 4. – No. 31. – P. 229-248.

Meko, D. M. Seascorr: a MATLAB program for identifying the seasonal climate signal in an annual tree-ring time series / D. M. Meko, R. Touchan, K. J. Anchukaitis // *Computer Geoscience*. – 2011. – Vol. 37. – No. 9. – P. 1234-1241.

Meko, D. M. Application of streamflow reconstruction to water resources management / D. M. Meko, C. A. Woodhouse // *Dendroclimatology, Progress and Prospects. Developments in Paleoenvironmental Research* / Eds. M. K. Hughes, T. W. Swetnam, H. F. Diaz. – Dordrecht : Springer, 2011. – P. 231-261.

Meko, D. M. Sierra San Pedro Mártir, Baja California, cool-season precipitation reconstructed from earlywood width of *Abies concolor* tree rings / D. M. Meko, R. Touchan, J. Villanueva Díaz, D. Griffin, C. A. Woodhouse, C. L. Castro, C. Carillo, S. W. Leavitt // *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*. – 2013. – Vol. 118. – No. 4. – P. 1660-1673.

Melvin, T. M. Historical growth rates and changing climatic sensitivity of boreal conifers : PhD Thesis / Thomas Michael Melvin. – Norwich, 2004. – 271 p.

Meng, Z. Effects of regulated deficit irrigation on grain yield and quality traits in winter wheat / Z. Meng, A. Duan, K. B. Dassanayake, D. Chen, Y. Gao, X. Wang, X. Shen // *Transactions of the ASABE*. – 2016. – Vol. 59. – No. 3. – P. 897-907.

Merian, P. Consequences of decreasing the number of cored trees per plot on chronology statistics and climate-growth relationships: a multispecies analysis in a temperate climate / P. Merian, F. Lebourgeois // *Canadian Journal of Forest Research*. – 2011. – Vol. 41. – No. 12. – P. 2413-2422.

Methods of Dendrochronology. Application in Environmental Sciences / Eds. E. R. Cook, L. A. Kairiukstis. – Dordrecht : Springer, 1990. – 394 p.

Miina, J. Dependence of tree-ring, earlywood and latewood indices of Scots pine and Norway spruce on climatic factors in eastern Finland / J. Miina // *Ecological*

Modelling. – 2000. – No. 132. – P. 259-273.

Minder, J. R. Surface temperature lapse rates over complex terrain: Lessons from the Cascade Mountains / J. R. Minder, P. W. Mote, J. D. Lundquist // *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*. – 2010. – Vol. 115. – No. D14. – Article 122.

Mir, N. A. Life form spectrum of vegetation in *Betula* dominant tree stands along the available altitudinal gradient in north western Himalayas of Kashmir / N. A. Mir, T. H. Masood, P. A. Sofi, M. Husain, T. A. Rather // *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*. – 2017. – Vol. 6. – No. 4. P. 267-272.

Mitchell, J. M. Jr. An overview of climatic variability and its casual mechanisms / J. M. Jr. Mitchell // *Quaternary Research*. – 1976. – Vol. 6. No. 4. – P. 481-493.

Mitton, J. B. Associations among protein heterozygosity, growth rate, and developmental homeostasis / J. B. Mitton, M. C. Grant // *Annual Review of Ecology and Systematics*. – 1984. – Vol. 15. – No. 1. – P. 479-499.

Moehring, D. M. Xylem development of loblolly pine during irrigation and simulated drought : Forest Service Research Paper SO-110 / D. M. Moehring, C. X. Grano, J. R. Bassett. – New Orleans : U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station, 1975. – 8 p.

Monnier, Y. Forest microhabitats differentially influence seedling phenology of two co-existing Mediterranean oak species / Y. Monnier, B. Prévosto, C. Ripert, A. C. Corbani, C. Fernandez // *Journal of Vegetation Science*. – 2012. – Vol. 23. – No. 2. – P. 260-270.

Morell, F. J. Can crop simulation models be used to predict local to regional maize yields and total production in the US Corn Belt? / F. J. Morell, H. S. Yang, K. G. Cassman, J. Van Wart, R. W. Elmore, M. Licht, J. A. Coulter, I. A. Ciampitti, C. M. Pittelkow, S. M. Brouder, P. Thomison, // *Field Crops Research*. – 2016. – No. 192. – P. 1-12.

Mork, E. Die Qualität des Fichtenhizes unter besonder Rucksichtnahme auf Schleif und Papierholz / E. Mork // *Der Papier Fabrikant*. – 1928. – No. 26. – P. 741-747.

Moser, L. A. Timing and duration of European larch growing season along altitudinal gradients in the Swiss Alps / L. A. Moser, P. Fonti, U. Buntgen, J. Esper,

J. Luterbacher, I. L. Franzen, D. Frank // *Tree Physiologist*. – 2010. – Vol. 30. – No. 2. – P. 225-233.

Možný, M. Cereal harvest dates in the Czech Republic between 1501 and 2008 as a proxy for March–June temperature reconstruction / M. Možný, R. Brázdil, P. Dobrovolný, M. Trnka // *Climatic Change*. – 2012. – No. 110. – P. 801-821.

Mueller, B. Hot days induced by precipitation deficits at the global scale / B. Mueller, S. I. Seneviratne // *PNAS*. – 2012. – Vol. 109. – No. 31. – P. 12398-12403.

Müller, M. How do soil properties affect alpine treelines? General principles in a global perspective and novel findings from Rolwaling Himal, Nepal / M. Müller, U. Schickhoff, T. Scholten, S. Drollinger, J. Böhner, R. P. Chaudhary // *Progress in Physical Geography*. – 2016. – No. 40. – P. 135-160.

Munro, M. Image analysis of tracheid dimensions for dendrochronological use / M. A. Munro, P. M. Broun, M. K. Hughes // *Radiocarbon*. – 1996. – P. 843-853.

Natural disasters and extreme events in agriculture / Eds. M. V. K. Sivakumar, R. P. Motha, H. P. Das. – Berlin, Heidelberg : Springer-Verlag, 2005. – 367 p.

Naurzbaev, M. M. Variation of early summer and annual temperature in east Taymir and Putoran (Siberia) over the last two millennia inferred from tree rings / M. M. Naurzbaev, E. A. Vaganov // *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*. – 2000. – Vol. 105. – No. D6. – P. 7317-7326.

Nicault, A. Preserving long-term fluctuations in standardisation of tree-ring series by the adaptative regional growth curve (ARGC) / A. Nicault, J. Guiot, J. L. Edouard, S. Brewer // *Dendrochronologia*. – 2010. – Vol. 28. – No. 1. – P. 1-12.

Nicholls, J. W. P. The effect of environmental factors on wood characteristics. IV. Irrigation and partial droughting of *Pinus radiata* / J. W. P. Nicholls, H. D. Waring // *Silvae Genetica*. – 1977. – No. 26. – P. 107-111.

Nicholls, N. Increased Australian wheat yield due to recent climate trends / N. Nicholls // *Nature*. – 1997. – Vol. 387. – No. 6632. – P. 484-485.

