СОДЕРЖАНИЕ

Номер 5, 2021

От составителей 323

Островные боры Южного Урала и ленточные боры Алтая как объекты дендроклиматических исследований

Л. И. Агафонов, М. А. Гурская, В. В. Кукарских, М. О. Бубнов, Н. М. Дэви, А. А. Галимова 325

VS-Cambium-Developer: новый подход к моделированию функционирования камбиальной зоны хвойных под воздействием факторов окружающей среды

Д. А. Белоусова, В. В. Шишов, Е. А. Бабушкина, Е. А. Ваганов 335

Современная экспансия *Juniperus sibirica* Burgsd. в горные тундры Северного Урала

А. А. Григорьев, Ю. В. Шалаумова, Д. С. Балакин 346

Идентификация календарных лет с поздними весенними заморозками на основе анатомической структуры годичных колец дуба черешчатого на Зилаирском плато (Южный Урал)

С. Е. Кучеров 354

Распределение трахеид по размеру люмена в годичных кольцах на разной высоте ствола у лиственницы в мерзлотных условиях. Суховершинность

Д. А. Машуков, А. В. Бенькова, В. Е. Бенькова, А. В. Шашкин, А. С. Прокушкин 363

Динамика древесно-кустарниковой растительности в горной лесотундре Восточного Саяна

И. А. Петров, А. С. Шушпанов, А. С. Голюков, М. Л. Двинская, В. И. Харук 372

Внутрисезонный климатический сигнал в годичных кольцах хвойных деревьев в криолитозоне Сибири

М. В. Фонти, И. И. Тычков, О. В. Чуракова (Сидорова) 380

8768-летняя Ямальская древесно-кольцевая хронология как инструмент для палеоэкологических реконструкций

Р. М. Хантемиров, С. Г. Шиятов, Л. А. Горланова, В. В. Кукарских, А. Ю. Сурков, И. Р. Хамзин, П. Фонти, Л. Вакер 388

Правила для авторов 398

ЭКОЛОГИЯ, 2021, № 5, с. 323–324

ОТ СОСТАВИТЕЛЕЙ

DOI: 10.31857/S0367059721050097

Современные изменения климата и преобразования экосистем вызывают оживленные споры специалистов о том, являются ли эти тенденции уникальными и чем они вызваны – природными процессами или результатами человеческой деятельности. Поэтому интерес научного сообщества смещается в сторону изучения экологических последствий изменения климата. Наибольшую ценность представляют источники информации о долговременных изменениях среды, а годичные кольца являются именно тем уникальным архивом данных об изменениях внешней среды, которые представляют долгосрочные ряды наблюдений с высоким разрешением.

В России дендроэкология (раздел науки о древесных кольцах, использующий дендрохронологические методы для решения экологических проблем) приобретает особое значение в силу целого ряда причин: скорость роста температуры, превышающая глобальные тренды; наличие обширных лесных территорий и огромное разнообразие условий и факторов, определяющих рост деревьев; четко выраженные градиенты отдельных компонентов климата (температура, влажность, континентальность и т.д.), обуславливающих смену природных зон.

В этом номере представлены работы, посвященные изучению изменчивости годичного прироста деревьев, выявлению факторов, которые определяют эту изменчивость, датировке событий, влияющих на прирост древесных растений и реконструкции условий внешней среды.

В последнее время обсуждается корректность использования региональных древесно-кольцевых хронологий в пространственно-временных климатических реконструкциях. В статье Л.И. Агафонова с соавторами показано, насколько могут различаться динамика радиального прироста и климатический отклик у деревьев, произрастающих в соседних регионах на юге России. В продлении и повышении надежности сверхдлительных древесно-кольцевых хронологий достигнут значительный прогресс. В статье Р.М. Хантемирова с соавторами представлена уникальная не только для России, но и для всей Субарктики абсолютно датированная хронология по ширине годичных колец лиственницы сибирской, охватывающая период с 6748 г. до н.э. по 2019 г. н.э. Приведены примеры, иллюстрирующие уникальность информации о палеоклимате и экологических особенностях региона в прошлом.

Отдельное направление дендроэкологии связано с использованием параметров структуры древесных колец для оценки влияния неблагоприятных условий внешней среды на рост деревьев. Д.А. Машуков с соавторами на основе анализа данных о клеточных размерах древесных колец проверяли гипотезу о причине появления суховершинности у лиственницы Гмелина, произрастающей в зоне сплошного распространения многолетней мерзлоты в Сибири. В работе С.Е. Кучерова особенности анатомической структуры годичных колец дуба черешчатого послужили индикаторами заморозков, что позволило провести реконструкцию календарных лет с заморозками для Южного Урала.

Одной из наиболее важных задач дендроэкологии является выявление процессов, происходящих в настоящее время в экосистемах на границе распространения древесных видов. В работе И.А. Петрова с соавторами с использованием дендрохронологических методов и ГИС-технологий описана экспансия нескольких древесных видов в горных регионах на юге Средней Сибири на фоне потепления климата. А.А. Григорьев с соавторами связали однонаправленное продвижение верхней границы распространения кустарниковой растительности вверх на Северном Урале с изменением режима осадконакопления в зимнее время года.

Моделирование внутригодичной кинетики роста и погодичной динамики древесных колец является одним из приоритетных направлений дендроэкологии в России. М.В. Фонти с соавторами с помощью модели Ваганова-Шашкина показали, что даже в условиях жесткого температурного лимитирования процессов роста на севере Евразии имеются временны́е интервалы, когда влажность почвы оказывает существенное влияние на рост деревьев. В работе Д.А. Белоусовой с соавторами апробирована еще одна модификация этой модели для имитации процесса камбиальной активности хвойных в зависимости от воздействия климатических факторов.

Научные результаты, представленные в этом номере, иллюстрируют, насколько широка география и разнообразны методы дендроэкологических исследований в России. Подтверждением актуальности подобного рода работ являются финансовая поддержка Министерства науки и высшего образования РФ (проекты FSRZ-2020-0010, FSRZ-2020-0014, АААА-А19-119031890086-0, АААА-А19-119111990097-4) и РНФ (гранты № 18-14-00072-П, 21-14-00330), которые позволяют расширить как спектр объектов изучения, так и территориальный охват исследований.

А.В. Кирдянов, В.В. Кукарских,
С.Г. Шиятов, Е.А. Ваганов

ЭКОЛОГИЯ, 2021, № 5, с. 325–334

*УДК 630*561.24+551.583(470.56)*

ОСТРОВНЫЕ БОРЫ ЮЖНОГО УРАЛА И ЛЕНТОЧНЫЕ БОРЫ АЛТАЯ КАК ОБЪЕКТЫ ДЕНДРОКЛИМАТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

© 2021 г. Л. И. Агафонов[a], М. А. Гурская[a], *, В. В. Кукарских[a], М. О. Бубнов[a], Н. М. Дэви[a], А. А. Галимова[a]

[a] *Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202/3*

**e-mail: marina_gurskaya@mail.ru*

Поступила в редакцию 25.01.2021 г.
После доработки 16.04.2021 г.
Принята к публикации 19.04.2021 г.

В последнее время обсуждается корректность использования региональных древесно-кольцевых хронологий в пространственно-временны́х климатических реконструкциях, поскольку спектр природно-климатических условий и факторов в регионах может быть неоднороден в масштабе от микро до глобального уровней. Нами исследована реакция радиального прироста сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) из степной зоны островных боров Южного Урала и ленточных боров Алтая на климат. Выявлены региональные черты и различия у древесно-кольцевых хронологий в сезон формирования годичных колец (май–июль), а также пространственно-временна́я асинхронность многолетней динамики радиального прироста сосны в исследуемых регионах.

Ключевые слова: древесно-кольцевые хронологии, сосна обыкновенная, Южный Урал, Алтай, климат, радиальный прирост

DOI: 10.31857/S0367059721050036

В дендрохронологии и дендроклиматологии все чаще обсуждается проблема адекватности пространственно-временно́й реакции радиального прироста деревьев на меняющиеся условия природной среды, а также на инструментально фиксируемые метеорологическими службами изменения компонентов климата – температуры воздуха и атмосферных осадков [1–3]. Различия в отклике прироста могут быть обусловлены не только удаленностью территорий, но и различиями макросреды на локальном/топографическом/региональном уровнях и могут проявляться в отклике прироста на уровне микросреды [4–8]. Все эти аспекты важны, поскольку на основе древесно-кольцевых хронологий (ДКХ) выполняется большое количество пространственно-временны́х реконструкций климата и отдельных его компонентов. Если используется случайный набор ДКХ, имеющих различия в отклике радиального прироста на компоненты климата, то получаемые реконструкции не будут воспроизводить корректно климатические условия территории или региона [9–13].

Упомянутые выше и многие другие исследования выполнялись преимущественно для зоны бореальных лесов. Нам известна лишь одна публикация, в которой сравнивались ДКХ Южного Урала и Алтая [14]. Цель нашей работы – сравнить реакцию ДКХ сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) из двух регионов степной зоны России с сухим климатом – в островных борах Южного Урала и ленточных борах Алтая, потенциально пригодных для климатических реконструкций. Исходя из того, что детально такие исследования в этих регионах еще не выполнялись, были поставлены следующие задачи: 1) выявление региональных особенностей на уровне неиндексированных хронологий; 2) выявление региональных реакций прироста индексированных ДКХ на компоненты климата – температуру воздуха и атмосферные осадки; 3) проверка стабильности климатического сигнала в региональных хронологиях; 4) возможность использования хронологий для пространственной реконструкции климата.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор полевого материала в виде кернов древесины с живых деревьев сосны выполнен в островных борах Южного Урала в подзоне северной степи Челябинской области [15] и в юго-западной части ленточных боров Алтайского края в подзонах засушливой и сухой степи [16] (рис. 1). На Южном Урале материал собран в Варламовском (код тест-полигонов (ТП) и хронологий CVL и CPA), Черном (CZI), Джабык-Карагайском (CDK) и Пес-

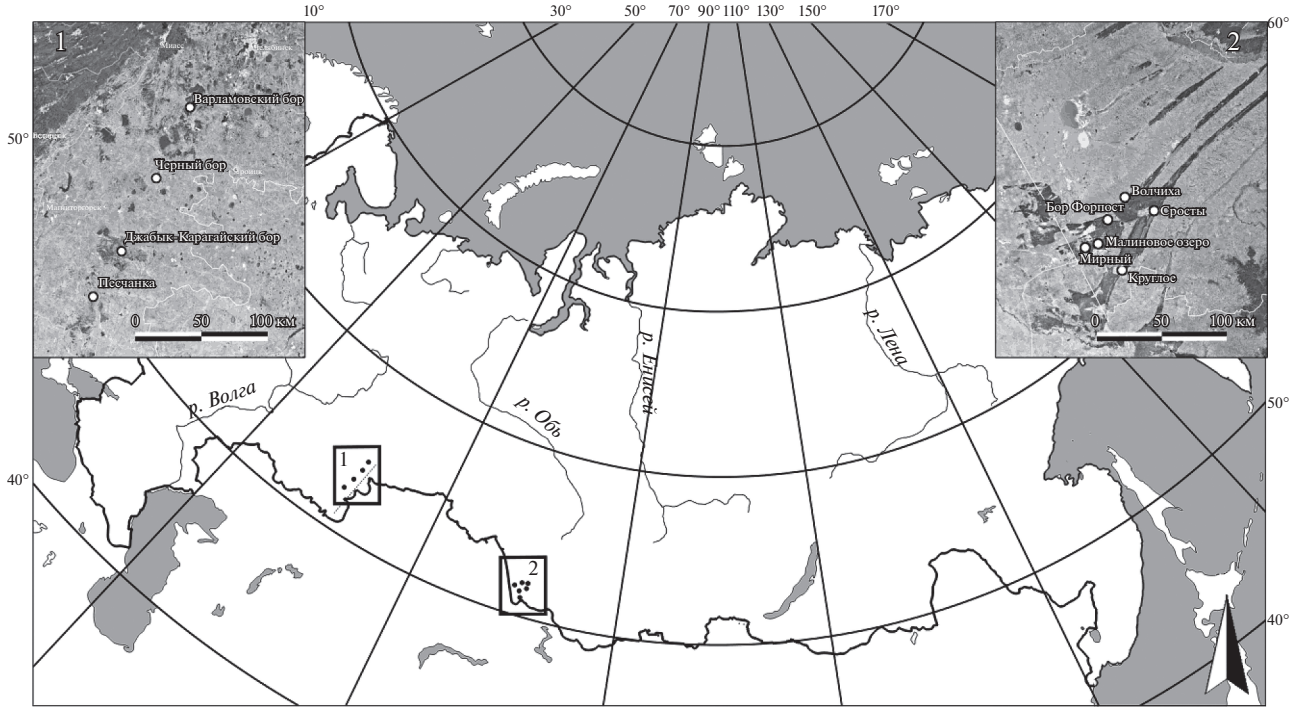

Рис. 1. Карта-схема районов сбора образцов: 1 – Южный Урал, 2 – Алтай. Точками обозначены тест-полигоны, прямоугольниками – границы использованных в работе грид (CRU TS 4.04). На врезках приведено детальное расположение тест-полигонов.

чанском (CPS) островных борах. В Варламовском бору ТП расположены в чистых сосняках с растительным покровом из разнотравья. По составу пород Черный бор – чистый сосновый древостой, в Джабык-Карагайском бору до 5% сотавляет доля березы. В растительном покрове обоих ТП доминируют злаки и лишайники. В чистом сосновом древостое Песчанского бора в живом напочвенном покрове доминируют злаки. По данным GPS, высоты варьируют от 250 м (Песчанский бор) до 320 м над ур. м. (Черный бор) (см. рис. 1).

В Алтайском крае сборы выполнены в южной части Касмалинской и Барнаульской боровых лент в зоне их смыкания на ТП Бор Форпост (CBF), Круглое (CKU), Малиновое озеро (CMO), Мирный (CMR), Сросты (CSS) и Волчиха (CVO). Все древостои по составу древесных пород чистые сосняки, лишь на ТП Сросты до трех единиц приходится на березу и осину. В растительном покрове ТП Бор Форпост и Круглое доминируют злаки, на ТП Малиновое озеро и Мирный – злаки с участием лишайников, на ТП Сросты и Волчиха живой напочвенный покров представлен разнотравьем. По данным GPS, высоты на ТП варьируют от 170 м (Малиновое озеро) до 240 м над ур. м. (Сросты).

При подготовке кернов для измерений руководствовались методикой [17]. Измерения ширины годичных колец и визуальная перекрестная датировка индивидуальных хронологий выполнены на комплексе LINTAB 5 в программном пакете TSAP [18]. Качество перекрестного датирования ДКХ проверяли в программе COFECHA [19].

Для устранения в индивидуальных хронологиях сигналов неклиматического характера (влияние возраста деревьев, особенностей микрорельефа, случайных кратковременных воздействий различной природы) и получения обобщенных ДКХ по каждому ТП все хронологии были стандартизированы в специальном дендрохронологическом программном пакете ARSTAN [20], который позволяет получить хронологии в виде безразмерной величины индексов прироста относительно нормы, рассчитываемой для каждого года. При стандартизации применяли две процедуры получения индексированной хронологии: первое индексирование выполняли с использованием негативной экспоненты, второе – кубического сплайна, составляющего 67% от общей протяженности индивидуальной хронологии. В дальнейшем анализе использовали стандартные обобщенные хронологии, которые сохраняют низкочастотную изменчивость прироста (>10 лет). На основе обобщенных локальных хронологий по регионам, посредством их усреднения методом взвешенной средней, для каждого региона получены генера-

Таблица 1. Статистические характеристики неиндексированных региональных древесно-кольцевых хронологий

Код ДКХ	Число деревьев	Период, годы	Длина ДКХ, лет	Межсерийный коэффициент корреляции	Коэффициент чувствительности	Ширина годичного кольца		Выпавшие годичные кольца, %	АК*
						средняя ± SD, мм	макс., мм		
Алтайские ленточные боры									
CBF	18	1851–2018	168	0.53	0.16	2.05 ± 1.55	9.67	0.16	0.92
CKU	24	1825–2018	195	0.56	0.16	1.38 ± 0.79	6.58	0.2	0.82
CMO	5	1812–2019	207	0.31	0.2	1.79 ± 1.03	7.02	0	0.84
CMR	10	1703–2019	317	0.40	0.16	1.19 ± 0.87	6.65	0.05	0.88
CSS	37	1793–2018	226	0.47	0.13	1.79 ± 0.95	8.17	0	0.82
CVO	25	1801–2018	218	0.48	0.16	1.50 ± 0.87	7.64	0	0.79
Южно-Уральские островные боры									
CDK	18	1782–2020	239	0.75	0.28	0.97 ± 0.67	6.78	0.11	0.74
CPA	22	1826–2007	182	0.77	0.31	1.28 ± 0.97	7.31	0.68	0.80
CPS	19	1790–2015	226	0.75	0.34	0.97 ± 0.77	5.82	0.69	0.73
CZI	62	1737–2015	279	0.75	0.21	0.55 ± 0.37	4.24	0.45	0.75
CVL	24	1818–2014	197	0.67	0.27	1.70 ± 1.12	8.87	0.38	0.84

* АК – коэффициент автокорреляции.

лизованные хронологии – южно-уральская и алтайская ДКХ [21].

Корреляционный (парные коэффициенты корреляции Пирсона) и регрессионный анализы были проведены для оценки климатического отклика хронологий на компоненты климата – среднемесячные значения приземной температуры воздуха и количество атмосферных осадков. В качестве метеоданных использовались гриды CRU TS 4.04 (Climatic Research Unit gridded Time Series [22]) за период 1936–2019 гг. с пространственным разрешением 0.5° × 0.5° по широте и долготе, которые покрывают территорию с расположенными на ней ТП (52.5°–54° с.ш., 60°–61° в.д. для Южного Урала и 51°–53° с.ш., 79°–82° в.д. для Алтая; см. рис. 1). Данные доступны на сайте Королевского метеорологического института Нидерландов (the Royal Netherlands Meteorological Institute (KNMI), http://climexp.knmi.nl/).

Стабильность климатического сигнала во времени (stationarity test, [3]) оценивали в генерализированных ДКХ методом bootstrap analysis в программе Dendroclim2002 [23]. Проверку стабильности сигнала осадков и температуры в ДКХ выполняли для временны́х интервалов длительностью 50 лет с шагом 1 год.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Максимальная длительность хронологий в алтайских ленточных борах изменяется от 317 до 168 лет, в южно-уральских островных – от 182 до 279 лет (табл. 1). В обобщенных алтайских хронологиях возраст деревьев на ТП различается на 2–9 классов возраста (40–180 лет, ТП CBF и CMR соответственно), в южно-уральских – на 2–5 классов возраста (40–100 лет, ТП CPA и CZI соответственно). Различия в возрасте деревьев на ТП обусловлены длительной, до 300 лет, эксплуатацией лесов в обоих регионах. Измеренная средняя ширина годичного кольца среди алтайских ДКХ имеет коэффициент варьирования 19%, у южно-уральских – 39% (см. табл. 1), что, вероятно, связано с особенностями природно-климатических условий регионов.

Выявлены различия в ДКХ на уровне межсерийных коэффициентов корреляции (корреляция между индивидуальной и совокупной хронологиями для каждого ТП [24]) и коэффициентов чувствительности хронологий (показывает степень воздействия высокочастотных факторов, в основном внешних, на изменение величины радиального прироста; хронология считается чувствительной при значении коэффициента >0.3 [21]). Межсерийный коэффициент корреляции заметно выше в хронологиях южно-уральских островных боров (среднее значение по всем хронологиям 0.738), чем в алтайских ленточных (0.458). То же самое характерно для коэффициентов чувствительности (указаны для стандартных индексированных ДКХ): в уральских хронологиях он выше (0.280), чем в алтайских (0.160).

Выявлены различия в доле выпадающих годичных колец в региональных ДКХ (см. табл. 1). Частота выпадающих колец в южно-уральских хронологиях выше, чем в алтайских, – 0.46 и 0.07% со-

Таблица 2. Матрица коэффициентов корреляций между индексированными хронологиями островных боров Южного Урала и ленточных боров Алтая (общий период 1851–2007 гг.)

Код ДКХ	CBF	CKU	CMO	CMR	CSS	CVO	CDK	CPA	CPS	CZI
CKU	**0.45**									
CMO	0.21	**0.32**								
CMR	**0.35**	**0.55**	**0.39**							
CSS	**0.43**	**0.62**	**0.34**	**0.38**						
CVO	**0.53**	**0.70**	**0.36**	**0.47**	**0.57**					
CDK	**0.24**	–0.05	0	0	0.16	0.04				
CPA	0.17	0	0.1	0.1	0.21	0.11	**0.56**			
CPS	0.18	0.15	**0.3**	0.20	**0.34**	0.21	**0.65**	**0.54**		
CZI	**0.24**	0.02	0.03	0.06	0.09	0	**0.69**	**0.65**	**0.52**	
CVL	0.19	–0.04	0.12	0	0.19	0.05	**0.53**	**0.82**	**0.52**	**0.56**

Примечание. Заливкой отдельно выделены коэффициенты для алтайских и южно-уральских хронологий. Значимые коэффициенты ($p \le 0.05$) выделены жирным шрифтом.

ответственно, т.е. выпавшие кольца встречаются в южно-уральских хронологиях в 6.6 раза чаще, чем в алтайских.

При высоких значениях во всех региональных ДКХ коэффициента автокорреляции (характеризует зависимость величины прироста от условий предшествующего сезона/сезонов роста дерева [24]) в среднем он выше в алтайских ДКХ по сравнению с уральскими – 0.85 и 0.77 соответственно.

Схожие региональные особенности показывают индексированные ДКХ, в которых минимизировано влияние факторов неклиматического характера. Корреляционный анализ этих ДКХ выполнен для каждого географического района, результаты представлены матрицей коэффициентов корреляции (табл. 2). Коэффициенты корреляции алтайских ДКХ на общем интервале 1851–2018 гг. варьируют от 0.21 до 0.70 (в среднем 0.40), южно-уральских (1826–2007 гг.) – от 0.52 до 0.82 (в среднем 0.60). Средний коэффициент корреляции между алтайскими и южно-уральскими хронологиями на общем интервале 1851–2007 гг. равен 0.11.

Отклик радиального прироста сосны региональных ДКХ на климатические переменные имеет характерный для засушливых регионов вид – значимая положительная связь с осадками, значимая отрицательная связь с температурой в текущем сезоне вегетации и отсутствие значимых связей с климатическими переменными предшествующего года. Анализ связи генерализированных хронологий Южного Урала и Алтая с компонентами климата выявил как общие черты, так и региональные особенности: обе хронологии имеют высокую значимую связь с осадками мая, однако связь у алтайской хронологии более тесная, чем у уральской ДКХ (рис. 2а). На этом сходство в отклике хронологий заканчивается, поскольку далее проявляются региональные отличия. В июне южно-уральская ДКХ показывает еще более тесную связь с осадками, чем в мае, а связь алтайской хронологии с осадками в этом месяце незначима (см. рис. 2а). В июле и августе становится незначимой связь южно-уральской ДКХ с осадками этого сезона, тогда как у алтайской появляется значимая и усиливающаяся к августу связь с осадками. Отметим также, что алтайская ДКХ показывает значимую связь прироста с осадками сентября предшествующего года (см. рис. 2а).

Анализ связи генерализированных южно-уральской и алтайской хронологий с температурой выявил единый характер, различия проявляются лишь в тесноте связей. Для обеих хронологий характерна значимая отрицательная связь с температурой мая, июня и июля, однако теснота этих связей выше у южно-уральской ДКХ (см. рис. 2б). Для нее характерно нарастание тесноты связи в июле и снижение в августе, тогда как алтайская хронология демонстрирует постепенное ослабление связи от мая к августу. При этом алтайская ДКХ проявляет невысокую, но значимую связь с температурой января и февраля.

Анализ стабильности во времени сигнала осадков в генерализированных ДКХ показал стабильную высокозначимую положительную связь прироста сосны с осадками мая текущего года роста у обеих ДКХ (рис. 3а, б). Еще более значимая и стабильная связь у южно-уральской хронологии с осадками июня (рис. 3а), тогда как у алтайской хронологии эта связь утрачивает стабильность и снижается теснота значимой связи (рис. 3б). В июле связь прироста с осадками вновь значима для обеих ДКХ, но у южно-уральской хронологии она выше, чем у алтайской.

Стабильная во времени и высоко значимая отрицательная корреляционная связь характерна

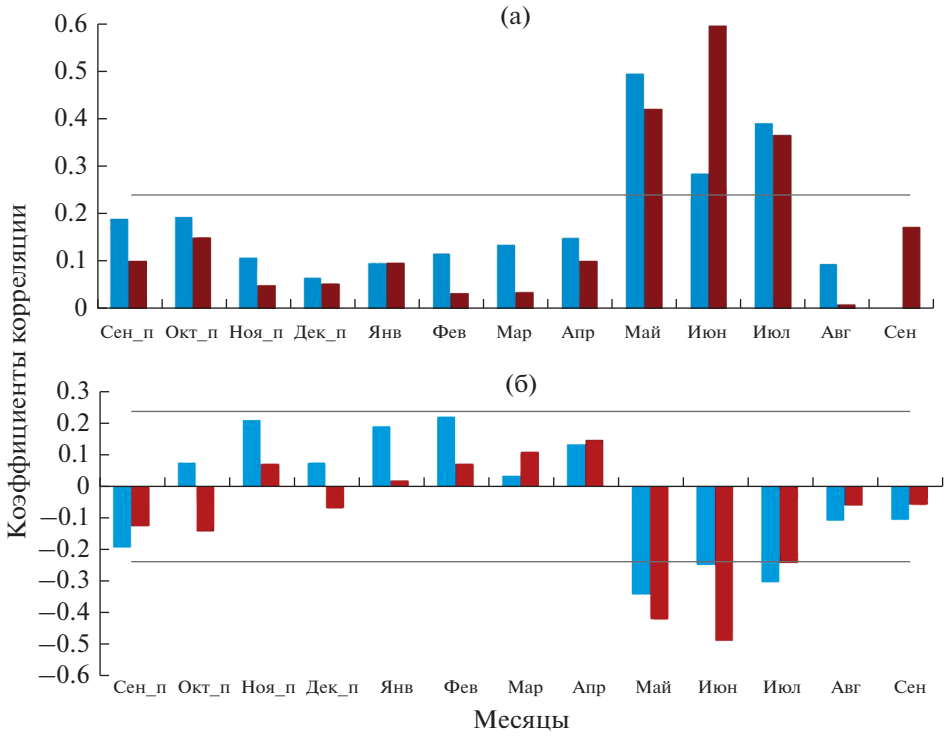

Рис. 2. Коэффициенты корреляции радиального прироста генерализированных хронологий из островных боров Южного Урала (серые столбики) и ленточных боров юга Алтая (темные столики) с атмосферными осадками (а) и температурой воздуха (б) с сентября предшествующего (Сен_п) по сентябрь текущего сезона. Результаты показаны для периода, когда наблюдаются значимые корреляции между приростом и климатическими переменными.

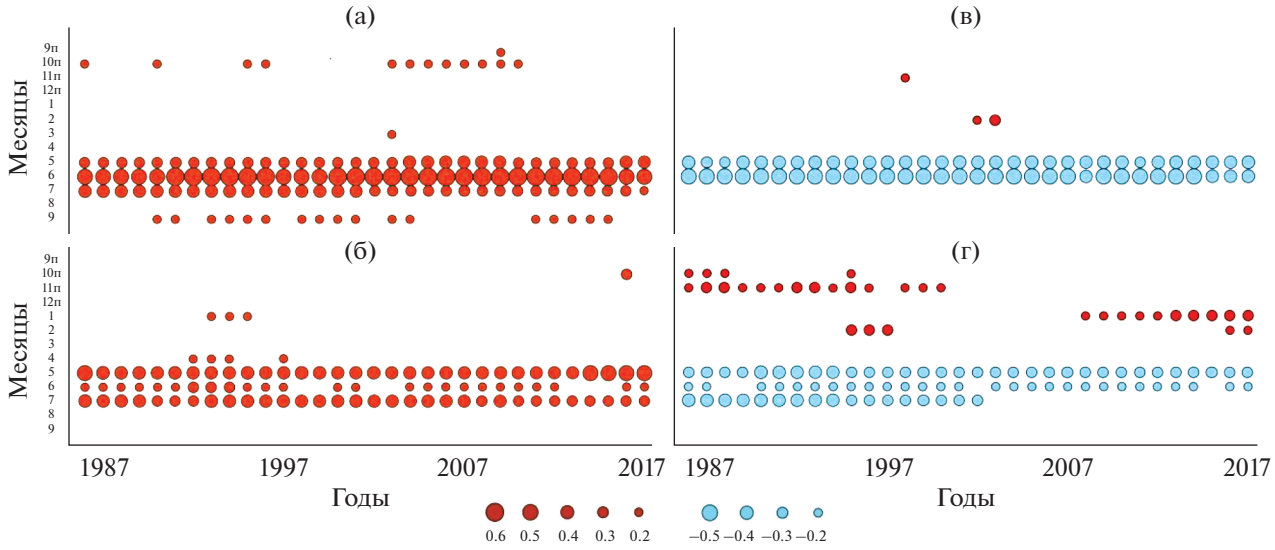

Рис. 3. Коэффициенты корреляции стабильности связи радиального прироста сосны с сентября предшествующего (9п) по сентябрь текущего сезона роста с атмосферными осадками (а, б) и температурой воздуха (в, г) в окне 50 лет с шагом 1 год на интервале 1937–2018 гг. для генерализированных южно-уральской (а, в) и алтайской хронологий (б, г). Показаны только значимые коэффициенты. Размер маркера соответствует начальному значению коэффициента.

для южно-уральской ДКХ с температурой мая и июня (см. рис. 3в), тогда как алтайская хронология проявляет стабильную во времени значимую связь индексов прироста с температурой только в мае, а для июня и июля характерна значимая, но не стабильная связь во времени (см. рис. 3г). Отметим нестабильные во времени проявления значимой положительной связи южно-уральской

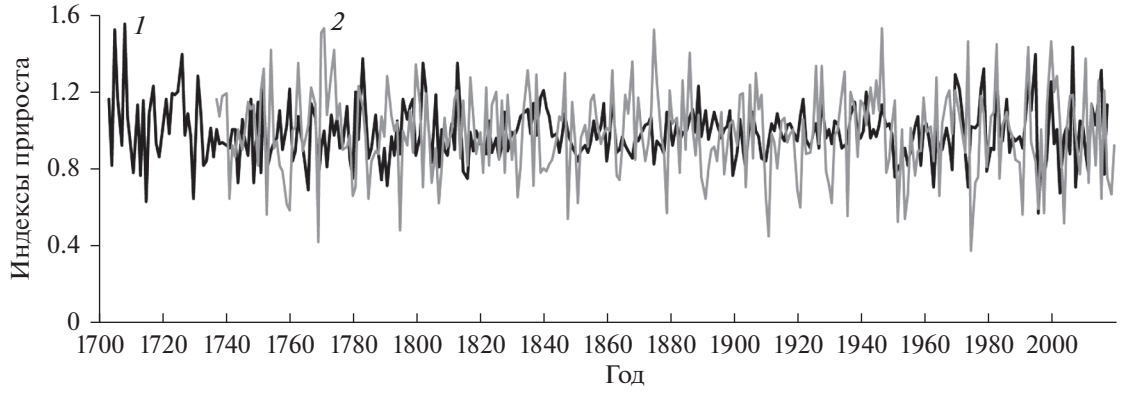

Рис. 4. Генерализированные хронологии юга ленточных боров Алтая (*1*) и островных боров Южного Урала (*2*). Коэффициент корреляции между хронологиями 0.12.

ДКХ с осадками октября предшествующего года и сентября текущего сезона роста (см. рис. 3а) и нестабильную положительную связь алтайской ДКХ с температурой ноября и января, предшествующих сезону роста (см. рис. 3г). При этом связь с температурой ноября характерна для первой половины анализируемого периода, а с температурой января – для его последней трети.

Сравнение генерализированных хронологий островных боров Южного Урала и юга ленточных боров Алтая показало (рис. 4), что теснота связи между ними отсутствует (коэффициент корреляции 0.12). Для отдельных серий лет характерна противофаза в динамике прироста – увеличение прироста в одном регионе и снижение в другом, и наоборот.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Как отмечалось выше, даже неиндексированные региональные хронологии показывают различия в реакции радиального прироста сосны (см. табл. 1). Южно-уральские хронологии в сравнении с алтайскими имеют более высокие средний коэффициент межсерийной корреляции (0.738 против 0.458) и средний коэффициент чувствительности (0.364 против 0.250), что свидетельствует о более высокой чувствительности южно-уральских ДКХ к факторам внешней среды, среди которых климат один из основных. Это же отмечают и авторы работы [25], которая выполнена на 4900-километровой трансекте в лесостепной зоне юга Сибири. При исследовании реакции радиального прироста сосны на климат обнаружено, что климатический контроль прироста проявляется сильнее на западных участках трансекты и ослабевает к востоку.

В этом же контексте можно интерпретировать частоту выпадающих годичных колец в южноуральских и алтайских хронологиях (среднее значение 0.46% против 0.07%). В условиях сухого климата структура годичных колец и феномен выпадающих колец обусловлены засухами в сезон вегетации и их суровостью [26–28]. На основе анализа инструментальных метеонаблюдений показано, что в период с 1891 г. по 2010 г. сильные засухи в Уральском и Западно-Сибирском регионах случались 24 и 15 раз соответственно, с повторяемостью 20 и 12% [29], т.е. влияние этого фактора на радиальный прирост сосны проявляется сильнее на Южном Урале, чем на Алтае.

Чтобы разобраться в региональных особенностях сезонных связей прироста сосны с климатом, мы сравнили средние многолетние значения осадков и температуры воздуха за 1936–2019 гг., вычисленные по гридам. Регионы имеют сходные по динамике, но достоверно различающиеся в июне–июле и по сезонам в период активной вегетации количество выпадающих атмосферных осадков и температуру воздуха (рис. 5, табл. 3). Различия в осадках обусловлены градиентом континентальности – известно, что при движении с запада на восток воздушные массы теряют влагу и количество выпадающих осадков уменьшается.

Однако мы предположили, что значимые региональные различия в абсолютном количестве осадков (в гидрометеорологическом контексте) не настолько велики в рассматриваемые месяцы (разница 11.2 мм, или 16.6% в июле (табл. 3), что равно 11.2 л на 1 м^2) и сезоны (25.1 мм (12.9%) или 25.1 л на 1 м^2 за май–август), чтобы быть критическими для обеспечения влагой физиологических процессов у деревьев сосны и тем самым обусловливать региональные различия. Поскольку в условиях сухого климата именно осадки оказывают положительное влияние на величину радиального прироста сосны, мы полагаем, что сезонные различия в отклике региональных ДКХ связаны не с количеством осадков, а с почвенно-грунтовыми условиями, обусловливающими их аккумуляцию и доступность влаги в почве.

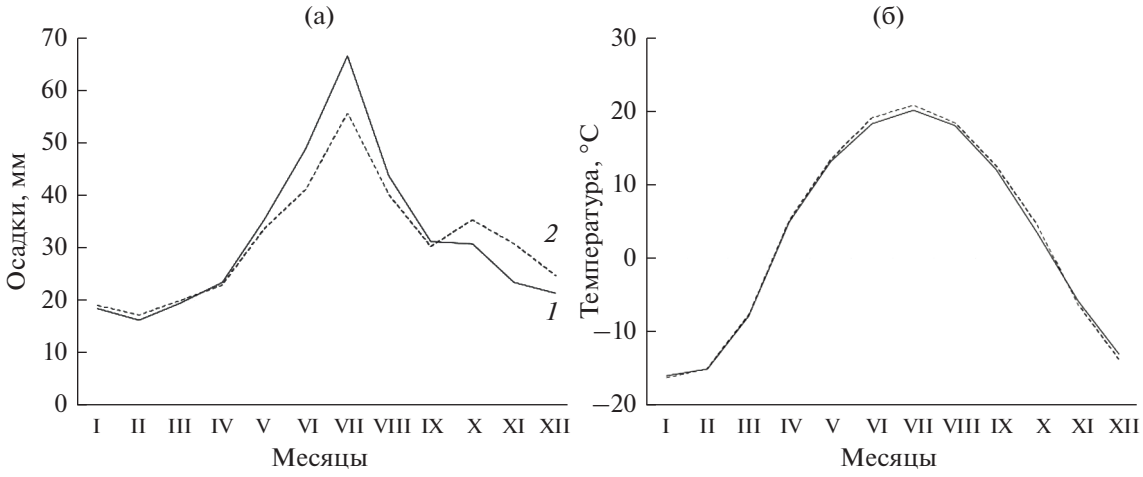

Рис. 5. Распределение в течение года многолетних средних значений (1936–2019 гг.) атмосферных осадков (а) и температуры воздуха (б), рассчитанные на основе климатических грид (CRU TS 4.04) для Южного Урала (*1*) и Алтая (*2*).

Южно-Уральские островные боры расположены в области Зауральского пенеплена, Восточно-Уральской мегазоны Челябинско-Суундукского антиклинория с крупными массивами двупалеошпатных слюдяных гранитов и гранитоидов [30], которые на значительной территории выходят на дневную поверхность и протянулись с севера на юг более чем на 200 км. Почвенный профиль здесь маломощный, иногда не более 20–30 см (собственные наблюдения на ТП CDK, CPS, CZI), зачастую островные боры приурочены к выходам горных пород (ТП CZI). Ленточные боры Алтая расположены на Приобском плато в субпараллельных долинах, расчленяющих это плато, перекрыты аллювиальными, эоловыми и лёссовидными отложениями с песчаными или супесчаными почвами в верхних горизонтах [31].

Различия почвенных условий произрастания деревьев сравниваемых регионов и условия накопления влаги в почве, ее доступность для деревьев в течение сезона роста очевидны. Почвы легкого механического состава алтайских ленточных боров больше инфильтруют и аккумулируют влаги в почвенном профиле, чем маломощные, близко к поверхности подстилаемые горными породами почвы островных боров Южного Урала. Насыщение почв ленточных боров влагой от снеготаяния и осадками мая, на который приходится начало сезонного роста деревьев, обусловливает высокую тесноту связи прироста с осадками этого месяца. В профиле песчаных почв влага способна проникать на большие глубины и там аккумулироваться, а их легкий механический состав способствует развитию мощной, глубоко проникающей в почвенный профиль корневой системы сосны, которая может использовать накопленную нижними

Таблица 3. Средние многолетние значения (1936–2019 гг.) атмосферных осадков и температуры воздуха сезона вегетации и за гидрологический год, рассчитанные по гридам (52.5°–54° с.ш., 60°–61° в.д. для Южного Урала и 51°–53° с.ш., 79°–82° в.д. для Алтая)

Параметр	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Гидрологический год	Май–июнь	Май–июль	Май–август
Осадки, мм:									
Южный Урал	35.4	**49.0**	**67.3**	43.5	27.9	380.5	**84.4**	**151.7**	**195.2**
Алтай	33.2	**40.7**	**56.1**	40.1	27.1	345.6	**73.9**	**130.0**	**170.1**
Разность осадков, мм	2.2	8.3	11.2	3.4	0.8	34.9	10.5	21.7	25.1
Температура, °С:									
Южный Урал	13.2	**18.3**	**20.1**	18.1	11.8	3.0	**15.8**	**17.2**	**17.4**
Алтай	13.4	**19.0**	**20.8**	18.4	11.9	2.9	**16.2**	**17.7**	**17.9**
Разность температур, °С	0.2	0.7	0.7	0.3	0.1	0.1	0.4	0.5	0.5

Примечание. Жирным шрифтом выделены достоверные различия между районами исследования (t-test Стьюдента, $N = 82$, $p < 0.05$).

горизонтами влагу достаточно долго. Это позволяет объяснить отсутствие связи прироста с осадками июня в ленточных борах Алтая, когда деревья используют накопленную влагу глубинных горизонтов почвы. В июле деревья начинают испытывать недостаток влаги на фоне наибольшего в сезоне повышения температуры воздуха и эвапотранспирации, чем и объясняется появление значимой связи прироста с осадками июля (см. рис. 2а).

На Южном Урале связь прироста сосны с осадками мая объясняется так же, как и для Алтая. Это начало сезонного роста, для которого необходимо достаточное количество влаги. Однако из-за эдафических особенностей территории (высокая щебнистость, меньшая мощность почвенного профиля, высокая степень физического испарения влаги с выходящих на поверхность или неглубоко залегающих горных пород) влага в недостаточной степени аккумулируется почвенным профилем. К тому же деревья на таких почвах имеют менее мощную и неглубоко проникающую корневую систему и в большей степени зависят от доступной почвенной влаги и атмосферных осадков, что и отражается на высокой тесноте связи прироста с осадками мая и, особенно, июня, когда может проявляться их дефицит.

Негативное влияние температуры на радиальный прирост сосны в обоих регионах обусловлено тем, что ее значения в сезоне выше оптимальных (16.5–17.5°C [32–34]) снижают фотосинтетическую активность ассимиляционного аппарата и синтез органического “строительного” материала, и соответственно снижается величина радиального прироста деревьев [35]. Наиболее негативно влияние температуры на прирост проявляется в условиях недостаточного увлажнения [36, 37].

Тест на стабильность связи прироста сосны южно-уральских островных и алтайских ленточных боров с осадками и температурой во времени (см. рис. 3), по нашему мнению, логично укладывается в модель, объясняющую характер связей с эдафической компонентой природной среды – процессами аккумуляции влаги в почве и ее доступностью для корневой системы сосны. Не располагая данными наблюдений за влажностью почв, авторы понимают необходимость полевых исследований, которые могли бы подтвердить высказанную модель комплексности сезонных связей прироста сосны с климатом и эдафическими условиями.

Поскольку сами по себе сходные в сезон вегетации климатические условия Южного Урала и Алтая, даже при эдафических различиях регионов, не могут определять пространственно-временну́ю несинхронность многолетней динамики прироста генерализованных ДКХ (см. рис. 4), то различия, вероятно, обусловлены особенностями сезонных атмосферных циркуляций над территорией Южного Урала и Алтая. Об этом свидетельствует невысокая в холодный сезон года или незначимая в сезон вегетации связь между многолетними (1936–2019 гг.) рядами осадков на Южном Урале и Алтае. Коэффициенты корреляции между ними с января по декабрь следующие: **0.31**, **0.32**, **038**, 0.16, 0.08, 0.24, –0.02, 0.22, 0.08, **0.31**, 0.18, **0.34** (жирным шрифтом выделены значимые коэффициенты корреляции, $p \le 0.05$).

Корреляция между уральскими и алтайскими температурами воздуха за тот же период в течение года значимо высокая (**0.83**, **0.86**, **0.81**, **0.69**, **0.44**, 0.28, **0.46**, **0.50**, **0.47**, **0.69**, **0.79**, **0.80** с января по декабрь, исключение – июнь), особенно в холодный период (октябрь–апрель), что может быть обусловлено влиянием Сибирского антициклона. Поскольку радиальный прирост сосны в условиях сухого климата юга Урала и Сибири, как правило, обусловлен влиянием осадков [38, 39], это и объясняет отсутствие связи между генерализованными хронологиями.

На основании полученных результатов можно сделать вывод, что хронологии южно-уральских островных и алтайских ленточных боров содержат стабильный климатический сигнал текущего сезона роста (май–июль). Выявлены различия в отклике радиального прироста сосны южно-уральских островных и алтайских ленточных боров на климатические переменные (температуру воздуха и атмосферные осадки) текущего сезона роста, обусловленные эдафическими особенностями регионов, вероятнее всего, слагающими почвенный профиль горизонтами, а также аккумуляцией и накоплением в них влаги. Пространственная несинхронность между генерализованными хронологиями Южного Урала и Алтая может быть объяснена различиями в атмосферных циркуляциях над этими регионами, и в этом авторы публикации видят следующую цель своих исследований.

Исследование выполнено при поддержке РФФИ (проект № 19-05-00591). Авторы благодарят двух неизвестных рецензентов, замечания которых способствовали более полному представлению результатов исследования. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Pisaric M.F.J., Carey S.K., Kokelj S.V., Youngblut D.* Anomalous 20th century tree growth, Mackenzie Delta, Northwest Territories, Canada // Geophys. Res. Lett., 2007. V. 34. L05714. https://doi.org/10.1029/2006GL029139
2. *Hellmann L., Agafonov L., Ljungqvist F.C.* et al. Diverse growth trends and climate responses across Eurasia’s boreal forest // Environmental Research Letters. 2016. V. 11. № 7. Art. 074021.

https://iopscience.iop.org/article/10.1088/1748-9326/11/7/074021/meta

3. *Wilmking M., van der Maaten-Theunissen M., van der Maaten E.* et al. Global assessment of relationships between climate and tree growth // Glob. Change Biol. 2020. V. 26. P. 3212–3220. https://doi.org/10.1111/gcb.15057
4. *Leonelli G., Pelfini M., Battipaglia G., Cherubini P.* Site-aspect influence on climate sensitivity over time of a high-altitude *Pinus cembra* tree-ring network // Climatic Change. 2009. V. 96. P. 185–201. https://link.springer.com/article/10.1007/s10584-009-9574-6
5. *Adams H.R., Barnard H.R., Loomis A.K.* Topography alters tree growth–climate relationships in a semi-arid forested catchment // Ecosphere. 2014. V. 5. № 11. P. 1–16. https://doi.org/10.1890/ES14-00296.1
6. *Duthorn E., Schneider L., Konter O.* et al. On the hidden significance of differing micro-sites on tree-ring based climate reconstructions // Silva Fennica. 2015. V. 49. № 1. Art. 1220. https://doi.org/10.14214/sf.1220
7. *Lange J., Buras A., Cruz-García R.* et al. Climate regimes override micro-site effects on the summer temperature signal of Scots pine at its northern distribution limits // Front. Plant Sci. 2018. V. 9. Art. 1597. https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01597
8. *Montpellier E.E., Soulé P.T., Knapp P.A., Shelly J.S.* Divergent growth rates of alpine larch trees (*Larix lyallii* Parl.) in response to microenvironmental variability // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. 2018. V. 50. №1. Art. e1415626. https://doi.org/10.1080/15230430.2017.1415626
9. *Wilson R., D'Arrigo R., Buckley B.* et al. A matter of divergence: Tracking recent warming at hemispheric scales using tree ring data // J. Geophys. Res. 2007. V. 112. Art. D17103. https://doi.org/10.1029/2006JD008318
10. *Allen K.J., Cook E.R., Buckley B.M.* et al. Continuing upward trend in Mt Read Huon pine ring widths Temperature or divergence? // Quaternary Sci. Rev. 2014. V. 102. P. 39–53. https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2014.08.003
11. *St. George S., Esper J.* Concord and discord among Northern Hemisphere paleotemperature reconstructions from tree rings // Quaternary Sci. Rev. 2019. V. 203. №1. P. 278–281. https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2018.11.013
12. *Ljungqvist F.C., Piermattei A., Seim A.* et al. Ranking of tree-ring based hydroclimate reconstructions of the past millennium // Quaternary Sci. Rev. 2020. V. 230. https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2019.106074
13. *Coulthard B.L., St. George S., Meko D.M.* The limits of freely-available tree-ring chronologies // Quaternary Sci. Rev. 2020. V. 234. Art. 106264. https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2020.106264
14. *Рыгалова Н.В.* Сравнительный анализ древесно-кольцевых хронологий ленточных и островных боров на южной границе ареала сосны обыкновенной в Западной Сибири // География и природопользование Сибири. 2017. № 24. С. 118–128. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=32541914
15. *Колесников Б.П.* Очерк растительности Челябинской области в связи с ее геоботаническим районированием // Флора и лесная растительность Ильменского государственного заповедника имени В. И. Ленина. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1961. С. 105–129.
16. Алтайский край: Атлас / Главное упр. геодезии и картографии при Совете министров СССР. М.: Барнаул, 1978. Т. 1. 235 с.
17. *Шиятов С.Г., Ваганов Е.А., Кирдянов А.В.* и др. Методы дендрохронологии. Красноярск: Изд-во КрасГУ, 2000. Ч. 1. 80 с.
18. *Rinn F.* TSAP. Reference Manual. Version 3.0. Heidelberg, 1996. 263 p.
19. *Holmes R.L.* Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement // Tree-Ring Bull. 1983. V. 43. № 3. P. 69–78.
20. *Cook E.R., Krusic P.J.* Program ARSTAN: a tree-ring standardization program based on detrending and autoregressive time series modeling, with interactive graphics. . Lamont-Doherty Earth Observatory, Columbia University, Palisades, N.Y., 2005.
21. *Шиятов С.Г.* Дендрохронология верхней границы леса на Урале. М.: Наука, 1986. 136 с.
22. *Harris I., Osborn T.J., Jones P., Lister D.* Version 4 of the CRU TS monthly high-resolution gridded multivariate climate dataset // Sci. Data. 2020. №7. https://doi.org/10.1038/s41597-020-0453-323
23. *Biondi F., Waikul K.* DENDROCLIM2002: AC++ program for statistical calibration of climate signals in tree-ring chronologies // Computers & Geosciences. 2004. V. 30. P. 303–311.
24. Methods of dendrochronology: Applications in the environmental sciences / Cook E.R., Kairukstis L.A. Eds. Dordrecht; Boston; London: Kluwer Acad. Publ., 1990. 394 p.
25. *Tabakova M.A., Arzac A., Martinez E., Kirdyanov A.V.* Climatic factors controlling *Pinus sylvestris* radial growth along a transect of increasing continentality in southern Siberia // Dendrochronologia. 2020. V. 62. Art. 125709. https://doi.org/10.1016/j.dendro.2020.125709
26. *Fonti P., Babushkina E.A.* Tracheid anatomical responses to climate in a forest-steppe in Southern Siberia // Dendrochronologia. 2016. V. 39. P. 32–41. https://doi.org/10.1016/j.dendro.2015.09.002
27. *Khansaritoreh E., Choimaa D., Klinge M.* et al. Higher climate warming sensitivity of Siberian larch in small than large forest islands in the fragmented Mongolian forest steppe // Glob. Change Biol. 2017. V. 23. P. 3675–3689. https://doi.org/10.1111/gcb.13750
28. *Wang X., Yang B., Ljungqvist F.C.* The Vulnerability of Qilian Juniper to Extreme Drought Events // Front. Plant Sci. 2019. V. 10. https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01191
29. *Страшная А.И., Максименкова Т.А., Чуб О.В.* Агрометеорологические особенности засухи 2010 года в России по сравнению с засухами прошлых лет // Труды Гидрометеорол. науч.-исслед. центра РФ. 2011. № 345. С. 171–188. https://elibrary.ru/item.asp?id= 16555543

30. *Рапопорт М.С.* Геологическое строение и развитие Южного Урала (в пределах Челябинской области) // Урал. геол. журн. 2006. № 3. С. 3–20.
https://www.elibrary.ru/item.asp?id=9510159

31. *Барышников Г.Я., Малолетко А.М.* Боровые лощины степного Приобья // Современные проблемы географии и геологии. Томск: ТГУ, 2017. С. 138–142.
https://elibrary.ru/item.asp?id=30582442

32. *Суворова Г.Г., Янькова Л.С., Копытова Л.Д., Филиппова А.К.* Оптимальные факторы среды и интенсивность фотосинтеза сосны обыкновенной и лиственницы сибирской в Предбайкалье // Сибирский эколог. журн. 2005. № 1. С. 85–95.
https://elibrary.ru/item.asp?id=9130798

33. *Суворова Г.Г., Янькова Л.С., Копытова Л.Д., Филиппова А.К.* Максимальная интенсивность фотосинтеза сосны обыкновенной и ели сибирской в Предбайкалье // Сибирский экологич. журн. 2005. № 1. С. 97–108.
https://elibrary.ru/item.asp?id=9130799

34. *Suvorova G., Ivanova M., Korzukhin M.* Influence of environmental factors on photosynthesis of three coniferous species // Annual Research and Review in Biology. 2017. V. 12. № 3.
https://elibrary.ru/item.asp?id= 31065675

35. *Суворова Г.Г., Осколков В.А., Стасова В.В., Антонова Г.Ф.* Соотношение ростовой активности, дыхательных затрат ствола и фотосинтетической продуктивности кроны сосны обыкновенной // Изв. Иркут. гос. ун-та. 2015. Т. 11. Серия “Биология. Экология”. С. 2–12.
https://elibrary.ru/item.asp?id =23438304

36. *Суворова Г.Г., Оскорбина М.В., Копытова Л.Д.* и др. Сезонные изменения фотосинтетической активности и зеленых пигментов у сосны обыкновенной и ели сибирской в оптимуме и экстремальных условиях увлажнения // Сибирский экологич. журн. 2011. Т. 18. № 6. С. 851–859.
https://elibrary.ru/item.asp?id=17110126

37. *Суворова Г.Г., Максютова Е.В., Тимофеева С.С.* и др. Оценка влияния экстремальных условий на фотосинтетическую продуктивность хвойных с использованием гидротермических коэффициентов // Проблемы регион. экологии. 2012. № 6. С. 144–149.

38. *Агафонов Л.И., Кукарских В.В.* Изменения климата прошлого столетия и радиальный прирост сосны в степи Южного Урала // Экология. 2008. № 3. С. 173–180.
https://elibrary.ru/item.asp?id=9976741

39. *Белокопытова Л.В., Бабушкина Е.А., Жирнова Д.Ф.* и др. Климатический отклик радиального прироста хвойных лесостепи юга Сибири: сравнение трех подходов // Сибирский экологич. журн. 2018. Т. 25. № 4. С. 411–424.
https://elibrary.ru/item.asp?id= 35192093

ЭКОЛОГИЯ, 2021, № 5, с. 335–345

УДК 57.032:57.042.2:57.045:004.942

VS-CAMBIUM-DEVELOPER: НОВЫЙ ПОДХОД К МОДЕЛИРОВАНИЮ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ КАМБИАЛЬНОЙ ЗОНЫ ХВОЙНЫХ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ ФАКТОРОВ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

© 2021 г. Д. А. Белоусова[a], *, В. В. Шишов[a, b], Е. А. Бабушкина[a], Е. А. Ваганов[a]

[a]*Сибирский федеральный университет, Россия 660041 Красноярск, просп. Свободный, 79*

[b]*Сибирский государственный университет науки и технологий им. М.Ф. Решетнева, Россия 660004 Красноярск, просп. им. газеты "Красноярский рабочий", 31*

**e-mail: daryadarya1611@gmail.com*

Поступила в редакцию 02.02.2021 г.
После доработки 20.04.2021 г.
Принята к публикации 21.04.2021 г.

Одной из фундаментальных проблем современной экологии считается оценка реакции древесных растений на воздействия окружающей среды в условиях изменяющегося климата планеты. Эффективным инструментом решения этой проблемы являются различные имитационные модели роста годичных колец деревьев. Нами предложена новая имитационная модель функционирования камбия, которая воспроизводит процесс камбиальной активности хвойных видов древесных растений в зависимости от действия ведущих климатических факторов. В основе лежит гипотеза о наличии цитоплазматического ингибитора дифференцировки клеток, функционирование которого лимитируется температурой, влажностью и освещенностью. Новый алгоритм разработан на основе имеющегося камбиального блока имитационной модели роста годичных колец Ваганова-Шашкина (VS-модели). Модель протестирована на косвенных наблюдениях функционирования камбия хвойных древесных растений в Южной Сибири (Республика Хакассия), а именно на измеренной сезонной клеточной продукции с 1964 г. по 2012 г. Предложена программная реализация новой камбиальной модели на базе технологии R Shiny, которая может быть просто адаптирована к on-line платформе VS-модели. Разработанные виджеты (средства визуализации процесса) позволяют отслеживать динамику роста камбиальной зоны с точностью до сотых долей суток.

Ключевые слова: камбиальные клетки, камбиальная активность, ширина годичного кольца, процессы дифференцировки клеток, VS-модель, ведущие климатические факторы, хвойные деревья

DOI: 10.31857/S0367059721050048

Более 60% фитомассы древесной растительности сосредоточено в стволовой древесине, которая является результатом периодической активности латеральной меристемы – камбия [1, 2]. Поэтому создание модели, количественно описывающей его функционирование, – это не только фундаментальная задача и интегрирование нашего знания об этой ткани, но и прикладная задача, позволяющая определить инструменты управления камбиальной активностью [3–10]. В большом количестве работ [11–16] приводятся результаты, описывающие влияние на активность камбия и последующую дифференцировку его производных внутренних (гормоны роста, ассимиляты, гены, активирующие или ингибирующие процессы роста и дифференцировки) и внешних (температура, водный баланс, освещенность и др.) факторов. Сложный характер влияния факторов на активность камбия нашел отражение и в различии подходов для его количественного описания [8, 14, 17–31]. В первом приближении подходы разделяются на статистические (регрессионные модели) [21–23] и процессные (в российской терминологии – имитационные модели) [6, 18, 28, 29]. К последним, например, относится модель, в которой переход клетки в фазу растяжения лимитируется гормональным балансом и доступностью органических соединений [19, 20].

Одна из наиболее точных и одновременно сложных моделей учитывает лимитирование роста камбиальных клеток индолилуксусной кислотой (гормон роста из группы ауксинов) [24, 25]. При этом моделируется продольный перенос ауксина в пределах одного клеточного ряда. Модель учитывает конкуренцию клеток флоэмы и ксилемы, но тип деления выбирается случайным образом. Готовность клетки к делению определяется ее критическим размером [24]. Модель была успешно применена для визуального 3D-моделирования годичного кольца [25]. Главная особен-

ность этой модели – теоретически формальное описание камбия, что позволяет моделировать повреждения ствола (атака насекомых, отсечение веток, изгиб ствола и т.д.). При этом предполагается, что моделируемые деревья растут в благоприятных внешних условиях, когда термический и водный режимы постоянны.

Новый камбиальный блок, интегрированный в модель CaBala, позволяет прогнозировать размеры трахеид, толщину клеточной стенки, угол микроволокон в клетке на основе показателей активности камбия и данных об углеводном балансе [28]. На основании этих расчетов в модели оценивается плотность древесины. Развитие камбиальных клеток лимитируется ежедневным осмотическим потенциалом роста – этот параметр связывает тургор клеточных стенок, водный и углеводный балансы. Рост каждой клетки моделируется от момента ее появления в ряду до наступления клеточной смерти (апоптоза). Модель различает радиальное и продольное растяжение клетки.

Модель XyDyS (Xylogenesis Dynamics Simulators) включает в себя ядро, функционально описывающее деление и растяжение клеток, транспорт морфогенов и два механизма для описания транспорта и граничных условий [18]. Деление и рост клеток контролируются морфогенами: ауксин, TDIF. Реакция камбиальных клеток на поступление морфогенов в ткань зависит от интенсивности и характера переноса морфогенов в ткани. Изменения в зональности морфогенетического градиента контролируются камбиальной зоной. Модель недостаточно точно рассчитывает конечные размеры клеток, так как градиент определяет зонирование независимо от роста каждой отдельной клетки [18].

“Turgor-driven growth model” дает оценку динамики роста всех тканей дерева [26]. В этой модели активность тканей лимитируется водным балансом и зависит от роста клеток, который в свою очередь лимитируется водным и температурным балансами и зависит от тургора клеточных стенок. Высокая сложность модели и высокие требования к качеству и количеству входных данных и параметров существенно затрудняют ее использование в задачах прогноза роста древесных растений в различных местообитаниях [26].

В модели, основанной на лимитировании камбиальной активности температурным и водным балансами, зависимость роста клеток камбиальной зоны от водного баланса и тургора клеточной стенки выражена через уравнение Локхарта [27]. Ферментная активность и скорость химических реакций в камбиальной зоне лимитируются температурным режимом, и при достижении пороговой температуры скорость реакций снижается за счет денатурации ферментов [27].

Все рассмотренные модели являются многомерными по параметрам и описывают, как правило, несколько процессов, происходящих как в стволовой древесине, так и в окружающей среде. Именно большое количество параметров в каждой модели и их адекватная оценка являются самой большой проблемой при попытках их использования. Потребность в создании простой и точной количественной модели функционирования камбия становится все более очевидной, поскольку значительно увеличивается физический объем измерений сезонной активности камбия и в связи с настоятельной необходимостью оценки баланса внутренних и внешних факторов в продукции новых клеток ксилемы [10, 16, 29, 32].

Новый подход к численному описанию кинетики камбия, предложенный в данной работе, основан на нескольких гипотезах о сочетании внешнего воздействия физических и биологических стрессовых факторов роста и позиционного контроля кинетики в зависимости от доступности цитоплазматического ингибитора [29], а именно:

1. Главной мишенью внешнего воздействия является камбиальная зона – зона активно делящихся клеток. Внешнее воздействие изменяет скорость роста камбиальных клеток и доступность цитоплазматического ингибитора для клеток камбиальной зоны.

2. Основные внешние факторы, лимитирующие скорость роста клеток в камбиальной зоне, – температура воздуха, содержание влаги в почве и освещенность. При расчете скорости роста клеток применяется принцип лимитирующего фактора: скорость роста определяется минимальной на данный момент частной скоростью роста, рассчитанной для каждого из факторов отдельно.

3. Доступность цитоплазматического ингибитора в клетках камбиальной зоны предопределяет объем сезонной клеточной продукции.

4. Моделируются только изменения в скорости роста клеток и их структуре, обусловленные текущими погодными условиями сезона роста (климатически обусловленные изменения прироста и структуры годичных колец) [29].

Существующий камбиальный блок модели Ваганова-Шашкина не учитывает влияние внутренних факторов на рост камбиальной зоны. Каждая клетка в камбиальном блоке характеризуется двумя переменными: ее положением в радиальном ряду и диаметром. Скорость роста клетки камбиальной зоны зависит только от скорости роста, рассчитанной в основном блоке модели Ваганова-Шашкина, которая в свою очередь зависит лишь от текущих погодных условий. Возможность деления для клетки определяется исключительно ее скоростью роста. Клетки камбия, сохранившие способность к делению в конце од-

ного сезона, могут влиять на динамику камбия в следующем сезоне [6, 29].

Нами на основании существующего камбиального блока VS-модели [16, 29, 33] предлагается переход от моделирования роста только под влиянием внешних факторов к созданию имитационной модели, частично учитывающей основные механизмы регуляции роста камбия и продуцирование новых клеток ксилемы.

Таким образом, целью исследования является создание адекватной численной и экспериментально проверяемой модели функционирования камбия на примере функционирования камбия хвойных. Калибровка и верификация работы новой модели осуществлены на экспериментальных дендроэкологических данных лесостепной зоны юга Сибири. Усовершенствованная структура камбиального блока модели Ваганова-Шашкина позволяет минимизировать число модельных параметров, хорошо интерпретируемых как с точки зрения физиология древесных растений, так и лесной экологии для улучшения понимания функционирования камбия под воздействием различных факторов окружающей среды и более широкого охвата видов древесных растений и условий их произрастания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

На основе существующего камбиального блока модели Ваганова-Шашкина [29] предлагается усовершенствованная версия, в которой учитывается концентрация ингибитора роста в каждой камбиальной клетке. Отметим, что данная концентрация зависит от позиции материнской камбиальной клетки относительно инициали и меняется нелинейно в зависимости от действия климатических факторов, лимитирующих рост древесных растений.

Нами предложен простой алгоритм по расчету изменения содержания ингибитора в клетках в ответ на стрессовое воздействие климатических факторов. Прогнозирование и учет стрессовых климатических условий возможны благодаря связи новой камбиальной модели с результатами вычислений модели Ваганова-Шашкина, а именно с суточными интегральными скоростями роста [6, 29, 33]. Эта связь описывает влияние климатических условий на концентрацию биологического ингибитора роста клеток. Природа ингибитора роста в работе не уточняется. Ингибитором может быть и баланс ростовых гормонов, и доступность ассимилятов для биосинтеза новых клеток, и ограничения по скоростям биосинтеза [6, 11–16].

Основные определения

Камбий рассматривается как слой клеток, способных к неограниченному числу делений и дифференцировке [29]. В течение сезона роста камбий образует несколько слоев ксилемных и флоэмных материнских клеток (рис. 1), количество которых определяется внешними климатическими условиями, доступностью питательных веществ и контролируется гормонами. Результатом этих процессов является индивидуальная структура годичного слоя, соответствующая условиям того или иного сезона роста.

Фундаментом для понимания функционирования камбия, а именно камбиальной активности в течение сезона роста древесных растений, является клеточный цикл каждой клетки, способной к делению. Одной из основных характеристик делений клеток камбиальной зоны служит продолжительность клеточного цикла, равная промежутку времени между двумя последовательными делениями. В клеточном цикле клетка проходит четыре фазы: пресинтетическую – G1, фазу синтеза – S, предмитотическую – G2, митоз – M (рис. 2).

Алгоритм модели VS-Cambium-Developer. Деление инициали и материнских клеток

Модель VS-Cambium-Developer (VS-CD) воспроизводит динамику камбия для одного радиального ряда за один сезон роста (рис. 3). Длина сезона роста определяется пользователем по результатам прямых наблюдений за ксилогенезом хвойных или оценивается на основе расчетов имитационной модели роста годичных колец Ваганова-Шашкина. Периоды влияния стрессовых климатических факторов в течение сезона оцениваются VS-CD моделью на основе ежедневных интегральных скоростей роста модели Ваганова-Шашкина [5, 8, 30, 31, 34, 35]. Интегральная скорость роста определяется минимальной на данный момент частной скоростью роста, рассчитанной отдельно для каждого из лимитирующих факторов (температура воздуха, содержание влаги в почве и освещенность) [8, 29].

Влияние стрессовых климатических факторов учитывается при расчете клеточного цикла для каждой из материнских клеток в ряду (см. рис. 3). Для заданной материнской клетки периодом влияния внешних стрессовых (климатических) факторов считается интервал времени, когда ежедневная интегральная скорость роста последовательно уменьшается в течение 3 суток и более до момента деления самой клетки. Срок расчета стрессового периода был определен эмпирически в ходе тестирования модели на образцах сосны, собранных в лесостепи Южной Сибири. На основе экспериментов было установлено, что срок в 3 дня (срок варьировался от 1 до 6 дней) является достаточным для проявления изменений, вызванных стрессовыми условиями. Таким образом, период в 3 дня был выбран для дальнейшего моделирования сезонной продукции.

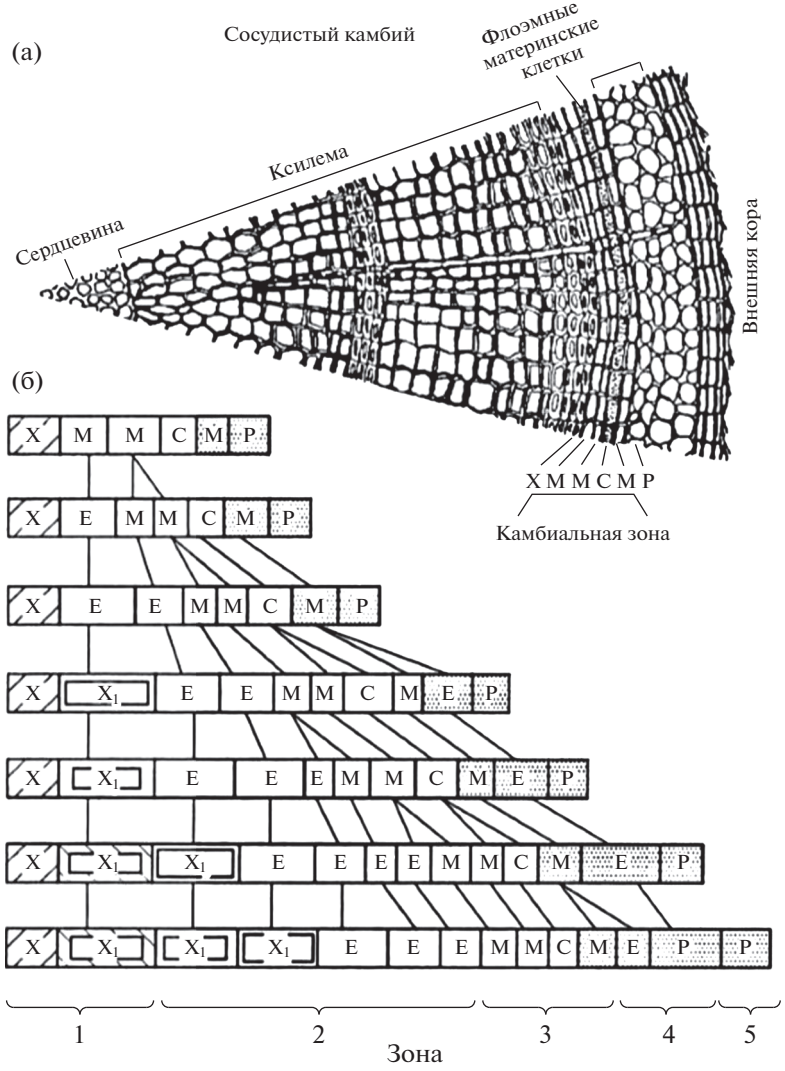

Рис. 1. Фрагмент поперечного среза стволика сосны (а) и схема, иллюстрирующая продукцию клеток камбиальной зоной (б) (иллюстрация из работы [29]), где С – инициаль, М – материнские клетки ксилемы и флоэмы, Х – зрелые клетки ксилемы, Р – зрелые клетки флоэмы, Е – клетки в фазе растяжения.

Часть входных параметров пользователь оценивает на основе визуальной параметризации, часть входных данных в VS-CD модель загружается из файла результатов расчетов модели Ваганова-Шашкина (табл. 1). Все визуальные построения новая модель производит на основании выходного массива данных, в котором хранятся сведения о каждом из делений, произошедшем за сезон (табл. 2).

Алгоритм начинает расчеты с деления инициали. В течение сезона роста возможно неоднократное деление инициали [6]. Инициаль и материнские клетки делятся по одинаковым правилам. В результате деления образуются две равные по размеру клетки, в 2 раза меньше размера поделившейся клетки. Возможность нового деления любой клетки в ряду определяется только количеством ингибитора в ней. Инициаль занимает нулевую позицию в ряду, материнские клетки – позиции от 1 и далее.

В начальный момент моделирования в ряду имеется только одна инициаль, находящаяся в состоянии покоя. Пользователь задает ее размер в микронах: размер инициали возможен от 3 до 15 мкм [29, 36]. VS-CD модель рассчитывает сроки и скорости всех этапов клеточного цикла для инициали. Критерием перехода клетки из одной фазы в другую является ее размер (критические размеры переходов в клеточном цикле задаются пользователем в интервале от 3 до 15 мкм до начала работы программы). Модель рассчитывает как периоды прохождения каждой фазы отдельно, так и суммарный период прохождения клеточного цикла для каждой клетки. После прохождения

клеточного цикла клетка делится на две равные по *размерам*.

Рост камбиальной зоны контролируется внешними климатическими условиями, которые оказывают непосредственное влияние на ежедневные интегральные скорости роста, рассчитанные VS-моделью. Количество ингибитора, получаемое дочерней клеткой, снижается в S раз (от “stress decreasing coefficient”) в периоды влияния внешних стрессовых факторов (холод, засуха и др.). Коэффициент S задается пользователем до начала работы алгоритма как параметр модели и является относительной величиной. Коэффициент может быть установлен в пределах от 0 до 1 ($0 < S < 1$); в оптимальных для роста условиях $S = 1$.

Инициаль в состоянии покоя хранит в себе запас ингибитора роста. Его количество задается пользователем вручную. При каждом делении ингибитор распределяется между дочерними клетками неравномерно. Пропорции ингибитора задаются пользователем и сохраняются для всех делений в пределах одного сезона. Количество ингибитора, полученное дочерними клетками от материнской или инициали, рассчитывается по формуле

$$Inht(j) = \begin{cases} Inht(i)\,\alpha S, \\ Inht(i)(1-\alpha)\,S, \end{cases} \quad (1)$$

где j – позиция дочерней клетки в радиальном ряду, i – позиция материнской клетки в радиальном ряду, $Inht(k)$ – количество ингибитора в k-клетке (относительная величина), α – пропорция ингибитора, S – стрессовый коэффициент. После деления материнская клетка в ряду “стирается”, и дочерние клетки занимают позиции $j = i$ и $j = i + 1$. Большее количество ингибитора получает дочерняя клетка на позиции, ближайшей к инициали ($j = i$).

Скорость роста клетки (мкм/сут) в фазе G1 зависит от концентрации в ней ингибитора роста:

$$V_j = a\exp(-kC_j) + b, \quad (2)$$

где j – номер клетки в радиальном ряду, a, b и k – параметры модели, C_j – концентрация ингибитора (относительная величина). Со скоростью V_j клетка растет только в фазе G1, в остальных фазах скорость роста постоянна и равна V_0 (скорость V_0 задается пользователем вручную от 0 до 1 до начала работы программы). В период, пока клетка проходит каждую из фаз клеточного цикла, скорость, заданная в начале фазы, не изменяется.

Формула расчета концентрации ингибитора в клетке (относительная величина) имеет следующий вид:

$$C_j = \frac{Inht(j)}{D_j}, \quad (3)$$

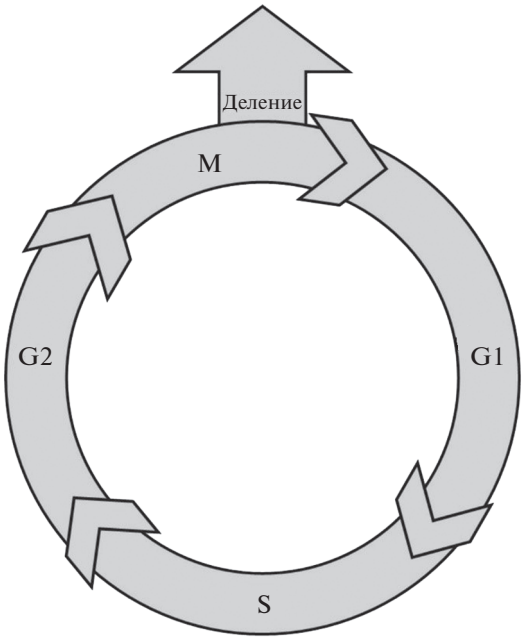

Рис. 2. Диаграмма клеточного цикла. В своем развитии клетка проходит четыре фазы: пресинтетическую – G1, фазу синтеза – S, предмитотическую – G2, митоз – M [29]. В результате деления образуются материнская и дочерняя клетки.

где j – номер клетки в радиальном ряду, C_j – концентрация ингибитора (относительная величина), D_j – радиальный размер клетки (мкм), $Inht(j)$ – количество ингибитора, полученное j-й клеткой от материнской.

Каждая материнская клетка в ряду характеризуется количеством ингибитора в ней и моментом времени появления ее в сезоне. Клетка считается готовой к делению, если соблюдены два условия:

1. Концентрация ингибитора (см. формулу (3)) на момент фазы митоза больше критической (критическая концентрация задается пользователем вручную до старта программы в пределах от 0 до 1).

2. Время появления в сезоне и период прохождения клеткой клеточного цикла в сумме не превышают длину сезона роста.

Невыполнение хотя бы одного из этих условий приводит к тому, что клетка теряет способность делиться и переходит в зону растяжения.

Алгоритм расчета фаз деления материнской клетки аналогичен алгоритму для инициали.

Косвенные измерения камбиальной активности и верификация новой модели

Для верификации работы новой модели использованы образцы сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*), собранные на участке, лимитируемом влажностью почвы и температурным режимом

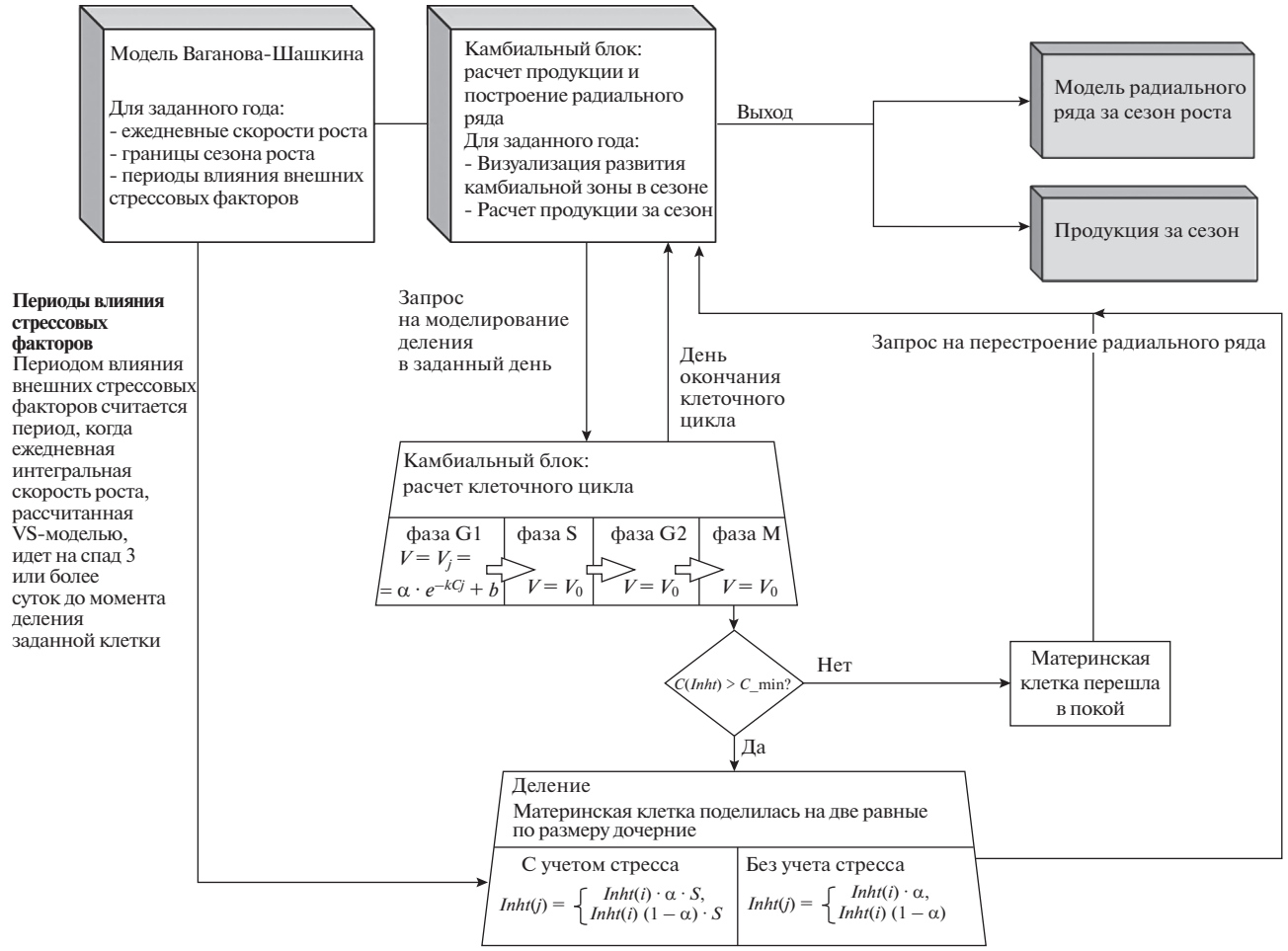

Рис. 3. Схема работы алгоритма VS-CD модели.

(деревья чувствительны к засухе и холодовому стрессу) в лесостепи южной Сибири (53°43′ с.ш., 91°47′ в.д., 251 м над ур. м.) на склоне холма южной экспозиции [17]. Данные по ежегодной клеточной продукции не стандартизованы [36], моделируется реальная сезонная клеточная продукция.

Керны были извлечены из 20 зрелых неповрежденных деревьев *P. sylvestris*. Сбор, транспортировку, обработку кернов, измерение (с точностью 0.01 мм), кросс-датировку по ширине годичных колец проводили по стандартным методикам дендрохронологии [37] с помощью установки LINTAB и программ TSAP (Rinntech, Heidelberg, Germany) и COFECHA [38]. По фотографиям высокого разрешения срезов, полученных на микротоме по древесным образцам, измеряли следующие характеристики колец за 1969 – 2008 гг.: количество клеток, их радиальные размеры, толщина клеточной стенки для 5 рядов с последующим усреднением при помощи программного обеспечения ACR [39]. Для верификации модели необходимы данные только о сезонной кумулятивной клеточной продукции (количестве клеток за сезон).

Для моделирования индексов ежегодного прироста с помощью VS-осциллографа [8] использованы данные об изменчивости климатических переменных ближайшей метеорологической станции Минусинск (в 25 км) (53°41′ с.ш., 91°40′ в.д., 254 м над ур. м.). Период калибровки – 1969–1985 гг. (коэффициент корреляции – 0.69, синхронности – 0.88), период верификации – 1983–2008 гг. (коэффициент корреляции – 0.44, синхронности – 0.67). Источник климатических данных – интерактивная база данных ресурса meteo.ru.

Для моделирования камбиальной активности было выбрано “типичное” древесное растение, клеточная продукция которого наиболее близка к средней клеточной продукции на периоде с 1969 г. по 2008 г. для анализируемого древостоя (участка) (рис. 4). Для выбранного образца смоделированы благоприятные сезоны роста – 1985, 1986, 1993 гг. и неблагоприятные – 1995, 2001, 2002 гг.

Таблица 1. Описание входных данных и параметров VS-CD модели

Входные данные и параметры	Размерность
Параметры и данные модели Ваганова-Шашкина	
Длина сезона роста	сут
Ежедневные интегральные скорости роста	отн. ед.
Постоянные параметры VS-CD модели, не меняющиеся от сезона к сезону	
Критический диаметр клетки, при котором она переходит в фазу S из фазы G1	мкм
Критический диаметр клетки, при котором она переходит в фазу G2 из фазы S	мкм
Критический диаметр клетки, при котором она переходит в фазу M из фазы G2	мкм
Критический диаметр клетки, при котором произойдет деление	мкм
Минимальная концентрация ингибитора, при которой может произойти деление	отн. ед.
Скорость роста V_0	мкм/сут
Количество ингибитора в инициали	отн. ед.
Диаметр инициали	мкм
Коэффициент распределения ингибитора между дочерними клетками	отн. ед.
Количество ингибитора, которое передается дочерней клетке в стрессовых условиях	отн. ед.
Параметры VS-CD модели, характеризующие скорость роста клеток в отдельно взятом сезоне	
Параметр a	мкм/сут
Параметр b	мкм/сут
Параметр k	отн. ед.

Таблица 2. Описание выходных данных (сведения о каждом из делений, произошедшем в сезоне) VS-CD модели

Выходные данные	Размерность
Дата появления в сезоне	сут (точность 0.001)
Срок прохождения материнской клеткой фазы G1	сут (точность 0.001)
Срок прохождения материнской клеткой фазы S	сут (точность 0.001)
Срок прохождения материнской клеткой фазы G2	сут (точность 0.001)
Срок прохождения материнской клеткой фазы M	сут (точность 0.001)
Срок прохождения материнской клеткой клеточного цикла	сут (точность 0.001)
Количество ингибитора, полученное дочерними клетками	отн. ед.
Скорость роста клетки в фазе G1	мкм/сут
Концентрация ингибитора в фазе M (необходима для оценки возможности дальнейшего деления для клетки)	отн. ед.
Собственный уникальный идентификатор клетки	строка
Идентификатор материнской клетки	строка

Средства визуализации результатов моделирования и параметризации в VS-CD модели

Визуальный способ ручной параметризации VS-CD модели выполнен с помощью интерфейсного элемента управления “бегунок” (см. Приложение 1). Каждому из параметров модели соответствует численный промежуток от минимально возможного до максимального значений. Любое изменение значения любого параметра модели, т.е. уменьшение (сдвиг бегунка влево) или увеличение (сдвиг бегунка вправо) его значения, приводит к моментальному пересчету суточной клеточной продукции для всего сезона роста и перестроению диаграмм визуализации развития камбиальной зоны. Параметры модели выбираются таким образом, чтобы минимизировать расхождение между наблюденной суточной клеточной продукцией и модельными результатами.

Программа, реализующая алгоритм VS-CD модели, позволяет представить информацию обо

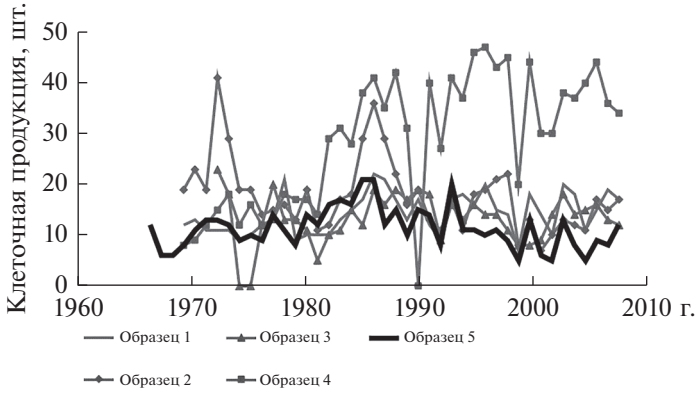

Рис. 4. Ежегодная клеточная продукция древесных растений (*P. sylvestris*) за 1966–2008 гг.: 1–4 – данные по каждому образцу в отдельности; 5 – выбранное для моделирования типичное или "среднерастущее" дерево, клеточная продукция которого наиболее близка к средней по участку .