Oberhuber, W. Topographic influences on radial growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) at small spatial scales / W. Oberhuber, W. Kofler // *Plant Ecology*. – 2000. – No. 146. – P. 231-240.

Olano-Marin, J. Heterozygosity and survival in blue tits (*Cyanistes caeruleus*): contrasting effects of presumably functional and neutral loci / J. Olano-Marin, J. C. Mueller, B. Kempenaers // *Molecular Ecology*. – 2011. – No. 20. – P. 4028-4041.

Olano, J. M. Quantitative tracheid anatomy reveals a complex environmental control of wood structure in continental Mediterranean climate / J. M. Olano, M. Eugenio, A. I. García-Cervigón, M. Folch, V. Rozas // *International Journal of Plant Sciences*. – 2012. – Vol. 173. – No. 2. – P. 137-149.

Olano, J. M. Drought-induced increase in water-use efficiency reduces secondary tree growth and tracheid wall thickness in a Mediterranean conifer / J. M. Olano, J. C. Linares, A. I. García-Cervigón, A. Arzac, A. Delgado, V. Rozas // *Oecologia*. – 2014. – Vol. 176. – No. 1. – P. 273-283.

Oleksyn, J. Adaptation to changing environment in Scots pine populations across a latitudinal gradient / J. Oleksyn, M. G. Tjoelker, P. B. Reich // *Silva Fennica*. – 1998. – Vol. 32. – No. 2. – P. 129-140.

Opala, M. Two centuries-long dendroclimatic reconstruction based on Low Arctic *Betula pubescens* from Tromsø Region, Northern Norway / M. Opala, K. Migala, P. Owczarek // *Polish Polar Research*. – 2016. – Vol. 37. – No. 4. – P. 457-476.

Opala, M. Towards improving the Central Asian dendrochronological network-new data from Tajikistan, Pamir-Alay / M. Opala, T. Niedźwiedź, O. Rahmonov, P. Owczarek, Ł. Malarzewski // *Dendrochronologia*. – 2017. – No. 41. – P. 10-23.

Overdieck, D. CO₂, Temperature, and Trees. Experimental Approaches / D. Overdieck. – Singapore : Springer, 2016. – 240 p.

Ozturk, A. Effect of water stress at various growth stages on some quality characteristics of winter wheat / A. Ozturk, F. Aydin // *Journal of Agronomy and Crop Science*. – 2004. – Vol. 190. – No. 2. – P. 93-99.

Panyushkina, I. P. Summer temperature in northeastern Siberia since 1642 reconstructed from tracheids dimensions and cell numbers of *Larix cajanderi* / I. P. Panyushkina, M. K. Hughes, E. A. Vaganov, M. A. R. Munro // *Canadian Journal of Forest Research*. – 2003. – No. 33. – P. 1-10.

Panyushkina, I. P. Mixed response of decadal variability in larch tree-ring

chronologies from upper tree-lines of Russian Altai / I. P. Panyushkina, D. V. Ovtchinnikov, M. F. Adamenko // *Tree-Ring Research*. – 2005. – Vol. 61. – No. 1. – P. 33-42.

Parsons, P. A. Fluctuating asymmetry: a biological monitor of environmental and genomic stress / P. A. Parsons // *Heredity*. – 1992. – Vol. 68. – No. 4. – P. 361-364.

Pauls, S. U. The impact of global climate change on genetic diversity within populations and species / S. U. Pauls, C. Nowak, M. Balint, M. Pfenninger // *Molecular Ecology*. – 2013. – No. 22. – P. 925-946.

Peakall, R. GenAlEx V6: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research / R. Peakall, P. E. Smouse // *Molecular Ecology Notes*. – 2006. – Vol. 6. – No. 1. – P. 288-295.

Pearson K. Note on regression and inheritance in the case of two parents / K. Pearson // *Proceedings of the Royal Society of London*. – 1895. – No. 58. – P. 240-242.

Pederson, N. Hydrometeorological reconstructions for northeastern Mongolia derived from tree rings: 1651–1995 / N. Pederson, G. C. Jacoby, R. D. D'Arrigo, E. R. Cook, B. M. Buckley, C. Dugarjav, R. Mijiddorj // *Journal of Climate*. – 2001. – Vol. 14. – No. 5. – P. 872-881.

Peltonen-Sainio, P. Rainfed crop production challenges under European high-latitude conditions / P. Peltonen-Sainio, L. Jauhiainen, T. Palosuo, K. Hakala, K. Ruosteenoja // *Regional Environmental Change*. – 2016. – Vol. 16. – No. 5. – P. 1521-1533.

Pérez-de-Lis, G. Do changes in spring phenology affect earlywood vessels? Perspective from the xylogenesis monitoring of two sympatric ring-porous oaks / G. Pérez-de-Lis, S. Rossi, R. A. Vázquez-Ruiz, V. Rozas, I. García-González // *New Phytologist*. – 2016. – Vol. 209. – No. 2. – P. 521-530.

Peters, K. Principal components analysis of tree-ring series / K. Peters, G. C. Jacoby, E. R. Cook // *Tree-ring Bulletin*. – 1981. – No. 41. – P. 1-19.

Peters, R. L. RAPTOR: Row and position tracheid organizer in R / R. L. Peters, D. Balanzategui, A. G. Hurley, G. von Arx, A. L. Prendin, H. E. Cuny, J. Bjoerklund, D. C.

Frank, P. Fonti // *Dendrochronologia*. – 2018. – No. 47. – P.10-16.

Petit, G. Comparative axial widening of phloem and xylem conduits in small woody plants / G. Petit, A. Crivellaro // *Trees*. – 2014. – No. 28. – P. 915-921.

Petterle, A. Daylength mediated control of seasonal growth patterns in perennial trees / A. Petterle, A. Karlberg, R. P. Bhalerao // *Current Opinion in Plant Biology*. – 2013. – Vol. 16. – No. 3. – P. 301-306.

Pfister, C. The vulnerability of past societies to climatic variation: a new focus for historical climatology in the twenty-first century / C. Pfister // *Climatic Change*. – 2010. – Vol. 100. – No. 1. – P. 25-31.

Piper, F. I. Carbon sink limitation and frost tolerance control performance on the tree *Kageneckia angustifolia* D. Don (Rosaceae) at the treeline in central Chile / F. I. Piper, L. A. Cavieres, M. Reyes-Díaz, L. J. Corcuera // *Plant Ecology*. – 2006. – No. 185. – P. 29-39.

Plomion, C. Wood formation in trees / C. Plomion, G. Leprévost, A. Stokes // *Plant Physiology*. – 2001. – Vol. 127. – No. 4. – P. 1513-1523.

Polyakova, M. A. Scale- and taxon-dependent patterns of plant diversity in steppes of Khakassia, South Siberia (Russia) / M. A. Polyakova, I. Dembicz, T. Becker, U. Becker, O. N. Demina, N. Ermakov, G. Filibeck, R. Guarino, M. Janišová, R. Jaunatre, Ł. Kozub, M. J. Steinbauer, K. Suzuki, J. Dengler // *Biodiversity and Conservation*. – 2016. – Vol. 25. – No. 12. – P. 2251-2273.

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. – Vol. 9. – Article 1144.

Porter, J. R. Food security and food production systems / J. R. Porter, L. Xie, A. J. Challinor, K. Cochrane, S. M. Howden, M. M. Iqbal, D. B. Lobell, M. I. Travasso // IPCC. *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects*. – New York : Cambridge University Press, 2014. – P. 485-533.

Poyatos, R. Drought-induced defoliation and long periods of near-zero gas exchange play a key role in accentuating metabolic decline of Scots pine / R. Poyatos, D.

Aguadé, L. Galiano, M. Mencuccini, J. Martínez-Vilalta // *New Phytologist*. – 2013. – Vol. 200. – No. 2. – P. 388-401.

Prendin, A. L. New research perspectives from a novel approach to quantify tracheid wall thickness / A. L. Prendin, G. Petit, M. Carrer, P. Fonti, J. Björklund, G. von Arx // *Tree Physiology*. – 2017. – Vol. 37. – No. 7. – P. 976-983.

Prislan, P. Phenological variation in xylem and phloem formation in *Fagus sylvatica* from two contrasting sites / P. Prislan, J. Gričar, M. de Luis, K. T. Smith, K. Čufar // *Agricultural and Forest Meteorology*. – 2013. – No. 180. – P. 142-151.

Pritzkow, C. Relationship between wood anatomy, tree-ring widths and wood density of *Pinus sylvestris* L. and climate at high latitudes in northern Sweden / C. Pritzkow, I. Heinrich, H. Grudd, G. Helle // *Dendrochronologia*. – 2014. – No. 32. – P. 295-302.

Puchałka, R. Did the late spring frost in 2007 and 2011 affect tree-ring width and earlywood vessel size in Pedunculate oak (*Quercus robur*) in northern Poland? / R. Puchałka, M. Koprowski, J. Przybylak, R. Przybylak, H. P. Dąbrowski // *International Journal of Biometeorology*. – 2016. – Vol. 60. – No. 8. – P. 1143-1150.

Quinn, F. H. A reconstruction of Lake Michigan-Huron water levels derived from tree ring chronologies for the period 1600-1961 / F. H. Quinn, C. E. Sellinger // *Journal of Great Lakes Research*. – 2006. – No. 32. – P. 29-39.

Qureshi, M. E. Impact of water scarcity in Australia on global food security in an era of climate change / M. E. Qureshi, M. A. Hanjra, J. Ward // *Food Policy*. – 2013. – No. 38. – P. 136-145.

Rathgeber, C. B. Conifer tree-ring density inter-annual variability—anatomical, physiological and environmental determinants / C. B. Rathgeber // *New Phytologist*. – 2017. – Vol. 216. – No. 3. – P. 621-625.

Ray, D. K. Climate variation explains a third of global crop yield variability / D. K. Ray, J. S. Gerber, G. K. MacDonald, P. C. West // *Nature Communications*. – 2015. – No. 6. – P. 5989.

Reed, D. H. Inbreeding–stress interactions: evolutionary and conservation consequences / D. H. Reed, C. W. Fox, L. S. Enders, T. N. Kristensen // *Annals of the*

New York Academy of Sciences. – 2012. – Vol. 1256. – No. 1. – P. 33-48.

Ren, P. Critical temperature and precipitation thresholds for the onset of xylogenesis of *Juniperus przewalskii* in a semi-arid area of the north-eastern Tibetan Plateau / P. Ren, S. Rossi, J. J. Camarero, A. M. Ellison, E. Liang, J. Peñuelas // *Annals of Botany*. – 2018. – Vol. 121. – No. 4. – P. 617-624.

Restaino, C. M. Increased water deficit decreases Douglas fir growth throughout western US forests / C. M. Restaino, D. L. Peterson, J. Littell // *PNAS*. – 2016. – Vol. 113. No. 34. – P. 9557-9562.

Rinn, F. TSAP V 3.6 Reference manual: computer program for tree-ring analysis and presentation / F. Rinn. – Heidelberg : RINNTECH, 1996. – 263 p.

Rogers, J. C. Atlantic Arctic cyclones and mild Siberian winters of the 1980s / J. C. Rogers, E. Mosely-Thompson // *Geophysical Research Letters*. – 1995. – Vol. 22. – No. 7. – P. 799-802.

Rogozin, D. Y. Some generalizations based on stratification and vertical mixing in meromictic Lake Shira, Russia, in the period 2002–2009 / D. Y. Rogozin, S. N. Genova, R. D. Gulati, A. G. Degermendzhy // *Aquatic ecology*. – 2010. – Vol. 44. – No. 3. – P. 485-496.

Rosenzweig, C. Increased crop damage in the US from excess precipitation under climate change / C. Rosenzweig, F. N. Tubiello, R. Goldberg, E. Mills, J. Bloomfield // *Global Environmental Change*. – 2002. – Vol. 12. – No. 3. – P. 197-202.

Rosenzweig, C. Assessing agricultural risks of climate change in the 21st century in a global gridded crop model intercomparison / C. Rosenzweig, J. Elliott, D. Deryng, A. C. Ruane, C. Müller, A. Arneth, K. J. Boote, C. Folberth, M. Glotter, N. Khabarov, K. Neumann // *PNAS*. – 2014. – Vol. 111. – No. 9. – P. 3268-3273.

Rossi, S. Conifers in cold environments synchronize maximum growth rate of tree-ring formation with day length / S. Rossi, A. Deslauriers, T. Anfodillo, H. Morin, A. Saracino, R. Motta, M. Borghetti // *New Phytologist*. – 2006a. – Vol. 170. – No. 2. – P. 301-310.

Rossi, S. Assessment of cambial activity and xylogenesis by microsampling tree species: an example at the Alpine timberline / S. Rossi, A. Deslauriers, T. Anfodillo //

IAWA Journal. – 2006. – No. 27. – P. 383-394.

Rossi, S. Evidence of threshold temperatures for xylogenesis in conifers at high altitudes / S. Rossi, A. Deslauriers, T. Anfodillo, V. Carraro // *Oecologia*. – 2007. – Vol. 152. – No. 1. – P. 1-12.

Rossi, S. Critical temperatures for xylogenesis in conifers of cold climates / S. Rossi, A. Deslauriers, J. Gričar, J. W. Seo, C. B. Rathgeber, T. Anfodillo, H. Morin, T. Levanic, P. Oven, R. Jalkanen // *Global Ecology and Biogeography*. – 2008. – Vol. 17. – No. 6. – P. 696-707.

Rossi, S. Comparing needle and shoot phenology with xylem development on three conifer species in Italy / S. Rossi, C. B. Rathgeber, A. Deslauriers // *Annals of Forest Science*. – 2009. – Vol. 66. – No. 2. – Article 206.

Rossi, S. Predicting xylem phenology in black spruce under climate warming / S. Rossi, H. Morin, A. Deslauriers, P.-Y. Plourde // *Global Change Biology*. – 2011. – No. 17. – P. 614-625.

Rossi, D. Within-tree variations in the surface free energy of wood assessed by contact angle analysis / D. Rossi, S. Rossi, H. Morin, A. Bettero // *Wood Science and Technology*. – 2012. – No. 46. – P. 287-298.