всех делениях за сезон в виде дерева делений, в узлах которого отображены 3 главные характеристики каждого из делений:

1. Период прохождения материнской клеткой клеточного цикла.

2. Концентрация ингибитора в клетке на момент фазы M.

3. Скорость роста клетки в фазе G1.

Алгоритм реализован с помощью языка программирования R с использованием пакета Shiny [40] и

Таблица 3. Параметры модели, характеризующие рост дерева и не изменяющиеся от сезона к сезону, заданные для моделирования типичного дерева сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*)

Параметр	Значение
Критический диаметр клетки, при котором она переходит в фазу S из фазы G1, мкм	8.0
Критический диаметр клетки, при котором она переходит в фазу G2 из фазы S, мкм	8.2
Критический диаметр клетки, при котором она переходит в фазу M из фазы G2, мкм	8.5
Критический диаметр клетки, при котором произойдет деление, мкм	9.0
Минимальная концентрация ингибитора, при которой может произойти деление, отн. ед.	0.018
Скорость роста V_0, мкм/сут	1.0
Количество ингибитора в инициали, отн. ед.	4.0
Диаметр инициали, мкм	5.0
Коэффициент распределения ингибитора между дочерними клетками	0.65
Количество ингибитора, которое передается дочерней клетке в стрессовых условиях	0.8

Таблица 4. Параметры модели, характеризующие скорость роста клеток, и результаты моделирования (сравнение наблюденной и модельной продукций) роста камбиальной зоны среднерастущего дерева сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) в лесостепи южной Сибири (деревья на участке чувствительны к холодовому стрессу и засухе)

Год	Параметр			Реальная продукция	Модельная продукция	Срок первого деления инициали, сут
	a, мкм/сут	*b*, мкм/сут	*k*, отн. ед.			
Благоприятные сезоны роста						
1985	0.124	0.115	3.35	21	22	25.29
1986	0.122	0.111	3.18	21	21	25.87
1993	0.12	0.13	3.35	20	21	22.70
Неблагоприятные сезоны роста						
1995	0.08	0.12	4.3	11	10	25.47
2001	0.06	0.11	4.35	6	6	27.82
2002	0.06	0.11	4.35	5	5	27.82

размещен по адресу: http://www.vs-genn.ru/VSCD[1]. Внешний вид главной страницы веб-сайта представлен в Приложении 2.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Моделирование выполнено с помощью визуального способа параметризации – "Бегунки" (см. Приложение 1). Параметры, характеризующие рост дерева и не изменяющиеся от сезона к сезону, приведены в табл. 3, параметры модели, характеризующие скорость роста клеток и результаты моделирования, – в табл. 4. Отметим, что результаты моделирования по клеточной сезонной продукции отличаются от реальной продукции не более чем на 1 клетку. Адекватность моделирования косвенно подтверждается также периодом (длительностью) первого деления инициали. Для Южной Сибири средний срок появления первой дочерней клетки в сезоне роста равен 20–25 суткам [29, 36].

Результаты тестирования модели согласуются с наблюдениями за продукцией ксилемы реальных деревьев, чувствительных к стрессовым климатическим условиям. Наше исследование показывает, что низкая или высокая продукция клеток ксилемы может быть ассоциирована с разными скоростями роста клеток камбиальной зоны, доступностью ингибитора клеточного роста и стрессовыми условиями среды. В благоприятные периоды роста скорость роста клеток в фазе клеточного цикла G1 практически в 2 раза выше, чем в неблагоприятные, а количество получаемого дочерними клетками ингибитора в благоприятные периоды выше, чем в неблагоприятные.

Возможной причиной отклонения моделирования клеточной продукции от реальной на 1 клетку является отсутствие учета конкуренции клеток ксилемы и флоэмы при делении камбиальных клеток, а также отсутствие учета уровня стрессовых гормонов.

Разработанная модель является постепенным переходом от процессной модели к модели, частично учитывающей основные механизмы, регулирующие активность камбия и продуцирование новых клеток ксилемы. Для дальнейшего усовершенствования работы модели и ее верификации требуются новые прямые и косвенные источники информации о ксилогенезе хвойных, охватывающие различные условия местообитаний древесных растений.

Работа выполнена в рамках проекта РФФИ № 19-04-00274 А и государственного задания в сфере науки СибГУ им. М.Ф. Решетнева (проект FEFE 2020-00104).

[1] По всем вопросам, связанным с запуском и работой приложения, просим связаться с разработчиком: Белоусова Дарья, daryadarya1611@gmail.com.

Авторы статьи подтверждают отсутствие конфликта интересов. В настоящей работе не содержится исследований с участием людей или животных в качестве объектов исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Чавчавадзе Е.С.* Древесина хвойных. Морфологические особенности, диагностическое значение. Л.: Наука, 1979. 190 с.
2. *Larson P.R.* The vascular cambium. Development and structure. Berlin: Springer-Verlag, 1994. 725 p.
3. *Бабушкина Е.А., Белокопытова Л.В.* Камбиальная зона – основная мишень влияния внешних факторов на формирование годичных колец хвойных // Изв. ВУЗов. Лесной журнал. 2015. № 6 (348). С. 35–45.
4. *Bhalerao R.P., Fischer U.* Environmental and hormonal control of cambial stem cell dynamics. // J. of Experimental Botany. 2017. V. 68. Issue 1. P. 79–87. https://doi.org/10.1093/jxb/erw466
5. *Buttò V., Deslauriers A., Rossi S.* et al. The role of plant hormones in tree-ring formation // Trees. 2019. V. 34. P. 315–335. https://doi.org/10.1007/s00468-019-01940-4
6. *Anchukaitis K.J., Evans M.N., Hughes M.K., Vaganov E.* An interpreted language implementation of the Vaganov-Shashkin tree-ring proxy system model // Dendrochronologia. 2020. V. 60. P. 125677. https://doi.org/10.1016/j.dendro.2020.125677
7. *He M., Yang B., Bräuning A.* et al. Recent advances in dendroclimatology in China // Earth-Science Reviews. 2019. V. 194. P. 521–535. https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2019.02.012
8. *Tychkov I.I., Sviderskaya I.V., Babushkina E.A* et al. How can the parameterization of a process-based model help us understand real tree-ring growth? // Trees. 2019. V. 33. № 2. P. 345–357. https://doi.org/10.1007/s00468-018-1780-2
9. *Arzac A., Llambí L.D., Dulhoste R.* et al. Modelling the effect of temperature changes on plant life-form distribution across a treeline ecotone in the tropical Andes // Plant Ecology & Diversity. 2019. V. 12. №. 6. P. 619–631. https://doi.org/10.1080/17550874.2019.1655108
10. *Popkova M.I., Shishov V.V., Vaganov E.A.* et al. Contribution of xylem anatomy to tree-ring width of two larch species in permafrost and non-permafrost zones of siberia // Forests. 2020. V. 11. P.1343. https://doi.org/10.3390/f11121343
11. *Savidge R.A.* Xylogenesis, genetic and environmental regulation – a review // Iawa Journal. 1996. V. 17. № 3. P. 269–310. https://doi.org/10.1163/22941932-90001580
12. *Uggla C., Mellerowicz E.J., Sundberg B.* Indole-3-acetic acid controls cambial growth in Scots pine by positional signalling // Plant Physiology. 1998. V. 117. P. 113–121. https://dx.doi.org/10.1104%2Fpp.117.1.113

13. *Uggla C., Magel E., Moritz T., Sundberg B.* Function and dynamics of auxin and carbohydrates during early-wood/latewood transition in Scots pine // Plant Physiology. 2001. V. 125. P. 2029–2039. https://doi.org/10.1104/pp.125.4.2029

14. *Rossi S., Deslauriers A., Anfodillo T.* et al. Conifers in cold environments synchronize maximum growth rate of tree-ring formation with day length // New Phytologist. 2006. V. 170. P. 301–310. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01660.x

15. *Chuine I.* Why does phenology drive species distribution? // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. 2010. V. 365. № 1555. P. 3149–3160. https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0142

16. *Rossi S., Anfodillo T., Čufar K.* et al. A meta-analysis of cambium phenology and growth: linear and non-linear patterns in conifers of the northern hemisphere // Annals of Botany. 2013. V. 112. № 9. P. 1911–1920. https://doi.org/10.1093/aob/mct243

17. *Popkova M.I., Vaganov E.A., Shishov V.V.* et al. Modeled tracheidograms disclose drought influence on *Pinus sylvestris* tree-rings structure from siberian forest-steppe // Frontiers in Plant Science. 2018. V. 9. P. 1144. https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01144

18. *Hartmann F. P., Rathgeber C.B.K., Fournier M., Moulia B.* Modelling wood formation and structure: power and limits of a morphogenetic gradient in controlling xylem cell proliferation and growth // Annals of Forest Science. 2017. V. 74. № 1. P. 1–15. https://doi.org/10.1007/s13595-016-0613-y

19. *Deleuze C., Houllier F.* Connection between silviculture and wood quality through modelling approaches and simulation softwares // IAWA Journal. 1996. V.17. № 2. P. 105–112. https://doi.org/10.1163/22941932-90001438

20. *Deleuze C., Houllier F.* A simple process-based xylem growth model for describing wood microdensitometric profiles // J. of Theoretical Biology. 1998. V. 193. № 1. P. 99–113. https://doi.org/10.1006/jtbi.1998.0689

21. *Cuny H.E., Rathgeber C.B.K., Lebourgeois F.* et al. Life strategies in intra-annual dynamics of wood formation: example of three conifer species in a temperate forest in north-east France // Tree Physiology. 2012. V. 32. № 5. P. 612–625. https://doi.org/10.1093/treephys/tps039

22. *Cuny H.E., Rathgeber C.B.K., Kiessé T.S.* et al. Generalized additive models reveal the intrinsic complexity of wood formation dynamics // J. of Experimental Botany. 2013. V. 64. № 7. P. 1983–1994. https://doi.org/10.1093/jxb/ert057

23. *Rossi S., Deslauriers A., Anfodillo T.* et al. Evidence of threshold temperatures for xylogenesis in conifers at high altitudes // Oecologia. 2007. V. 152. P. 1–12. https://doi.org/10.1007/s00442-006-0625-7

24. *Forest L., Demongeot J.* Cellular modelling of secondary radial growth in conifer trees: application to *Pinus radiata* (D. Don) // Bull. Math. Biol. 2006. V. 68. № 4. P. 753–784. https://doi.org/10.1007/s11538-005-9004-5

25. *Forest L., Martín J.S., Padilla F.* et al. Morphogenetic processes: application to cambial growth dynamics // Acta Biotheoretica. 2004. V. 52. № 4. P. 415–438. https://doi.org/10.1023/B:ACBI.0000046607.17817.20

26. *Peters R.L., Steppe K., Cuny H.E.* et al. Turgor – a limiting factor for radial growth in mature conifers along an elevational gradient // New Phytologist. 2021. V. 229. №. 1. P. 213–229. https://doi.org/10.1111/nph.16872

27. *Cabon A., Fernández-de-Uña L., Gea-Izquierdo G.* et al. Water potential control of turgor-driven tracheid enlargement in Scots pine at its xeric distribution edge // New Phytologist. 2020. V. 225. № 1. P. 209–221. https://doi.org/10.1111/nph.16146

28. *Drew D.M., Downes G.* A model of stem growth and wood formation in *Pinus radiata* // Trees. 2015. V. 29. № 5. P. 1395–1413. https://doi.org/10.1007/s00468-015-1216-1

29. *Vaganov E.A., Hughes M.K., Shashkin A.V.* Growth dynamics of conifer tree rings: images of past and future environments. Berlin: Springer-Verlag, 2006. 358 p.

30. *Shishov V.V., Tychkov I.I., Popkova M.I.* et al. VS-oscilloscope: A new tool to parameterize tree radial growth based on climate conditions // Dendrochronologia. 2016. V. 39. P. 42–50. https://doi.org/10.1016/j.dendro.2015.10.001

31. *Tumajer J., Kašpar J., Kuželová H.* et al. Forward modeling reveals multidecadal trends in cambial kinetics and phenology at treeline // Frontiers in Plant Science. 2021. V. 12. P.613643. https://doi.org/10.3389/fpls.2021.613643

32. *Nanayakkara B., Dickson A.R., Meason D.F.* Xylogenesis of *Pinus radiata* D. Don growing in New Zealand // Annals of Forest Science. 2019. V. 76. № 3. P. 74. https://doi.org/10.1007/s13595-019-0859-2

33. *Vaganov E.A., Anchukaitis K.J., Evans M.N.* How well understood are the processes that create dendroclimatic records? A mechanistic model of the climatic control on conifer tree-ring growth dynamics // Dendroclimatology. 2011. V. 11. P. 37–75. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5725-0_3

34. *He M., Shishov V., Kaparova N.* et al. Process-based modeling of tree-ring formation and its relationships with climate on the Tibetan Plateau // Dendrochronologia. 2017. V. 42. P. 31–41. https://doi.org/10.1016/j.dendro.2017.01.002

35. *Jevšenak J., Tychkov I., Gričar J.* et al. Growth-limiting factors and climate response variability in Norway spruce (*Picea abies* L.) along an elevation and precipitation gradients in Slovenia // International J. of Biometeorology. 2021. V. 65. №. 2. P. 311–324. https://doi.org/10.1007/s00484-020-02033-5

36. *Ваганов Е.А., Шашкин А.В., Свидерская И.В., Высоцкая Л.Г.* Гистометрический анализ роста древесных растений. Новосибирск: Наука, 1985. 100 с.

37. *Шиятов С.Г., Ваганов Е.А., Кирдянов А.В.* и др. Методы дендрохронологии. Ч. I. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации. Красноярск: КрасГУ, 2000. 80 с.

38. *Grissino-Mayer H.D.* Evaluating crossdating accuracy: A manual and tutorial for the computer program COFECHA // Tree-Ring Research. 2001. V. 57. № 2. P. 205–221.

39. *Dyachuk P., Arzac A., Peresunko P.* et al. AutoCellRow (ACR) – A new tool for the automatic quantification of cell radial files in conifer images // Dendrochronologia. 2020. V. 60. P. 125687. https://doi.org/10.1016/j.dendro.2020.125687

40. *Chang W., Cheng J., Allaire J.* et al. Shiny: web application framework for R // R package version. 2017. V. 1. №. 5. P. 2017.

ЭКОЛОГИЯ, 2021, № 5, с. 346–353

УДК 574.34574.9157.045

СОВРЕМЕННАЯ ЭКСПАНСИЯ *JUNIPERUS SIBIRICA* BURGSD. В ГОРНЫЕ ТУНДРЫ СЕВЕРНОГО УРАЛА

© 2021 г. А. А. Григорьев[a], *, Ю. В. Шалаумова[a, b], Д. С. Балакин[a]

[a] *Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202*

[b] *Институт промышленной экологии УрО РАН, Россия 620990 Екатеринбург, ул. С. Ковалевской, 20*

**e-mail: grigoriev.a.a@ipae.uran.ru*

Поступила в редакцию 16.12.2020 г.
После доработки 29.03.2021 г.
Принята к публикации 02.04.2021 г.

Одними из наиболее чувствительных к изменениям климатических условий являются экосистемы высокогорных и высокоширотных регионов. Значительная часть современных исследований, направленных на оценку климатогенной трансформации растительных сообществ, посвящена изучению динамики верхней границы древесной растительности. Подобные исследования кустарниковой растительности в высокогорьях единичны. На основе анализа возрастной структуры зарослей можжевельника сибирского (*Juniperus sibirica* Burgsd.) в горах Северного Урала (хребет Чувальский Камень) установлено смещение верхней границы распространения кустарников вдоль высотного градиента. Обнаружено, что на сильно ветрообдуваемых и малоснежных участках склонов (перевалах) заселение *J. sibirica* началось только во второй половине XX в., а наиболее массово этот процесс происходил после 1970-х гг. Анализ климатических данных показал увеличение аномалий средней температуры воздуха за холодный период года (с ноября по март), характеризуемое линейным трендом, на 1.69°C/100 лет ($R^2 = 0.57$) и для суммарных осадков – на 67.3 мм/100 лет ($R^2 = 0.43$). Результаты корреляционного анализа для пятилетних периодов появления *J. sibirica* и средних пятилетних осадков показали, что наиболее тесные связи наблюдаются для малоснежных участков для начала холодного периода (ноябрь–январь, $R = 0.96$). Изменение режима осадконакопления в зимнее время года могло способствовать современной экспансии *J. sibirica* в горные тундры Северного Урала.

Ключевые слова: высота снежного покрова, верхняя граница кустарниковой растительности, *Juniperus sibirica* Burgsd., изменения климата, Северный Урал

DOI: 10.31857/S0367059721050073

В последние десятилетия мировой научной общественностью все более остро обсуждается проблема современного изменения климата [1] и его последствий для животного [2] и растительного мира [3]. Одними из наиболее чувствительных к изменениям климатических условий являются экосистемы высокогорных и высокоширотных регионов [4]. Здесь формируются жесткие микроклиматические условия, создающие барьер для развития как древесных, так и кустарниковых видов растений [5]. Изменения термического режима и режима увлажнения в таких регионах влекут за собой смещение ботанико-географических рубежей [6, 7].

Проблема расселения древесных видов выше в горы часто обсуждалась в мировой научной литературе. М. Харш с соавт. [4] на основе анализа 166 публикаций по оценке смещения верхнего предела лесов в различных регионах мира сделали заключение, что наиболее существенные изменения произошли в тех регионах, где в последнем столетии наблюдалось значительное увеличение приземной температуры воздуха в холодный период года. Подобного рода обобщения проводились и применительно к кустарниковой растительности, но преимущественно для полярных областей. И. Маерс-Смит и Д. Хик [8], проанализировав более 60 исследований, установили, что только в 6 исследованиях [9–14] проводился анализ динамики верней границы распространения кустарников и лишь в 3 из них [11, 13, 14] сделана попытка выявления связи между наблюдаемым увеличением роста и продвижения кустарниковой растительности с температурой и осадками холодного периода. Предполагается, что расселение кустарников может способствовать уменьшению биоразнообразия тундровых и луговых сообществ, в частности снижению альфа- и бэта-разнообразия, а также изменению структуры горного ландшафта [15]. Поэтому исследования, направленные на оценку экспансии кустарниковой растительности и прогнозирование будущих измене-

ний растительности тундровых экосистем, в современных условиях приобретают чрезвычайную актуальность [16].

В настоящее время в горах Урала одним из самых распространенных кустарниковых видов является *Juniperus sibirica* Burgsd., произрастающий на всем протяжении Уральского хребта и играющий важную фитоценотическую роль в сложении высокогорных растительных сообществ. Маршрутное обследование осевой части Уральских гор показало, что *J. sibirica* наиболее распространен в горах Северного Урала, где на таких хребтах, как Ольховочный, Чувальский Камень, Молебный Камень, он формирует полосу растительности, расположенную в редколесьях, рединах и нижней части горных тундр и лугов, образуя труднопроходимые заросли. В недавних исследованиях было показано, что в XX в. (особенно после 1950-х гг.) происходила интенсивная экспансия *J. sibirica* в горные тундры на отдельных вершинах Южного [17] и Северного [18] Урала. Поскольку смещение предела распространения кустарниковой растительности изучается редко [8], к настоящему времени все еще нет полного понимания географических масштабов и темпов расселения кустарников в горные тундры высокогорий, а также движущих сил данного процесса.

Задачи настоящей работы – изучение морфологической и возрастной структуры зарослей *J. sibirica*, а также пространственно-временной динамики можжевеловых сообществ, произрастающих в горно-тундровом поясе в различных условиях по снегонакоплению на хребте Чувальский Камень, и выявление факторов среды, которые могут способствовать процессу изменения положения верхней границы распространения данного вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на хребте Чувальский Камень, расположенном на Северном Урале в Красновишерском р-не Пермского края на территории заповедника “Вишерский” (60°57″38″ с.ш., 58°57′51″ в.д.). Протяженность хребта с севера на юг – 18 км, с запада на восток – 14.5 км, наивысшая точка хребта – гора Зыряновка (929.4 м над ур. м.). Горный массив сложен сланцами, метабазальтами, кварцитопесчаниками чувальской свиты ордовика [19]. Климат в районе исследований континентальный, бореального типа. По данным метеостанции “Троицко-Печерское” за период 1888–2018 гг. средняя годовая температура воздуха –1.1°, средняя температура января –17.7° (абсолютный минимум около –50°), средняя температура июля +16.1°. Продолжительность теплого сезона 160–170 дней. Преобладают юго-западные, западные и южные ветра (в летнее время северные и восточные). Для всего района характерна значительная высота снежного покрова (от 50 до 150 см за многолетние периоды наблюдений в лесной части), который появляется во второй декаде октября и разрушается в третьей декаде апреля [20]. Согласно П.Л. Горчаковскому [6], здесь представлены три высотных пояса: горно-лесной, подгольцовый, горно-тундровый. В горно-лесном поясе распространены еловые и пихтово-еловые леса. Растительность подгольцового пояса представлена березовыми, реже березово-еловыми и березово-пихтовыми мелколесьями. От верхней границы леса выше в горы распространены заросли *J. sibirica*. Горно-тундровая растительность простирается по вершине всего хребта [21].

В 2016 г. выше современной границы елово-березовых редколесий в горных тундрах нами были заложены два высотных профиля на северо-западном склоне хр. Чувальский Камень и несколько дополнительных пробных площадей у вершины горы Зыряновка. На профилях исследования проводили на трех уровнях: нижний – у верхней границы распространения сомкнутых зарослей *J. sibirica*, средний – у верхней границы распространения более разреженных зарослей *J. sibirica* и верхний – у верхней границы редко растущих особей *J. sibirica* (рис. 1). Профиля были заложены таким образом, что верхние высотные уровни располагались на осевой части хребта (перевалах). На каждом уровне вдоль склона были заложены от 2 до 5 постоянных пробных площадей размером 20 × 20 м. На пробной площади для каждой особи *J. sibirica* фиксировали точное местоположение, определяли высоту, диаметр кроны в двух взаимно перпендикулярных направлениях и возраст. Последний определяли путем взятия спила в месте прикрепления самой толстой ветви к стволику с последующей датировкой годичных колец в лабораторных условиях [22]. Поправку к возрасту куста на высоту прикрепления ветви рассчитывали путем изучения хода роста у молодых особей *J. sibirica* от гипокотиля стволика до места его разделения на плагиотропные ветви в конкретных условиях. Данная методика была успешно апробирована в предыдущих исследованиях [17, 18]. В целом на общей площади 1.18 га были измерены морфометрические параметры 720 особей и для каждого куста установлен возраст.

Изменения климатических параметров в районе исследований оценивали по данным метеостанции “Троицко-Печерское” (62°42′ с.ш., 56°12′ в.д., 135 м над ур. м.). Проанализированы ряды наблюдений с 1888 г. по 2018 г. по приземной температуре воздуха и суммарному количеству осадков. Данные по суммарному количеству осадков скорректированы поправками на смачивание и смену приборов [23]. Для анализа данных средней месячной температуры воздуха и суммарных месячных осадков выбирали периоды теплого (июнь–август) и холодного (ноябрь–март) времени года: к теплому периоду отнесены месяцы, соответ-

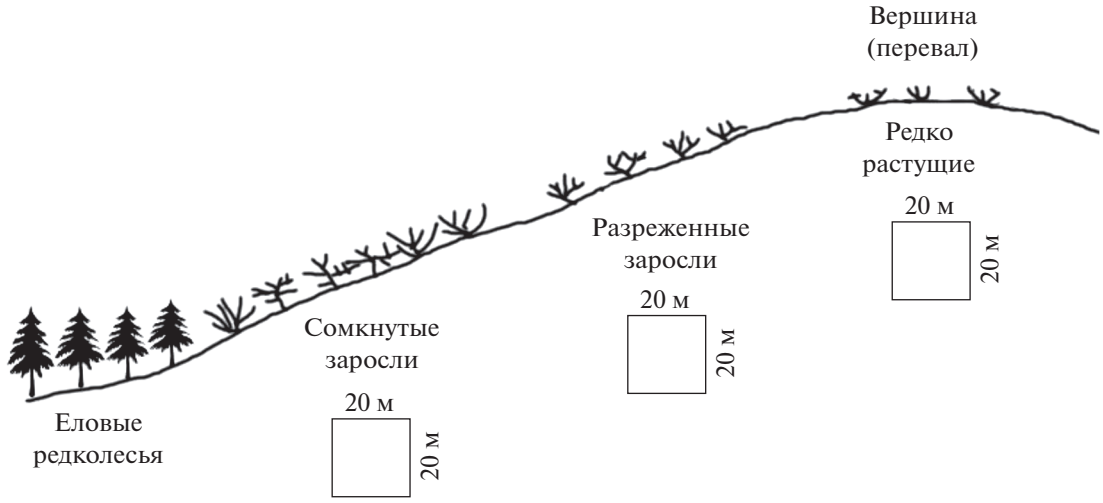

Рис. 1. Схема закладки высотного профиля.

ствующие фазе активного роста *J. sibirica* [24], холодный период включал месяцы со средней температурой воздуха ниже 0°С. Аномалии средней температуры воздуха и суммарного количества осадков в холодном и теплом периодах каждого года определяли через разность между текущим и средним значениями в течение базового периода (1961–1990 гг.).

Для оценки высоты снежного покрова на заложенных пробных площадях и прилегающих участках склонов в марте 2017 г. проведено снегомерное исследование специальным щупом (не менее 40 замеров) в местах закладки пробных площадей и на ключевых участках склонов. На всех пробных площадях были заложены термодатчики (DS1921 ThermochroniButton^{tm}) в почву на глубину 10 см для определения минимальной температуры почвы.

Проанализированы связи между количеством появившихся особей *J. sibirica* за пятилетние периоды и средними значениями климатических параметров за текущие и предыдущие пятилетия в различные интервалы года (отдельные месяцы, холодный и теплый периоды). Тесноту связи оценивали с помощью коэффициента корреляции Спирмена (R), поскольку распределения данных отличались от нормального (по критерию Шапиро-Уилка) и объем выборки был небольшим. Группировка данных по пятилетиям обусловлена тем, что период формирования шишкоягод у *J. sibirica* составляет 2–3 года [25], и из-за задержки прорастания семян всходы появляются еще через 2–3 года [26]. Данные по корреляциям представлены для верхнего и среднего высотных уровней, для нижнего уровня показатели не вошли в анализ из-за отсутствия возобновления *J. sibirica* после 1970-х гг., что может быть связано с отсутствием пригодных участков для появления новых особей, в том числе из-за высокой сомкнутости крон взрослых кустов.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ данных табл. 1 свидетельствует о том, что по мере продвижения от нижнего уровня к верхнему закономерно уменьшаются средние морфометрические и площадные характеристики исследованных особей *J. sibirica* на заложенных высотных профилях. Так, в зависимости от условий мест произрастания средняя высота можжевелового яруса уменьшается в 2–2.5 раза, диаметр кроны – в 2–4 раза, сумма проекций крон – в 4–12 раз. Наибольшее количество особей наблюдается в средней полосе их распространения (средний уровень), где, по-видимому, складываются наиболее благоприятные условия для роста кустарников. Средний возраст особей по мере продвижения в гору уменьшается от 102 до 40 лет на профиле I и от 95 до 46 лет – на профиле II.

Анализ возрастной структуры современных зарослей *J. sibirica* на склонах хребта Чувальский Камень (рис. 2) показал, что на высотном профиле I заселение началось еще в середине XIX в. На нижнем высотном уровне наибольшее возобновление *J. sibirica* происходило в период с 1885 г. по 1935 г., когда появилось около 70% ныне существующих особей. На среднем уровне первые особи появились в 1870-х гг., однако наиболее массово этот процесс происходил в период с 1935 г. по 1975 г. (65%). На верхнем высотном уровне наиболее массовое заселение *J. sibirica* началось лишь во второй половине XX в., когда за 20-летний период (с 1965 г. по 1985 г.) появилось 55% особей, произрастающих в настоящее время.

На нижнем высотном уровне профиля II заселение *J. sibirica* шло по схожему сценарию. Наи-

Таблица 1. Морфометрические (среднее значение ± стандартная ошибка) и площадные показатели кустов *J. sibirica* на заложенных высотных профилях

Показатели	Профиль I			Профиль II			Вершина горы Зыряновка
Высотный уровень	нижний	средний	верхний	нижний	средний	верхний	верхний
Средняя высота, см	88.5 ± 3.4	55.7 ± 2.1	35.8 ± 1.7	82.2 ± 2.3	39.4 ± 1.7	39.7 ± 1.4	28.5 ± 1.1
Средний диаметр кроны, см	384.3 ± 23.5	154.6 ± 8.3	87.2 ± 4.9	362.8 ± 17.2	117.1 ± 5.4	117.9 ± 5.9	99.6 ± 5.5
Средний возраст, лет	102 ± 4	68 ± 3	40 ± 2	95 ± 3	51 ± 2	46 ± 2	37 ± 2
Густота особей, шт/га	420	1600	614	476	1366	510	397
Площадь проективного покрытия крон, $м^2$/га	5127	4094	471	5058	1944	695	463

более заметный всплеск численности здесь наблюдался с 1905 г. по 1915 г. (за десятилетие появилось 30% ныне произрастающих здесь особей). На среднем уровне первые особи относительно профиля I заселились несколько позднее – в 1905 г., а наиболее массовое заселение продолжалось практически на всем протяжении XX в. На верхнем уровне первые особи *J. sibirica*

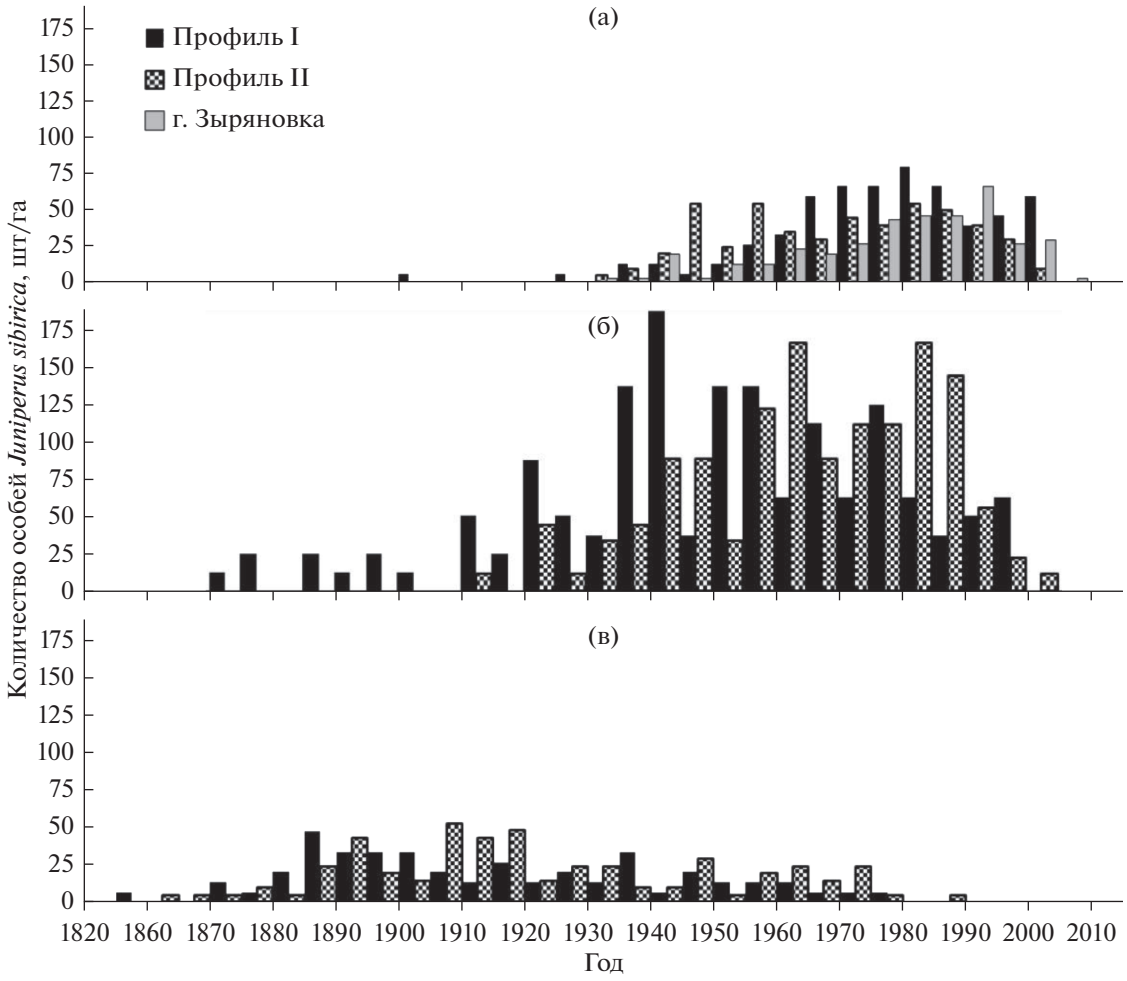

Рис. 2. Распределение количества особей *Juniperus sibirica* Burgsd. (шт/га) на верхнем (а), среднем (б) и нижнем (в) высотных уровнях.

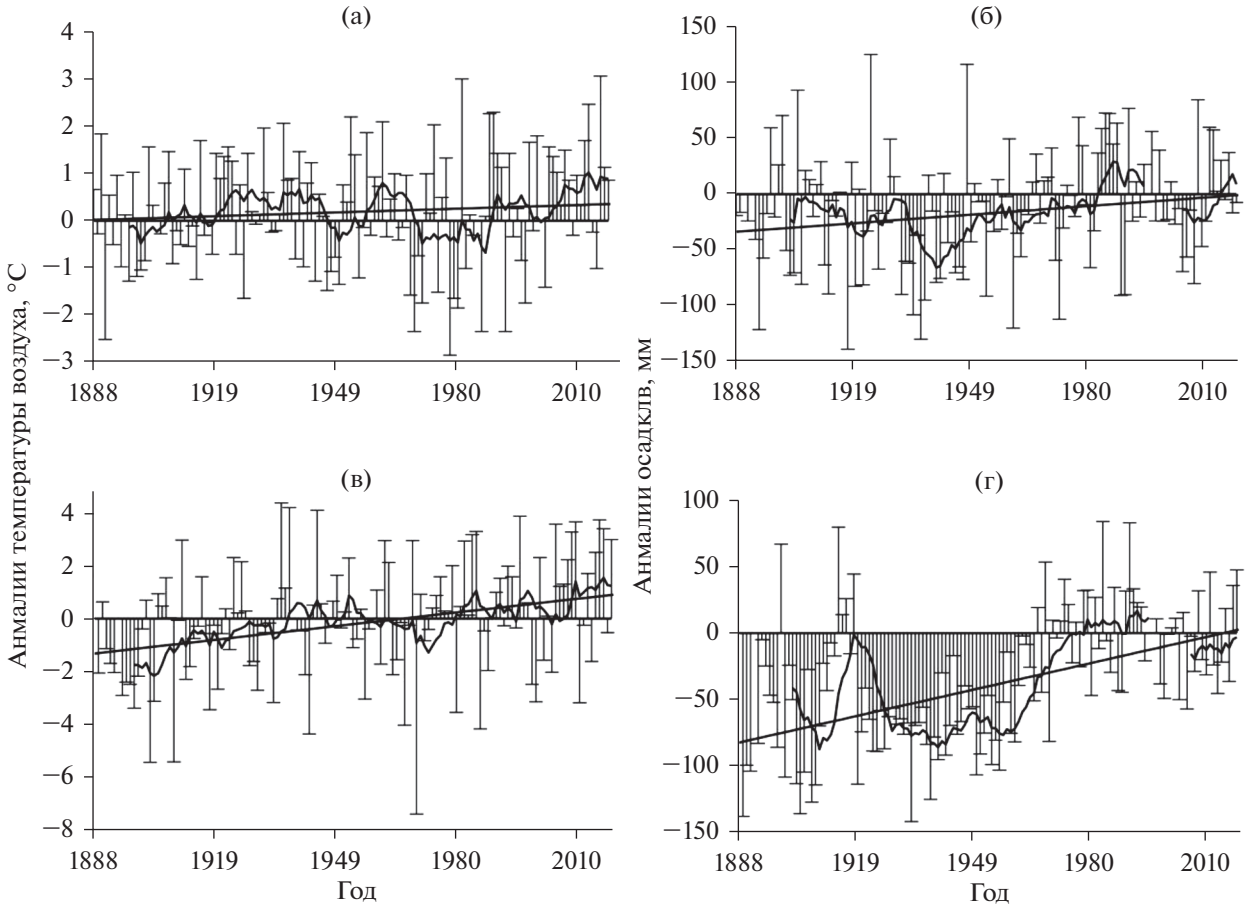

Рис. 3. Временны́е ряды аномалий средней температуры воздуха у поверхности земли и суммарных осадков в теплом (июнь–август; а, б) и холодном (ноябрь–март; в, г) периодах года для метеостанции “Троицко-Печерское” с 1888 г. по 2018 г. За норму принят период 1961–1990 гг. Жирная линия – скользящее среднее с десятилетним периодом сглаживания.

появились только в 30-х гг. XX в., однако наиболее массовое возобновление здесь происходило, как и на профиле I, после 1965-х гг. (50% ныне существующих особей). На дополнительных пробных площадях, заложенных у вершины горы Зыряновка, заселение *J. sibirica* происходило после 1970-х гг.

Анализ данных метеорологической станции “Троицко-Печерское” (рис. 3) показал возрастание значений аномалий средней температуры воздуха в холодном периоде с линейным трендом 1.69°/100 лет ($R^2 = 0.57$). Аналогичный показатель для суммарных осадков составляет 67.3 мм/100 лет ($R^2 = 0.43$). Значимых линейных изменений климатических показателей теплого периода года не выявлено.

По результатам снегомерных исследований на высотных профилях было установлено, что средняя высота снежного покрова на верхних уровнях составляет 73 ± 9 см, на средних – 87 ± 17 см, на нижних – 122 ± 14 см, а минимальная температура почвы от −1...0°С на нижнем уровне до −10°С на верхнем.

Корреляционный анализ (табл. 2) показал, что для осадков наиболее тесные положительные связи с появлением *J. sibirica* наблюдаются на пробных площадях верхних высотных уровней. Только для верхнего уровня выявлена значимая корреляция между появлением *J. sibirica* и осадками теплого периода предыдущих пятилетий, которые могли благоприятствовать повышению репродуктивных функций. Статистически значимые коэффициенты корреляции также получены для осадков предыдущих пятилетий и температуры текущих пятилетий с появлением кустов *J. sibirica* на средних уровнях.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные нами результаты свидетельствуют о том, что в горах Северного Урала на хребте Чувальский Камень, начиная с середины XIX в., происходила интенсивная экспансия кустарни-

Таблица 2. Коэффициенты корреляции Спирмена количества появившихся кустов можжевельника сибирского за пять лет с климатическими параметрами отдельных периодов года текущих t_5 и предшествующих t_{-5} пятилетий (жирным шрифтом выделены значения с уровнем значимости $p < 0.05$)

Параметр	Высотный уровень	Ноябрь–январь		Ноябрь–март		Июнь–август	
		текущ. t_5	пред. t_{-5}	текущ. t_5	пред. t_{-5}	текущ. t_5	пред. t_{-5}
Осадки	Верхний	**0.96**	**0.83**	**0.85**	**0.86**	0.28	**0.55**
	Средний	0.3	0.35	0.31	**0.46**	0.32	0.24
Температура воздуха	Верхний	–0.19	–0.33	0.37	0.16	0.11	–0.17
	Средний	0.35	0.03	**0.71**	0.17	0.49	–0.16

ковой растительности, в частности *J. sibirica*, в горно-тундровые сообщества. Причем на самых верхних гипсометрических уровнях (перевалах гор) наиболее массовое заселение *J. sibirica* началось только после 70-х гг. XX в. Установленная в течение последних 150 лет (наиболее активно – 70–40 лет) однонаправленная экспансия *J. sibirica* в горах Урала на различных участках склонов (различной каменистости, ветровой нагрузки и снежности) свидетельствует о том, что улучшение условий для роста и развития кустарниковой растительности обусловлено влиянием общих для этой территории факторов, которыми, по нашему мнению, могут быть факторы климатической природы. Анализ метеоданных показал, что климат на Северном Урале за последние 130 лет стал более теплым и влажным. Наибольшие изменения в температурном режиме и режиме накопления осадков произошли в холодный период года.

Маршрутное обследование изучаемого района в зимнее время года и проведенные снегомерные работы показали, что распространение и высота кустов *J. sibirica* связаны с распределением снежных масс по склону и высотой снежного покрова. На участках гор, где практически отсутствует снежный покров, *J. sibirica* не произрастает, не встречается он и на многоснежных участках и снежных надувах, где высота снежного покрова составляет более 2.0 м, в основном ближе к границе леса. На верхних высотных уровнях (перевальной части хребта) заложенных высотных профилей и дополнительных площадках наблюдается минимальное количество снежных масс в зимнее время года, при этом высота снежного покрова и температура почвы в среднем увеличиваются с понижением высоты над уровнем моря. В летнее время в районе исследований не были обнаружены особи *J. sibirica* со следами снеговой корразии (истирание коры и ветвей снегом) в так называемой “зоне метелевого переноса снега” [10], что, например, часто бывает у деревьев, вследствие чего формируются две кроны: нижняя – под снеговым покровом (юбка) и верхняя – над уровнем снеговой корразии.

Таким образом, важнейшим фактором в процессе формирования сообществ *J. sibirica* в горах Урала является снежный покров, который выполняет в данном случае защитную функцию [27, 28]. Появление отдельных деревьев в горной бесснежной тундре способствует задержанию и перераспределению снежных масс на склоне и меньшему промерзанию почв [28] и тем самым может благоприятствовать появлению и выживанию отдельных особей на ранее безлесных участках. Необходимо отметить, что деревья на заложенных высотных профилях отсутствуют.

Результаты корреляционного анализа показали, что наиболее тесные связи наблюдаются между появлением *J. sibirica* и осадками холодного периода (ноябрь–март) для верхних высотных уровней. Коэффициенты корреляции по текущим пятилетиям выше для начала холодного периода (ноябрь–январь, $R = 0.96$), а при расчете корреляционных связей с данными для предшествующих пятилетий — для всего холодного периода (ноябрь–март, $R = 0.86$).

Полученные результаты для текущих пятилетий могут объясняться тем, что осадки начала холодного периода формируют снеговой слой, защищающий подрост и молодые особи от низких температур и ветрового иссушения, способствуя выживанию особей *J. sibirica* на верхних высотных уровнях (перевалах гор, где аккумулируется меньшее количество снега) [27–29]. Высокие корреляции для предыдущих пятилетий отражают положительное влияние снежного покрова на взрослые плодоносящие особи, у которых цикл формирования шишкоягод составляет 2–3 года, и в случае неблагоприятных почвенно-климатических условий нередко наблюдается неудовлетворительное семенное размножение или его полное отсутствие [30].

Схожие результаты были получены нами ранее на хр. Кваркуш, где корреляция между пятилетним периодом появления *J. sibirica* на верхнем высотном уровне и средними суммарными осадками начала холодного периода (ноябрь–январь) в текущем пятилетии составила $R = 0.84$ [18]. О положительном влиянии снежного покрова и

зимних осадков на рост кустарников указывают и другие исследователи. M. Hallinger et al. [11] установили, что в высокогорных районах тундры на севере Швеции кустарники на самых высоких отметках были более молодыми и демонстрировали наиболее сильное относительное увеличение радиального прироста по сравнению с кустарниками на других высотах. S. Rundqvist et al. [13] указывают, что повышение температуры и увеличение высоты снежного покрова за последнее столетие могли способствовать увеличению площади кустарников и древесного покрова в субарктических районах Швеции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В горах Северного Урала на хребте Чувальский Камень на фоне современных изменений климатических параметров среды (главным образом увеличения количества осадков в зимнее время года) произошло однонаправленное продвижение верхней границы распространения кустарниковой растительности, в частности можжевельника сибирского (*Juniperus sibirica* Burgsd.), выше в горы. Темпы и особенности заселения горных тундр *J. sibirica* различались в зависимости от локальных условий мест произрастания, а именно высоты снежного покрова. На малоснежных участках массовое возобновление *J. sibirica* происходило после 1970-х гг.

Результаты нашего исследования важны для понимания механизмов и темпов трансформаций природной среды в пессимальных условиях и могут не только качественно дополнить модели реакции биоты на современные изменения климата данными о локальных процессах, но и позволят осуществлять достоверные прогнозы изменений окружающей среды в будущем.

Работа выполнена благодаря финансовой поддержке государственного задания ФГБУН Института экологии растений и животных УрО РАН № АААА-А19-119111990097-4 и гранта РФФИ № 16-05-00454. Авторы выражают искреннюю благодарность за консультации д.б.н., проф. С.Г. Шиятову и д.б.н. П.А. Моисееву.

Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов.

Настоящая статья не содержит исследований с участием людей или животных в качестве объектов исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Climate Change 2013: the Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change / Eds. Stocker T.F. et al. Cambridge; New York: Cambridge University Press, 2013. 1585 p.
2. IPCC 2019: Climate Change and Land: an IPCC special report on climate change, desertification, land degradation, sustainable land management, food security, and greenhouse gas fluxes in terrestrial ecosystems / Eds. Shukla P.R. et al. [Электронный ресурс]. URL: https://www.ipcc.ch/srccl/ (дата обращения: 14.12.2020).
3. *Lu X., Liang E., Wang Y.* et al. Mountain treelines climb slowly despite rapid climate warming // Global Ecology and Biogeography. 2020. V. 30. № 1. P. 1–11. https://doi.org/10.1111/geb.13214
4. *Harsch M.A., Hulme P.E., McGlone M.S.* et al. Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming // Ecology Letters. 2009. V. 12. № 10. P. 1040–1049. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01355.x
5. *Körner C.* Alpine Treelines: Functional ecology of the global high elevation tree limits. Basel; New York: Springer, 2012. 220 p.
6. *Горчаковский П.Л., Шиятов С.Г.* Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. М.: Наука, 1985. 208 с.
7. *Kullman L., Öberg L.* Post-little ice age treeline rise and climate warming in the Swedish Scandes: a landscape-scale perspective // J. of Ecology. 2009. V. 97. № 3. P. 415–429. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01488.x
8. *Myers-Smith I.H., Hik D.S.* Climate warming as a driver of tundra shrubline advance // J.of Ecology. 2017. V. 106. № 2. P. 547–560. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12817
9. *Dial R.J., Berg E.E., Timm K.* et al. Changes in the alpine arboreal-tundra ecotone commensurate with recent warming in south central Alaska: Evidence from orthophotos and field plots // J. of Geophysical Research. 2007. V. 112. P. G04015. https://doi.org/10.1029/2007JG000453
10. *Dial R.J., Smeltz T.S., Sullivan P.F.* et al. Shrub-line but not treeline advance matches climate velocity in montane ecosystems of south-central Alaska // Global Change Biology. 2016. V. 22. P. 1841–1856. https://doi.org/10.1111/gcb.13207
11. *Hallinger M., Manthey M., Wilmking M.* Establishing a missing link: Warm summers and winter snow cover promote shrub expansion into alpine tundra in Scandinavia // New Phytologist. 2010. V. 186. P. 890–899. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03223.x
12. *Upshall M.* Simulating vegetation change in the Torngat mountains, Labrador using a cellular automata-markov chain model: MSc thesis. St. John's, Canada: Memorial University of Newfoundland, 2011. 171 p.
13. *Rundqvist S., Hedenås H., Sandström A.* et al. Tree and shrub expansion over the past 34 years at the tree-line near Abisko, Sweden // AMBIO. 2011. V. 40. P. 683–692. https://doi.org/10.1007/s13280-011-0174-0
14. *Wipf S., Stoeckli V., Bebi P.* Winter climate change in alpine tundra: plant responses to changes in snow depth and snowmelt timing // Climate Change. 2009. V. 94. P. 105–121. https://doi.org/10.1007/s10584-009-9546-x
15. *Myers-Smith I.H., Forbes B.C., Wilmking M.* et al. Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, im-

pacts and research priorities // Environmental Research Letters. 2011. V. 6. P. 1–15. https://doi.org/10.1088/1748-9326/6/4/045509

16. *Büntgen U., Hellmann L., Tegel W.* et al. Temperature-induced recruitment pulses of Arctic dwarf shrub communities // J. of Ecology. 2015. V. 103. P. 489–501. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12361
17. *Григорьев А.А., Ерохина О.В., Соковнина С.Ю.* и др. Продвижение древесно-кустарниковой растительности в горы и изменение состава тундровых сообществ (хр. Зигальга, Южный Урал) // Журнал СФУ. Биология. 2018. № 3. С. 218–236. https://doi.org/10.17516/1997-1389-0067
18. *Grigoriev A.A., Shalaumova Y.V., Erokhina O.V.* et al. Expansion of *Juniperus sibirica* Burgsd. as a response to climate change and associated effect on mountain tundra vegetation in the Northern Urals // J. of Mountain Science. 2020. V. 17. № 10. P. 2339–2353. https://doi.org/10.1007/s11629-019-5925-6
19. Хребет Чувальский Камень (стратотип чувальской свиты ордовика). [Электронный ресурс]. URL: http://perm-kray.ru/pam010-1.htm (дата обращения: 08.01.2012).
20. *Ворончихина Е.А.* Экологический мониторинг в Вишерском государственном природном заповеднике / Координация экомониторинга в ООПТ Урала. Екатеринбург: Изд-во “Екатеринбург”, 2000. С. 90–95.
21. *Баландин С.В.* Анализ флоры хребта Чувальский Камень (Северный Урал) // Ботанич. журн. 2013. № 10. С. 1212–1239. https://doi.org/10.1134/S1234567813100029
22. *Шиятов С.Г., Ваганов Е.А., Кирдянов А.В.* и др. Методы дендрохронологии. Ч. I. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации. Красноярск: КрасГУ, 2000. 80 с.
23. *Швер Ц.А.* Атмосферные осадки на территории СССР. Л.: Гидрометеоиздат, 1976. 302 с.
24. *Герлинг Н.В.* Структура и фотосинтез хвои видов р. *Juniperus* на Северо-Востоке европейской части России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар: Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 2010. 18 с.
25. *Сурсо М.В., Барзут О.С.* Особенности роста и развития хвойных в Большеземельской тундре. Можжевельник в урочище Пым-Ва-Шор // Вестник Московского гос. ун-та леса – Лесной вестник. 2010. № 6. С. 18–21.
26. *Зырянова Ю.В., Аёшина Е.Н., Величко Н.А.* и др. Преодоление глубокого физиологического покоя зародышей можжевельника сибирского in vitro // Хвойные бореальной зоны. 2016. № 1-2. С. 38–43.
27. *Sturm M., Schimel J., Michaelson G.* et al. Winter biological processes could help convert arctic tundra to shrubland // BioScience. 2005. V.55. № 1. P. 17–26. https://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055[0017:WBPCHC]2.0.CO;2
28. *Hagedorn F., Shiyatov S.G., Mazepa V.S.* et al. Treeline advances along the Urals mountain range – driven by improved winter conditions? // Global Change Biology. 2014. V. 20. № 11. P.3530–3543. https://doi.org/10.1111/gcb.12613
29. *Frost G.V., Epstein H.E., Walker D.A.* et al. Seasonal and long-term changes to active-layer temperatures after tall shrubland expansion and succession in arctic tundra // Ecosystems. 2018. V. 21. № 3. P. 507–520. https://doi.org/10.1007/s10021-017-0165-5
30. *Исмаилов М.И.* Ботанико-географический обзор можжевельников (*Juniperus* L.) в связи с их происхождением и развитием / Вопросы экологии и географии растений. Душанбе: Изд-во ТГУ им. В.И. Ленина, 1974. С. 3–80.

ЭКОЛОГИЯ, 2021, № 5, с. 354–362

*УДК 630*1*

ИДЕНТИФИКАЦИЯ КАЛЕНДАРНЫХ ЛЕТ С ПОЗДНИМИ ВЕСЕННИМИ ЗАМОРОЗКАМИ НА ОСНОВЕ АНАТОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ГОДИЧНЫХ КОЛЕЦ ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО НА ЗИЛАИРСКОМ ПЛАТО (ЮЖНЫЙ УРАЛ)

© 2021 г. С. Е. Кучеров*

Уфимский институт биологии УФИЦ РАН, Россия 450054 Уфа, просп. Октября, 69

**e-mail: skucherov@mail.ru*

Поступила в редакцию 15.12.2020 г.
После доработки 07.04.2021 г.
Принята к публикации 17.04.2021 г.

На южной оконечности Урала поздние весенние заморозки, регулярно повреждающие листья дуба черешчатого (*Quercus robur* L.), отражаются в образовании специфической анатомической структуры годичных слоев. Проведенная на основе известных и выявленных особенностей анатомической структуры древесины годичных слоев дуба идентификация календарных лет с повреждением листьев дуба поздними весенними заморозками показала, что за последние 250 лет наиболее часто повреждение листьев заморозками происходило в южной части Зилаирского плато.

Ключевые слова: дуб черешчатый, поздние весенние заморозки, анатомические особенности, Зилаирское плато

DOI: 10.31857/S0367059721050103

Аномальные погодные события могут оказывать сильное воздействие на лесные экосистемы, влияя на их состояние, функционирование и стабильность. К таким событиям относятся поздние весенние заморозки, вызывающие повреждения почек, молодых листьев и побегов у многих древесных растений. Степень воздействия заморозков зависит от ряда факторов (вид древесного растения, возраст, условия местопроизрастания и др.) [1–3]. Наибольшее значение имеет время наступления заморозков. Если заморозок произошел в момент распускания почек или пришелся на фазу молодых неокрепших листьев и побегов, то эффект повреждения максимален [1, 4]. Внешними проявлениями воздействия заморозков на листья дуба являются “ожоги” листьев, их увядание и опадение [1, 5, 6]. Воздействие заморозков отражается и в строении годичных слоев деревьев. При резком понижении температуры до отрицательных значений после периода теплой погоды у древесных растений образуются “морозобойные” кольца с полосой деформированных клеток в ксилеме [7–10]. Воздействие заморозков может привести к снижению радиального прироста в год повреждения листьев или побегов [5, 11]. Годичные слои с наличием морозобойной структуры могут быть использованы для датировки прошлых поздних весенних заморозков [2, 11–14].

Цель данной работы состояла в выявлении анатомических особенностей в годичных слоях у дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в годы повреждения листьев поздними весенними заморозками и проведении на основе анатомических особенностей древесины годичных колец ретроспективной идентификации календарных лет с поздними весенними заморозками на южной оконечности Южного Урала.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проводили на Зилаирском плато, расположенном на южной оконечности Южного Урала между широтной излучиной р. Белой на севере (53°00′ с.ш.), долиной р. Сакмара на юге (51°35′ с.ш.) и востоке (57°50′ в.д.) и долиной р. Большой Ик на западе (56°40′ в.д.) (рис. 1). Рельеф плато представляет собой древний, сформировавшийся в конце мезозоя пенеплен, являющийся естественным продолжением к югу древнего пенеплена предгорий западного склона Урала. Абсолютная высота плато составляет от 400 до 600 м над ур. м. В почвенном покрове преобладают серые и темно-серые лесные почвы, а на самых возвышенных частях маломощные грубоскелетные почвы. Климат Зилаирского плато континентальный. Среднегодовая температура

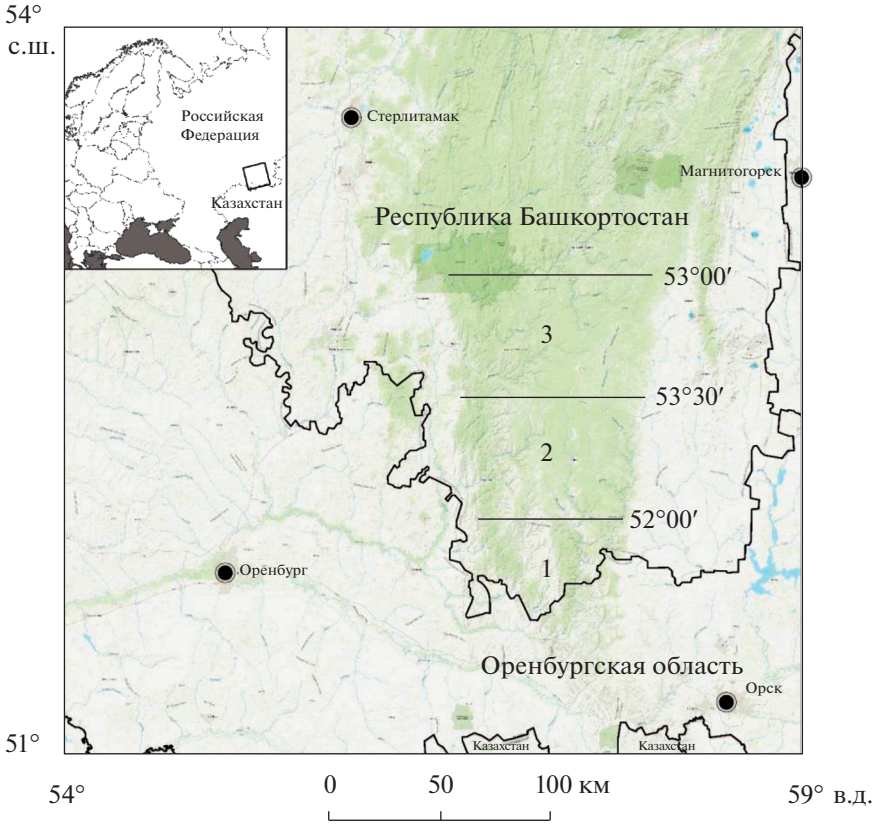

Рис. 1. Карта-схема района исследований: 1 – южная, 2 – центральная, 3 – северная части Зилаирского плато.

+1.9°С, среднегодовая сумма осадков 550 мм. Весна в исследуемом районе характеризуется поздними заморозками, которые прекращаются обычно в начале июня, но в отдельные годы они случаются в середине и даже конце июня. Наиболее опасны для дуба заморозки, совпадающие по времени с началом распускания листьев. Согласно геоботаническому районированию, территория, где проводились исследования, расположена в трех районах: лесостепном районе юго-западной окраины, районе широколиственных лесов юго-западной части и в районе лиственнично-сосновых с вкраплениями широколиственных (преимущественно дубовых) лесов центральной части Зилаирского плато [15, 16].

Исследования проводили на большей части Зилаирского плато, которая для сравнительного анализа была разделена на широтном градиенте на три района (см. рис. 1): первый располагается в южной части плато – на хребте Дзяутюбе, второй – в центральной части (от 52°00′ до 52°30′ с.ш.) в бассейне рек Большая и Малая Сурень и среднем течении р. Зилаир, третий – в северной части плато (от 52°30′ до 53°00′ с.ш.) от широтного течения р. Большой Ик и его притоков на юге района до р. Белой на севере района. В первом районе анатомические особенности годичных слоев были исследованы у 544 деревьев на 37 тест-полигонах (ТП), во втором – у 530 деревьев на 54 ТП, в третьем – у 216 деревьев на 19 ТП.

Образцы древесины (керны) у дуба черешчатого на Зилаирском плато были взяты в дубняках и лесах с участием дуба в период с 1985 г. по 2016 г. Датировку осуществляли по реперным годичным слоям, определенным для перекрестно датированных образцов каждого из тест-полигонов [17]. Выявленные в годичных слоях специфические анатомические особенности строения древесины фиксировали в виде схематических рисунков с указанием номера образца и года формирования слоев с теми или иными особенностями анатомической структуры. В анализе были использованы данные для 1290 деревьев дуба со 110 тест-полигонов в южной, центральной и северной частях Зилаирского плато (см. рис. 1).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Влияние поздних весенних заморозков на анатомическую структуру годичных колец дуба черешчатого

Для анализа влияния поздних весенних заморозков на анатомическую структуру годичных слоев дуба черешчатого на Зилаирском плато бы-

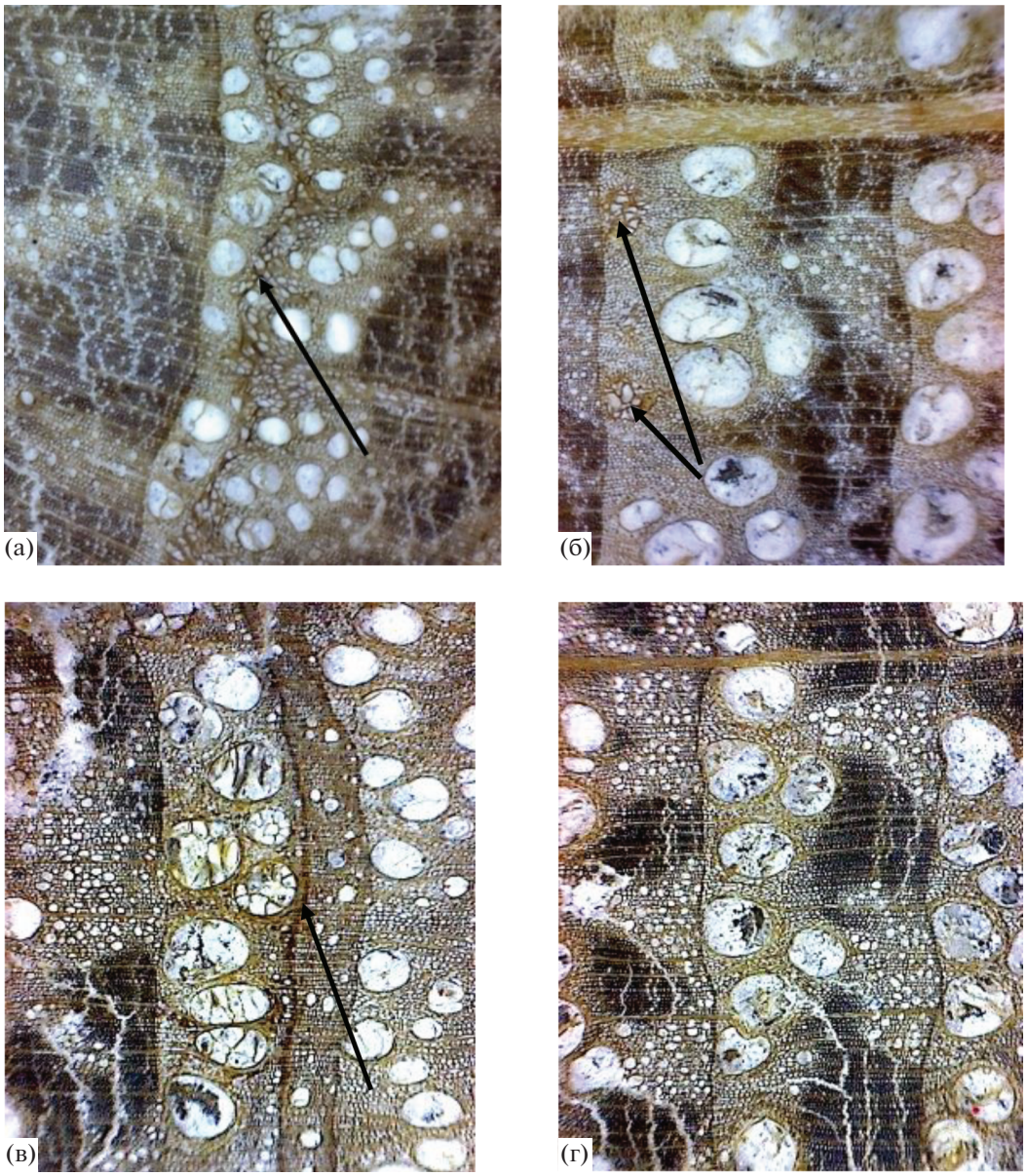

Рис. 2. Анатомические особенности годичных слоев дуба: а – деформированные клетки в ранней древесине годичного слоя; б – в первом ряду годичного слоя часть сосудов не раскрылась (указаны стрелками); в – полоса толстостенных клеток темного цвета на границе зон ранней и поздней древесины в слое дуба, у которого листья были повреждены поздним весенним заморозком; г – обычная структура годичного слоя дуба.

ли использованы достоверные сведения о двух событиях, связанных со значительными повреждениями листьев дуба в результате заморозков: первое из них наблюдалось в южной части Зилаирского плато (на хребте Дзяутюбе) 25–27 мая 1938 г. [18], второе – в центральной части плато 17 мая 1981 г. [11].

Заморозок 25–27 мая 1938 г. В годичных слоях 1938 г. были обнаружены три типа анатомических особенностей структуры древесины. Первый (общеизвестный для многих видов древесных растений) – наличие деформированных клеток в ранней древесине (рис. 2а); два других типа анатомических особенностей были описаны ранее [11, 19]: значительное количество нераскрывшихся сосудов в ранней древесине (второй тип; рис. 2б) и полосы толстостенных клеток темного цвета на границе ранней и поздней (третий тип; рис. 2в) древесины соответственно.

В районе исследования деформированные клетки в ранней древесине годичных слоев дуба (первый тип) наиболее часто присутствуют между первым и вторым рядами сосудов. Наличие деформированных клеток в ранней древесине 1938 г. вы-

явлено у 14 из 544 деревьев. Радиус деревьев (без коры), у которых присутствует этот тип особенностей анатомического строения древесины, находится в интервале значений от 4 до 47 мм на момент формирования годичного слоя 1938 г. Таким образом, деформирование клеток в ранней древесине происходит только у "молодых" деревьев, у которых кора тонкая, и низкая температура воздуха приводит к охлаждению подкорового годичного слоя.

Особенности анатомического строения древесины второго типа (часть сосудов в первом, редко во втором рядах не раскрылась) в слоях прироста 1938 г. выявлены только у 2 из 544 деревьев. Радиус у этих деревьев (без коры) в 1938 г. составлял 14 и 77 мм.

Особенности анатомического строения древесины третьего типа (полосы толстостенных клеток темного цвета на границе зон ранней и поздней древесины) в слоях прироста 1938 г. выявлены у 8 из 544 деревьев по всей протяженности хребта. Радиус деревьев (без коры) до слоев прироста 1938 г., у которых присутствует этот тип, находится в интервале значений от 25 до 239 мм. Наличие полос плотной древесины можно объяснить тем, что у этих деревьев из-за повреждения заморозком произошло практически полное усыхание листьев. В результате процесс фотосинтеза прекратился и образовалась полоса плотной древесины, примыкающая к последнему ряду сосудов ранней древесины.

После образования вторичной листвы летом этого же года процесс фотосинтеза возобновляется, и за полосой уплотнения образуется узкая зона поздней древесины. У большинства деревьев дуба полного увядания листьев от повреждения заморозком не происходит, поэтому фотосинтез, хотя и слабый, продолжается. В результате у этих деревьев образуется узкая зона поздней древесины без наличия полосы уплотнения. Полосы толстостенных клеток темного цвета на границе зон ранней и поздней древесины были обнаружены также в образцах многих деревьев на западном склоне Южного Урала в слоях прироста 1992 г. после сильного повреждения листьев заморозком в этом году.

Заморозок 1981 г. (до −8°С) в центральной части плато произошел 17 мая в результате резкого похолодания, сопровождавшегося обильным выпадением снега, который пролежал 3–4 дня [11]. Заморозок сильно повредил листья, особенно в нижней и средней частях крон дуба. Летом этого же года произошло вторичное распускание листьев. При исследовании годичных слоев радиального прироста 1981 г. нами были обнаружены особенности анатомического строения древесины только второго и третьего типов. Прямых повреждений камбия заморозком (первый тип) не обнаружено ни у одного из 530 деревьев на 54 тест-полигонах по всей территории центральной части плато. Отсутствие анатомического строения древесины первого типа можно объяснить только тем, что в 1981 г. все исследованные деревья уже имели достаточно толстую кору, которая не позволила заморозку достигнуть подкорового слоя.

Особенности анатомического строения древесины второго типа (значительное количество нераскрывшихся сосудов в ранней древесине) зафиксированы у 9 из 530 деревьев по всей территории центральной части плато. Радиус деревьев (без коры) до слоев прироста 1981 г., у которых присутствует второй тип нарушения структуры, находится в интервале значений от 79 до 174 мм.

Особенности анатомического строения древесины третьего типа (полосы толстостенных клеток темного цвета на границе ранней и поздней древесины) в слоях прироста 1981 г. зафиксированы у 13 из 530 деревьев. Радиус деревьев (без коры) до слоев прироста 1981 г. находится в интервале значений от 81 до 296 мм. Как видно, анатомические особенности структуры древесины при повреждении листьев дуба поздним весенним заморозком в 1981 г. присутствуют у незначительной части деревьев.

Идентификация календарных лет с поздними весенними заморозками, отразившихся на анатомической структуре годичных колец дуба

Идентификация календарных лет повреждения листьев дуба поздними весенними заморозками проводилась на основе выявления в годичных слоях особенностей строения древесины, характерных при повреждении листьев заморозком. Для идентификации повреждения листьев заморозком обязательным условием является наличие особенностей структуры первого или второго типа, либо обоих типов. Третий тип (наличие полосы толстостенных клеток темного цвета на границе зон ранней и поздней древесины) может также присутствовать в годичных слоях, образовавшихся на следующий год после сильной дефолиации листогрызущими насекомыми [11].

В образцах дуба из южной части плато анатомические особенности первого или второго, либо обоих типов одновременно зафиксированы, начиная с 1764 г., в годичных слоях 59 календарных лет (табл. 1, рис. 3а). Из этого следует, что на хребте Дзяутюбе поздние весенние заморозки, совпадающие по времени со стадией молодых листьев у дуба, являются частыми событиями. Особенно часто такие заморозки наблюдались во второй половине XIX столетия (см. табл. 1, рис. 3а, 4).

Начальные годы реконструкции календарных лет, для которых были отмечены анатомические

признаки повреждения листьев дуба поздними весенними заморозками, представлены небольшим количеством деревьев: древесно-кольцевые слои 1777 и 1781 гг. имеются лишь у 3 деревьев; слой прироста 1790 г. присутствует уже у 8 деревьев, 1800 г. – у 9 и 1808 г. – у 12 . Поэтому количественную оценку доли деревьев в первые годы реконструкции календарных лет повреждения листьев дуба поздними весенними заморозками (1777 и 1781 гг.) нельзя считать объективной. Тем не менее в эти годы отмечаются особенности строения древесных колец, которые позволяют предположить, что заморозок повредил листья дуба. Максимальная доля деревьев, имеющих анатомические особенности первого типа в этом районе, зафиксирована в слоях 1790 г. (37.5%), второго типа – также в слоях 1790 г. (12.5%), третьего типа – в слоях 1917 г. (10.0%). Во вторую половину XVIII столетия в этом районе выделяются слои 1790 и 1800 гг., в которых доля деревьев с особенностями строения древесины первого типа велика – 37.5 и 22.2% (см. рис. 3а). В XIX столетии выделяются слои радиального прироста 1808, 1852, 1882, 1887, 1889 и 1899 гг., в которых доля особенностей строения древесины первого типа более 5% при максимальном значении 22.2% в 1889 г.

В годичных слоях, сформировавшихся в XX столетии, наибольшая доля особенностей первого типа зафиксирована в слоях 1903 и 1929 гг. – 8.0 и 5.1% соответственно (см. рис. 3а). Из диаграммы видно, что при продвижении по календарной шкале от ее начала к современному времени (что в среднем соответствует увеличению возраста деревьев) уменьшается доля особенностей строения древесины первого типа. Это связано с увеличением теплоизолирующего эффекта утолщающейся с возрастом коры деревьев, которая предохраняет клетки камбия от прямого повреждения заморозком. Особенности строения древесины первого типа в образцах деревьев дуба из южной части плато зафиксированы в годичных слоях, отстоящих от сердцевины деревьев не более чем на 47 мм.

Для центральной части Зилаирского плато, начиная с 1717 г., анатомические особенности первого или второго, либо обоих типов одновременно выявлены в годичных кольцах 53 календарных лет (см. табл. 1, рис. 3б). В этой части плато, как и в южной, наиболее часто поздние весенние заморозки были зафиксированы в годичных слоях дуба во второй половине XIX в. (см. рис. 3б, 4). В реконструкции, начиная с 1770 г., слой прироста которого присутствует у 9 деревьев, максимальная доля деревьев, имеющих анатомические особенности первого типа, зафиксирована в годичных слоях 1773 г. (22.2%), второго – в слоях 1919 г. (3.1%), третьего – в слоях 1773 и 1777 гг. (22.2%) (см. рис. 3б).

Таблица 1. Годы с наличием в годичных слоях древесины дуба анатомических признаков, характерных при повреждении листьев поздними весенними заморозками (*)

Год	Юг	Центр	Север	Год	Юг	Центр	Север
1702	–	–	*	1895		*	
1728	–		*	1896	*		
1730	–		*	1897		*	
1750			*	1898		*	*
1773		*	*	**1899**	*	*	*
1777	*	*	*	1900		*	
1778			*	1901	*		
1781	*			**1903**	*	*	*
1790	*	*	*	**1904**	*	*	*
1797			*	1908		*	
1798		*		**1909**	*	*	*
1800	*		*	1911	*	*	
1805			*	**1917**	*	*	*
1808	*			1919	*	*	
1826	*			1920		*	
1832		*	*	1924	*		
1835		*		1926		*	
1838		*	*	**1929**	*	*	*
1842		*		1936	*		
1850	*	*	*	**1938**	*	*	*
1852	*	*	*	1939	*	*	
1853	*	*		1940		*	
1854		*		1942	*		
1857	*	*	*	1946		*	
1860	*			1947	*	*	
1861	*	*		1950	*	*	
1863	*			1951	*	*	
1864			*	1952	*		
1870	*			1954	*		
1872	*			1956	*		
1876		*		1958	*		
1879	*	*		1965	*		
1881	*	*	*	1966		*	*
1882	*	*	*	1968	*		
1883	*			1971	*		
1885		*		1977	*		*
1887	*	*		**1981**	*	*	*
1888	*	*		1983	*	*	
1889	*	*	*	1986	*		
1890	*	*		1989	*	*	
1891	*	*	*	1990	*		
1892	*	*	*	1992	*	*	
1893	*	*		1999	*		

Примечание. Полужирным шрифтом выделены годы, в которые анатомические признаки присутствуют в годичных кольцах дуба в южной, центральной и северной частях плато.

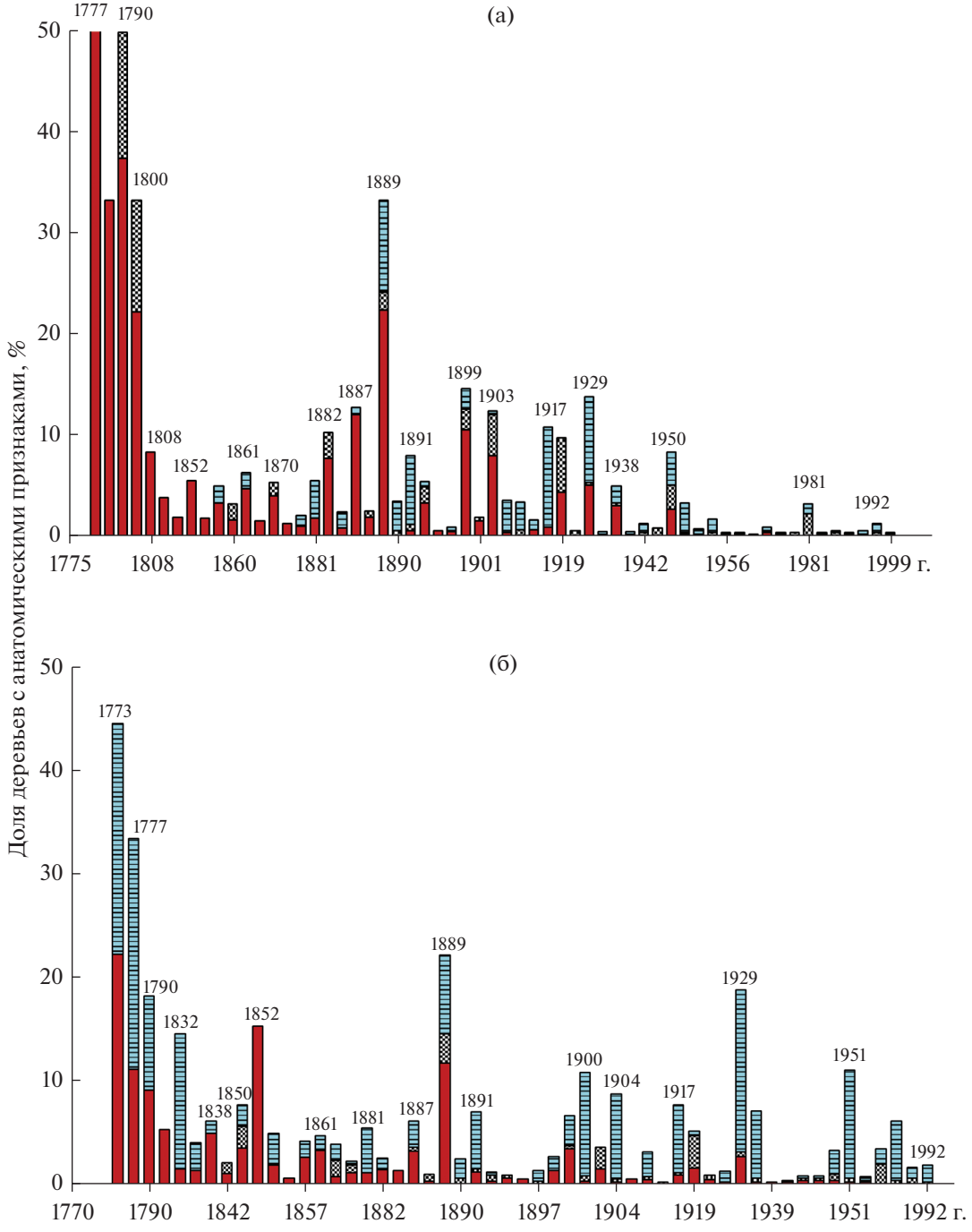

Рис. 3. Количество различных типов особенностей в анатомической структуре годичных слоев дуба при повреждении листьев поздними весенними заморозками в южной (а), центральной (б) и северной (в) частях Зилаирского плато (% от общего количества годичных слоев в образцах в данный год).

Для северной части Зилаирского плато, начиная с 1696 г., анатомические особенности первого, второго либо обоих типов одновременно выявлены в годичных кольцах 33 календарных лет (см. табл. 1, рис. 3в). В реконструкции, начиная с 1768 г., слой прироста которого присутствует у 10 деревьев, максимальная доля деревьев, имеющих анатомические особенности первого типа, зафиксирована в слоях 1773 г. (9.1%), второго – в слоях 1790 г. (4.8%), третьего – в слоях 1777 г. (33.3%) (см. рис. 3в). В этой части плато во вторую половину XVIII столетия выделяются слои при-

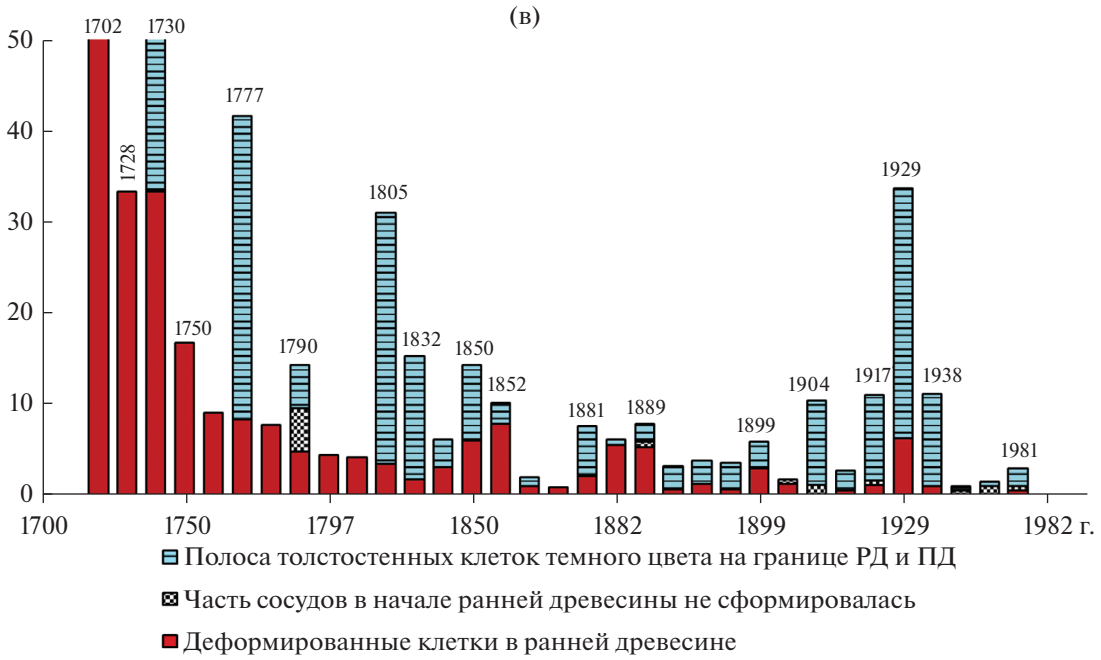

Рис. 3. Окончание

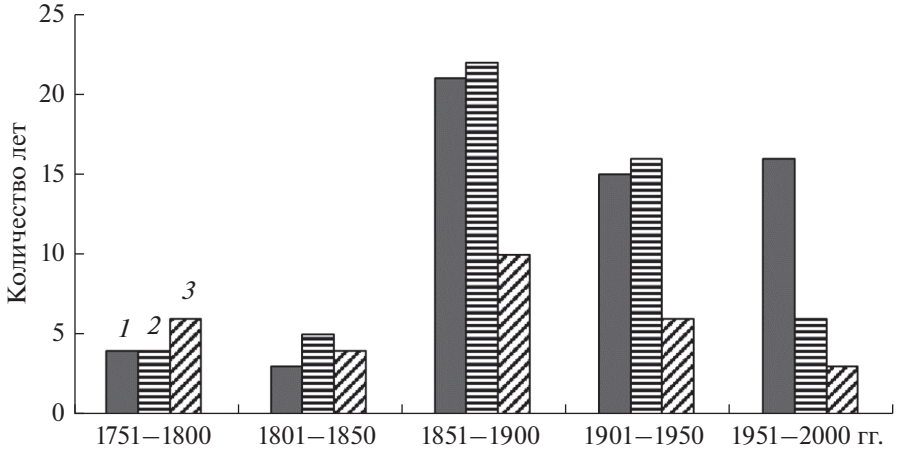

Рис. 4. Количество календарных лет на 50-летних интервалах с анатомическими признаками, характерными при повреждении листьев поздними весенними заморозками в южной (*1*), центральной (*2*) и северной (*3*) частях Зилаирского плато.

роста 1773, 1777, 1778 и 1790 гг., в которых доля особенностей строения древесины первого типа составляет 5–9%; в XIX столетии наибольшая доля слоев прироста с особенностями строения древесины первого типа выявлена в 1850 (6.0%), 1852 (7.9%), 1882 (5.4%) и 1889 (5.2%) гг., а в XX столетии – в 1929 г. (6.2%). Особенности строения древесины этого типа в образцах деревьев дуба из северной части плато зафиксированы в годичных слоях, отстоящих от сердцевины деревьев не более чем на 58 мм. Отметим, что в полученной для северной части плато реконструкции календарных лет повреждения листьев дуба поздними весенними заморозками сильный заморозок в конце мая 1929 г. был зафиксирован на метеостанции Кананикольское, когда температура воздуха 28 мая опустилась до отметки –5.8°C, а 29 мая до –7.7°C.

Результаты идентификации свидетельствуют о том, что повреждение листьев дуба заморозками чаще происходит в южной части плато. Это связано с тем, что в южнее расположенных районах листья у дуба распускаются на несколько дней раньше и поэтому чаще попадают под заморозки [20]. В XX столетии наблюдается тенденция уменьше-

ния количества календарных лет с анатомическими признаками повреждения листьев дуба поздними весенними заморозками в центральной и северной частях Зилаирского плато (см. рис. 4). В то же время в южной части плато повреждение листьев заморозками во второй половине XX столетия происходило значительно чаще (см. рис. 4), что, вероятно, связано со значительным усыханием дуба в южной части плато после сильных повреждений дуба непарным шелкопрядом в 50-е и 70-е гг. этого столетия [21, 22]. Усыхание дуба в южной части плато привело весной к большему прогреву изреженных древостоев и, как следствие, к более раннему распусканию листьев по сравнению с дубняками в центральной и северной частях плато.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для южной оконечности Южного Урала (Зилаирское плато) на основе анатомических особенностей годичных колец дуба черешчатого проведена ретроспективная идентификация календарных лет с поздними весенними заморозками, повредившими листья дуба. В этой последовательности календарных лет при продвижении от ее начала к современному времени снижается доля анатомических особенностей строения древесины годичных слоев первого типа (наличие участков деформированных клеток в ранней древесине), что связано с увеличением теплоизолирующего эффекта утолщающейся с возрастом коры, которая предохраняет клетки камбия от прямого повреждения заморозком.