Rossi, S. Lengthening of the duration of xylogenesis engenders disproportionate increases in xylem production / S. Rossi, M. J. Girard, H. Morin // *Global Change Biology*. – 2014. – Vol. 20. – No. 7. – P. 2261-2271.

Rowhani, P. Climate variability and crop production in Tanzania / P. Rowhani, D. B. Lobell, M. Linderman, N. Ramankutty // *Agricultural and Forest Meteorology*. – 2011. – Vol. 151. – No. 4. – P. 449-460.

Rozas, V. Dendroclimatic responses of four European broadleaved tree species near their south-western range edges / V. Rozas, J. M. Olano // *Dendrobiology*. – 2017. – No. 77. – P. 65-75.

Rozenberg, P. Genetic control of stiffness of standing Douglas fir; from the standing stem to the standardised wood sample, relationships between modulus of elasticity and wood density parameters. Part II / P. Rozenberg, A. Franc, C. Mamdy, J. Launay, N. Schermann, J. C. Bastien // *Annals of Forest Science*. – 1999. – Vol. 56. –

No. 2. – P. 145-154.

Ruess, R. W. Regulation of fine root dynamics by mammalian browsers in early successional Alaskan taiga forests / R. W. Ruess, R. L. Hendrick, J. P. Bryant // *Ecology*. – 1998. – Vol. 79. – No. 8. – P. 2706-2720.

Rumpf, S. B. Range dynamics of mountain plants decrease with elevation / S. B. Rumpf, K. Hülber, G. Klonner, D. Moser, M. Schütz, J. Wessely, W. Willner, N. E. Zimmermann, S. Dullinger // *PNAS*. – 2018. – Vol. 115. – No. 8. – P. 1848-1853.

Russo, S. E. Interspecific relationships among growth, mortality and xylem traits of woody species from New Zealand / S. E. Russo, K. L. Jenkins, S. K. Wiser, M. Uriarte, R. P. Duncan, D. A. Coomes // *Functional Ecology*. – 2010. – Vol. 24. – No. 2. – P. 253-262.

Sala, A. Carbon dynamics in trees: feast or famine? / A. Sala, D. R. Woodruff, F. C. Meinzer // *Tree Physiology*. – 2012. – Vol. 32. – No. 6. – P. 764-775.

Salzer, M.W. Reconstructed temperature and precipitation on a millennial timescale from tree-rings in the Southern Colorado plateau, U.S.A. / M.W. Salzer, K. F. Kipfmüller // *Climatic Change*. – 2005. – No. 70. – P. 465-487.

Sánchez-Salguero, R. What drives growth of Scots pine in continental Mediterranean climates: drought, low temperatures or both? / R. Sánchez-Salguero, J. J. Camarero, A. Hevia, J. Madrigal-González, J. C. Linares, J. A. Ballesteros-Canovas, A. Sánchez-Miranda, R. Alfaro-Sánchez, G. Sangüesa-Barreda, J. D. Galván, E. Gutiérrez, M. Génova, A. Rigling // *Agricultural and Forest Meteorology*. – 2015. – No. 206. – P. 151-162.

Sang, W. Plant diversity patterns and their relationships with soil and climatic factors along an altitudinal gradient in the middle Tianshan Mountain area, Xinjiang, China / W. Sang // *Ecological Research*. – 2009. – Vol. 24. – No. 2. – P. 303-314.

Sauchyn, D. Saskatchewan's natural capital in a changing climate: an assessment of impacts and adaptation : report to Saskatchewan Ministry of Environment from the Prairie Adaptation Research Collaborative / D. Sauchyn, E. Barrow, X. Fang, N. Henderson, M. Johnston, J. Pomeroy, J. Thorpe, E. Wheaton, B. Williams. – Regina : PARC, 2009. – 162 p.

Savelieva, N. I. A climate shift in seasonal values of meteorological and hydrological parameters for Northeastern Asia / N. I. Savelieva, I. P. Semiletov, L. N. Vasilevskaya, S. P. Pugach // *Progress in Oceanography*. – 2000. – Vol. 47. – No. 2-4. – P. 279-297.

Savva, Y. Interannual growth response of Norway spruce to climate along an altitudinal gradient in the Tatra Mountains, Poland / Y. Savva, J. Oleksyn, P. B. Reich, M. G. Tjoelker, E. A. Vaganov, J. Modrzynski // *Trees*. – 2006. – Vol. 20. – No. 6. – P. 735-746.

Schneider, S. H. Volcanic dust, sunspots, and temperature trends / S. H. Schneider, C. Mass // *Science*. – 1975. – Vol. 190. – No. 4216. – P. 741-746.

Schickhoff, U. Do Himalayan treelines respond to recent climate change? An evaluation of sensitivity indicators / U. Schickhoff, M. Bobrowski, J. Böhner, B. Bürzle, R. P. Chaudhary, L. Gerlitz, H. Heyken, J. Lange, M. Müller, T. Scholten, N. Schwab, R. Wedegärtner // *Earth System Dynamics*. – 2015. – No. 6. – P. 245-265.

Schrader, J. Polar auxin transport in the wood-forming tissues of hybrid aspen is under simultaneous control of developmental and environmental signals / J. Schrader, K. Baba, S. T. May, K. Palme, M. Bennett, R. P. Bhalerao, G. Sandberg // *PNAS*. – 2003. – Vol. 100. – No. 17. – P. 10096-10101.

Schrader, J. A high-resolution transcript profile across the wood-forming meristem of poplar identifies potential regulators of cambial stem cell identity / J. Schrader, J. Nilsson, E. Mellerowicz, A. Berglund, P. Nilsson, M. Hertzberg, G. Sandberg // *The Plant Cell*. – 2004. – Vol. 16. – No. 9. – P. 2278-2292.

Schulze, E. D. *Plant Ecology* / E. D. Schulze, E. Beck, K. Müller-Hohenstein. – Berlin, Heidelberg : Springer, 2005. – 702 p.

Schuster, R. Age-dependent climate–growth relationships and regeneration of *Picea abies* in a drought-prone mixed-coniferous forest in the Alps / R. Schuster, W. Oberhuber // *Canadian Journal of Forest Research*. – 2013. – Vol. 43. – No. 7. – P. 609-618.

Schwab, N. Implications of tree species–environment relationships for the responsiveness of Himalayan krummholz treelines to climate change / N. Schwab,

U. Schickhoff, B. Bürzle, M. Müller, J. Böhner, R. P. Chaudhary, T. Scholten, J. Oldeland // *Journal of Mountain Science*. – 2017. – Vol. 14. – No. 3. – P. 453-473.

Schweingruber, F. H. Auswirkungen des Larchenwicklerbefalls auf die Janringsstruktur der Larche; Ergebnisse einer Jahrringanalyse mit rentgendensitometrische Methoden / F. H. Schweingruber // *Schweiz. Z. Forstwesen*. – 1979.

Schweingruber, F. H. Microscopic wood anatomy: structural variability of stems and twigs in recent and subfossil woods from Central Europe / F. H. Shweingruber. – Birmensdorf : WSL, 1990. – 226 p.