За последние 250 лет более частое повреждение листьев дуба заморозками происходило в южной части плато. Это связано с тем, что в южной части плато листья у дуба распускаются на несколько дней раньше и поэтому повреждаются теми заморозками, которые произошли до распускания листьев в более северной части плато.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 98-04-49539).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Nichols J.* Oak mortality in Pennsylvania; a ten-year study // J. Forestry. 1968. V. 66. № 9. P. 681–694.
2. *Хантемиров Р.М., Горланова Л.А., Шиятов С.Г.* Патологические структуры в годичных кольцах можжевельника сибирского (*Juniperus sibirica* Burgsd.) и их использование для реконструкции экстремальных климатических событий // Экология. 2000. № 3. С. 185–192. [*Hantemirov R.M., Gorlanova L.A., Shiyatov S.G.* Pathological tree-ring structures in Siberian juniper (*Juniperus sibirica* Burgsd.) and their use for reconstructing extreme climatic events // Russ. J. Ecol. 2000. V. 31. № 3. P. 167–173.]
3. *Гурская М.А.* Формирование морозобойных повреждений у хвойных деревьев в различные климатические периоды на Полярном Урале // Изв. РАН. Серия географич. 2018. № 6. С. 70–80. https://doi.org/10.1134/S2587556618060055
4. *Cannell M.G.R.* Spring frost damage on young *Picea sitchensis*. 1. Occurence of damaging frosts in Scotland compared with western North America // J. Forestry. 1984. V. 57. № 2. P. 159–175.
5. *Иванова Н.Е.* Рост дубовых молодняков на темно-серых лесных суглинистых почвах нагорных дубрав лесостепи. М.: Изд-во АН СССР, 1954. 167 с.
6. *Положенцев П.А., Ханисламов М.Г.* Энтомовредители дуба в Башкирии // Исследования очагов вредителей леса в Башкирии. Уфа, 1962. С. 105–112.
7. *Glock W.S.* Cambial frost injuries and multiple growth layers at Lubboke, Texas // Ecology. 1951. V. 32. № 1. P. 28–36.
8. *Glock W.S., Agerter S.* Anomalous patterns in tree rings // Endeavour. 1963. V. 22. № 85. P. 9–13.
9. *Glerum C., Farrar J.L.* Frost ring formation in the stem of some coniferous species // Canad. J. Bot. 1966. V. 44. № 7. P. 879–886.
10. *Гурская М.А., Шиятов С.Г.* Образование двух морозобойных повреждений ксилемы в одном годичном кольце у ели сибирской в условиях Западно-Сибирской лесотундры // Экология. 2002. № 2. С. 83–90. [*Gurskaya M.A., Shiyatov S.G.* Formation of two xylem frost injuries in one annual ring in Siberian spruce under conditions of Western Siberian forest tundra // Russ. J. Ecol. 2002. V. 33. № 2. P. 73–79.]
11. *Кучеров С.Е.* Влияние массовых размножений листогрызущих насекомых и климатических факторов на радиальный прирост древесных растений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1988. 24 с.
12. *Hantemirov R.M., Gorlanova L.A., Shiyatov S.G.* Extreme temperature events in summer in northwest Siberia since AD 742 inferred from tree rings // Paleogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2004. V. 209. P. 155–164.
13. *Гурская М.А., Шиятов С.Г.* Распределение морозобойных повреждений в древесине хвойных деревьев // Экология. 2006. № 1. С. 9–15. [*Gurskaya M.A., Shiyatov S.G.* Distribution of frost injuries in the wood of conifers // Russ. J. Ecol. 2006. V. 37. № 1. P. 7–12.]
14. *Баринов В.В., Мыглан В.С., Тайник А.В.* Экстремальные климатические события в центральном Алтае за последние 1500 лет по данным древесно-кольцевой хронологии Jelo // Изв. РАН. Сер. геогр. 2017. № 1. С. 91–102.
15. *Крашенинников И.М., Кучеровская-Рожанец С.Е.* Природные ресурсы Башкирской АССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. Т. 1: Растительность Башкирской АССР. 156 с.
16. *Горчаковский П.Л.* Широколиственные леса и их место в растительном покрове Южного Урала М.: Наука, 1972. 146 с.
17. *Schweingruber F.H., Eckstein D., Serre-Bachet F., Bräker O.U.* Identification, presentation and interpretation of event years and pointer years in dendrochronology // Dendrochronologia. 1990. V. 8. P. 9–38.

18. *Кириков С.В.* Птицы и млекопитающие в условиях ландшафтов южной оконечности Урала. М.: АН СССР, 1952. 412 с.
19. *Кучеров С.Е.* Реконструкция аномальных погодных событий на юго-восточной границе ареала дуба черешчатого на основе анализа структуры годичных слоев древесины // Изв. Самарского науч. центра РАН. 2012. Т. 14. № 1(6). С. 1481–1484.
20. Фенологические наблюдения в Башкирии. Уфа, 1959. 81 с.
21. *Кучеров С.Е., Кучерова С.В.* Усыхание дуба на юго-восточной границе ареала в связи с воздействием повреждающих факторов // Изв. Самарского научн. центра РАН. 2013. Т. 15. № 3(4). С. 1341–1343.
22. *Кучеров С.Е., Кучерова С.В.* Динамика усыхания дуба на южной оконечности Южного Урала в связи с массовыми размножениями непарного шелкопряда и пожарами // Научные ведомости БелГУ. Серия “Естественные науки”. 2014. № 17(188). Вып. 28. С. 60–63.

ЭКОЛОГИЯ, 2021, № 5, с. 363–371

*УДК 630*561.24:674.032:551.345*

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ТРАХЕИД ПО РАЗМЕРУ ЛЮМЕНА В ГОДИЧНЫХ КОЛЬЦАХ НА РАЗНОЙ ВЫСОТЕ СТВОЛА У ЛИСТВЕННИЦЫ В МЕРЗЛОТНЫХ УСЛОВИЯХ. СУХОВЕРШИННОСТЬ

© 2021 г. Д. А. Машуков[a], *, А. В. Бенькова[a], В. Е. Бенькова[a], А. В. Шашкин[a], А. С. Прокушкин[a]

[a] *Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Россия 660036 Красноярск, Академгородок, 50/28*

**e-mail: mashukov.da@ksc.krasn.ru*

Поступила в редакцию 19.02.2021 г.
После доработки 12.04.2021 г.
Принята к публикации 20.04.2021 г.

В северо-таежных лиственничниках Сибири на многолетней мерзлоте широко распространено явление суховершинности. Для выявления факторов, вызывающих усыхание верхушек, нами было проведено исследование строения водопроводящей системы в стволах суховершинных и здоровых деревьев лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.). Анализ распределений ранних (водопроводящих) трахеид по радиальным размерам люменов на разной высоте в стволах показал, что у всех исследованных деревьев – здоровых и суховершинных – радиальный размер люменов большинства трахеид уменьшается с высотой в стволе; у суховершинных деревьев этот показатель достоверно меньше, чем у здоровых, на всех уровнях высоты. Полученные результаты подтверждают следующую гипотезу: деревья многолетнемерзлой зоны могут испытывать водный дефицит, являющийся причиной усыхания верхушек у более чувствительных к нему деревьев. Высокая неоднородность гидротермических почвенных условий рассматривается как основной фактор, обусловивший дифференциацию деревьев по «чувствительности» к водному дефициту.

Ключевые слова: суховершинность, радиальные размеры люмена, водный дефицит, многолетняя мерзлота

DOI: 10.31857/S0367059721050115

На фоне текущего потепления климата, провоцирующего увеличение частоты экстремальных природных явлений, полное или частичное усыхание и гибель деревьев в хвойных древостоях получили повсеместное распространение [1–3 и др.]. Причину этого исследователи видят в частых засухах, при которых у деревьев происходит нарушение водного баланса, что может привести к обезвоживанию органов и тканей выше критических [4].

В северо-таежных древостоях из лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.), типичных для севера Средней Сибири, суховершинность – довольно распространенное, но слабо изученное явление. Вопросы о том, каковы причины усыхания верхушек у деревьев на многолетней мерзлоте, во всех ли случаях усыхание является предвестником гибели всего дерева и многие другие, до настоящего времени не получили ответа. Между тем упомянутые древостои имеют запасы древесины от 15–40 до 80–120 м^3/га [5] и играют существенную роль в поддержании баланса углерода на планете [6].

Результаты работ [2–4, 7] свидетельствуют о том, что суховершинность в этих лиственничниках можно связать с водным дефицитом. Количество доступной для растений влаги в сезонно-талом слое зависит от многих факторов, в том числе и от состояния древостоя [8], и структуры живого напочвенного покрова [9]. При текущем потеплении в высоких широтах деградация многолетней мерзлоты сопровождается специфическими изменениями гидротермических свойств почв. С увеличением мощности сезонно-талого слоя количество доступной для деревьев почвенной влаги в хорошо дренированных местообитаниях уменьшается [10]. На выровненных участках деревья испытывают гипоксию из-за образования карстовых озер и переувлажнения деятельного слоя [11–13]. В том и другом случае ингибируется рост и уменьшается продуктивность древостоев. Негативное влияние на рост может оказывать быстрая гибель тонких корней лиственницы, высоко чувствительных даже к кратковременным засухам [14], что существенно снижает способность дерева поглощать воду из почвы. Таким образом, изменения гидротермических свойств многолетнемерзлых

почв при текущем потеплении вполне могут приводить к появлению и обострению уже имеющегося водного дефицита. Результаты дендроклиматических исследований динамики содержания стабильных изотопов углерода в годичных кольцах лиственницы Гмелина из криолитозоны показали, что деревья в последние десятилетия действительно испытывают все возрастающий дефицит доступной влаги [15].

В предыдущих работах в качестве косвенного показателя того, что лиственница Гмелина в северо-таежных древостоях в течение сезона роста испытывает водный дефицит, нами использовались данные радиального прироста [16] и средние ксилотомические характеристики годичных колец (радиальный размер люмена и толщина клеточной стенки трахеид) [17]. Цель настоящего исследования — подтвердить тот факт, что суховершинность в этих древостоях является проявлением водного дефицита. В задачи работы входило проведение сравнительного анализа распределений трахеид по радиальным размерам люменов на разной высоте стволов в направлении от комля к верхушке, что косвенно характеризует гидравлическую архитектуру любого дерева [18].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили вблизи пос. Тура, на базе Эвенкийского опорного экспедиционного пункта Института леса СО РАН (64°19′23″ с.ш., 100°13′28″ в.д.). Климат района резко континентальный. По данным метеостанции “Тура” за 1934–2009 гг., средняя температура января –36.0°С, июля +16.5°С, среднегодовая температура –9.0°С, среднегодовое количество осадков 366 мм. Вегетационный сезон длится 70–80 дней. Период без заморозков на почве составляет всего 53–56 дней, или около 70% от длительности вегетационного сезона. Снежный покров мощностью до 40–50 см сохраняется в среднем 207 дней [5].

Данная работа, являющаяся продолжением наших ранее проведенных исследований [16, 17, 19], выполнена на той же пробной площади (ПП), заложенной в лиственничном древостое багульниково-бруснично-голубичном лишайниково-зеленомошном. Древостой сформировался после сильного низового пожара 1899 г. (датировка пожара А.А. Кнорре [20]) на мерзлотных почвах склона северной экспозиции с уклоном 7°–8°. Около 60% деревьев были суховершинными. Признаки присутствия деревоповреждающих насекомых при экспертных обследованиях не были обнаружены. Густота древостоя составляла 4075 дер/га, полнота 0.43, запас 41.7 м^3/га, бонитет Vб. На конец июля 2009 г. деревья с сухими верхушками были заметно мельче соседних здоровых одновозрастных деревьев. Средние значения диаметра на высоте груди у первых были на 27% меньше (47.4 и 65.2 мм соответственно), высоты – на 26% меньше (7.36 и 8.29 м), протяженности кроны – на 14.6% меньше (3.79 и 4.44 м). Более полная характеристика древостоя была дана в работе [19].

Почвы – криогидроморфные криоземы гомогенные [21] – имеют среднесуглинистый гранулометрический состав (доля физической глины 41%). Характерны повышенная влажность и надмерзлотный сток воды. Толщина мохово-лишайникового покрова 7–15 см, мощность органического горизонта 11–25 см [19]; глубина корнеобитаемого слоя не превышает 25 см [22]. В течение всего вегетационного периода почва имеет довольно низкую температуру. На конец июля почва на глубине 10 см прогревается всего до 6.5°С при объемной влажности 40% [16]. Для ПП характерна высокая пространственная мозаичность мохово-лишайникового покрова, а вместе с ней высокая пространственная мозаичность гидротермических свойств многолетнемерзлых почв [9] и высокая пространственная неоднородность глубины оттаивания (рис. 1), которая по многолетним наблюдениям в среднем составляет 42 ± 10 см в буграх мерзлотного пучения и 6 ± 6 см в западинах.

Для ксилотомических исследований были отобраны спилы с пяти суховершинных и пяти здоровых деревьев из тех, что участвовали в дендроэкологическом анализе, проведенном ранее [16, 17, 19]. У одних деревьев спилы были взяты в 2009 г., у других – в 2013 г. Спилы брали на 1/4, 1/2, 3/4 высоты в стволе и у верхушки, на 20–30 см ниже апекса, а у суховершинных деревьев, кроме того, на 1–3 см ниже границы между живой частью, внешне не имевшей визуально диагностируемых признаков отмирания, и отмершей (в связи с прекращением камбиальной активности) частью, где эти признаки были четко выраженными. Со спилов на санном микротоме были изготовлены поперечные срезы толщиной 15–20 мкм, а из них временные микропрепараты. Для их окрашивания использовали сафранин [23]. Препараты включали примерно 20 последних годичных колец.

Из ксилотомических элементов был выбран люмен трахеид, размер которого определяет эффективность восходящего сокодвижения в стволах деревьев. Измерения радиальных размеров люменов проводились по 2–5 рядам трахеид в десяти годичных кольцах, сформировавшихся в период 2000–2009 г., на установке компьютерного анализа изображений Axio Imager MAT, Version 04.14.2005 (Karl Zeis Light AGMicroscopy). Выбор нижней границы временного периода обусловлен следующим. Проведенное ранее качественно-ксилотомическое исследование [17] показало, что со второй половины XX в. в годичных кольцах на верхних уровнях высоты стволов суховершинных деревьев на исследуемой пробной площади появились модификации анатомического строения,

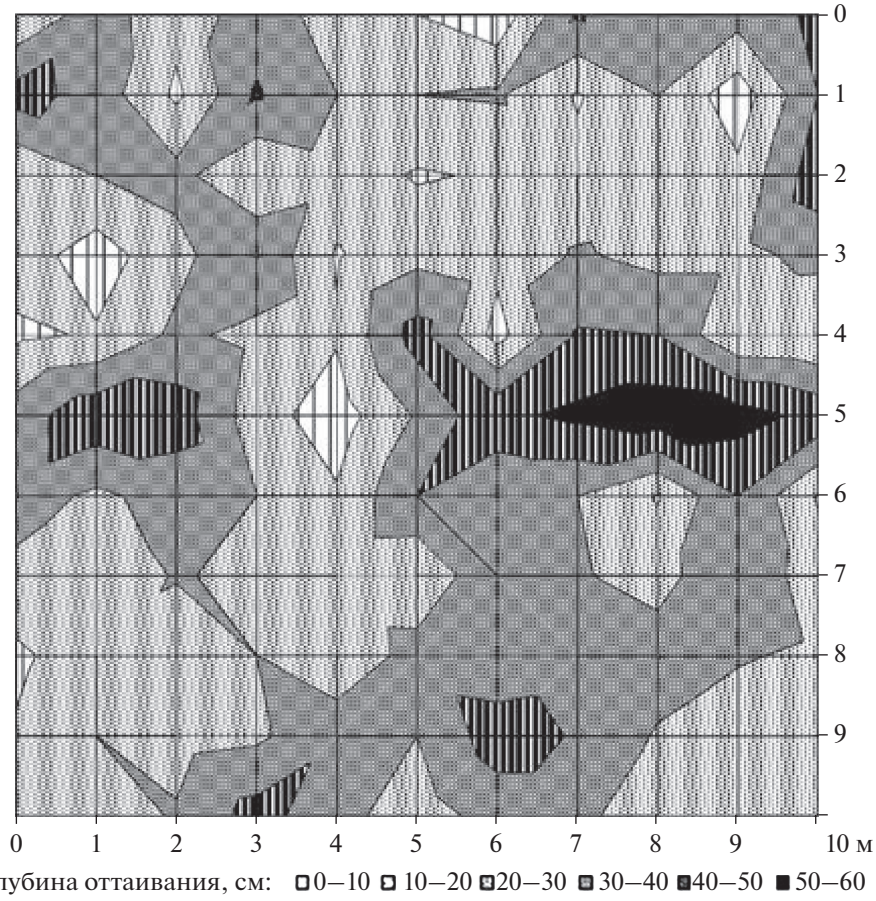

Рис. 1. Картосхема глубин оттаивания на участке пробной площади размером 10 × 10 м на конец июля 2004 г.

наиболее четко выраженные у верхушки. Нарушилась рядность трахеид в годичных кольцах, поздние трахеиды сформировались со сравнительно тонкими стенками, так что в последних кольцах вблизи коры позднюю зону, как и сами годичные кольца, было трудно, а иногда и невозможно различить (пример на рис. 2б, в). Модификации появились у деревьев не в один и тот же год, но с 2000 г. они уже имели четко выраженный характер у всех исследованных суховершинных деревьев.

Для построения "высотных" рядов распределений данные измерений радиальных размеров люменов трахеид, сформированных в 2000–2009 гг. на каждом уровне высоты в стволе каждого дерева, не усредняли — их число было взято за 100%. В этом пуле данных группировку радиальных размеров люменов проводили по ступеням с шагом в 5 мкм (D = 0–5, 5–10,..., 45–50 мкм). Было определено число люменов в каждой ступени и вычислены их процентные доли (N, %), а по ним построены эмпирические распределения трахеид по радиальным размерам люменов на каждом из четырех уровней высоты в стволе.

При построении распределений для здоровых и суховершинных деревьев было измерено от 170 до 380 клеток на 1/4 высоты в стволе, от 160 до 280 клеток – на 1/2 высоты, от 135 до 325 клеток – на 3/4 высоты и от 55 до 425 клеток – у верхушки. Высотный ряд для каждого дерева составлялся из 4 распределений, располагавшихся последовательно снизу вверх (термин "высотный ряд распределений" введен для краткости изложения по аналогии с соответствующим термином в лесной таксации [24]). Сравнительный анализ высотных рядов проводился по характеристикам максимумов (или вершин) распределений, составляющих эти ряды, – N_{max} и D_{max}, где N_{max} – максимальная частота встречаемости трахеид с радиальными размерами люменов D_{max} в древесине, сформированной в 2000–2009 гг. Анализировали изменение N_{max} и D_{max} с высотой в стволе каждого дерева, взятого для исследования.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Эмпирические высотные ряды распределений трахеид по радиальным размерам люменов, построенные для здоровых и суховершинных дере-

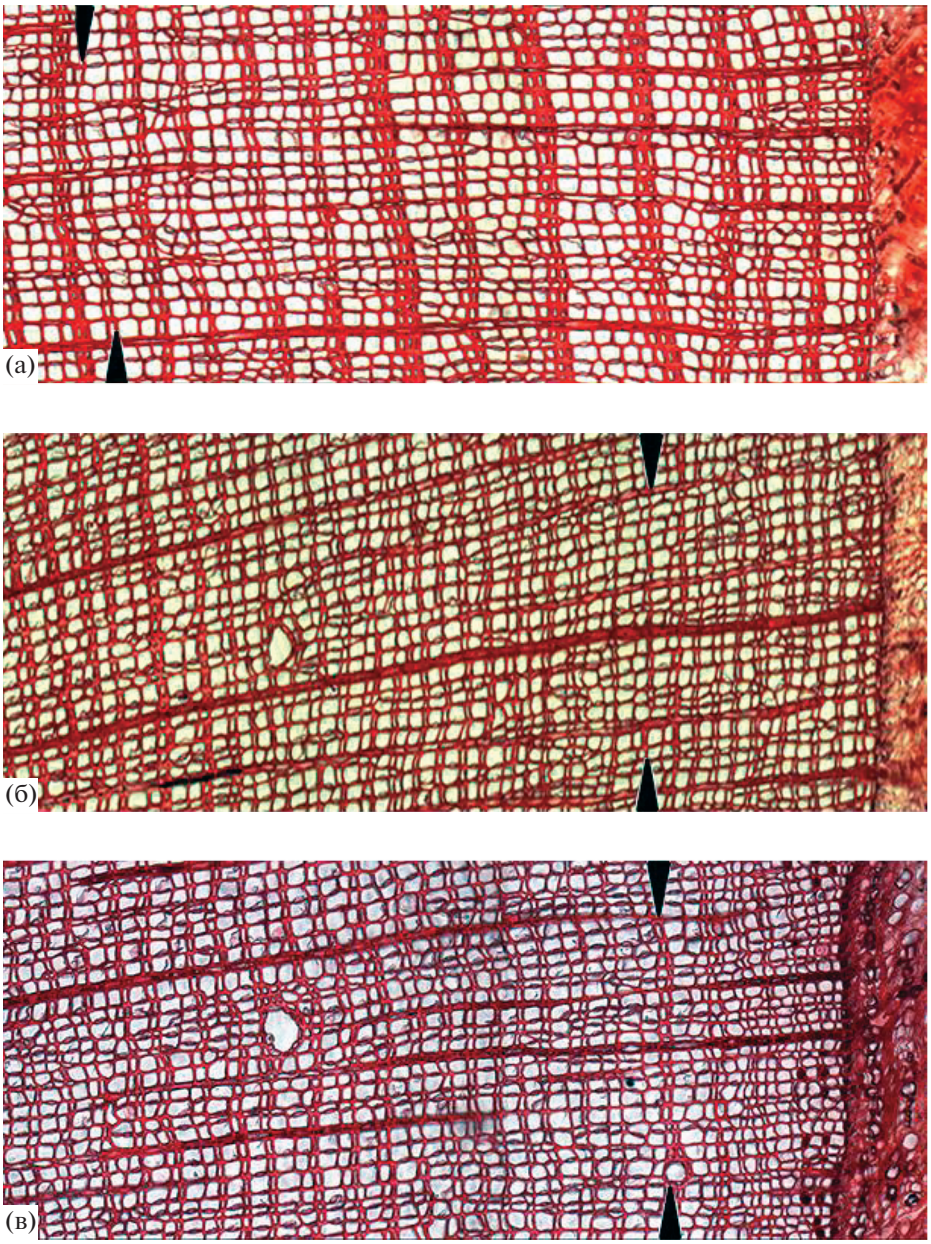

Рис. 2. Ксилотомическое строение у верхушки ствола здорового (а) и суховершинных деревьев 1-й (б) и 2-й (в) групп (поперечные срезы ×200; стрелками отмечена граница годичного кольца 2001 г.).

вьев лиственницы, имеют определенное сходство и различия. Высотные ряды распределений, построенные для здоровых деревьев, схожи между собой. На рис. 3а приведен типичный высотный ряд для здорового дерева. Распределения на всех уровнях высоты в стволе имеют два максимума (две вершины): правый и левый. Положение левого максимума не меняется с высотой в стволе и соответствует очень малым размерам люменов из диапазона 0–5 мкм; положение правого максимума, соответствующее более крупным люменам, сдвигается по оси абсцисс в сторону меньших размеров люменов при увеличении высоты в стволе. Высотные ряды распределений для суховершинных деревьев менее сходны между собой и по схожести условно разделены на две группы. К 1-й группе отнесли ряды, распределения в которых на всех уровнях высоты в стволах имеют два максимума. Положение максимумов на оси абсцисс в связи с высотой в стволе изменяется аналогично здоровым деревьям (см. рис. 3б). Ряды распределений во 2-й группе отличаются тем, что распределения под усохшей верхушкой имеют один максимум, тогда как на 1/4, 1/2 и 3/4 высоты в стволе – два (см. рис. 3в). Соответственно сухо-

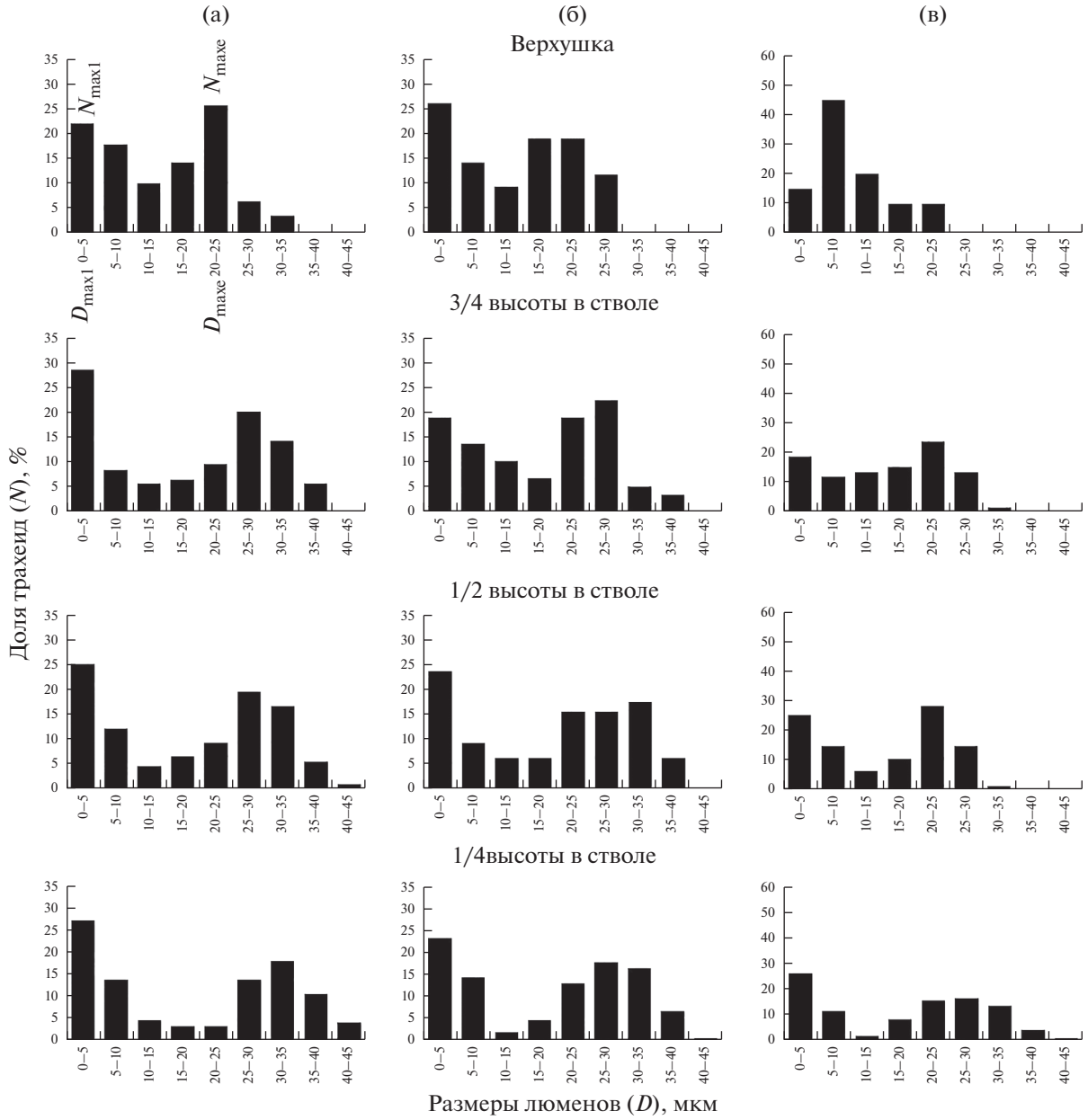

Рис. 3. Эмпирические распределения трахеид по радиальным размерам люмена на 1/4, 1/2, 3/4 высоты в стволе и вблизи верхушки у типичных представителей здоровых (а) и суховершинных деревьев 1-й (б) и 2-й (в) групп лиственницы Гмелина на многолетнемерзлых почвах склона северной экспозиции. По оси абсцисс – радиальные размеры люменов D (мкм) по ступеням с шагом в 5 мкм; по оси ординат — доля люменов N (%) в каждой ступени; N_{max} (%) – максимальная частота встречаемости трахеид с радиальными размерами люменов D_{max} (мкм).

вершинные деревья условно были разделены на 1-ю и 2-ю группы.

Эмпирические распределения с двумя максимумами можно представить двумя перекрывающимися распределениями. Визуально (судя по графикам на рис. 3) они легко разделяются. Мы предполагаем, что их можно рассматривать как два отдельных распределения: левое характеризует степень участия трахеид с мелкими люменами в формировании поздней зоны в годичных кольцах, а правое – степень участия трахеид со сравнительно крупными люменами в формировании ранней зоны. Результаты ксилотомического исследования (см. рис. 2) показали, что в годичных кольцах здоровых и суховершинных деревьев 1-й группы на всех уровнях высоты в стволах (пример верхушки на рис. 2, фото а и б), а также у деревьев 2-й группы на 1/4, 1/2 и 3/4 высоты в стволе (фото не приведено) четко выделяется граница между ранней и поздней древесиной. По трахеидам ран-

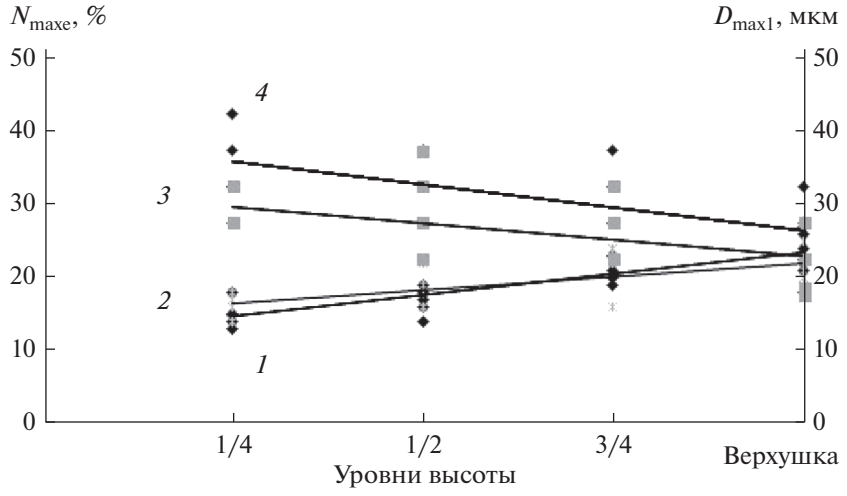

Рис. 4. Характеристики максимумов N_{max} (*1*, *2*) и D_{max} (*3*, *4*) в высотных рядах распределений ранних трахеид по радиальным размерам люменов: линейные аппроксимации *1, 4* – для здоровых деревьев, *2, 3* – для суховершинных деревьев 1-й и 2-й групп, за исключением верхушки.

ней зоны (ранним трахеидам) главным образом осуществляется сокодвижение от корней к кроне, в то время как участие трахеид поздней зоны (поздних трахеид) в водопроведении очень мало [25].

Ряды распределений трахеид по радиальным размерам люменов у здоровых и суховершинных деревьев 1-й группы. Распределения люменов поздних трахеид (левые распределения) имеют только правое крыло (см. рис. 3а, б). С увеличением высоты в стволе дерева значение максимума распределения (N_{maxl}, %) уменьшается, но положение максимума на оси абсцисс (D_{maxl}, мкм) остается в диапазоне размеров люменов 0–5 мкм. Достоверность того, что значения N_{maxl} убывают в связи с увеличением высоты в стволе, установлена при сравнении средних по деревьям N_{maxl} на 1/4 высоты в стволе и у верхушки с использованием t-теста при $P \geq 0.95$. По нашим данным, убывающий тренд можно описать уравнениями: для здоровых деревьев – $N_{maxl} = -10.2x + 34.0$, для суховершинных 1-й группы – $N_{maxl} = -6.5x + 30.2$ (x – уровень высоты в стволе).

Распределения люменов ранних трахеид (правые распределения, см. рис. 3а, б) относительно симметричны, имеют вершину и оба крыла. С увеличением уровня высоты в стволе дерева значение максимума правого распределения (N_{maxe}, %) увеличивается, а соответствующий этому значению размер люменов (D_{maxe}, мкм) уменьшается. Так, например, у здорового дерева (см. рис. 3а) на 1/4 высоты ствола $N_{maxe} = 15\%$ и $D_{maxe} = 40$–45 мкм, а у верхушки $N_{maxe} = 21\%$ и $D_{maxe} = 30$–35 мкм. У суховершинного дерева на 1/4 высоты ствола $N_{maxe} = 16\%$ и $D_{maxe} = 25$–30 мкм, а у верхушки $N_{maxe} = 25\%$ и $D_{maxe} = 15$–20 мкм. Достоверность возрастающего тренда N_{maxe} и убывающего тренда D_{maxe} при увеличении высоты в стволе установлена t-тестом при $P \geq 0.95$. Тренды можно описать линейными уравнениями: для здоровых деревьев – $N_{maxe} = 11.5x + 11.9$, $D_{maxe} = -12.7x + 39.2$; для суховершинных 1-й группы – $N_{maxe} = 7.1x + 14.8$, $D_{maxe} = -8.9x + 31.9$, где x – уровень высоты в стволе.

Линейные аппроксимации характеристик правых распределений N_{maxe} и D_{maxe} по здоровым и суховершинным деревьям 1-й группы представлены на рис. 4. Четко видно, что на всех уровнях высоты в стволе средние значения D_{maxe} у суховершинных деревьев меньше, чем у здоровых (кривые *4* и *3* соответственно), в то же время средние N_{maxe} у тех и других не различаются (кривые *2* и *1*). Достоверность различий средних установлена t-тестом при $P \geq 0.95$.

Ряды распределений трахеид по радиальным размерам люменов у суховершинных деревьев 2-й группы. Распределения с двумя максимумами на 1/4, 1/2 и 3/4 высоты в стволе мы рассматриваем аналогично предыдущим случаям как два перекрывающихся распределения: поздних трахеид с мелкими люменами и ранних трахеид со сравнительно крупными люменами (см. рис. 3в). Тенденции изменения характеристик максимумов распределений поздних (N_{maxl}, D_{maxl}) и ранних (N_{maxe} и D_{maxe}) трахеид с высотой в стволе схожи с таковыми для здоровых и суховершинных деревьев 1-й группы. С увеличением высоты в стволе N_{maxl} убывает (значения D_{maxl} остаются в диапазоне 0–5 мкм), N_{maxe} возрастает и D_{maxe} убывает. Характеристики максимумов распределений на всех уровнях высоты в стволе, за исключением верхушки у деревьев 2-й группы, входят в диапа-

зон соответствующих значений, полученных для деревьев 1-й группы. Например, у дерева из 2-й группы (см. рис. 3в) на 1/4 высоты ствола N_{maxe} = 17% и D_{maxe} = 25–30 мкм, а на 3/4 высоты – N_{maxe} = 25% и D_{maxe} = 20–25 мкм. У дерева из первой группы (см. рис. 3б) на 1/4 высоты ствола N_{maxe} = 16% и D_{maxe} = 25–30 мкм, а на 3/4 высоты – N_{maxe} = 24% и D_{maxe} = 20–25 мкм. Очевидно, что тренды средних по деревьям значений N_{maxl}, N_{maxe} и D_{maxe}, установленные для суховершинных деревьев 1-й группы и описанные линейными уравнениями, справедливы и для деревьев 2-й группы, исключая верхушку (см. рис. 4, кривые *2* и *3*).

Единственный максимум в распределениях трахеид по размерам люменов вблизи верхушки у деревьев 2-й группы (см. рис. 3в, верхний график) может свидетельствовать о том, что трахеиды не разделяются на ранние и поздние по размерам люменов. Качественно-ксилотомические исследования подтвердили, что граница между ранней и поздней зонами в годичных кольцах отсутствует (пример на рис. 2в). Трахеиды у верхушки довольно мелкие (рис. 3в, верхний график), с люменами менее 25 мкм (тогда как на 3/4 высоты в стволе у этих же деревьев трахеиды с размерами люменов 25–35 мкм составляют около 16%). С учетом того, что они участвовали в процессе водопроведения (образцы были взяты с живой части), характеристики максимума их распределений N_{maxe} и D_{maxe} сравнивали с таковыми, полученными из распределений ранних (водопроводящих) трахеид. По нашим данным, у деревьев 2-й группы в распределениях вблизи сухой верхушки D_{maxe} значительно меньше, а N_{maxe} больше по сравнению с таковыми на более низких уровнях высоты (различие более чем в 2 раза). Так, у дерева вблизи верхушек N_{maxe} = 45% и D_{maxe} = 5–10 мкм, в то время как на 3/4 высоты в стволе N_{maxe} = 23% и D_{maxe} = = 20–25 мкм.

Таким образом, характеристики максимумов распределений трахеид у верхушки деревьев 2-й группы не “вписываются” в линейную связь, установленную для них по распределениям на 1/4, 1/2 и 3/4 высоты в стволе (см. рис. 4), однако находятся в согласии с утверждением, сформулированным выше для здоровых и суховершинных деревьев 1-й группы: радиальные размеры люменов трахеид уменьшаются с увеличением высоты в стволе. Следует заметить, что тенденция к уменьшению размеров люменов трахеид в направлении от комля к верхушке, выявленная К. Саньо в 1872 г. ([26], цит. по [27]), подтверждена на множестве представителей хвойных и лиственных видов (обзор приведен в [27]). Характеристики максимума распределений под усохшими верхушками у деревьев 1-й и 2-й групп также существенно различаются: у деревьев 1-й группы N_{maxe} = 19–25% и D_{maxe} = 15–20 мкм, а у 2-й – N_{maxe}= 45–53% и D_{maxe} = 5–10 мкм. Очевидно, что эффективность водопроведения трахеид со сравнительно мелкими люменами у деревьев 2-й группы должна быть существенно меньше, чем у деревьев 1-й группы. Действительно, проводимость трахеиды, по закону Пуазейля, пропорциональна четвертой степени радиального размера люмена [25]. Тем не менее усыхание верхушек произошло и у тех, и у других, очевидно, из-за недостаточного количества воды, транспортируемой к верхушкам. В то же время определенная часть деревьев в древостое (именуемых в тексте “здоровыми”) испытывает водный дефицит не так остро. Эти деревья с живыми верхушками имеют сравнительно крупные трахеиды, более эффективные для транспортировки воды.

Различие микроусловий произрастания индивидуальных деревьев рассматривается нами (согласно с результатами работ [10, 13, 28]) как основной фактор, обусловивший дифференциацию деревьев по реакции на водный дефицит. Действительно, пробная площадь характеризуется высокой пространственной мозаичностью глубины оттаивания (см. рис. 1) и соответственно высокой пространственной неоднородностью гидротермических свойств деятельного слоя почвы. Из исследованных деревьев суховершинные 2-й группы оказались наиболее чувствительными. Дефицит доступной почвенной влаги обусловил формирование мелких трахеид, малоэффективных для водопроведения (низкий тургор [29, 30]), имеющих относительно тонкие клеточные стенки (субстратное голодание [31]). Дендроклиматический анализ, проведенный нами ранее [16, 19] с использованием скользящих корреляционных климатических функций отклика радиального прироста, выявил, что острый водный дефицит деревья лиственницы на склоне северной экспозиции, вероятнее всего, испытывают в период с конца мая до двадцатых чисел июня.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование высотных рядов распределений ранних (водопроводящих) трахеид по радиальным размерам люменов, которые были сформированы в стволах деревьев лиственницы Гмелина в 2000–2009 гг., показало следующее: у всех исследованных деревьев — здоровых и суховершинных 1-й и 2-й групп – радиальный размер люменов трахеид, составляющих большинство, уменьшается с увеличением высоты в стволе; у суховершинных деревьев 1-й и 2-й групп радиальный размер люменов трахеид, составляющих большинство, достоверно меньше, чем у здоровых деревьев, на всех исследованных уровнях высоты в стволе (на 1/4, 1/2 и 3/4 высоты и у верхушки).

Результаты исследования находятся в согласии с гипотезой, высказанной ранее: деревья в лиственничном древостое на многолетнемерзлых почвах испытывают водный дефицит в разной степени. У более «чувствительных» к этому фактору деревьев произошло усыхание верхушек. Среди суховершинных деревьев выделяются экземпляры, у которых древесина ствола вблизи верхушки, судя по распределению трахеид по размерам люменов и особенностям ксилотомической структуры годичных колец, неэффективно выполняет водопроводящую функцию. Высокая неоднородность гидротермических почвенных условий произрастания деревьев рассматривается как основной фактор, обусловивший дифференциацию деревьев по реакции на водный дефицит.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Шиятов С.Г.* Динамика древесной и кустарниковой растительности в горах Полярного Урала под влиянием современных изменений климата. Екатеринбург: УрО РАН, 2009. 216 с.
2. *Kharuk V.I., Im S.T., Dvinskaya M.L., Ranson K.J.* Climate-induced mountain tree-line evolution in southern Siberia // Scandinavian J. of Forest Res. 2010. V. 25 (5). P. 446–454.
3. *Allen C.D., Macalady A.K., Chenchouni H.* et al. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests // Forest Ecology and Management. 2010. V. 259. P. 660–684.
4. *Anderegg W.R.L., Flint A., Huang C.-Y.* et al. Tree mortality predicted from drought-induced vascular damage // Nature Geoscience. 2015. № 8. P. 367–371.
5. *Прокушкин С.Г., Абаимов А.П., Прокушкин А.С.* Структурно-функциональные особенности лиственницы Гмелина в криолитозоне Центральной Эвенкии. Красноярск: ИЛ СО РАН “ДарМа-печать”, 2008. 161 с.
6. *Prokushkin A.S., Shibata H., Prokushkin S.G.* et al. Dissolved organic carbon in coniferous forests of Central Siberia // Eurasian J. For. Res. 2001. V. 2. P. 45–58.
7. *Gaylord M.L., Kolb T.E., McDowell N.G.* Mechanisms of pinion pine mortality after severe drought: a retrospective study of mature trees // Tree Physiol. 2015. V. 35. P. 806–816.
8. *Поздняков Л.К.* Лес на вечной мерзлоте. Новосибирск: Наука, 1983. 96 с.
9. *Зырянова О.А., Абаимов А.П., Бугаенко Т.Н.* Оценка видового разнообразия и структуры лиственничных ассоциаций криолитозоны Сибири // Биоразнообразие и динамика экосистем: информационные технологии и моделирование. Новосибирск: Наука, 2006. С. 495–504.
10. *Patankar R., Quinton W.L., Hayashi M., Baltzer J.L.* Sap flow responses to seasonal thaw and permafrost degradation in a subarctic boreal peatland // Trees. Struct. Funct. 2015. № 29. P. 129–142.
11. *Николаев А.Н., Федоров П.П., Десяткин А.Р.* Влияние гидродинамического режима мерзлотных почв на радиальный прирост лиственницы и сосны в Центральной Якутии // Сибирский экологич. журн. 2011. № 2. С. 189–201.
12. *Kramer P.J., Boyer J.S.* Water relations of plants and soils. San Diego: Academic Press, 1995. 495 p.
13. *Iijima Y., Ohta T., Kotani A.* et al. Sap flow changes in relation to permafrost degradation under increasing precipitation in an eastern Siberian larch forest // Ecohydrology. 2014. № 7. P. 177–187.
14. *Chenlemuge T., Hertel D., Dulamsuren C.* et al. Extremely low fine root biomass in *Larix sibirica* forests at the southern drought limit of the boreal forest // Flora Morphol. Distrib. Funct. Ecol. Plants. 2013. № 208. P. 488–496.
15. *Sidorova O.V., Siegwolf R.T.W., Saurer M.* et al. Do centennial tree-ring and stable isotope trends of *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. indicate increasing water shortage in the Siberian north? // Oecologia. 2009. № 161. P. 825–835.
16. *Машуков Д.А., Бенькова А.В., Бенькова В.Е.* и др. Значение экспозиции склонов для роста лиственницы Гмелина в мерзлотных условиях Средней Сибири. II. Особенности радиального роста на разной высоте стволов // Сибирский лесной журн. 2018. № 3. С. 9–18.
17. *Машуков Д.А., Бенькова А.В., Бенькова В.Е.* и др. Радиальный прирост и анатомическая структура древесины стволов здоровых и суховершинных деревьев лиственницы на многолетней мерзлоте // Лесоведение. 2020. № 6. С. 1–10.
18. *Tyree M., Ewers F.* The hydraulic architecture of trees and other woody plants // New Phytologist. 1991. № 119. P. 345–360.
19. *Бенькова А.В., Машуков Д.А., Бенькова В.Е.* и др. Значение экспозиции склонов для роста лиственницы Гмелина в мерзлотных условиях Средней Сибири. I. Различия в динамике радиального прироста деревьев на склонах северной и южной экспозиции // Сибирский лесной журн. 2015. № 4. С. 18–29.
20. *Knorre A.A., Kirdyanov A.V., Prokushkin A.S.* et al. Tree ring-based reconstruction of the long-term influence of wildfires on permafrost active layer dynamics in Central Siberia // Science of The Total Environment. 2019. V. 652. P. 314–319.
21. *Ершов Ю.И.* Теоретические проблемы лесного почвообразования. Новосибирск: Наука, 2015. 319 с.
22. *Kajimoto T.* Root system development of larch trees growing on Siberian Permafrost // Permafrost ecosystem: Siberian larch forest, ecological studies / Osawa A., Zyryanova O.A., Matsuura Y., Kajimoto T., Wein R.W. Eds. Dordrecht: Springer, 2010. V. 209. P. 303–330.
23. *Фурст Г.Г.* Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. М.: Наука, 1979. 156 с.
24. *Моисеев В.С.* Таксация молодняков. Л.: ЛТА, 1971. 344 с.
25. *Zimmermann M.H.* Transport in the xylem // Trees: Structure and function. Zimmermann M.H., Brown C.L. Eds. New York: Springer Verlag, 1971. P. 169–216.

26. *Sanio K.* Ueber die Grosse der Holzzelen bei gemeinen Kiefer (*Pinus sylvestris*) // Jahrbücher für Wissenschaftliche Botanik. 1872. № 8. S. 401–420.

27. *Olson M.E., Anfodillo T., Sean M.* et al. Tip-to-base xylem conduit widening as an adaptation: causes, consequences, and empirical priorities // New Phytologist. 2021. V. 229. P. 1877–1893.

28. *McDowell N.G., Pockman W.T., Allen C.D.* et al. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? // New Phytologist. 2008. V. 178. P. 719–739.

29. *Lockhart J.A.* An analysis of irreversible plant cell elongation // J. of Theoretical Biology. 1965. № 8. P. 264–275.

30. *Coussement J.R., Villers S.L.Y., Nelissen H.* et al. Turgor-time controls grass leaf elongation rate and duration under drought stress // Plant Cell Environ. Accepted Author Manuscript. 2020. https://doi.org/10.1111/pce.13989

31. *Woodruff D.R., Meinzer F.C., Lachenbruch B., Johnson D.M.* Coordination of leaf structure and gas exchange along a height gradient in a tall conifer // Tree Physiology. 2009. V. 29. P. 261–272.

ЭКОЛОГИЯ, 2021, № 5, с. 372–379

УДК 630.181.22.+630.181.65

ДИНАМИКА ДРЕВЕСНО-КУСТАРНИКОВОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ГОРНОЙ ЛЕСОТУНДРЕ ВОСТОЧНОГО САЯНА

© 2021 г. И. А. Петров[a, *], А. С. Шушпанов[a, c], А. С. Голюков[a, b], М. Л. Двинская[a], В. И. Харук[a, b]

[a] *Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН, Россия 660036 Красноярск, Академгородок, 50/28*

[b] *Сибирский федеральный университет, Россия 660041 Красноярск, просп. Свободный, 79*

[c] *Сибирский государственный университет науки и технологий им. М.Ф. Решетнева, Россия 660037 Красноярск, просп. Красноярский рабочий, 31*

**e-mail: petrovilsoran@gmail.com*

Поступила в редакцию 10.12.2020 г.
После доработки 13.04.2021 г.
Принята к публикации 15.04.2021 г.

Изменения климата влекут за собой смещение ареалов древесных растений биома бореальных лесов как по широтному, так и по высотному градиентам. На основе методов дендрохронологии и ГИС-технологий нами выполнен анализ смещения верхней границы произрастания древесной и кустарниковой растительности в горах Восточного Саяна. На фоне потепления климата наибольшие продвижение по градиенту высоты и увеличение проективного покрытия наблюдаются у кустарников (*Betula* spp., *Salix* spp.), за ними следуют лиственница (*Larix sibirica* Ledeb.), кедр (*Pinus sibirica* Du Tour) и пихта (*Abies sibirica* Ledeb.). Рост численности возобновления кедра в экотоне горной лесотундры связан с возрастанием температуры мая–августа ($r = 0.97$). В зонах достаточного увлажнения (высокогорья) потепление стимулирует возрастание радиального прироста и способствует миграции древесных растений в горную лесотундру.

Ключевые слова: подрост в горной лесотундре, верхняя граница леса, *Pinus sibirica*, радиальный прирост, изменения климата, потепление и рост деревьев, Восточный Саян

DOI: 10.31857/S0367059721050127

Наблюдаемые климатические изменения оказывают влияние на лесные экосистемы по всей зоне бореальных лесов, вызывая изменения в фитоценозах и перераспределение видов древесных растений [1]. Наиболее яркие проявления влияния меняющегося климата на древесные растения происходят в пределах экотонов (переходных зон между экологическими сообществами), включая экотон горной лесотундры. Исследования на южных и северных границах хвойных свидетельствуют о климатически индуцированной экспансии древесной растительности в зону северной лесотундры и тундры [2, 3], смещении ареалов темнохвойных на север [4] и отступлении на южных границах ареалов [5].

В экотонах горной лесотундры продвижение верхней границы древесной растительности в зону горной тундры, стимулированное потеплением, зафиксировано в горах Северной Америки и Евразии [6, 7]. На территории России исследования динамики высотных границ произрастания древесной растительности выполнены в горах Урала [8], Алтая [9], Западного Саяна, Кузнецкого Алатау [10], плато Путорана и Анабарского плато [2, 11, 12].

На территории Южной Сибири экотон горной лесотундры представляет особый интерес в контексте воздействия климатических изменений на древесные растения, поскольку он имеет небольшую протяженность по высотному градиенту, растительность экотона подвергается крайне низкой антропогенной нагрузке и является чувствительным индикатором изменений окружающей среды.

Проверяемая нами гипотеза: потепление климата стимулирует продвижение границы древостоев и древесной растительности по градиенту высоты в горах Восточного Саяна, способствует возрастанию численности подроста древесных растений в экотоне горной лесотундры и увеличению радиального прироста деревьев *Pinus sibirica*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Характеристика района исследований

Исследования проводили в экотоне горной лесотундры Восточного Саяна. Протяженность горной системы ~1000 км с максимальной высотой до 3491 м над ур. м. (гора Мунку-Сардык). Для горно-таежного пояса характерны темнохвойные (елово-пихтовые, пихтово-кедровые) и лиственничные леса. Почвы преимущественно хорошо дренированные щебнистые подбурые. Выше 1500–2000 м расположена кустарниковая и мохово-лишайниковая каменистая горная тундра с многочисленными каменистыми осыпями и курумами [13]. Климат Восточного Саяна резко континентальный. В районе исследования средние температуры января –25°С и июля +15°С. Сумма годовых осадков в среднем составляет около 1000 мм, большая часть которых (450 мм) выпадает летом (по данным ERA5-Land, период 1981–2019 гг. [14]).

Полевые исследования

Полевые работы проводили на северном макросклоне Восточного Саяна (массив Идарское Белогорье, 54°49.5′ с.ш., 95°34.0′ в.д.; рис. 1). Основным объектом исследования были деревья *Pinus sibirica* Du Tour, произрастающие в экотоне горной лесотундры. Работы производили по трем градиентным трансектам (№ 1 – 1472–1530, № 2 – 1514–1605 и № 3 – 1547–1631 м над ур. м.), заложенным на западном и юго-западном склонах крутизной 9°–28° (см. рис. 1, вставка). Ширина трансект составляла 30 м, протяженность – 315, 225 и 564 м соответственно. Трансекты прокладывали от границы сомкнутых древостоев (сомкнутость >0.3) до высотного предела произрастания древесной растительности. Вдоль трансекты с интервалом 10–15 м по высоте закладывали временные пробные площади (ПП, $n = 21$) для учета численности подроста. Для центральной точки ПП определяли координаты и высоту над уровнем моря, крутизну и экспозицию склона, тип почвы; выполнялось краткое геоботаническое описание. Подрост учитывали на площадках, закладываемых вблизи каждой ПП ($n = 63$); размер площадок составлял в зависимости от густоты подроста 1 × 1, 2 × 2 или 3 × 3 м. На каждой учетной площадке определяли численность и жизненное состояние подроста, его видовую и возрастную структуру. Отбор образцов древесины (кернов) выполняли в пределах всей протяженности трансекты маршрутным методом. Керны отбирали вблизи корневой шейки с помощью возрастного бурава Пресслера. У каждого дерева измеряли высоту и диаметр на высоте груди, фиксировали координаты и высоту произрастания над уровнем моря.

Дендрохронологический анализ

В анализе использованы керны с 323 модельных деревьев *Pinus sibirica*. Каждый керн был подклеен на деревянную подложку, подрезан скальпелем и обработан контрастирующим порошком. Измерения проводили на платформе LINTAB-6 (“Frank Rinn-Rinntech”, Германия) с помощью программного пакета TSAP-Win [15] с точностью 0.01 мм. Для каждого дерева определяли возраст на основе подсчета годичных колец. Возраст деревьев уточняли с помощью перекрестной датировки, качество которой оценивали в программе COFECHA [16]: средний коэффициент корреляции с мастер-серией для деревьев старше 40 лет составил 0.5, для деревьев возрастом от 20 до 40 лет – 0.56. Для корректировки возраста деревьев в случае, когда керн не проходил через центр ствола, недостающее количество колец рассчитывали при помощи палетки с трафаретом окружностей.

Связь количества появившихся деревьев в экотоне горной лесотундры с температурой вегетационного периода исследовали для пятилетних периодов (рис. 2а) с помощью корреляционного анализа. Так как анализируемые ряды данных для пятилетних периодов обладают небольшой протяженностью (от 8 до 16 значений), а их распределение отличается от нормального, для анализа применяли коэффициент ранговой корреляции Спирмена. Для построения хронологий были отобраны две выборки деревьев: старше 40 лет ($n = 79$, средний возраст 59 ± 2 лет) и от 20 до 40 лет ($n = 65$, средний возраст 29 ± 2 лет). Для обеих выборок построены усредненные (в мм) и остаточные (выраженные безразмерным индексом) хронологии. Индексирование индивидуальных хронологий проводили в программе ARSTAN [17] относительно теоретических кривых, описывающих возрастные тренды отдельных деревьев. Расчет аппроксимирующей кривой осуществляли с использованием отрицательной экспоненциальной функции или линейной регрессии с отрицательным наклоном. Получены следующие характеристики остаточных хронологий: для деревьев возрастом от 40 лет – выраженный популяционный сигнал (EPS) > 0.9, стандартное отклонение 0.2, коэффициент чувствительности 0.22; для деревьев возрастом 20–40 лет – EPS > 0.9, стандартное отклонение 0.18, коэффициент чувствительности 0.18.

Показатели радиального прироста и ряды метеоданных сравнивали с помощью корреляционного анализа (коэффициент корреляции Пирсона). Для анализа использованы модельные данные по температуре и сумме осадков, полученные из проекта ERA5-Land [https://cds.climate.copernicus.eu/] с пространственным разрешением 0.1° × 0.1° за 1981–2020 гг. Для исследования более длительного временного периода (начиная с 1930 г.) ис-

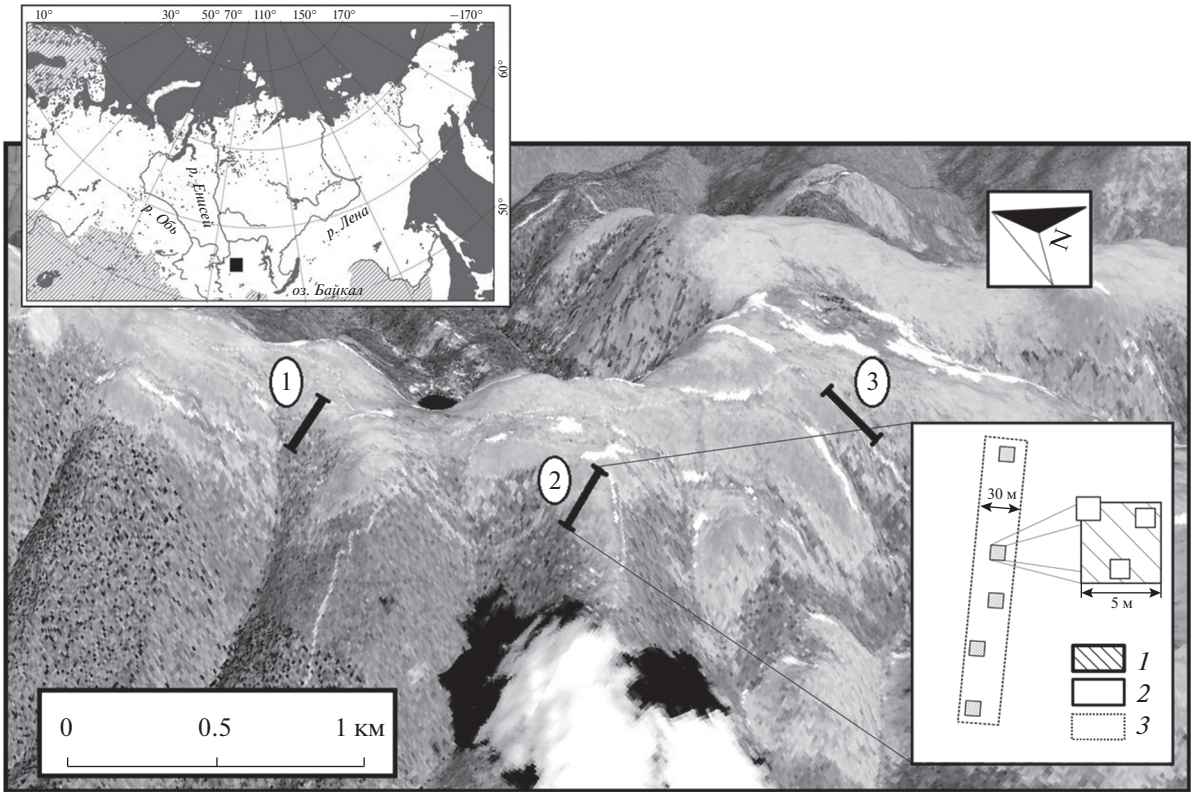

Рис. 1. Карта района исследований и схема закладки трансект. 1–3 –расположение трансект. Вставка: *1* – пробные площади, *2* – пробные площадки для учета подроста, *3* – граница трансекты.

пользовали среднемесячные температуры и осадки из банка данных CRU TS 4.03 [https://crudata.uea.ac.uk/cru/data/hrg/cru_ts_4.03/] с пространственным разрешением 0.5° × 0.5° [18]. Необходимость использования модельных данных обусловлена отсутствием метеостанций в исследуемом горном районе.

Данные дистанционного зондирования

В работе использованы спектрорадиометрические данные дистанционного зондирования Земли среднего (пиксель 30 м; Landsat-4/TM, 29.08.1989 г. и Landsat-8/OLI, 25.06.2018 г.) [https://earthexplorer.usgs.gov/] и сверхвысокого (пиксель ~0.5 м; WorldView, GeoEye) [www.google.com/maps; www.bing.com/maps] пространственных разрешений, а также топокарты (М 1 : 100000). Связь динамики древесной растительности с топографией местности анализировали с применением цифровой модели рельефа SRTMGL1 (разрешение 30 м) [https://earthexplorer.usgs.gov/]. Данные о гарях получены из ресурса [https://lpdaac.usgs.gov/products/mcd64a1v006/]. Площадь анализируемой территории составила ~15 тыс. км^2.

Предварительная обработка снимков включала атмосферную коррекцию и топографическую нормализацию методом C-коррекции [19]. Из снимков исключали гари, облака и тени от них, а также территории ниже 900 м над ур. м. Дешифрирование снимков производилось методом автономной классификации ISODATA [20] (порог сходимости 0.99, количество итераций 500). В общей сложности было выделено 100 классов подстилающей поверхности для каждого снимка Landsat. Затем на основе полевых материалов, снимков сверхвысокого разрешения, топокарт и экспертного анализа указанные классы были объединены в четыре обобщенных класса: 1) темнохвойные и 2) лиственничные древостои (сомкнутость >0.3), 3) кустарниковая растительность и 4) фоновые территории.

Результаты дешифрирования верифицировали методом каппа (κ)-статистики [21]. Точность каждой картосхемы оценивали по тестовому набору точек ($n = 400$), отобранных на основе полевых данных и снимков сверхвысокого разрешения и топокарт. Полученные значения каппа-коэффициентов ($\kappa = 0.7–0.8$) соответствуют хорошему уровню достоверности [21]. Далее картосхемы растительности, соответствующие анализируемым временам съемки (1989 и 2018 гг.), были наложены на ГИС-модель рельефа и определены значения высоты над уровнем моря для каждой ячейки

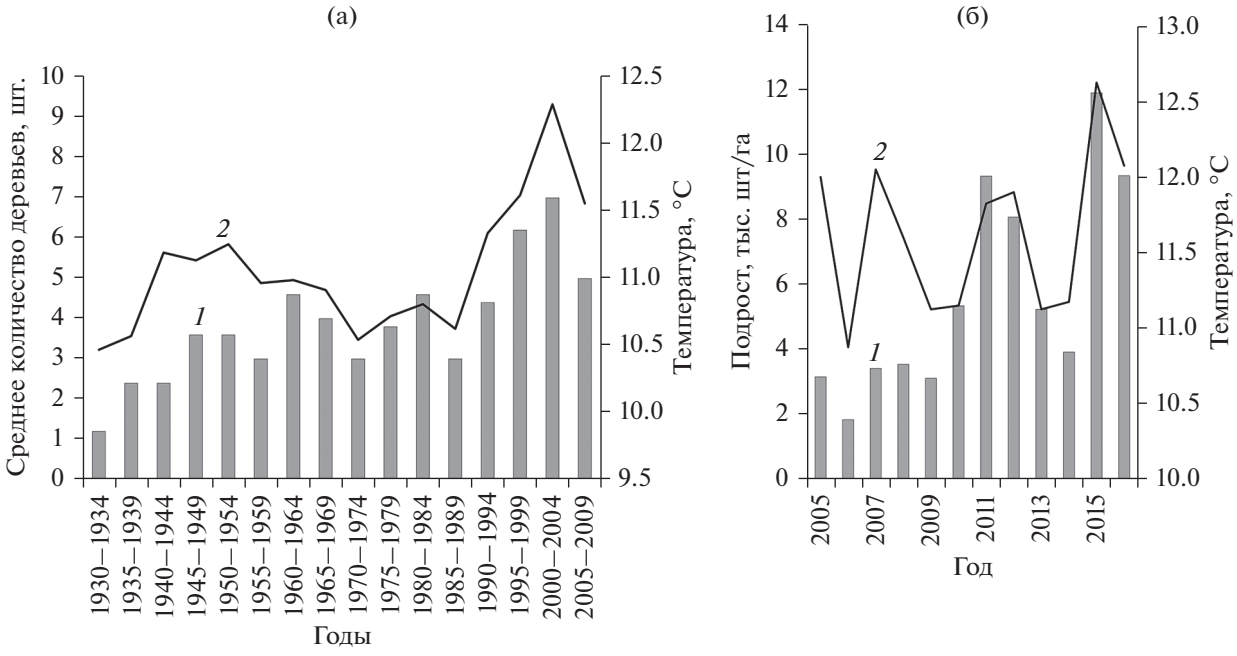

Рис. 2. Сравнительная динамика (а) среднепятилетних величин числа деревьев (*1*) и температуры воздуха (май–август, *2*) и сравнительная динамика погодичной численности (б) подроста кедра (*1*) и температуры воздуха (май–август, *2*).

картосхем. На основе полученных данных построены гистограммы высотных распределений древостоев и кустарников. Статистики распределений были применены для оценки величин продвижения древостоев и кустарников по градиенту высоты. Поскольку распределения отличаются от нормального, вместо средних значений использовали медианные [22]. Таким образом, смещение медианы распределения классов растительности по высоте отображает усредненное значение продвижения верхней границы древостоев и кустарников по градиенту высоты.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Темпы потепления в районе исследований

Начиная с 1970-х годов в районе исследований наблюдаются возрастающие тренды зимних, летних и среднегодовых температур. Так, среднегодовые температуры в период 2010–2018 гг. составили -3.2 ± 0.4°C (по сравнению с -4.6 ± 0.3°C в 1970–1979 гг.). Средние температуры теплого периода (май–август) возросли с 10.6 ± 0.1°C в 1970–1979 гг. до 11.8 ± 0.2°C в 2010–2018 гг. Средние температуры холодного периода (ноябрь–март) за аналогичные временные интервалы возросли с -19.7 ± 0.6°C в 1970–1979 гг. до $-18.1 \pm$ ± 0.8°C в 2010–2018 гг. (по данным CRU TS 4.03).

Продвижение верхней границы древесной растительности

Появление деревьев в зоне горной лесотундры коррелирует с чередованием теплых и холодных вегетационных периодов (май–август), существенно возрастая в период наблюдаемого в конце XX в. потепления (см. рис. 2а). Коэффициент корреляции Спирмена между среднепятилетней температурой мая–августа и количеством деревьев в пятилетних возрастных группах равен 0.7 (период 1930–2009 гг.; $p < 0.005$) с возрастанием до 0.97 с начала потепления (1970–2009 гг.; $p < 0.0005$). Со среднепятилетней температурой февраля–марта также наблюдается значимая корреляция ($r = 0.78$; $p < 0.0005$; период 1930–2009 гг.), но в период потепления корреляция ниже, чем с температурой вегетационного периода ($r = 0.8$; $p < 0.05$; период 1970–2009 гг.).

Количество подроста кедра (n/га) коррелирует с погодичной средней температурой мая–августа ($r = 0.58$; $p < 0.05$; период 2005–2016 гг.; рис. 2б). При этом статистически значимых связей между численностью подроста и деревьев с количеством осадков не выявлено.

Достоверно значимые изменения сомкнутых древостоев по данным дистанционного зондирования, связанные с продвижением верхней границы леса, наблюдаются на высотах более 900 м (рис. 3). Площадь сомкнутых древостоев в 1989 и 2018 гг. составила 448 и 505 тыс. га соответственно, а общее увеличение площади сомкнутых древостоев 57 тыс. га (+12.7%).

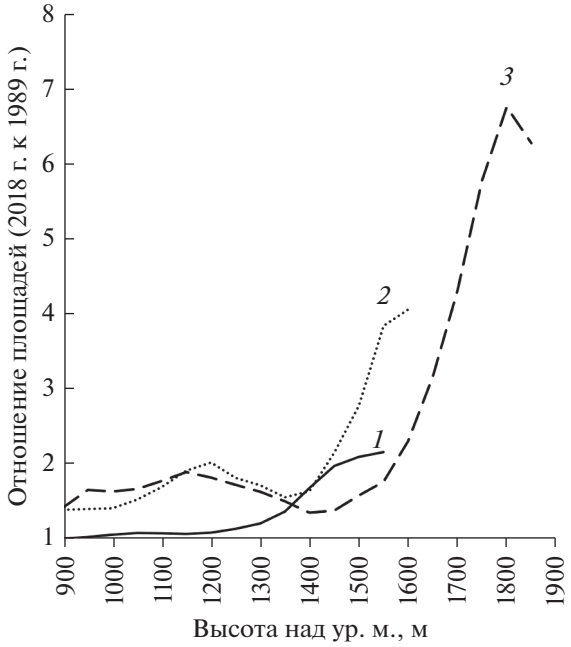

Рис. 3. Высотное распределение прироста площадей темнохвойных (*1*), лиственничников (*2*) и кустарников (*3*) в период с 1989 г. по 2018 г.

Для темнохвойных и лиственничных древостоев продвижение по высоте составило 18 ± 0.5 м для периода с 1989 г. по 2018 г. (0.6 ± 0.05 м/год) и 16 ± 0.5 м (0.6 ± 0.05 м/год) соответственно, для кустарников – 15 ± 0.5м (0.5 ± 0.05 м/год). Возрастание площади темнохвойных лесов наблюдалось преимущественно на склонах южной экспозиции.

Реакция радиального прироста на климатические изменения

Тренд на возрастание радиального прироста (РП), синхронный для разных возрастных групп деревьев, наблюдается с 1980-х до начала 2010-х годов ($r^2 = 0.59–0.68$) (рис. 4а). Временны́е ряды абсолютных значений РП разных возрастных групп деревьев значимо коррелируют с температурой воздуха мая–августа в период с 1980 г. по 2016 г. (для группы деревьев старше 40 лет – $r = 0.65$, $p < 0.00005$; для группы деревьев 20–40 лет – $r = 0.63$, $p < 0.0001$; рис. 4б).

Сравнение индексов остаточных хронологий РП с климатическими параметрами (температура и сумма осадков, период 1981–2016 гг.; рис. 5) показало, что РП деревьев возрастной группы от 40 лет сильнее коррелирует с температурами мая ($r = 0.54$; $p < 0.01$). Значимыми также являются корреляции со средней температурой мая–августа ($r = 0.49$; $p < 0.01$).

Для деревьев возрастной группы 20–40 лет коэффициент корреляции между индексами РП и средней температурой мая–августа выше аналогичного показателя у деревьев старше 40 лет ($r = 0.65$; $p < 0.01$), но при сравнении рядов среднемесячных температур и РП значимые коэффициенты корреляции зафиксированы для мая, июня и июля. Значима связь и с суммой осадков июля ($r = 0.44$; $p < 0.01$).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Миграция верхней границы древесной растительности в горах Восточного Саяна зафиксирована по данным как полевых исследований, так дистанционного зондирования (см. рис. 2, 3). Ранее продвижение деревьев *Pinus sibirica* по градиенту высоты было установлено в горах Алтая [9] и Кузнецкого Алатау [10].

Возрастание средней температуры воздуха в течение вегетационного периода, а также в феврале–марте стимулировало появление новых дере-

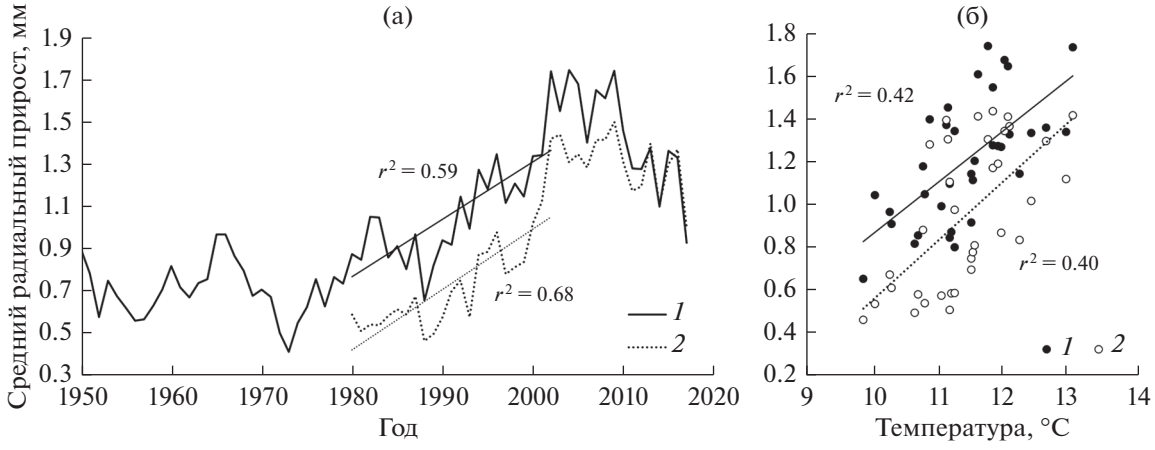

Рис. 4. Сравнение древесно-кольцевых хронологий (а) деревьев разных возрастных групп (*1* – от 40 лет, *2* – от 20 до 40 лет) и радиального прироста (б) с динамикой хода температур мая–августа (период 1980–2016 гг.) деревьев разных возрастных групп (*1* – от 40 лет, *2* – от 20 до 40 лет).

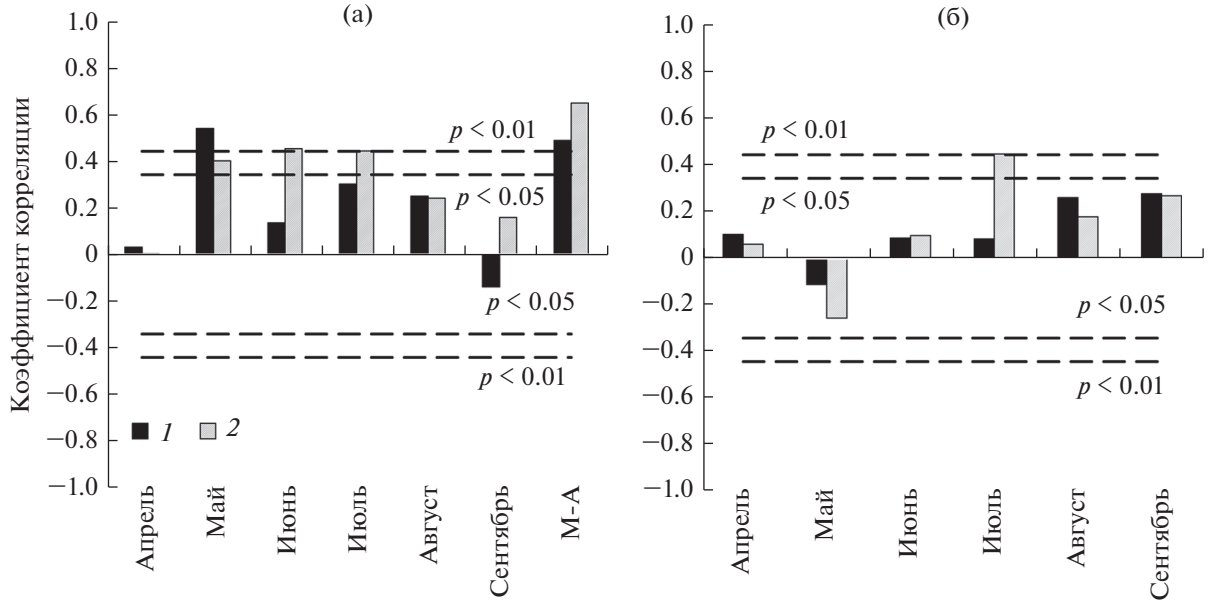

Рис. 5. Коэффициенты корреляций остаточных хронологий деревьев разных возрастных групп (*1* – >40 лет, *2* – 20–40 лет) с температурой (а; М-А – средняя погодичная температура мая–августа) и суммой осадков (б). Анализируемый период 1981–2016 гг.

вьев в горной лесотундре. Этому способствовало, вероятно, также и снижение уровня десикации хвои, обусловленное улучшением температурного режима в холодный период. С повышением температуры вегетационного периода количество появившихся в горной лесотундре древесных растений значительно увеличивается (см. рис. 2), что указывает на стимулирующее влияние потепления на миграцию древесной растительности по градиенту высоты. При этом наибольшее продвижение отмечено для лиственницы (см. рис. 3), наиболее холодостойкого вида [23], вслед за которой следуют кедр и далее пихта. Связь количества и выживаемости проростков лиственницы с температурой воздуха была выявлена также на верхней границе древесной растительности на плато Путорана [12]. На Анабарском плато установлено [2], что повышение летней температуры на 1°С влечет за собой продвижение подроста лиственницы на 55 м вверх по градиенту высоты. Для лиственницы, произрастающей в условиях Южной Сибири (хребет Сенгилен), продвижение верхней границы составило 70 м на 1°С среднегодовой температуры [24]. Согласно обобщающим данным Дж. Грэйса [25], средняя величина смещения верхней границы древесной растительности составляет 100 м на 1°С среднегодовой температуры.

Вместе с тем влияния суммы твердых осадков на количество подроста не выявлено, что, возможно, связано с достаточно высокими значениями высоты снежного покрова в районе исследований, снижающего воздействие дисекации на проростки и подрост. Однако в исследованиях, выполненных на плато Путорана [11] и Урале [8, 26], установлено возрастание количества древесных растений в лесотундре с увеличением количества осадков в зимний период. Следует отметить, что достаточное увлажнение является важным фактором распространения темнохвойных в горную лесотундру. Район исследований отличается высоким уровнем осадков и атмосферного увлажнения, к которым особо чувствительны влаголюбивые *Pinus sibirica* и *Abies sibirica*. Потепление климата вызвало угнетение и усыхание темнохвойных в отдельных южных частях их ареала (преимущественно на высотах до 1000 м над ур. м.), обусловленное аридизацией климата и периодическими засухами в сочетании с атаками ксилофагов [27].

Анализ данных дистанционного зондирования свидетельствует о миграции не только древесной, но и кустарниковой (*Betula* spp., *Salix* spp.) растительности в зону тундры, опережающей миграцию деревьев (см. рис. 3). Аналогичное явление описано в высоких широтах на полуострове Ямал [28], где наблюдаются продвижение в тундру и увеличение проективного покрытия кустарниковой растительности (ольховник, *Alnus* spp.) с формированием так называемой “кустарниковой саванны”.

Наряду с продвижением верхней границы древесно-кустарниковой растительности потепление в высокогорьях стимулирует возрастание радиального прироста деревьев, наблюдаемое начиная с 1980-х годов и коррелирующее с ростом

температуры вегетационного периода (см. рис. 4). Вместе с тем в реакции деревьев кедра разных возрастных групп наблюдаются некоторые отличия (см. рис. 5). Деревья старше 40 лет более чувствительны к температурам мая, в то время как деревья в возрастном интервале 20–40 лет чувствительны к температурам первой половины вегетационного периода, а также сумме осадков июля. Вероятно, эти различия можно объяснить меньшей глубиной корнеобитаемой зоны у молодых деревьев, а также фактом их сравнительно более высокого местопроизрастания над уровнем моря в условиях менее развитого почвенного горизонта с меньшей влагоемкостью.

Отметим, что общность полученных результатов с аналогичными миграциями верхней границы *Pinus sibirica*, наблюдаемыми в горах Кузнецкого Алатау [10] и Алтая [9], свидетельствует о масштабных изменениях в горных экосистемах Южной Сибири под воздействием потепления климата. Принимая во внимание данные об усыхании темнохвойных древостоев в низкогорьях [27] и дальнейшее прогнозируемое возрастание температуры [29], следует ожидать сокращения ареалов темнохвойных видов в низкогорьях юга Сибири с расширением ареалов в зонах высокогорий с достаточным увлажнением.

ВЫВОДЫ

1. В экотоне горной лесотундры Восточного Саяна установлена климатически обусловленная миграция высотной границы древесно-кустарниковой растительности. Лидерами как в продвижении высотной границы, так и площади проективного покрытия являются кустарники (*Betula* spp., *Salix* spp.), за ними следуют *Larix sibirica*, *Pinus sibirica* и *Abies sibirica*.

2. Наблюдаемое увеличение численности возобновления *Pinus sibirica* в экотоне горной лесотундры синхронизировано с возрастанием температуры вегетационного периода.

3. Радиальный прирост деревьев *Pinus sibirica* возрастом более 40 лет лимитируется преимущественно температурой вегетационного периода, в то время как РП деревьев возрастной группы от 20 до 40 лет как температурой, так и суммой осадков.

4. В зонах достаточного увлажнения (высокогорья) потепление стимулирует возрастание радиального прироста и способствует миграции древесных растений в горную лесотундру.

Исследование выполнено при поддержке проекта РФФИ № 18-05-00432 и грантов РФФИ, Правительства Красноярского края и Красноярского краевого фонда науки (проекты № 18-45-240003 и 20-44-240007).

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Aitken S.N., Yeaman S., Holliday J.A.* et al. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations // Evol. Appl. 2008. V. 1. № 1. P. 95–111. https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2007.00013.x
2. *Kharuk V.I., Ranson K.J., Im S.T.* et al. Tree-line structure and dynamics at the northern limit of the larch forest: Anabar Plateau, Siberia, Russia // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. 2013. V. 45. № 4. P. 526–537. https://doi.org/10.1657/1938-4246-45.4.526
3. *Kukarskih V.V., Devi N.M., Moiseev P.A.* et al. Latitudinal and temporal shifts in the radial growth-climate response of siberian larch in the Polar Urals // J. of Mountain Science. 2018. V. 15. № 4. P. 722–729. https://doi.org/10.1007/s11629-017-4755-7
4. *Харук В.И., Двинская М.Л., Рэнсон К.Дж., Им С.Т.* Проникновение вечнозеленых хвойных деревьев в зону доминирования лиственницы и климатические тренды // Экология. 2005. № 3. С. 186–192. [*Kharuk V.I., Dvinskaya M.L., Ranson K.J., Im S.T.* Expansion of evergreen conifers to the larch-dominated zone and climatic trends // Russ. J. of Ecology. 2005. T. 36. № 3. P. 164–170.] https://doi.org/10.1007/s11184-005-0055-5
5. *Dulamsuren C., Wommelsdorf T., Zhao F.* et al. Increased summer temperatures reduce the growth and regeneration of larix sibirica in southern boreal forests of eastern Kazakhstan // Ecosystems. 2013. V. 16. № 8. P. 1536–1549. https://doi.org/10.1007/s10021-013-9700-1
6. *Harsch M.A., Hulme P.E., McGlone M.S.* et al. Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming // Ecology Letters. 2009. V. 12. P. 1040–1049. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01355.x
7. *Davis E.L., Brown R., Daniels L.* et al. Regional variability in the response of alpine treelines to climate change // Climatic Change. 2020. V. 162. P. 1365–1384. https://doi.org/10.1007/s10584-020-02743-0
8. *Hagedorn F., Shiyatov S.G., Mazepa V.S.* et al. Treeline advances along the Urals mountain range – driven by improved winter conditions? // Global Change Biology. 2014. V. 20. P. 3530–3543. https://doi.org/10.1111/gcb.12613
9. *Kharuk V.I., Im S.T., Dvinskaya M.L.* et al. Tree wave migration across an elevation gradient in the Altai Mountains, Siberia // J. of Mountain Science. 2017. V. 14. № 3. P. 442–452. https://doi.org/10.1007/s11629-016-4286-7
10. *Петров И.А., Харук В.И., Двинская М.Л., Им С.Т.* Реакция хвойных экотона альпийской лесотундры Кузнецкого Алатау на изменение климата // Сибирский экологич. журн. 2015. Т. 22. № 4. С. 518–527. https://doi.org/10.15372/sej20150403
11. *Kirdyanov A.V., Hagedorn F., Knorre A.A.* et al. 20th century treeline advance and vegetation changes along an altitudinal transect in the Putorana Mountains, northern Siberia // Boreas. 2012. V. 41. № 1. P. 56–67. https://doi.org/10.1111/j.1502-3885.2011.00214.x

12. *Grigor'ev A.A., Devi N.M., Kukarskikh V.V.* et al. Structure and dynamics of tree stands at the upper timberline in the western part of the Putorana Plateau // Russ. J. of Ecology. 2019. V. 50. № 4. P. 311–322. [*Григорьев А.А., Дэви Н.М., Кукарских В.В.* и др. Структура и динамика древостоев верхней границы леса в западной части плато Путорана // Экология. 2019. № 4. С. 243–254.]
https://doi.org/10.1134/S1067413619040076
13. *Михайлов Н.И.* Горы Южной Сибири. М.: Географгиз, 1961. 243 с.
14. *Hersbach H., de Rosnay P., Bell B.* Operational global reanalysis: progress, future directions and synergies with NWP, ECMWF ERA // Report Series. 2018. № 27. 63 p.
https://doi.org/10.21957/tkic6g3wm
15. *Rinn F.* TSAP – Time series analysis and presentation for dendrochronology and related applications. Version 4.64 for Microsoft Windows – User Reference. Rinntech Inc.: Heidelberg, Germany, 2011.
16. *Holmes R.L.* Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement // Tree-ring Bulletin. 1983. V. 44. P. 69–75.
17. *Speer J.H.* Fundamentals of tree-ring research. Hardcover: University of Arizona Press, 2010. 509 p.
18. *Harris I.C., Jones P.D.* CRU TS4.01: Climatic Research Unit (CRU) Time-Series (TS) version 4.01 of high-resolution gridded data of month-by-month variation in climate (Jan. 1901–Dec. 2016) // Centre for Environmental Data Analysis, 2017.
https://doi.org/10.5285/58a8802721c94c66ae45c3baa4d814d0
19. *Riano D., Chuvieco E., Salas J., Aguado I.* Assessment of different topographic corrections in Landsat-TM data for mapping vegetation types // IEEE Trans. Geosci. Remote Sens. 2003. V. 41. № 5. P. 1056–1061.
https://doi.org/10.1109/TGRS.2003.811693
20. *Ball G.H., Hall D.J.* ISODATA, a novel method of data analysis and pattern classification. Stanford Research Institute: Menlo Park, 1965. 79 p.
21. *Congalton R.G.* The use of discrete multivariate analysis for the assessment of Landsat classification accuracy. Blacksburg: Polytechnic Institute and State University, 1981. 111 p.
22. *Шиятов С.Г., Терентьев М.М., Фомин В.В., Циммерманн Н.Е.* Вертикальный и горизонтальный сдвиги верхней границы редколесий и сомкнутыз лесов в XX столетии на Полярном Урале // Экология. 2007. № 4. С. 243–258. [*Shiyatov S.G., Terent'ev M.M., Fomin V.V., Zimmermann N.E.* Altitudinal and horizontal shifts of the upper boundaries of open and closed forests in the Polar Urals in the 20th century // Russ. J. of Ecology. 2007. V. 38. № 4. P. 223–227.]
https://doi.org/10.1134/S1067413607040017
23. *Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н.* Древесные растения Азиатской России. Новосибирск: Изд-во "Гео", 2012. 707 с.
24. *Kharuk V.I., Im S.T., Dvinskaya M.L., Ranson J.K.* Climate-induced mountain tree-line evolution in southern Siberia // Scandinavian J. of Forest Research. 2010. V. 25. № 5. P. 446–454.
https://doi.org/10.1080/02827581.2010.509329
25. *Grace J.* Treelines // Philosophical transactions of the royal society of London // S. B.: Forest, Weather and Climate. 1989. V. 324. № 1223. P. 233–245.
26. *Моисеев П.А., Бартыш А.А., Нагимов З.Я.* Изменения климата и динамика древостоев на верхнем пределе их произрастания в горах Северного Урала // Экология. 2010. № 6. С. 432–443. [*Moiseev P.A., Bartysh A.A., Nagimov Z.Y.* Climate changes and tree stand dynamics at the upper limit of their growth in the North Ural mountains // Russ. J. of Ecology. 2010. V. 41. № 6. P. 486–497.]
https://doi.org/10.1007/s10021-017-0165-5
27. *Kharuk V.I., Im S.T., Petrov I.A.* et al. Climate-driven conifer mortality in Siberia // Global Ecol Biogeogr. 2021. V. 30. P. 543–556.
https://doi.org/10.1111/geb.13243
28. *Frost G.V., Epstein H.E., Walker D.A.* et al. Seasonal and long-term changes to active-layer temperatures after tall shrub expansion in arctic tundra // Ecosystems. 2018. V. 21. P. 507–520.
https://doi.org/10.1007/s10021-017-0165-5
29. *Pachauri R.K., Meyer L.A.* IPCC, 2014: Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change // IPCC, Geneva, Switzerland, 2014. P. 151.