Schweingruber, F. H. Trees and Wood in Dendrochronology / F. H. Shweingruber. – Berlin : Springer-Verlag, 1993. – 402 p.

Schweingruber, F. H. Tree-rings and Environment. Dendroecology / F. H. Schweingruber; Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Researches. – Bern; Stuttgart; Vienna : Haupt, 1996. – 609 p.

Seim, A. Climate change increases drought stress of juniper trees in the mountains of central Asia / A. Seim, G. Omurova, E. Azisov, K. Musuraliev, K. Aliev, T. Tulyaganov, N. Lyutsian, E. Botman, G. Helle, I. Dorado Liñan, S. Jivcov, H. W. Linderholm // *PLoS one*. – 2016. – Vol. 11. – No. 4. – Article e0153888.

Seneviratne, S. I. Land–atmosphere coupling and climate change in Europe / S. I. Seneviratne, D. Lüthi, M. Litschi, C. Schär // *Nature*. – 2006. – Vol. 443. – No. 7108. – P. 205.

Seo, J. W. Optimizing cell-anatomical chronologies of Scots pine by stepwise increasing the number of radial tracheid rows included – Case study based on three Scandinavian sites / J. W. Seo, M. Smiljanić, M. Wilmking // *Dendrochronologia*. – 2014. – Vol. 32. – No. 3. – P. 205-209.

Shah, S. K. August-July precipitation from tree rings in forest-steppe zone of Central Siberia (Russia) / S. K. Shah, R. Touchan, E. Babushkina, V. V. Shishov, D. M. Meko, O. V. Abramenko, L. V. Belokopytova, M. Hordo, J. Jevšenak, W. Kędziora, T. V. Kostyakova, A. Moskwa, Z. Oleksiak, G. Omurova, S. Ovchinnikov, M. Sadeghpour, A. Saikia, Ł. Zsewastynowicz, T. Sidenko, A. Strantsov, M.

Tamkevičiūtė, R. Tomusiak, I. Tychkov // Tree Ring Research. – 2015. – Vol. 71. – No. 1. – P. 37-44.

Shanahan, T. M. Simulating the response of a closed-basin lake to recent climate changes in tropical West Africa (Lake Bosumtwi, Ghana) / T. M. Shanahan, J. T. Overpeck, W. E. Sharp, C. A. Scholz, J. A. Arko // Hydrological Processes: An International Journal. – 2007. – Vol. 21. – No. 13. – P. 1678-1691.

Sharratt, B. S. Climatic Impact on Small Grain Production in the Subarctic Region of the United States / B. S. Sharratt, C. W. Knight, F. Wooding // Arctic. – 2003. – No. 56. – P. 219-226.

Shestakova, T. A. Forests synchronize their growth in contrasting Eurasian regions in response to climate warming / T. A. Shestakova, E. Gutiérrez, A. V. Kirdyanov, J. J. Camarero, M. Génova, A. A. Knorre, J. C. Linares, V. R. de Dios, R. Sánchez-Salguero, J. Voltas // PNAS. – 2016. – Vol. 113. – No. 3. – P. 662-667.

Shi, F. Ensemble empirical mode decomposition for tree-ring climate reconstructions / F. Shi, B. Yang, L. von Gunten, C. Qin, Z. Wang // Theoretical and Applied Climatology. – 2012. – Vol. 109. – No. 1-2. – P. 233-243.

Sidor, C. G. Different tree-ring responses of Norway spruce to air temperature across an altitudinal gradient in the Eastern Carpathians (Romania) / C. G. Sidor, I. Popa, R. Vlad, P. Cherubini // Trees. – 2015. – Vol. 29. – No. 4. – P. 985-997.

Simard, S. Intra-annual dynamics of non-structural carbohydrates in the cambium of mature conifer trees reflects radial growth demands / S. Simard, A. Giovannelli, K. Treydte, M. L. Traversi, G. M. King, D. Frank, P. Fonti // Tree Physiology. – 2013. – Vol. 33. – No. 9. – P. 913-923.

Singh, S. R. Seasonal influences on in vitro bud break in *Dendrocalamus hamiltonii* Arn. ex Munro nodal explants and effect of culture microenvironment on large scale shoot multiplication and plantlet regeneration / S. R. Singh, S. Dalal, R. Singh, A. K. Dhawan, R. K. Kalia // Indian Journal of Plant Physiology. – 2012. – No. 17. – P. 9-21.

Singh, N. D. Climate control on ring width and intra-annual density fluctuations in *Pinus kesiya* growing in a sub-tropical forest of Manipur, Northeast India / N. D. Singh, R. R. Yadav, N. Venugopal, V. Singh, A. K. Yadava, K. G. Misra, T. B. Singh, C. Sanjita

// Trees. – 2016. – Vol. 30. – No. 5. – P. 1711-1721.

Skene, D. S. The period of time taken by cambial derivatives to grow and differentiate into tracheids in *Pinus radiata* D. Don. / D. S. Skene // Annals of Botany. – 1969. – Vol. 33. – No. 2. – P. 253-262.

Skre, O. Combined effects of elevated winter temperatures and CO₂ on Norway spruce seedlings / O. Skre, K. Nes // Silva Fennica. – 1996. – No. 30. – P. 135-143.

Slimani, S. Ecological response of *Cedrus atlantica* to climate variability in the Massif of Guetiane (Algeria) / S. Slimani, A. Derridj, E. Gutierrez // Forest Systems. – 2014. – Vol. 23. – No. 3. – P. 448-460.

Smith, K. T. Temporal stability and dendroclimatology in silver fir and red spruce / K. T. Smith, K. Čufar, T. Levanič // Phyton. – 1999. – Vol. 39. – No. 3. – P. 117-122.

Snee, R. D. Validation of regression models: methods and examples / R. D. Snee // Technometrics. – 1997. – No. 19. – P. 415-428.

Solomina, O. *Picea schrenkiana* ring width and density at the upper and lower tree limits in the Tien Shan Mts (Kyrgyz Republic) as a source of paleoclimatic information / O. Solomina, O. Maximova, E. Cook // Geography, Environment, Sustainability. – 2014. – T. 7. – №. 1. – C. 66-79.

Spehn, E. Mountain Biodiversity: Effects of climate change and how to manage them / E. Spehn // Sustainable Mountain Development. – 2011. – No. 60. – P. 40-43.

Sperry, J. S. Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels / J. S. Sperry, U. G. Hacke, J. Pittermann // American Journal of Botany. – 2006. – Vol. 93. – No. 10. – P. 1490-1500.

Stahle, D. W. The dendroclimatic application of tree-ring chronologies / D. W. Stahle // Tree Rings, Environment and Humanity : proc. International Conference, Tucson, Arizona, 17-21 May 1994 / Eds. J. S. Dean, D. M. Meko, T. W. Swetnam. – Tucson : Radiocarbon, 1996. – P. 119-126.

Stahle, D. W. Major Mesoamerican droughts of the past millennium / D. W. Stahle, J. V. Diaz, D. J. Burnette, J. C. Paredes, R. R. Heim, F. K. Fye, R. A. Soto, M. D. Therrell, M. K. Cleaveland, D. K. Stahle // Geophysical Research Letters. – 2011. – Vol. 38. – No. 5. – Article L046472.