ЭКОЛОГИЯ, 2021, № 5, с. 380–387

*УДК 630*561.24:582.632.2*

ВНУТРИСЕЗОННЫЙ КЛИМАТИЧЕСКИЙ СИГНАЛ В ГОДИЧНЫХ КОЛЬЦАХ ХВОЙНЫХ ДЕРЕВЬЕВ В КРИОЛИТОЗОНЕ СИБИРИ

© 2021 г. М. В. Фонти[a], *, И. И. Тычков[b], О. В. Чуракова (Сидорова)[a]

[a] *Институт экологии и географии, Сибирский федеральный университет, Россия 660041 Красноярск, просп. Свободный, 79*

[b] *Сибирский федеральный университет, Россия 660036 Красноярск, Академгородок, 50/2*

**e-mail: mbryukhanova@sfu-kras.ru*

Поступила в редакцию 21.12.2020 г.
После доработки 25.01.2021 г.
Принята к публикации 19.02.2021 г.

Северные и тундровые лесные экосистемы подвержены наиболее сильным воздействиям климата вследствие их чувствительности к температурным изменениям. Важным вопросом является то, как изменятся рост и продуктивность основных лесообразующих пород криолитозоны Сибири в связи с текущими изменениями климата. В данной работе мы применили имитационную модель роста древесных растений Ваганова-Шашкина (VS-модель) для того, чтобы, во-первых, оценить влияние климатических факторов на рост деревьев лиственницы на северо-востоке Якутии (*Larix cajanderi* Mayr.) и востоке Таймыра (*Larix gmelinii* Rupr. (Rupr.)) с суточным временным разрешением и, во-вторых, определить степень, в которой взаимодействие климатических параметров (температура/осадки) и физиологических процессов отражается в ширине и анатомической структуре годичных колец. Несмотря на расположение участков исследования в суровых условиях севера и на факт, что температура является основным лимитирующим фактором, нам удалось выявить дни вегетационного периода, когда влажность почвы оказывала большее воздействие на рост деревьев, чем температура воздуха.

Ключевые слова: Larix gmelinii Rupr. (Rupr.), *Larix cajanderi* Mayr., температура воздуха, количество осадков, анатомические параметры ксилемы, VS-модель

DOI: 10.31857/S0367059721050061

Наблюдаемые климатические изменения в зонах Арктики и Субарктики происходят намного быстрее по сравнению со средними показателями в мире [1]. Повышение температуры воздуха и изменение режима осадков оказывают значительное влияние на лесные экосистемы [2, 3]. При этом важно отметить, что для северных территорий последствия климатических изменений не всегда однозначны, что обусловлено сложным взаимодействием компонентов лесных экосистем и в большей степени наличием многолетнемерзлых грунтов. Так, негативное воздействие деградации мерзлоты отмечалось для Восточной Сибири [4], когда увеличение глубины активного слоя почвы привело к оттаиванию ее верхних слоев и вызвало образование термокарста. Данные изменения (переувлажненные условия) оказали негативное влияние на радиальный прирост лиственницы Каяндера (*Larix cajanderi* Mayr.) и ее жизненное состояние.

При отсутствии термокарстовых процессов, а также на других типах почв может наблюдаться различный отклик древесных пород на изменения климата. Например, при повышении температуры воздуха и увеличении продолжительности сезона роста древесные растения криолитозоны могут увеличивать свою продуктивность. Данному процессу может косвенно способствовать увеличение глубины активного слоя почвы, доступной влаги, органических и минеральных веществ [5–8], однако такой вариант возможен для хорошо дренированных почв при сохранении определенного количества ежегодных осадков, обеспечивающих положительный водный баланс. Но, как отмечалось ранее [9, 10], повышение температуры воздуха в северных тундровых и лесотундровых сообществах при низком количестве годовых осадков может привести к смене главного определяющего рост деревьев фактора и дефициту увлажнения, когда запас влаги в почве сокращается за счет интенсивной эвапотранспирации, а корневая система деревьев не может достичь глубины водонасыщенных горизонтов почвы. В свою очередь при прочих равных условиях следует отметить и модифицирующее влияние локальных условий произрастания на климатический

сигнал, содержащийся в годичных кольцах деревьев [11–14].

На территории Якутии и Таймыра в последние десятилетия было проведено большое число дендроклиматических исследований [15–18]. Это обусловлено, во-первых, наибольшей чувствительностью деревьев из данных районов к температурным изменениям, оказывающим значимое влияние на рост лесообразующих пород как на региональном, так и на глобальном уровнях, а, во-вторых, наличием долгоживущих живых деревьев и остатков стволов исторической древесины, найденной на поверхности земли, и полуископаемой древесины из аллювиальных отложений, позволяющих построить тысячелетние древесно-кольцевые хронологии и получить реконструкции летней температуры воздуха. Для исследуемых территорий, где отсутствуют длительные прямые климатические наблюдения и данные о физиологических особенностях роста древесных растений, экофизиологическое и процессное моделирование является уникальным инструментом, позволяющим на основе биологических механизмов интерпретировать климатический сигнал, содержащийся в параметрах годичных колец деревьев [19].

Нами были исследованы два вида лиственницы – *Larix cajanderi* Mayr. и *Larix gmelinii* Rupr. (Rupr.), произрастающие соответственно на северо-востоке Якутии и востоке Таймыра. Цель работы – выявить периоды, когда радиальный рост деревьев зависит от количества влаги, особенно в засушливые годы, а также установить связь внутрисезонных условий произрастания с анатомической структурой годичных колец двух видов лиственниц при помощи модели роста древесных растений Ваганова-Шашкина [20].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование *Larix cajanderi* Mayr. и *Larix gmelinii* Rupr. (Rupr.) было проведено на участках IND (северо-восток Якутии, 69° с.ш., 148° в.д.) и TAY (восток Таймыра, 72° с.ш., 103° в.д.) соответственно. Эти районы расположены в области резко континентального климата. Продолжительность зимнего периода составляет около 8 мес. (с конца сентября–начала октября до середины мая). Средние температуры января колеблются от −34 до −38°C. Лето сравнительно холодное и короткое, средняя температура июля +8...+12°C. Продолжительность вегетационного периода изменяется в диапазоне 50–90 дней и варьирует в зависимости от года. Годовое количество осадков составляет 221 мм по данным метеостанции Чокурдах (62° с.ш., 147° в.д., 61 м над ур. м.) для участка IND и 268 мм по данным метеостанции Хатанга (71° с.ш., 102° в.д., 33 м над ур. м.) для участка TAY. Среднегодовая температура воздуха с 1956 г. по 2003 г. составляет −14.0°C для IND и −13.2°C для TAY [21].

Участок исследования IND находится в низовьях р. Индигирки и представляет собой лиственничное редколесье с сомкнутостью полога не более 0.2, высотой деревьев до 9 м и диаметром стволов на высоте груди 28 см. Кустарниковый ярус разрежен, в приземном ярусе доминируют тундровые растительные группировки, лишайниково-моховой покров развит слабо. Нанорельеф обусловлен выходом крупнообломочного материала, распространены щебнисто-суглинистые горно-тундровые мерзлотные почвы.

Участок TAY расположен в восточной части Таймырского полуострова в среднем течении р. Новая и относится к притундровым и подгольцовым редкостойным лесам и редколесьям [15, 17, 21]. Сомкнутость полога варьирует от 0.1 до 0.2, кустарниковый ярус разрежен, лишайниково-моховой покров развит слабо. На территории распространены горно-тундровые мерзлотные почвы, в местах выходов траппов – грубо скелетные. Диаметр деревьев лиственницы Гмелина на высоте груди составляет от 12 до 18 см при средней высоте деревьев от 6 до 14 м. Наиболее старые живые деревья, возрастом до 600 лет, приурочены к проточно-увлажненным местообитаниям, характеризуются глубокими трещинами в коре и плоскими низкоопушенными кронами [15, 17, 21].

В работе проанализированы хронологии по ширине годичных колец, полученные ранее для *L. cajanderi* [10] и *L. gmelinii* [17]. На каждом участке у 20 доминантных деревьев были взяты керны на высоте ствола 1.3 м возрастным буравом Haglof (Швеция). Измерение ширины годичных колец (*ШГК*) было проведено с помощью полуавтоматической компьютерной установки LINTABV–5.0 [22] с точностью измерений до 0.01 мм. Для выявления выпавших и ложных колец была использована программа TSAP 3.6 [22]. Проверка качества датировки выполнялась в программе COFECHA [23].

На основе дендрохронологического анализа для проведения измерений анатомических параметров ксилемы были выбраны 5 деревьев на каждом участке, характеризующихся наивысшими коэффициентами корреляции с мастерской хронологией ($R > 0.60$) и общим ходом роста возрастной кривой. С помощью санного микротома (Reichert, Германия) были получены поперечные срезы древесины толщиной 20 мкм. Срезы окрашивали водным раствором сафранина. Все клеточные характеристики препаратов древесины для периода с 1980 г. по 2003 г. были измерены при помощи системы анализа изображений AxioScope и программного обеспечения AxioVision SE64 Rel 4.9.1 (Carl Zeiss, Германия). В каждом годичном кольце были выбраны 5 рядов клеток с

Таблица 1. Входящие параметры модели Ваганова-Шашкина для моделирования годичного прироста *Larix cajanderi* Mayr. (участок IND) и *Larix gmelinii* Rupr. (Rupr.) (участок TAY) для периода с 1956 г. по 2003 г.

Параметр	Описание	IND	TAY
T_{min}	Минимальная температура для роста, °C	5	5
T_{opt1}	Нижний предел оптимальных температур, °C	17	17
T_{opt2}	Верхний предел оптимальных температур, °C	25	25
T_{max}	Максимальная температура для роста, °C	31	31
W_{min}	Минимальная влажность почвы для роста дерева, отн. ед.	0.017	0.017
W_{opt1}	Нижний предел оптимальных значений для влажности почвы, отн. ед.	0.225	0.125
W_{opt2}	Верхний предел оптимальных значений для влажности почвы, отн. ед.	0.475	0.275
W_{max}	Максимальная влажность почвы, отн. ед.	0.625	0.475
l_r	Глубина корнеобитаемого слоя, мм	400	600
P_{max}	Максимальное суточное количество осадков для насыщенного грунта, мм/день	40	40
C_1	Количество осадков, проникших в почву через крону, отн. ед.	0.68	0.68
C_2	Первый коэффициент для вычисления транспирации, мм/день	0.160	0.160
C_3	Второй коэффициент для вычисления транспирации, 1/°C	0.175	0.135
Λ	Коэффициент отвода воды из почвы, отн. ед.	0.004	0.004
T_{beg}	Суммарная температура для начала сезона роста, °C	70	90
V_{cr}	Минимальная скорость роста камбиальной клетки	0.01	0.01
Sm1	Первый коэффициент оттаивания почвы, мм/°C	7	9
Sm2	Второй коэффициент оттаивания почвы, 1/день	0.001	0.001

наибольшей площадью поперечного сечения. Были измерены радиальные размеры клеток (*D*), толщина клеточной стенки (*CWT*), тангентальные размеры клеток (*T*), по которым затем рассчитывали площадь клеточной стенки (*CWA*) и площадь люмена (*LUM*).

В работе была использована визуальная параметризация имитационной модели роста древесных растений Ваганова-Шашкина (VS-модель [20]) с помощью VS-осциллографа [24, 25]. Отношения между темпами роста годичных колец *Gr*(t) и внешних факторов описаны следующим уравнением:

$$Gr(t) = GI(t)\ \min(GT(t), GW(t)),$$

где *GI*(t), *GT*(t) и *GW*(t) – частные скорости роста, которые зависят от солнечной радиации *I*, температуры воздуха *T* и влажности почвы *W*. В связи с тем, что участки исследования находятся в криолитозоне, был активирован модельный блок оттаивания почвы. В качестве входящих данных были использованы координаты широты участков, суточные климатические данные количества осадков и температуры воздуха с метеостанций Чокурдах и Хатанга для IND и TAY соответственно. Затем была проведена параметризация модели, т.е. поиск значений параметров, при которых моделируемый прирост показывал динамику реального прироста. Качество моделирования оценивали на основе статистических параметров: *R* – коэффициент корреляции Пирсона ($p < 0.0001$), *Gkl* – коэффициент синхронности. Оптимальные параметры модели приведены в табл. 1. Основные различия входящих параметров модели связаны с влажностью почвы и глубиной корнеобитаемого слоя.

Начало сезона роста определяли в модели на основе температуры воздуха (параметр $T_1 = +5$°C) и пороговой суммы температур за период 10 дней (параметр T_{beg}), а конец сезона роста – согласно минимальному значению критической скорости роста ($V_{cr} = 0.01$) и продолжительности солнечного сияния для данных широт.

Коэффициенты корреляции Пирсона (*R*) были рассчитаны между различными параметрами годичных колец (*ШГК*, *D*, *CWT*, *CWA*, *LUM*) двух видов лиственниц и модельными данными.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Среднее значение радиального прироста деревьев лиственницы на двух исследуемых участках за общий период с 1956 г. по 2003 г. составило 0.39 мм (IND) и 0.34 мм (TAY). Период калибровки модели был выбран с 1956 г. по 1979 г., для которого были получены значимые положительные корреляции между величиной радиального при-

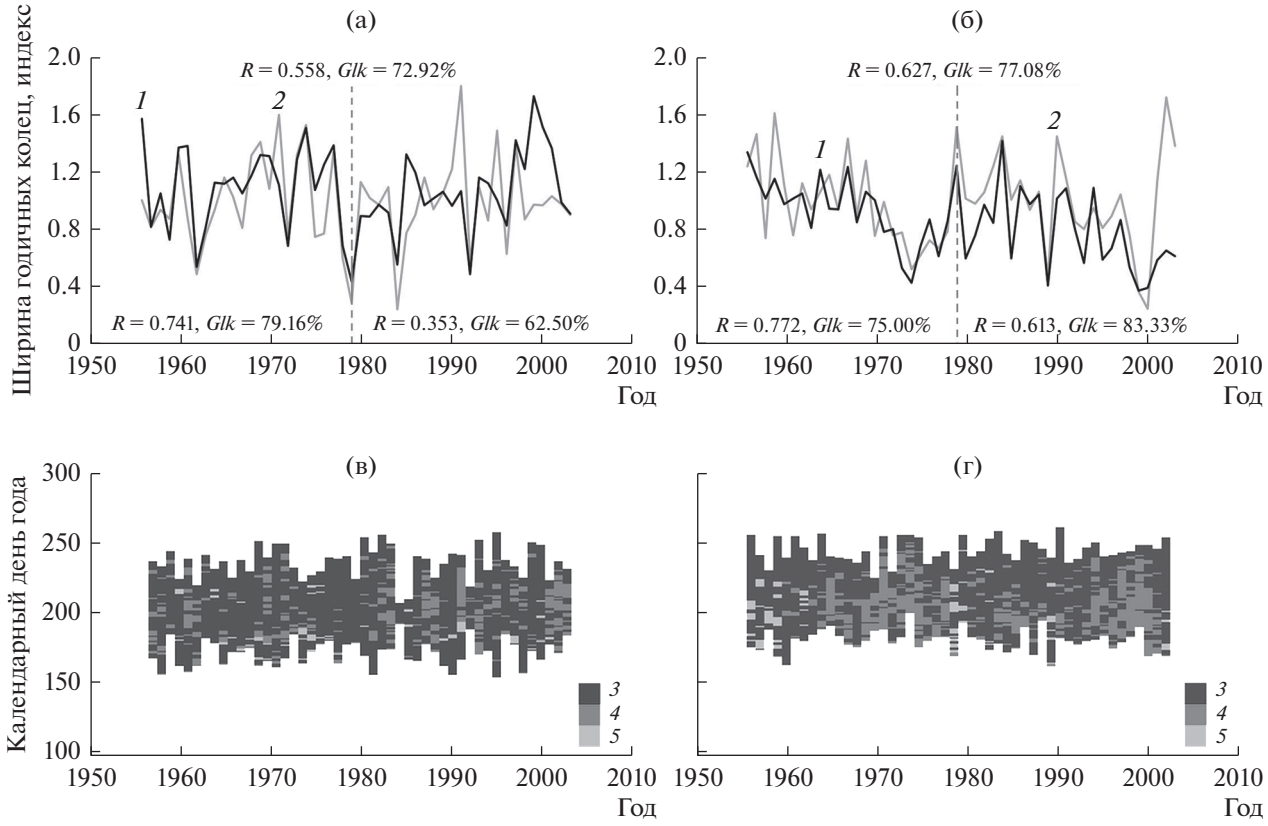

Рис. 1. Индексированные хронологии по ширине годичных колец (*1*) и имитационные кривые роста (*2*) за период 1956–2003 гг. лиственницы Каяндера (IND) (а) и лиственницы Гмелина (TAY) (б): *R* – коэффициент корреляции Пирсона ($p < 0.0001$); *Gkl* – коэффициент синхронности для всего периода. Вертикальная пунктирная линия отделяет калибровочный период 1956–1979 гг. от верификационного периода 1980–2003 гг. (для каждого периода внизу графика приведены коэффициенты корреляции и синхронности); *3–5* – дни сезона роста, когда температура воздуха (*3*), влажность почвы (*4*) или оба фактора одновременно (*5*) оказывают значимое влияние на рост деревьев на участках IND (в) и TAY (г).

роста и имитационными кривыми ($R = 0.74$ и $R = 0.77$ для участков IND и TAY соответственно, $p < 0.0001$) (рис. 1а, б). Для верификационного периода корреляции для двух участков оказались ниже.

Выходные данные модели позволили получить сведения о начале, окончании и продолжительности вегетационного периода. Так, для участка на северо-востоке Якутии средняя продолжительность сезона роста составила 63 ± 17 дней (среднее значение ± стандартное отклонение), при этом рост деревьев начинался во второй декаде июня и заканчивался в августе. Самый короткий период роста (менее 1 мес.) был отмечен для 1984 г., а самый длинный – для 1995 г. (104 дня). Для участка TAY продолжительность сезона оказалась схожей (66 ± 11 дней), со сдвигом сезона роста на одну неделю позднее по сравнению с участком IND. Самый продолжительный и наиболее короткий вегетационные периоды для участка TAY были в 1959 г. и 1970 г. соответственно. Статистически значимой корреляции между *ШГК* лиственницы Гмелина и продолжительностью сезона роста не обнаружено.

В среднем рост лиственницы на полуострове Таймыр в течение сезона определялся температурой воздуха (75%) и только 20% – влажностью почвы. В 1966, 1981 и 1993 гг. температура была основным фактором (96–98%), тогда как влажность почвы в 1971, 1998 и 2000 гг. обусловливала рост деревьев от 52 до 76% дней в сезон. На данном участке ширина годичных колец уменьшалась при продолжительных периодах влияния влажности почвы на рост лиственниц. Для участка на северо-востоке Якутии критическое влияние температуры воздуха отмечалось в среднем для 83% дней в сезон, а влажности почвы – для 13%. Рост деревьев в течение 4% сезона испытывал совокупное влияние факторов (температуры воздуха и влажности почвы). Максимальное влияние температуры воздуха отмечено для 1967, 1976, 1978, 1979, 1990 и 1996 гг., а влажности почвы – для 1988 и 2002 гг. (рис. 1в, г).

Таблица 2. Коэффициенты корреляции между параметрами годичных колец деревьев (*ШГК* – ширина годичных колец, *D* – радиальный размер трахеид, *CWT* – толщина клеточной стенки трахеид, *CWA* – площадь клеточной стенки, *LUM* – площадь люмена) на исследуемых участках (IND и TAY) и расчетными фенологическими стадиями сезона роста

Параметр	IND						TAY					
	НС	КС	ПС	Т	В	Т + В	НС	КС	ПС	Т	В	Т + В
ШГК	–0.27	0.15	0.25	0.23	–0.08	0.32	–0.27	0.19	0.37	**0.56**	**–0.59**	**0.77**
D	–0.23	0.08	0.18	**0.42**	**–0.41**	–0.22	–0.14	0.07	0.17	**0.65**	**–0.73**	**0.43**
CWT	**–0.41**	0.34	**0.46**	0.24	0.38	–0.02	–0.36	0.03	0.33	0.35	–0.29	**0.42**
CWA	**–0.49**	0.37	**0.52**	**0.47**	0.10	–0.14	–0.33	0.03	0.30	**0.56**	**–0.56**	**0.49**
LUM	–0.02	–0.09	–0.05	0.24	**–0.51**	–0.18	–0.01	0.06	0.05	**0.53**	**–0.63**	0.29

Примечание. Стадии сезона роста (НС – начало сезона роста; КС – конец сезона роста; ПС – продолжительность сезона роста. Т – температура, определяющий фактор; В – влажность почвы, определяющий фактор; Т + В – оба фактора влияют одинаково) за период с 1980 г. по 2003 г., $n = 24$; значимые коэффициенты при $p < 0.05$ выделены жирным шрифтом.

Анатомические параметры годичных колец двух видов лиственниц за общий период с 1980 г. по 2003 г. показали незначительные различия. Так, радиальный размер трахеид составил 32.23 ± ± 0.46 мкм (среднее значение ± стандартная ошибка) у лиственницы Гмелина и 32.08 ± 0.75 мкм – у лиственницы Каяндера. Средняя толщина клеточной стенки трахеид была больше у деревьев на участке TAY (4.10 ± 0.05 мкм) по сравнению с участком IND (3.73 ± 0.06 мкм). При этом величина площади клеточной стенки трахеид (*CWA*) была на 8% больше, а площадь люмена (*LUM*) на 5% меньше у лиственницы Гмелина по сравнению с лиственницей Каяндера. Коэффициенты корреляции параметров годичных колец деревьев и расчетных фенологических фаз приведены в табл. 2.

Для того чтобы оценить, какое влияние оказали различные внутрисезонные климатические условия на структуру годичных колец лиственниц Каяндера и Гмелина, на основе выходных данных модели Ваганова-Шашкина были выбраны по два года для каждого участка, характеризующиеся минимальным (1992_{IND}, 1989_{TAY}) и максимальным (1997_{IND}, 1984_{TAY}) приростом, когда имитационные данные *ШГК* и прямые измерения показали наибольшее сходство (см. рис. 1а, б). Климатические условия выбранных лет представлены на рис. 2а–г. Для каждого года были получены кумулятивные скорости роста (рис. 2д, е). Так, на участке IND в 1992 г. 88% дней сезона температура воздуха и 6% – влажность почвы были определяющими рост факторами, тогда как в 1997 г. температура воздуха, влажность почвы и совместное влияние факторов составили 81, 9 и 10% соответственно. Количество клеток ксилемы, сформированное *L. cajanderi,* в 1992 г. составило 7, а в 1997 г. – 11, со средним радиальным размером трахеид и толщиной клеточной стенки 28.3 и 2.8 мкм, и 32.6 и 4.1 мкм соответственно. На участке TAY температура воздуха была основным фактором, определяющим *ШГК* на 80 и 92% в 1984 г. и 1989 г. соответственно, когда деревья сформировали 16 и 6 клеток ксилемы в радиальном ряду. При этом при схожих значениях радиального размера трахеид (32.2 и 31.1 мкм соответственно) средняя толщина клеточной стенки для сезона роста в 1989 г. была значительно меньше (2.2 мкм) по сравнению с 1984 г. (5.2 мкм).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Как было отмечено ранее [15–18], температура воздуха является основным лимитирующим рост фактором древесных растений на исследуемых территориях северо-востока Якутии и востока Таймыра, когда корреляция *ШГК* и ежемесячных климатических данных с летними месяцами (в основном июня–июля) находится в диапазоне от 0.69 до 0.84 ($p < 0.05$). Полученные нами данные об определяющих рост факторах с суточным разрешением, а также расчетные данные начала и продолжительности сезона роста позволяют оценить вклад каждого параметра в ежемесячный климатический сигнал, зафиксированный шириной годичных колец. Так, при недостаточно большом количестве дней в июне и июле, когда радиальный прирост деревьев определялся влажностью почвы, при расчете ежемесячных корреляций температура воздуха остается основным фактором.

Полученные корреляции радиального прироста деревьев с условиями произрастания позволяют сделать вывод о том, что как для лиственницы Каяндера, произрастающей на северо-востоке Якутии, так и для лиственницы Гмелина из восточной части полуострова Таймыр влажность почвы играет важную роль при формировании годичных колец деревьев. При этом отмечается уменьшение *ШГК* и радиального размера люмена при недостаточном увлажнении почвы и росте

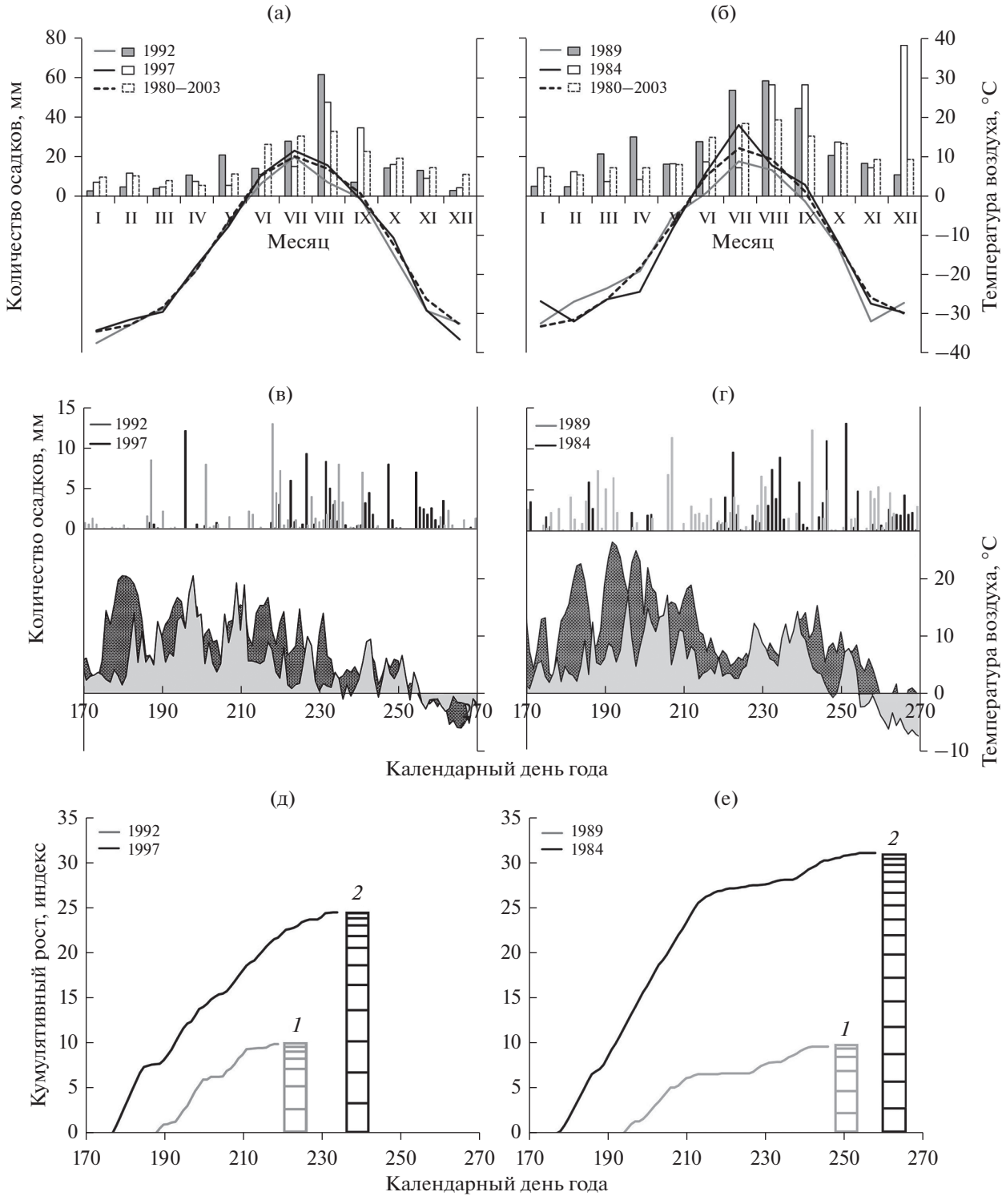

Рис. 2. Ежемесячная температура воздуха (линии) и количество осадков (столбцы) на участке в Якутии (IND) (а) и на востоке Таймыра (TAY) (б) для периода 1980–2003 гг. и для лет с минимальным (1992_{IND}, 1989_{TAY}) и максимальным (1997_{IND}, 1984_{TAY}) приростом, когда модельная *ШГК* и прямые измерения показали наибольшее сходство (см. рис. 1); в, г – среднесуточные температуры воздуха (линии) и количество осадков (столбцы) для периода с 170-го по 270-й день в 1992, 1997 гг. на участке IND (в) и в 1984, 1989 гг. на участке TAY (г); д, е – имитационная кумулятивная скорость роста лиственницы Каяндера (д) и лиственницы Гмелина (е) в соответствующие календарные годы и структура годичных колец на основе прямых измерений (без учета толщины клеточной стенки): *1* – 1992_{IND}, 1989_{TAY}; *2* – 1997_{IND}, 1984_{TAY}.

летних температур воздуха в течение вегетационного периода.

Результаты данной работы позволяют предположить, что ожидаемые изменения климата и деградация многолетнемерзлых грунтов могут оказывать различное влияние на виды лиственниц на исследуемых территориях. Как отмечалось ранее, при увеличении температуры воздуха в течение вегетационного периода (или начале весеннего периода) происходит изменение продолжительности сезона роста деревьев [26, 27], а также размеров формирующихся годичных колец и их анатомических параметров [28–31]. Данные изменения обусловлены адаптацией древесных растений к меняющимся условиям среды через изменение структурно-функциональных связей, интенсивности и продолжительности физиологических процессов (фотосинтеза, транспирации, дыхания, образования и перераспределения ассимилятов и др.). Принимая во внимание тот факт, что VS-модель многопараметрическая, возможно получить высокую корреляцию между индексированными хронологиями ширины годичных колец и имитационными кривыми при сочетании разных значений входящих параметров. При имеющихся модельных данных *ШГК* для участка IND [32] была проведена новая параметризация модели, а также активирован блок оттаивания и изменена величина корнеобитаемого слоя почвы в соответствии с прямыми наблюдениями.

Таким образом, использование в дальнейшем VS-модели для исследуемых северных территорий позволит установить, в какой период сезона роста наиболее часто будет проявляться напряжение в водном режиме и будут ли происходить изменения в фенологических фазах (начале, окончании и продолжительности роста) у *L. gmelinii* и *L. cajanderi*. Полученные нами данные могут быть использованы для следующего этапа процесса моделирования, включающего применение камбиального блока VS-модели, что позволит учитывать особенности камбиальной активности исследуемых видов при разных климатических условиях роста, а также провести сопоставление модельных и измеренных данных размеров сформированных клеток ксилемы.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ, Правительства Красноярского края и Красноярского краевого фонда науки № 20-44-240001, а также Министерства образования и науки РФ (проект FSRZ-2020-0010).

Авторы декларируют отсутствие конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. IPCC 2019: IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate. Pörtner H.-O., Roberts D.C., Masson-Delmotte V. et al. Eds.
2. *Seidl R., Thom D., Kautz M.* et al. Forest disturbances under climate change // Nat. Clim. Chang. 2017. V. 7. P. 395–402.
3. *Venäläinen A., Lehtonen I., Laapas M.* et al. Climate change induces multiple risks to boreal forests and forestry in Finland: A literature review // Global Change Biology. 2020. V. 26. P. 4178–4196.
4. *Iijima Y., Ohta T., Kotani A.* et al. Sap flow changes in relation to permafrost degradation under increasing precipitation in an eastern Siberian larch forest // Ecohydrology. 2014. V. 7. P. 177–187.
5. *Sugimoto A., Yanagisawa N., Fujita N., Maximov T.C.* Importance of permafrost as a source of water for plants in east Siberian taiga // Ecological Research. 2002. V. 17. P. 493–503.
6. *Finger R.A., Turetsky M.R., Kielland K.* et al. Effects of permafrost thaw on nitrogen availability and plant-soil interactions in a boreal Alaskan lowland // J. Ecol. 2016. V. 104. P. 1542–1554.
7. *Prokushkin A.S., Hagedorn F., Pokrovsky O.S.* et al. Permafrost regime affects the nutritional status and productivity of larches in Central Siberia // Forests. 2018. V. 9. 314.
8. *Jin X.-Y., Jin H.-J., Iwahana G.* et al. Impacts of climate-induced permafrost degradation on vegetation: A review // Adv. Clim. Chan. Res. 2020. V. 12. P. 29–47.
9. *Sidorova O.V., Siegwolf R., Saurer M.* et al. Isotopic composition ($\delta^{13}C$, $\delta^{18}O$) in Siberian tree-ring chronology // Geophys. Res. Biogeoscinces. 2008. V. 113. G02019.
10. *Churakova (Sidorova) O.V., Corona C., Fonti M.V.* et al. Recent atmospheric drying in Siberia is not unprecedented over the last 1500 years // Scientific Reports. 2020. V. 10. 15024.
11. *Табакова М.А., Кирдянов А.В., Брюханова М.В., Прокушкин А.С.* Зависимость прироста лиственницы Гмелина на севере Средней Сибири от локальных условий произрастания // Журнал СФУ. Биология. 2011. Т. 4. № 4. С. 314–324.
12. *Брюханова М.В., Кирдянов А.В., Прокушкин А.С., Силкин П.П.* Особенности ксилогенеза *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. в условиях криолитозоны Средней Сибири // Экология. 2013. № 5. С. 323–329. [*Bryukhanova M.V., Kirdyanov A.V., Prokushkin A.S., Silkin P.P.* Specific features of xylogenesis in Dahurian larch, *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr., growing on permafrost soils in Middle Siberia // Russ. J. Ecology. 2013. V. 44. P. 361–366.] https://doi.org/10.1134/S1067413613050044
13. *Bryukhanova M.V., Fonti P., Kirdyanov A.V.* et al. The response of $\delta^{13}C$, $\delta^{18}O$ and cell anatomy of *Larix gmelinii* tree rings to differing soil active layer depths // Dendrochronologia. 2015. V. 34. P. 51–59.
14. *Hartl C., Düthorn E., Tejedor E.* et al. Micro-site conditions affect Fennoscandian forest growth // Dendrochronologia. 2021. V. 65. 125787.
15. *Ваганов Е.А. Панюшкина И.П., Наурзбаев М.М.* Реконструкция летней температуры воздуха в восточной части Таймыра за последние 840 лет // Экология. 1997. № 6. С. 403–407.
16. *Сидорова О.В., Наурзбаев М.М.* Реакция на климатические изменения лиственницы Каяндера на

верхней границе леса и в долине р. Индигирки // Лесоведение. 2002. № 2. С. 73–75.

17. *Naurzbaev M.M., Vaganov E.A., Sidorova O.V., Schweingruber F.H.* Summer temperatures in Eastern Taimyr inferred from a 2427-year late-Holocene tree-ring chronology and earlier floating series // The Holocene. 2002. V. 12. P. 727–736.
18. *Sidorova O.V., Siegwolf R.T.W., Saurer M.* et al. Spatial patterns of climatic changes in the Eurasian north reflected in Siberian larch tree-ring parameters and stable isotopes // Global Change Biology. 2010. V. 16. P. 1003–1018.
19. *Churakova (Sidorova) O.V., Shashkin A.V., Siegwolf R.T.W.* et al. Application of eco-physiological models to the climatic interpretation of $\delta^{13}C$ and $\delta^{18}O$ measured in Siberian larch tree-rings // Dendrochronologia. 2016. V. 39. P. 51–59.
20. *Vaganov E.A., Hughes M.K., Shashkin A.V.* Growth dynamics of conifer tree rings: images of past and future environments. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 2006. 358 p.
21. *Абаимов А.П., Бондарев А.И., Зырянова О.А., Шитова С.А.* Леса Красноярского Заполярья. Новосибирск: Наука, 1997. 207 с.
22. *Rinn F.* Tsap V 3.6 Reference manual: computer program for tree-ring analysis and presentation. Bierhelderweg 20, D-69126, Heidelberg, Germany, 1996. 263 p.
23. *Holmes R.L.* Dendrochronology Program Library. 2001. Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona, Tucson, Arizona USA.
24. *Shishov V.V., Tychkov I.I., Popkova M.I.* et al. VS-oscilloscope: a new tool to parameterize tree radial growth based on climate conditions // Dendrochronologia. 2016. V. 39. P. 42–50.
25. *Tychkov I.I., Sviderskaya I.V., Babushkina E.A.* et al. How can the parameterization of a process-based model help us understand real tree-ring growth? // Trees: Structure and Function. 2019. V. 33. P. 345–357.
26. *Rossi S., Morin H., Deslauriers A., Plourde P.-Y.* Predicting xylem phenology in black spruce under climate warming // Global Change Biology. 2011. V. 17. P. 614–625.
27. *Huang J., Ma Q., Rossi S.* et al. Photoperiod and temperature as dominant environmental drivers triggering secondary growth resumption in Northern Hemisphere conifers // PNAS. 2020. V. 117. P. 20645–20652.
28. *Хантемиров Р.М.* 4309-летняя древесно-кольцевая хронология для Ямала и ее использование для реконструкции климата прошлого на севере Западной Сибири // Проблемы экологии мониторинга и моделирования экосистем. 2000. № 17. С. 287–301.
29. *Фахрутдинова В.В., Бенькова В.Е., Шашкин А.В.* Изменчивость структуры годичных колец у лиственницы Гмелина на северной границе леса (полуостров Таймыр) // Сибирский лесной журнал. 2017. № 2. С. 62–69.
30. *Фонти М.В., Фахрутдинова В.В., Калинина Е.В.* и др. Многолетняя изменчивость анатомических параметров годичных колец лиственницы, сосны и ели в криолитозоне Средней Сибири // Лесоведение. 2018. № 6. С. 403–416. [*Fonti M.V., Fakhrutdinova V.V., Kalinina E.V.* et al. Long-term variability of anatomic features of annual tree rings of larch, pine and spruce in the permafrost zone in Central Siberia // Contemporary Problems of Ecology. 2019. V. 12. P. 692–702.] https://doi.org/10.1134/S1995425519070035
31. *Arzac A., Popkova M., Anarbekova A.* et al. Increasing radial and latewood growth rates of *Larix cajanderi* Mayr. and *Pinus sylvestris* L. in the continuous permafrost zone in Central Yakutia (Russia) // Ann. For. Sciеn. 2019. V. 76. 96.
32. *Anchukaitis K.J., Evans M.N., Hughes M.K., Vaganov E.A.* An interpreted language implementation of the Vaganov-Shashkin tree-ring proxy system model // Dendrochronologia. 2020. V. 60. 125677.

ЭКОЛОГИЯ, 2021, № 5, с. 388–397

*УДК 630*561.24:581.527.5*

8768-ЛЕТНЯЯ ЯМАЛЬСКАЯ ДРЕВЕСНО-КОЛЬЦЕВАЯ ХРОНОЛОГИЯ КАК ИНСТРУМЕНТ ДЛЯ ПАЛЕОЭКОЛОГИЧЕСКИХ РЕКОНСТРУКЦИЙ

© 2021 г. Р. М. Хантемиров[a, b, *], С. Г. Шиятов[a], Л. А. Горланова[a], В. В. Кукарских[a, b, c], А. Ю. Сурков[a], И. Р. Хамзин[b], П. Фонти[d], Л. Вакер[e]

[a]*Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202*

[b]*Уральский гуманитарный институт Уральского федерального университета, Россия 620002 Екатеринбург, ул. Мира, 19*

[c]*Сибирский федеральный университет, Россия 660041 Красноярск, просп. Свободный, 79*

[d]*Швейцарский федеральный институт изучения леса, снега и ландшафта, Швейцария CH-8903 Бирменсдорф, Цюрхерштрассе, 111*

[e]*Лаборатория ионных пучков, Швейцарская высшая техническая школа Цюриха, Швейцария CH-8093 Цюрих, Отто Штерн Вег, 5*

**e-mail: rashit@ipae.uran.ru*

Поступила в редакцию 11.01.2021 г.
После доработки 12.04.2021 г.
Принята к публикации 13.04.2021 г.