Sterck, F. J. Persisting soil drought reduces leaf specific conductivity in Scots pine (*Pinus sylvestris*) and pubescent oak (*Quercus pubescens*) / F. J. Sterck, R. Zweifel, U. Sass-Klaassen, Q. Chowdhury // *Tree Physiology*. – 2008. – Vol. 28. – No. 4. – P. 529-536.

Stine, A. R. Implications of Liebig's law of the minimum for tree-ring reconstructions of climate / A. R. Stine, P. Huybers // *Environmental Research Letters*. – 2017. – Vol. 12. – No. 11. – Article 114018.

Stockton, C. W. A long-term history of drought occurrence in western United States as inferred from tree rings / C. W. Stockton, D. M. Meko // *Weatherwise*. – 1975. – Vol. 28. – No. 6. – P. 244-249.

Subedi, S. C. Distribution pattern of vascular plant species of mountains in Nepal and their fate against global warming / S. C. Subedi, K. R. Bhattarai, R. P. Chauudhary // *Journal of Mountain Science*. – 2015. – Vol. 12. – No. 6. – P. 1345-1354.

Sun, J. Responses of tree-ring growth and crop yield to drought indices in the Shanxi province, North China / J. Sun, Y. Liu // *International Journal of Biometeorology*. – 2014. – Vol. 58. – No. 7. – P. 1521-1530.

Sun, Y. Influence of climatic factors on tree-ring maximum latewood density of *Picea schrenkiana* in Xinjiang, China / Y. Sun, L. Wang, H. Yin // *Frontiers of Earth Science*. – 2016. – Vol. 10. – No. 1. – P. 126-134.

Swidrak, I. Xylem and phloem phenology in co-occurring conifers exposed to drought / I. Swidrak, A. Gruber, W. Oberhuber // *Trees*. – 2014. – Vol. 28. – No. 4. – P. 1161-1171.

Tejedor, E. Temperature variability in the Iberian Range since 1602 inferred from tree-ring records / E. Tejedor, M. Á. Saz, J. M. Cuadrat, J. Esper, M. de Luis // *Climate of the Past*. – 2017. – Vol. 13. – No. 2. – P. 93-105.

Therrell, M. D. Tree-ring reconstructed maize yield in central Mexico: 1474-2001 / M. D. Therrell, D. W. Stanle, J. V. Diaz, E. H. Cornelo Oviedo, M. K. Cleaveland // *Climatic Change*. – 2006. – No. 74. – P. 493-504.

Tierney, G.L. Soil freezing alters fine root dynamics in a northern hardwood forest / G. L. Tierney, T. J. Fahey, P. M. Groffman, J. P. Hardy, R. D. Fitzhugh, C. T. Driscoll

// Biogeochemistry. – 2001. – Vol. 56. – No. 2. – P. 175-190.

Tognetti, R. Take a tree to the limit: the stress line / R. Tognetti, C. Palombo // *Tree Physiology*. – 2013. – Vol. 33. – No. 9. – P. 887-890.

Touchan, R. A 396-year reconstruction of precipitation in Southern Jordan / R. Touchan, D. Meko, M. K. Hughes // *Journal of the American Water Resources Association*. – 1999. – Vol. 35. – No. 1. – P. 49-59.

Touchan, R. Preliminary reconstructions of spring precipitation in southwestern Turkey from tree-ring width / R. Touchan, G. M. Garfin, D. M. Meko, G. Funkhouser, N. Erkan, M. K. Hughes, B. S. Wallin // *International Journal of Climatology*. – 2003. – Vol. 23. – No. 2. – P. 157-171.

Touchan, R. Reconstructions of spring/summer precipitation for the Eastern Mediterranean from tree-ring widths and its connection to large-scale atmospheric circulation / R. Touchan, E. Xoplaki, G. Funkhouser, J. Luterbacher, M. K. Hughes, N. Erkan, Ü. Akkemik, J. Stephan // *Climate Dynamics*. – 2005. – Vol. 25. – No. 1. – P. 75-98.

Touchan, R. May–June precipitation reconstruction of southwestern Anatolia, Turkey during the last 900 years from tree rings / R. Touchan, Ü. Akkemik, M. K. Hughes, N. Erkan // *Quaternary Research*. – 2007. – Vol. 68. – No. 2. – P. 196-202.

Touchan, R. Precipitation reconstruction for north-western Tunisia from tree rings / R. Touchan, D. M. Meko, A. Aloui // *Journal of Arid Environments*. – 2008. – No. 72. – P. 1887-1896.

Touchan, R. Millennial precipitation reconstruction for the Jemez Mountains, New Mexico, reveals changing drought signal / R. Touchan, C. Woodhouse, D. M. Meko, C. Allen // *International Journal of Climatology*. – 2011. – No. 31. – P. 896-906.

Touchan, R. Six centuries of May–July precipitation in Cyprus from tree rings / R. Touchan, A. K. Christou, D. M. Meko // *Climate Dynamics*. – 2014. – Vol. 43. – No. 12. – P. 3281-3292.

Touchan, R. Dendroclimatology and wheat production in Algeria / R. Touchan, D. Kherchouche, B. Oudjehih, H. Touchan, S. Slimani, D. M. Meko // *Journal of Arid*

Environments. – 2016. – No. 124. – P. 102-110.

Tyree, M. T. Xylem structure and the ascent of sap / M. T. Tyree, M. H. Zimmermann. – Berlin, New York : Springer, 2002. – 2nd ed. – 283 p.

Uggla, C. Indole-3-acetic acid controls cambial growth in Scots pine by positional signaling / C. Uggla, E. J. Mellerowicz, B. Sundberg // *Plant Physiology*. – 1998. – Vol. 117. – No. 1. – P. 113-121.

Uggla, C. Function and dynamics of auxin and carbohydrates during earlywood/latewood transition in Scots pine / C. Uggla, E. Magel, T. Moritz, B. Sundberg // *Plant Physiology*. – 2001. – Vol. 125. – No. 4. – P. 2029-2039.

Vaganov, E. A. The traheidogram method in tree-ring analysis and its application / E. A. Vaganov // *Methods of Dendrochronology. Application in Environmental Sciences* / Eds. E. R. Cook, L. A. Kairiukstis. – Dordrecht : Springer, 1990. – P. 63-75.

Vaganov, E. A. Influence of snowfall and melt timing on tree growth in subarctic Eurasia / E. A. Vaganov, M. K. Hughes, A. V. Kirdyanov, F. H. Schweingruber, P. P. Silkin // *Nature*. – 1999. – No. 400. – P. 149-151.

Vaganov, E. A. Growth Dynamics of Conifer Tree Rings: Images of Past and Future / E.A. Vaganov, M.K. Hughes, A.V. Shashkin. – Berlin, Heidelberg : Springer, 2006. – 354 p.

Vaganov, E. A. How well understood are the processes that create dendroclimatic records? A mechanistic model of the climatic control on conifer tree-ring growth dynamics / E. A. Vaganov, K. J. Anchukaitis, M. N. Evans // *Dendroclimatology. Progress and Prospects* / Eds. M. K. Hughes, T. W. Swetnam, H. F. Diaz. – Springer, 2011. – P. 37-75.

Van Den Brakel, J. A. The influence of environmental conditions on tree-ring series of Norway spruce for different canopy and vitality classes / J. A. Van Den Brakel, H. Visser // *Forest Science*. – 1996. – Vol. 42. – No. 2. – P. 206-219.

van der Schrier, G. A scPDSI-based global data set of dry and wet spells for 1901–2009 / G. van der Schrier, J. Barichivich, K. R. Briffa, P. D. Jones // *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*. – 2013. – Vol. 118. – No. 10. – P. 4025-4048.

Venegas-González, A. Plasticity in xylem anatomical traits of two tropical species

in response to intra-seasonal climate variability / A. Venegas-González, G. von Arx, M. P., Chagas, M. Tomazello Filho // *Trees*. – 2015. – Vol. 29. – No. 2. – P. 423-435.

Vitasse, Y. Altitudinal differentiation in growth and phenology among populations of temperate-zone tree species growing in a common garden / Y. Vitasse, S. Delzon, C. C. Bresson, R. Michalet, A. Kremer // *Canadian Journal of Forest Research*. – 2009. – Vol. 39. – No. 7. – P. 1259-1269.

von Arx, G. ROXAS – A new tool to build centuries-long tracheid-lumen chronologies in conifers / G. von Arx, M. Carrer // *Dendrochronologia*. – 2014. – Vol. 32. – No. 3. – P. 290-293.

von Arx, G. Quantitative wood anatomy – practical guidelines / G. von Arx, A. Crivellaro, A. L. Prendin, K. Čufar, M. Carrer // *Frontiers in Plant Science*. – 2016. – Vol. 7. – Article 781.

Vysotskaya, L. G. Components of the variability of radial cell size in tree rings of conifers / L. G. Vysotskaya, E. A. Vaganov // *IAWA Journal*. – 1989. – Vol. 10. – No. 4. – P. 417-426.

Walther, G. R. Trends in the upward shift of alpine plants / G. R. Walther, S. Beißner, C. A. Burga // *Journal of Vegetation Science*. – 2005. – Vol. 16. – No. 5. – P. 541-548.

Wang, T. Climatic signals in tree ring of *Picea schrenkiana* along an altitudinal gradient in the central Tianshan Mountains, northwestern China / T. Wang, H. Ren, K. Ma // *Trees*. – 2005. – Vol. 19. – No. 6. – P. 736-742.

Wang, S.-Y. Multidecadal drought cycles in the Great Basin recorded by the Great Salt Lake: Modulation from a transition-phase teleconnection / S.-Y. Wang, R. R. Gillies, T. Reichler // *Journal of Climate*. – 2012. – No. 25. – P. 1711-1721.

Wang, Z. Intra-annual stem radial increment response of Qilian juniper to temperature and precipitation along an altitudinal gradient in northwestern China / Z. Wang, B. Yang, A. Deslauriers, A. Bräuning // *Trees*. – 2015. – Vol. 29. – No. 1. – P. 25-34.

Wang, W. Temperature signal instability of tree-ring $\delta^{13}\text{C}$ chronology in the northeastern Qinghai–Tibetan Plateau / W. Wang, X. Liu, G. Xu, X. Zeng, G. Wu,

X. Zhang, D. Qin // *Global and Planetary Change*. – 2016a. – No. 139. – P. 165-172.

Wang, R. Estimation of the effects of climate variability on crop yield in the Midwest USA / R. Wang, L. C. Bowling, K. A. Cherkauer // *Agricultural and Forest Meteorology*. – 2016b. – No. 216. – P. 141-156.

Wang, H. Relationships between tree-ring cell features of *Pinus koraiensis* and climate factors in the Changbai Mountains, Northeastern China / H. Wang, X. Shao, X. Fang, Y. Jiang, C. Liu, Q. Qiao // *Journal of Forestry Research*. – 2017. – Vol. 28. – No. 1. – P. 105-114.

Wang, Y. Reconstruction of March–June precipitation from tree rings in central Liaoning, China / Y. Wang, Y. Liu // *Climate Dynamics*. – 2017. – Vol. 49. – No. 9-10. – P. 3111-3121.

Wareing, P. F. The control of growth and differentiation in plants / P. F. Wareing, I. D. J. Phillips. – Oxford, New York, Toronto, Sydney, Braunschweig : Pergamon Press, 1970. – 313 p.

Weih, M. Low winter soil temperature affects summertime nutrient uptake capacity and growth rate of mountain birch seedlings in the subarctic, Swedish Lapland / M. Weih, P. S. Karlsson // *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. – 2002. Vol. 34. – No. 4. – P. 434-439.

Weisberg, S. *Applied Linear Regression* / S. Weisberg. – New York : Wiley, 1985. – 352 p.

Weisensee, K. E. Assessing the relationship between fluctuating asymmetry and cause of death in skeletal remains: a test of the developmental origins of health and disease hypothesis / K. E. Weisensee // *American Journal of Human Biology*. – 2013. – Vol. 25. – No. 3. – P. 411-417.

Wheat growth and development / Eds. J. White, J. Edwards. – Orange : NSW Department of Primary Industries, 2008. – 92 p.

Wheeler, E. A. The potentials and limitations of dicotyledonous wood anatomy for climatic reconstructions / E. A. Wheeler, P. Baas // *Paleobiology*. – 1993. – Vol. 19. No. 4. – P. 487-498.

Wieser, G. Treelines in a changing global environment / G. Wieser,

F. K. Holtmeier, W. K. Smith // *Trees in a Changing Environment* / Eds. M. Tausz, N. Grulke. – Dordrecht : Springer, 2014. – P. 221-263.

Wigley, T. M. L. On the average value of correlated time series, with application in dendrochronology and hydrometeorology / T. M. L. Wigley, K. R. Briffa, P. D. Jones // *Journal of Climate and Applied Meteorology*. – 1984. – Vol. 23. – P. 201-213.

Wilkinson, S. Biophysical modelling of intra-ring variations in tracheid features and wood density of *Pinus pinaster* trees exposed to seasonal droughts / S. Wilkinson, J. Ogée, J. C. Domec, M. Rayment, L. Wingate // *Tree Physiology*. – 2015. – Vol. 35. – No. 3. – P. 305-318.

Wilmking, M. Recent climate warming forces contrasting growth responses of white spruce at treeline in Alaska through temperature thresholds / M. Wilmking, G. P. Juday, V. A. Barber, H. S. Zald // *Global Change Biology*. – 2004. – Vol. 10. – No. 10. – P. 1724-1736.

Wilmking, M. Increased temperature sensitivity and divergent growth trends in circumpolar boreal forests / M. Wilmking, R. D'arrigo, G. C. Jacoby, G. P. Juday // *Geophysical Research Letters*. – 2005. – Vol. 32. No. 15. – Article L15715.

Wilson, R. Temporal instabilities of tree-growth/climate response in the Lower Bavarian Forest Region: Implications for dendroclimatic reconstruction / R. Wilson, W. Elling // *Trees*. – 2003. – Vol. 18. – No. 1. – P. 19-28.

Wimmer, R. Use of false rings in Austrian pine to reconstruct early growing season precipitation / R. Wimmer, G. Strumia, F. Holawe // *Canadian Journal of Forest Research*. – 2000. – Vol. 30. – No. 11. – P. 1691-1697.

Wodzicki, T. J. Mechanism of xylem differentiation in *Pinus silvestris* L. / T. J. Wodzicki // *Journal of Experimental Botany*. – 1971. – Vol. 22. – No. 3. – P. 670-687.

Wu, X. Prolonged limitation of tree growth due to warmer spring in semi-arid mountain forests of Tianshan, northwest China / X. Wu, H. Liu, Y. Wang, M. Deng // *Environmental Research Letters*. – 2013. – Vol. 8. – No. 2. – Article 024016.

Wu, X. Climate-mediated spatiotemporal variability in the terrestrial productivity

across Europe / X. Wu, F. Babst, P. Ciais, D. Frank, M. Reichstein, M. Wattenbach, C. Zang, M. D. Mahecha // *Biogeosciences*. – 2014. – Vol. 11. No. 11. – P. 3057-3068.

Wypych, A. Long-term variability of air temperature and precipitation conditions in the Polish Carpathians / A. Wypych, Z. Ustrnul, D. R. Schmatz // *Journal of Mountain Science*. – 2018. – Vol. 15. – No. 2. – P. 237-253.

Xu, M. Integrating the effects of latitude and altitude on the spatial differentiation of plant community diversity in a mountainous ecosystem in China / M. Xu, L. Ma, Y. Jia, M. Liu // *PloS one*. – 2017. – Vol. 12. – No. 3. – Article e0174231.

Yadav, R. R. Tree-ring footprints of drought variability in last ~300 years over Kumaun Himalaya, India and its relationship with crop productivity / R. R. Yadav, K. G. Misra, A. K. Yadava, B. S. Kotlia, S. Misra // *Quaternary Science Reviews*. – 2015. – No. 117. – P. 113-123.

Yamori, W. Temperature response of photosynthesis in C3, C4, and CAM plants: temperature acclimation and temperature adaptation / W. Yamori, K. Hikosaka, D. A. Way // *Photosynthesis Research*. – 2014. – Vol. 119. – No. 1-2. – P. 101-117.

Yang, B. New perspective on spring vegetation phenology and global climate change based on Tibetan Plateau tree-ring data / B. Yang, M. He, V. Shishov, I. Tychkov, E. Vaganov, S. Rossi, F. C. Ljungqvisti, A. Bräuning, J. Griesbinger // *PNAS*. – 2017. – Vol. 114. – No. 27. – P. 6966-6971.

Yasue, K. The effects of tracheid dimensions on variations in maximum density of *Picea glehnii* and relationships to climatic factors / K. Yasue, R. Funada, O. Kobayashi, J. Ohtani // *Trees*. – 2000. – Vol. 14. – No. 4. – P. 223-229.

Yuan, Y. J. Reconstruction and analysis of 450 years winter temperature series in the Urumqi River source of Tianshan Mountains / Y. J. Yuan, J. F. Li // *Journal of Glaciology and Geocryology*. – 1999. – Vol. 21. – No. 1. – P. 64-70.

Yuan, Y. Variations of the spring precipitation day numbers reconstructed from tree rings in the Urumqi River drainage, Tianshan Mts. over the last 370 years / Y. Yuan, L. Jin, X. Shao, Q. He, Z. Li, J. Li // *Chinese Science Bulletin*. – 2003. – Vol. 48. – No. 14. – P. 1507-1510.

Zadoks, J. C. A decimal code for the growth stages of cereals / J. C. Zadoks,

T. T. Chang, C. F. Konzak // Weed research. – 1974. – Vol. 14. – No. 6. – P. 415-421.

Zalloni, E. Climatic signals from intra-annual density fluctuation frequency in Mediterranean pines at a regional scale / E. Zalloni, M. de Luis, F. Campelo, K. Novak, V. De Micco, A. Di Filippo, J. Vieira, C. Nabais, V. Rozas, G. Battipaglia // Frontiers in Plant Science. – 2016. – Vol. 7. – Article 579.

Zeng, Q. Effects of age and size on xylem phenology in two conifers of Northwestern China / Q. Zeng, S. Rossi, B. Yang // Frontiers in Plant Science. – 2017. – Vol. 8. – Article 2264.

Zgaga, L. Individual multi-locus heterozygosity is associated with lower morning plasma cortisol concentrations / L. Zgaga, V. Vitart, C. Hayward, D. Kastelan, O. Polašek, M. Jakovljevic, I. Kolcic, Z. Biloglav, A. F. Wright, H. Campbell, B. R. Walke // European Journal of Endocrinology. – 2013. – Vol. 169. – No. 1. – P. 59-64.

Zhang, L. Different responses of the radial growth of conifer species to increasing temperature along altitude gradient: *Pinus tabulaeformis* in the Helan Mountains (Northwestern China) / L. Zhang, Y. Jiang, S. Zhao, M. Dong, H. Y. Chen, X. Kang // Polish Journal of Ecology. – 2016a. – Vol. 64. – No. 4. – P. 509-525.

Zhang, H. Contributions of climate, varieties, and agronomic management to rice yield change in the past three decades in China / H. Zhang, F. Tao, D. Xiao, W. Shi, F. Liu, S. Zhang, Y. Liu, M. Wang, H. Bai // Frontiers of Earth Science. – 2016b. – Vol. 10. – No. 2. – P. 315-327.

Zhang, M. Comparison of wood physical and mechanical traits between major gymnosperm and angiosperm tree species in China / M. Zhang, C. Ji, J. Zhu, X. Wang, D. Wang, W. Han // Wood Science and Technology. – 2017. – Vol. 51. – No. 6. – P. 1405-1419.

Zhang, J. Cambial phenology in *Juniperus przewalskii* along different altitudinal gradients in a cold and arid region / J. Zhang, X. Gou, N. Pederson, F. Zhang, H. Niu, S. Zhao, F. Wang // Tree Physiology. – 2018. – Vol. 38. – No. 6. – P. 840-852.

Ziaco, E. Tree growth, cambial phenology, and wood anatomy of limber pine at a Great Basin (USA) mountain observatory / E. Ziaco, F. Biondi // Trees. – 2016. – Vol. 30.

– No. 5. – P. 1507-1521.

Zink, R. M. Associations between heterozygosity and morphological variance / R. M. Zink, M. F. Smith, J. L. Patton // Journal of Heredity. – 1985. – Vol. 76. – No. 6. – P. 415-420.

Zobel, B. J. Wood variation – its causes and control / B. J. Zobel, J. P. van Buijtenen. – Berlin, Heidelberg : Springer-Verlag, 1989. – 363 p.

Zobel, B. J. Genetics of wood production / B. J. Zobel, J. B. Jett. – Springer, 2012. – 337 p.

Zouros, E. Heterozygosity and growth in marine bivalves: further data and possible explanations / E. Zouros, M. Romero-Dorey, A. L. Mallet // Evolution. – 1988. – Vol. 42. – No. 6. – P. 1332-1341.