В последние годы достигнут значительный прогресс в продлении и повышении надежности Ямальской сверхдлительной древесно-кольцевой хронологии. В статье представлена характеристика древесного материала, использованного для построения самой длительной для территории Субарктики абсолютно датированной хронологии по ширине годичных колец лиственницы сибирской протяженностью 8768 лет, охватывающей период с 6748 г. до н.э. по 2019 г. н.э. Обсуждаются экологические аспекты интерпретации распределения интервалов жизни сдатированных деревьев во времени и их расположения в пространстве. Оценены перспективы применения сдатированного материала и полученных хронологий в различных областях естественных и гуманитарных наук.

Ключевые слова: древесные кольца, сверхдлительные древесно-кольцевые хронологии, Ямал, полуископаемая древесина, граница леса

DOI: 10.31857/S0367059721050085

Древесно-кольцевые хронологии широко используются для реконструкции различных параметров природной среды. Значимость этих временны́х рядов определяется, среди прочего, их длительностью. Наивысшую ценность представляют хронологии протяженностью в тысячи лет. До настоящего времени в мире построено совсем немного древесно-кольцевых рядов, охватывающих несколько тысячелетий. Некоторые из них, например формально самая длительная 12460-летняя хронология для Центральной Европы [1] и некоторые другие европейские и североамериканские хронологии [2–4] , имеют ограниченное применение и практически не используются для реконструкций условий среды в прошлом. С этой точки зрения более значимы хронологии, которые содержат сильный климатический, например температурный, сигнал.

До настоящего времени в мире построено лишь девять таких древесно-кольцевых рядов длительностью более 2 тыс. лет: 2 в южном полушарии – на юге Чили [5] и в Тасмании [6], 3 – в северном полушарии за пределами России: в Квебеке [7], Скандинавии [8, 9], австрийских Альпах [10, 11] и 4 – на территории России: на Алтае [12], в северной Якутии [13], на Таймыре [14] и Ямале [15]. Временной охват трех из перечисленных хронологий превышает 7 тыс. лет: Альпийской (около 10050 лет), Скандинавской (7536 лет) и Ямальской.

Цель данной работы – заявить о построении 8768-летней древесно-кольцевой хронологии для Ямала, представить характеристику материала, на основе которой она построена, продемонстрировать примеры ее использования для палеоэкологических реконструкций, а также показать перспективы использования в других областях естественных и гуманитарных наук.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Полуостров Ямал является одним из немногих районов мира, где можно в массовом количестве

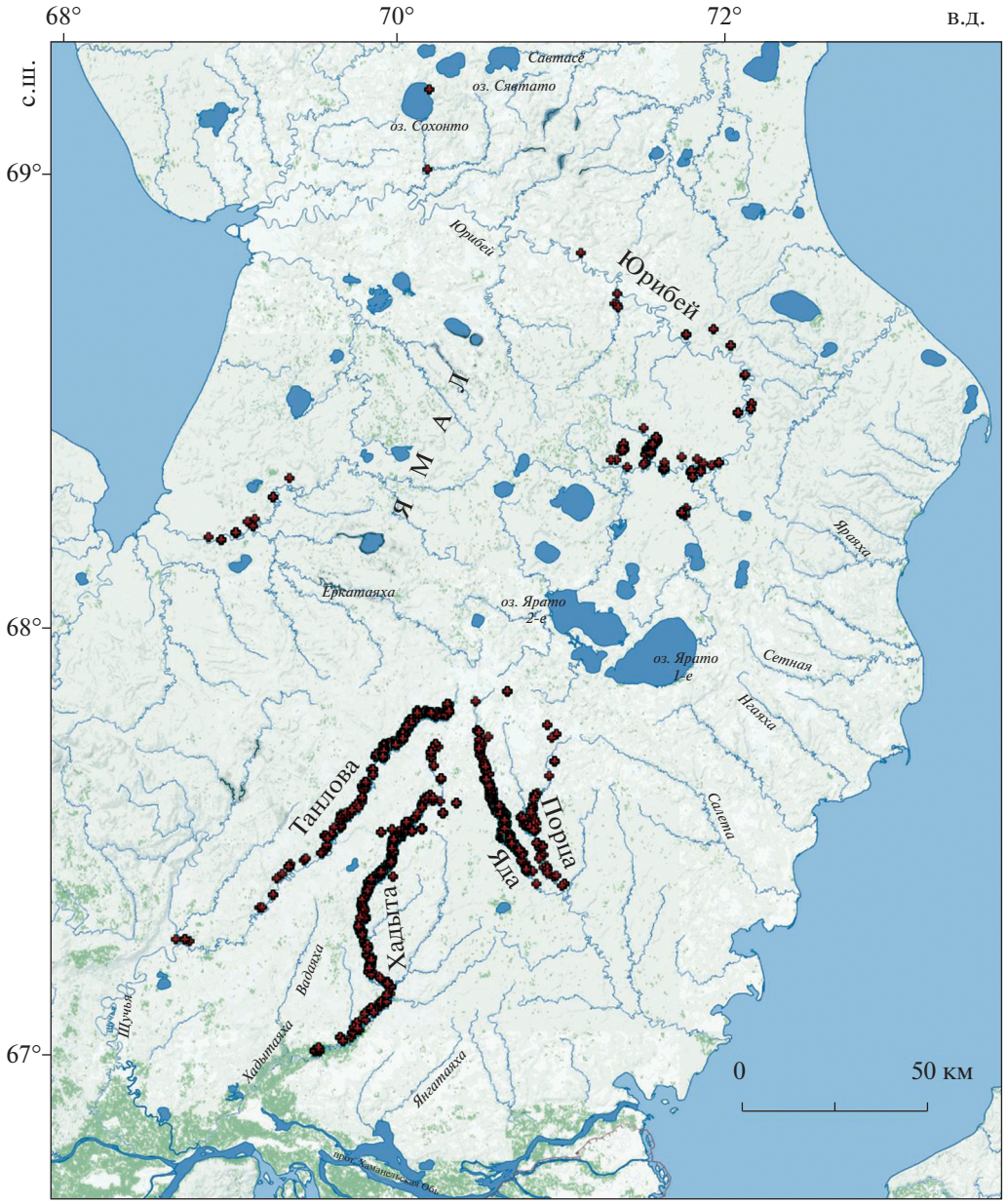

Рис. 1. Места сбора полуископаемой древесины на полуострове Ямал.

найти хорошо сохранившиеся остатки деревьев, погибших тысячелетия назад. Первым возможность использования этого материала для построения длительной древесно-кольцевой хронологии оценил С.Г. Шиятов [16]. В 1964 г. он собрал первые образцы полуископаемой древесины. Систематическая работа по формированию коллекции образцов древней древесины Ямала началась в 1982 г. С тех пор в результате 20 экспедиций взяты спилы с 4800 погибших деревьев. Сбор образцов полуископаемой древесины проводился в южной половине полуострова Ямал (рис. 1). На большей части этой территории леса в настоящее время отсутствуют. Лишь в самой южной части полуострова лесная растительность языками вклинивается в глубь тундры примерно до 67°30′ с.ш. по долинам некоторых рек, в среднем течении которых распространены лиственничные и еловолиственничные редколесья.

Самым важным источником полуископаемых остатков древесины являются аллювиальные отложения. Благодаря интенсивной боковой эрозии песчаных берегов живые деревья, растущие вдоль речных террас, подмываются, падают в потоки воды и замываются песком и илом. Русло меняется, замытые деревья вскоре оказываются вдали от реки в слоях многолетней мерзлоты. Они могут быть обнажены той же рекой, когда ее рус-

ло вновь вернется на это место, но уже углубившись. Другим источником полуископаемой древесины служат торфяники, размываемые реками или озерами. Несколько образцов были собраны вдали от речных долин с выдавленных из мерзлоты стволов. Вероятно, они тоже были захоронены в торфяниках. Кроме того, остатки погибших деревьев можно найти на Ямале на дневной поверхности *in situ*.

Наибольшую долю в сборах полуископаемой древесины составляет лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.) – 91% от собранных образцов, 6.2% образцов определены как остатки ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), 2.7% – березы извилистой (*Betula pubescens* ssp. *tortuosa* (Ledeb.) Nyman) и 0.1% – ольховника (*Alnus alnobetula* subsp. *fruticosa* (Rupr.) Raus).

Ширину годичных колец полуископаемой древесины, собранной до 1993 г., измеряли под бинокулярным микроскопом с точностью от 0.025 до 0.015 мм, позднее – на полуавтоматических приборах для определения размерных характеристик древесных колец с точностью 0.01 мм. К настоящему времени измерена ширина годичных колец у 3800 образцов, собранных главным образом со стволов полуископаемых деревьев, изредка с корневых лап.

Построение хронологии проводилось методом перекрестной датировки [17]. На первом этапе перекрестно датировали индивидуальные хронологии по полуископаемой древесине с мастер-хронологией по живым деревьям длительностью около 300 лет. В результате была получена более длительная обобщенная хронология, совмещающая данные по живым деревьям и отмершей древесине. Затем процедуру перекрестной датировки со всеми оставшимися образцами последовательно повторяли, каждый раз используя новую удлиненную хронологию. При построении “плавающих” хронологий выбирали индивидуальные хронологии неизвестного возраста, которые содержали большое число колец и у которых вероятность выпадения колец была минимальна. Хронологии по таким образцам использовали в качестве временных мастер-хронологий. Приблизительную привязку плавающих хронологий к календарному времени проводили с помощью радиоуглеродных датировок. Всего в разное время радиоуглеродным методом было сдатировано 166 образцов полуископаемой древесины Ямала: 53 из них – в ИЭРиЖ УрО РАН и Бернском университете [18], 113 – в лаборатории физики ионных пучков в Высшей технической школе Цюриха (13 образцов АМС методом, 100 образцов методом speed dating [19]).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Абсолютная и плавающая хронологии

К настоящему времени построена абсолютная хронология, охватывающая период с 6748 г. до н.э. по 2019 г. н.э. Период с 6671 г. до н.э. обеспечен 3 и более образцами. Представленная на рис. 2 версия хронологии получена на основе индивидуальных рядов по ширине годичных колец лиственницы сибирской. При построении хронологии были исключены образцы с корневых лап и образцы, которые имели повреждения, приводящие к искажению изменчивости ширины годичных колец, а также образцы, у которых наблюдались длительные периоды угнетения прироста, что затрудняло точную датировку части колец на спиле. Индексирование индивидуальных рядов проводили с помощью 50-летнего кубического сплайна в программе ARSTANL [20]. Важно подчеркнуть, что этот метод не позволяет выявлять вековые и сверхвековые колебания прироста, поэтому применение представленной версии хронологии ограничено целями датирования.

Кроме того, на основе данных по ширине годичных колец 14 деревьев построена плавающая хронология длительностью 337 лет. Радиоуглеродные датировки двух образцов, входящих в эту плавающую хронологию, позволяют приблизительно, с неопределенностью примерно в 70 лет, оценить ее календарные даты с 7080 г. по 6744 г. до н.э. Период длительностью 216 лет – примерно с 6996 г. по 6781 г. до н.э. – обеспечен 3 и более образцами (см. рис. 2). Возможно, плавающая хронология перекрывается с абсолютной, но длительности перекрытия пока не хватает для перекрестной датировки этих хронологий.

Характеристика измеренных и сдатированных образцов

В среднем каждый измеренный образец имеет 125 колец, но распределение смещено в сторону меньшего числа колец (рис. 3), медиана составляет 110 колец, 44% образцов имеют 100 колец и менее. С помощью абсолютной хронологии сдатирован 2071 образец полуископаемой древесины. Если учесть 14 образцов плавающей хронологии, это составит около 55% деревьев, у которых измерена ширина годичных колец. Большинство из оставшихся 45% образцов не сдатированы по причине небольшого числа колец. Доля сдатированных образцов увеличивается в выборках с большим числом колец.

Доля ели и березы среди сдатированных образцов немного меньше, чем в общей выборке собранных образцов (3.9 и 0.6% соответственно). По-видимому, это связано с тем, что абсолютная хронология построена на основе данных по лиственнице, которая может иметь некоторые осо-

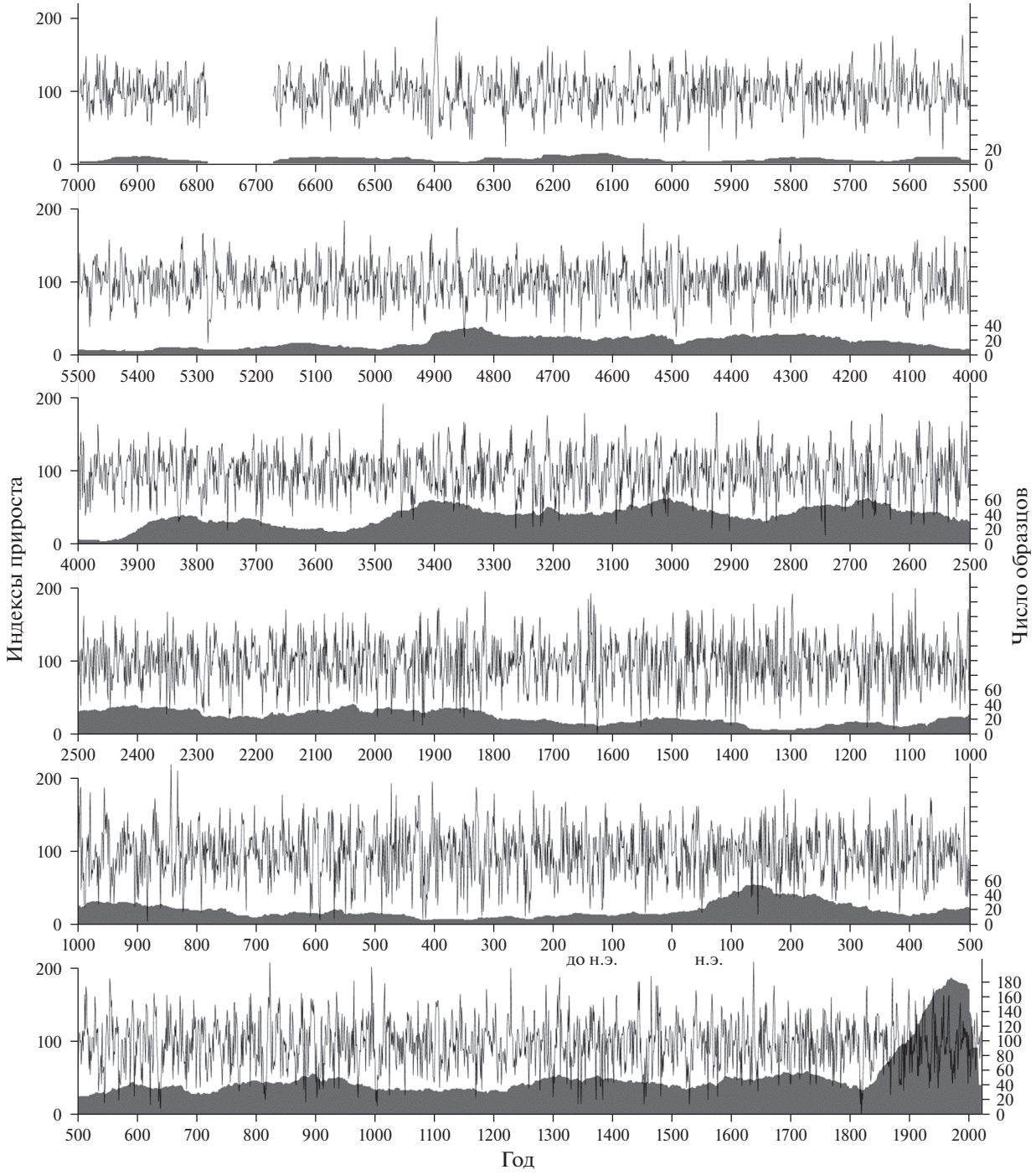

Рис. 2. Ямальская сверхдлительная хронология. Показаны периоды, обеспеченные 3 образцами и более. Использован метод индексирования, позволяющий выявлять только высокочастотные колебания прироста.

бенности радиального прироста даже в условиях общего для всех древесных видов лимитирующего фактора, а именно температуры периода вегетации.

Распределение сдатированных деревьев во времени имеет особенности в зависимости от района сбора материала (рис. 4). Образцами, собранными в долине р. Яда, полностью и относительно равномерно покрывается весь период хронологии. В долине р. Хадыта высока доля деревьев, росших в последние 1.5–2 тысячелетия. В долине р. Танлова больше представлены деревья, произраставшие 4–7 тыс. лет назад, севернее 68° с.ш. отсутствуют находки для последних 4400 лет.

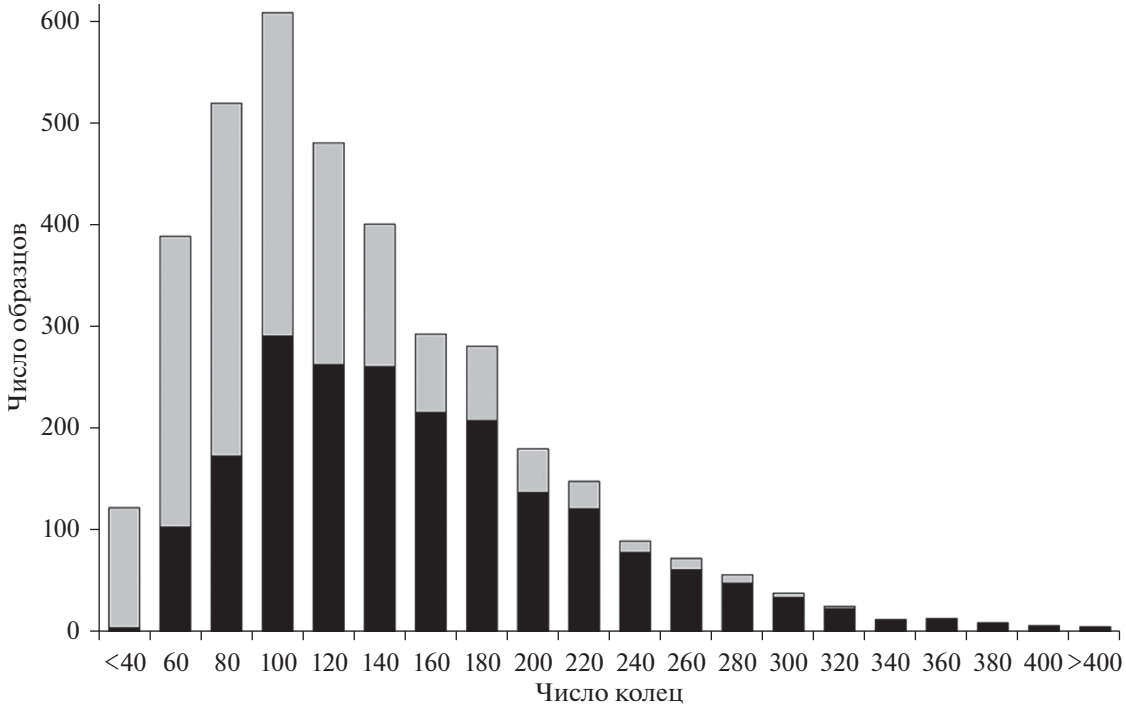

Рис. 3. Распределение числа колец в измеренных образцах полуископаемой древесины и доля сдатированных (темная часть столбиков) образцов.

Большинство сдатированных образцов (2023 шт.) происходят из аллювиальных отложений. Данные по этим образцам полностью покрывают весь интервал абсолютной и плавающей хронологии (рис. 5б). Из торфяных отложений сдатировано 34 образца. Они покрывают большую часть плавающей хронологии, а также с пробелами часть абсолютной хронологии с 6209 г. по 3872 г. до н.э. Еще 5 сдатированных образцов были собраны вдали от речных долин с выдавленных из мерзлоты стволов, предположительно из торфяников – интервалы их жизни распределены с 5135 г. до 4734 г. до н.э. Из образцов, собранных на дневной поверхности *in situ*, сдатировано 23, большая часть из которых погибла в последние 300 лет. Сохранились остатки одного дерева, погибшего в 1307 г.

Благодаря тому, что географические координаты каждой находки полуископаемой древесины были зафиксированы, удалось представить интервалы жизни отдельных деревьев, распределенных вдоль широтного градиента (рис. 5а).

ОБСУЖДЕНИЕ

Динамика полярной границы леса на Ямале

При интерпретации рис. 5а следует иметь в виду, что место находки полуископаемого остатка дерева в аллювиальных отложениях может немного не совпадать с местом его произрастания. Причиной является перенос подмытого ствола водным потоком вниз по реке перед его захоронением или переотложение захороненных остатков. По нашим наблюдениям, дальность такого переноса не превышает нескольких десятков или первых сотен метров, и только в редких случаях возможен перенос дерева на несколько километров вниз по реке. Транспортировка деревьев течением реки может внести ошибку в оценку положения северной границы леса. Но в нашем случае это справедливо только для территории севернее 68° с.ш. Реки Ямала южнее этой широты текут с севера на юг (см. рис. 1), поэтому занос плавника по направлению с юга на север полностью исключен.

На рис. 5а хорошо заметно смещение границы леса на юг в 3-м тысячелетии до н.э. Последнее из найденных нами севернее 68° с.ш. деревьев погибло в 2419 г. до н.э. Это отступление сопровождалось снижением числа деревьев, которое началось примерно в 2550 г. до н.э. и продолжалось до 2250 г. до н.э. (см. рис. 5б). Последняя дата совпадает с переходом от северогриппианского (Northgrippian) периода голоцена к мегхалайскому (Meghalayan) – около 4200 лет назад (около 2250 г. до н.э.) [21]. Но смещение границы леса на юг на этом не остановилось и продолжалось еще несколько столетий. В период с 1650 г. по 1500 г. до н.э. полярная граница леса отступила еще ориентировочно на 20 км, примерно до современного ее положения.

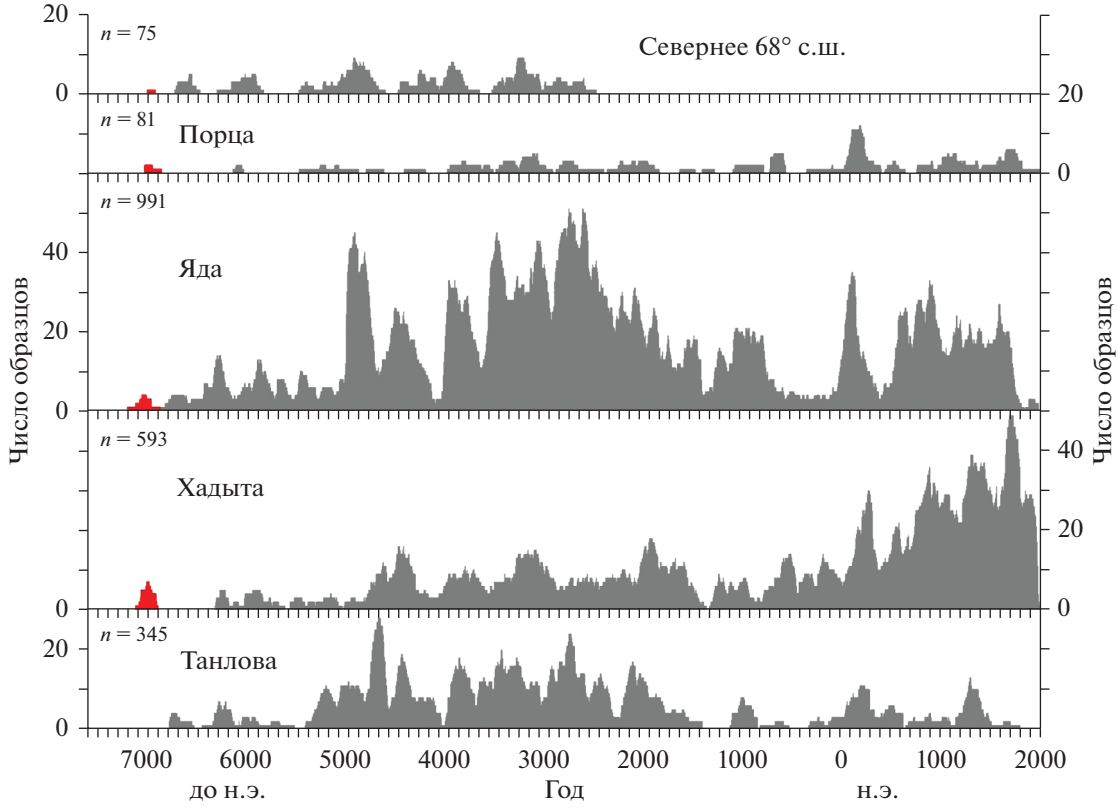

Рис. 4. Распределение во времени числа образцов, собранных в долинах разных рек в южной части полуострова Ямал (включая близлежащие озера вне долин). Красным цветом отмечены образцы, сдатированные с “плавающей” хронологией.

Однако при отступании на юг в отдельных, видимо, особенно благоприятных местообитаниях небольшие группы деревьев могли сохраняться на 10–15 км севернее полярной границы распространения редколесий вдоль долин рек в течение 200–500 лет. Находки единичных (5 шт., все в долине р. Танлова) деревьев на удалении более 10 км к северу от основного массива сдатированных для этого времени образцов свидетельствуют о наличии небольших рефугиумов лесной растительности. Наличием таких мест переживания неблагоприятных климатических условий можно объяснить очень быстрое смещение границы редколесий на север в XX в. после значительного ее отступания в начале XIX в. Так, на р. Яда в группе самых северных ныне растущих деревьев была обнаружена лиственница, появившаяся в начале XIX в., т.е. граница отдельных деревьев в последние два столетия практически не менялась, в то время как граница редколесий в XIX в. н.э. была гораздо южнее ее нынешнего положения [22].

На благоприятные для роста деревьев условия в тот или иной период наряду с высоким числом найденных образцов может указывать наличие остатков деревьев, извлеченных из-под торфяников. Это свидетельство того, что деревья занимали тогда не только долины рек, но и плакорные местообитания (50–60 м над ур. м.), которые менее благоприятны для произрастания древесной растительности по сравнению с долинными. К таким периодам можно отнести интервал, покрываемый плавающей хронологией, которая построена большей частью на основе данных деревьев из торфяников, а также периоды с 6200 по 5300 г. и с 5150 по 4500 г. до н.э.

Если продолжить сравнение с формальным делением голоцена на периоды, то переход от гренландского (Greenlandian) к северогриппианскому периоду около 8200 лет назад (около 6250 г. до н.э.), согласно нашим данным, не отмечен каким-либо заметным событием. Возможно, на это время приходится первый значительный сдвиг границы леса на юг, который, согласно взглядам, основанным на данных радиоуглеродных датировок полуископаемой древесины [18], был на Ямале около 7400 лет назад. Для уточнения датировки этого сдвига необходимы массовые сборы полуископаемой древесины севернее 69° с.ш.

Определенный палеогеографический интерес представляют данные о “южной” границе распространения деревьев вдоль долин рассматриваемых рек. Она, очевидно, определяется степенью

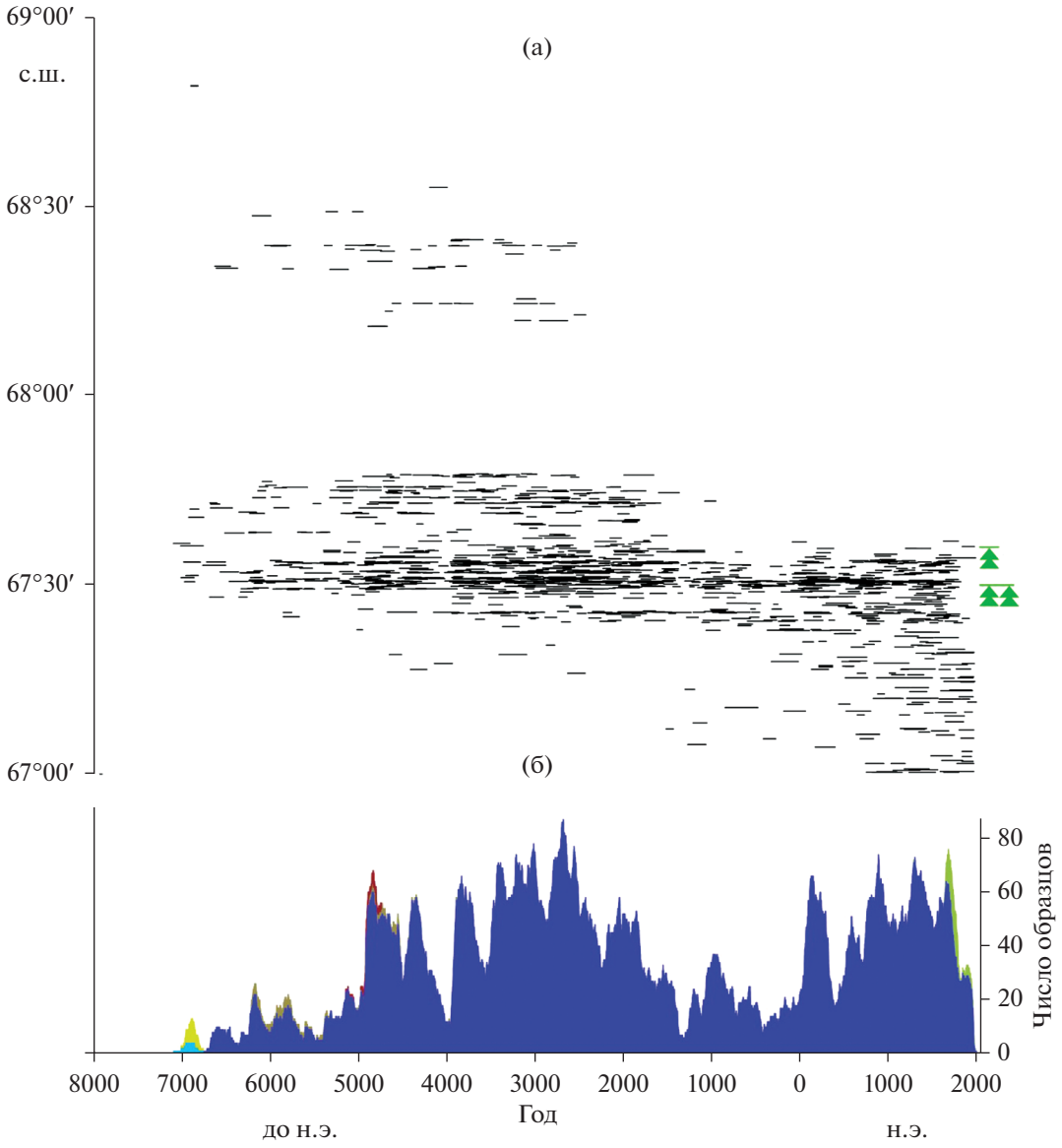

Рис. 5. Интервалы жизни отдельных полуископаемых деревьев, распределенные в соответствии с положением по географической широте (а) и распределение во времени числа этих деревьев (б). В части (а) зеленые символы обозначают широту расположения самых северных деревьев (верхний символ) и самых северных редколесий (нижний символ) в долинах рек в настоящее время. В части (б) синей заливкой показаны деревья из аллювиальных отложений, бурой – из торфяников, зеленой – на поверхности.

затопления устья и нижнего течения р. Хадыта, где были собраны самые южные образцы (см. рис. 1). После снижения уровня реки там стали произрастать деревья, преимущественно в последние 1500 лет. Возможно, снижение уровня воды произошло из-за обмеления и высыхания озер в верховьях реки и ее притоков. Этот процесс заметен и в последние десятилетия (личные наблюдения). Не исключено, что изменение уровня реки связано с морскими трансгрессиями. Если принять это предположение, то 7–9 тыс. лет назад уровень моря был выше современного и постепенно снижался. Разница в абсолютной высоте уровня реки между широтой, где примерно проходила “южная” граница распространения деревьев до 1500 г. до н.э., и широтой, где найдены самые южные остатки погибших деревьев в более позднее время, составляет порядка 10 м.

Время появления древесной растительности на Ямале и возможность продления хронологии

Радиоуглеродные датировки полуископаемой древесины из северных районов Ямала свидетельствуют о том, что уже в начале голоцена, не позднее 10 тыс. лет назад, полуостров был почти

полностью покрыт лесом [18, 23]. Однако в соответствии с данными о возможной [24] и реальной [22] скорости продвижения хвойных деревьев на север облесение Ямала не могло произойти в относительно короткие, 1–2 тысячелетия, сроки в начале голоцена. Видимо, редколесья или отдельные деревья сохранялись на полуострове и в позднем плейстоцене. Об этом свидетельствуют данные радиоуглеродной датировки методом speed dating одного из полуископаемых образцов, найденных нами в верховьях р. Танловы, который имеет возраст, близкий к пределу обнаружения методом, т.е. более 40 тыс. лет (ETH-103244). Примерно того же возраста, согласно данным [25], были древесные остатки, найденные на острове Белый, у северной оконечности полуострова Ямал. На Гыданском полуострове, восточнее Ямала, севернее 72° с.ш. в желудке мамонта, возрастом около 18 тыс. лет, были обнаружены ветки лиственницы [26]. Датировка этих веток АМС методом, проведенная в лаборатории физики ионных пучков в Высшей технической школе Цюриха, дала еще более ранний радиоуглеродный возраст – 46098 ± 924 лет (ETH-102854).

Таким образом, есть основания полагать, что отдельные деревья могли произрастать на полуострове Ямал в позднем плейстоцене. Учитывая, что среднегодовые температуры были в ту эпоху намного ниже современных [27], остается допустить, что климат был гораздо более континентальным, и низкие среднегодовые температуры объяснялись главным образом суровыми зимними, а не летними, условиями.

Наличие на полуострове Ямал древесины возрастом в несколько десятков тысяч лет не означает, что возможно построение непрерывной хронологии такой длительности. Находки плейстоценовой древесины крайне редки. Реальным на сегодняшний день является продление абсолютной хронологии еще на 300–400 лет, т.е. до 7050–7150 гг. до н.э., за счет соединения ее с ближайшей плавающей хронологией. Продление хронологии далее в глубь веков проблематично.

Из сдатированных радиоуглеродным методом 166 образцов у 6 откалиброванный возраст оказался выше 9000 лет (не считая плейстоценовых образов) – в интервале от 7535 г. до 7060 г. до н.э. Из них 4 возможно попадают в интервал плавающей хронологии, но пока не датируются с ней, в частности из-за малого числа колец. Построение новых плавающих хронологий на основе двух образцов более старого возраста – 7535 ± 180 г. до н.э. (ETH-103209) и 7430 ± 350 г. до н.э. (ETH-103145) (калиброванные даты)– затруднительно, так как они тоже содержат малое число колец – 67 и 57 соответственно. Поэтому создание непрерывной хронологии длительностью около 9500 лет, скорее, возможно только в отдаленной перспективе. Заявлять о большей длительности пока нет оснований.

Перспективы использования Ямальской сверхдлительной хронологии

Хронология является превосходным инструментом при выполнении реконструкций различных параметров природной среды в прошлом. В первую очередь хронология по ширине годичных колец содержит сильный климатический сигнал [28] – с ее помощью можно с точностью до года реконструировать различные показатели температуры воздуха летних сезонов. Выполнение реконструкции требует особого подхода к выбору образцов и методам индексирования первичных данных. Для обеспечения гомогенности хронологии необходимо ограничиться одним древесным видом и относительно небольшой территорией, с которой собраны образцы, т.е. ограничиться данными по лиственнице, собранной в интервале от 67° до 68° с.ш. Для сохранения информации о сверхвековых климатических колебаниях необходимо применять методы индексирования, основанные на использовании региональных кривых, что в свою очередь требует высокого обеспечения образцами – не менее 10–15 на каждый год реконструкции. К настоящему времени этим условиям отвечает не весь период, охватываемый хронологией.

С помощью анализа таких аномальных анатомических структур, как морозобойные, ложные и светлые кольца, можно проводить реконструкции экстремальных температурных событий, некоторые из которых являются индикаторами крупных вулканических извержений [29].

Многообещающим является анализ клеточной структуры древесных колец, с помощью которого можно реконструировать климатические показатели, которые сложно или невозможно выполнить с использованием ширины годичных колец.

Как было показано выше, с помощью хронологии можно проводить массовые и очень точные датировки времени жизни деревьев, остатки которых сохранились в аллювиальных и торфяных отложениях и на поверхности. Такие датировки позволяют провести реконструкцию динамики различных параметров древесной растительности: положения северной границы редколесий, соотношения древесных видов, густоты и возрастной структуры древостоев и т.д. [15, 30]. Ни один из известных в настоящее время методов не может обеспечить такую массовую и точную датировку древесных остатков.

Древесина точно сдатированных колец может найти применение при построении калибровочных радиоуглеродных кривых. В последние годы планируются и начались серьезные инициативы

по построению калибровочной кривой с шагом в один год с использованием материала из разных регионов земного шара [31].

Наконец, с помощью хронологии можно датировать практически для всего периода голоцена археологические памятники Ямала, в которых сохранились остатки древесины с ненарушенной структурой годичных колец [32, 33].

Таким образом, 8768-летняя хронология, построенная на основе данных по ширине годичных колец полуископаемых деревьев Ямала, самая длительная для приполярных районов земли, является уникальным инструментом для проведения реконструкции различных параметров природной среды в течение голоцена.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 18-05-00575). П. Фонти благодарит за финансовую поддержку Швейцарский научный фонд (проект “CALDERA” № CRSII5_183571).

Авторы выражают благодарность В.С. Мазепе, И.А. Суркову и всем другим участникам сборов полуископаемой древесины на Ямале.

Авторы декларируют отсутствие конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Friedrich M., Remmele S., Kromer B.* et al. The 12460-year Hohenheim oak and pine tree-ring chronology from Central Europe–A unique annual record for radiocarbon calibration and paleoenvironment reconstructions // Radiocarbon. 2004. V. 46. № 3. P. 1111–1122.
2. *Brown D.M., Munro M.A.R., Baillie M.G.L., Pilcher J.R.* Dendrochronology – the absolute Irish standard // Radiocarbon. 1986. V. 28. № 2A. P. 279–283.
3. *Brown D.M., Baillie M.G.L.* Construction and dating of a 5000 year old English bog oak tree-ring chronology // Lundqua Report. 1992. V. 34. P. 72–75.
4. *Ferguson C.W., Graybill D.A.* Dendrochronology of Bristlecone pine: a progress report // Radiocarbon. 1983. V. 25. № 2. P. 287–288.
5. *Lara A., Villalba R., Urrutia-Jalabert R.* et al. A 5680-year tree-ring temperature record for southern South America // Quat. Sci. Rev. 2020. V. 228. P. 106087. https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2019.106087
6. *Cook E.R., Buckley B.M., Palmer J.G.* et al. Millennia-long tree-ring records from Tasmania and New Zealand: a basis for modelling climate variability and forcing, past, present and future // J. Quat. Sci. 2006. V. 21. № 7. P. 689–699. https://doi.org/10.1002/jqs.1071
7. *Gennaretti F., Arseneault D., Nicault A.* et al. Volcano-induced regime shifts in millennial tree-ring chronologies from northeastern North America // Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 2014. V. 111. № 28. P. 10077–10082. https://doi.org/10.1073/pnas.1324220111
8. *Grudd H., Briffa K.R., Karlén W.* et al. A 7400-year tree-ring chronology in northern Swedish Lapland: natural climatic variability expressed on annual to millennial timescales // The Holocene. 2002. V. 12. № 6. P. 657–665. https://doi.org/10.1191/0959683602hl578rp
9. *Helama S., Mielikäinen K., Timonen M., Eronen M.* Finnish supra-long tree-ring chronology extended to 5634 BC // Nor. Geogr. Tidsskr. 2008. V. 62. № 4. P. 271–277. https://doi.org/10.1080/00291950802517593
10. *Nicolussi K., Kaufmann M., Melvin T.M.* et al. A 9111 year long conifer tree-ring chronology for the European Alps: A base for environmental and climatic investigations // Holocene. 2009. V. 19. № 6. P. 909–920. https://doi.org/10.1177/0959683609336565
11. *Nicolussi K., Leuenberger M., Schlüchter C.* et al. Tree - ring analyses on Holocene climate variability in the Alps – from single years to millennia // ICLEA Final Symposium 2017: Climate Change, Human Impact and Landscape Evolution in the Southern Baltic Lowlands. Abstract Volume & Excursion Guide. GFZ Scientific Technical Report STR17/03 / Eds. Schwab M. et al. 2017. P. 124–126. https://doi.org/10.2312/GFZb103-17037
12. *Назаров А.Н., Мыглан В.С.* Перспективы построения 6000-летней хронологии по сосне сибирской для территории Центрального Алтая // J. Sib. Fed. Univ. Biol. 2012. V. 5. № 1. P. 70–88.
13. *Sidorova O., Naurzbaev M.M., Vaganov E.A.* An integral estimation of tree ring chronologies from subarctic regions of Eurasia // Proc. TRACE. 2005. V. 4. P. 84–92.
14. *Naurzbaev M.M., Vaganov E.A., Sidorova O.V., Schweingruber F.H.* Summer temperatures in eastern Taimyr inferred from a 2427-year late-Holocene tree-ring chronology and earlier floating series // The Holocene. 2002. V. 12, № 6. P. 727–736. https://doi.org/10.1191/0959683602hl586rp
15. *Hantemirov R.M., Shiyatov S.G.* A continuous multimillennial ring-width chronology in Yamal, northwestern Siberia // The Holocene. 2002. V. 12. № 6. P. 717–726. https://doi.org/10.1191/0959683602hl585rp
16. *Шиятов С.Г., Сурков А.Ю.* Возможности и перспективы построения сверхдлительных дендрохронологических рядов для Приобского Севера // Проблемы дендрохронологии и дендроклиматологии: Тез. докл. V Всесоюзного совещания по вопросам дендрохронологии. Свердловск, 1990. С. 168–169.
17. *Шиятов С.Г., Ваганов Е.А., Кирдянов А.В.* и др. Методы дендрохронологии. Ч. I. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации: Учебно-методическое пос. Красноярск:КрасГУ, 2000. 80 с.
18. *Хантемиров Р.М., Шиятов С.Г.* Основные этапы развития древесной растительности на Ямале в голоцене // Экология. 1999. № 3. С. 163–169. [*Hantemirov R.M., Shiyatov S.G.* Main stages of woody vegetation development in the Yamal Peninsula in the Holocene // Russ. J. Ecol. 1999. V. 30. № 3.]
19. *Sookdeo A., Wacker L., Fahrni S.* et al. Speed Dating: A Rapid Way to Determine the Radiocarbon Age of Wood by EA-AMS // Radiocarbon. 2017. V. 59. № 3. P. 933–939. https://doi.org/10.1017/RDC.2016.76

20. *Cook E.R., Holmes R.L.* ARSTAN: Chronology development // The international tree-ring data bank program library, version 2.1 user's manual. Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona, Tucson, Arizona, USA, 1997. P. 75–87.

21. *Walker M.J.C., Berkelhammer M., Björck S.* et al. Formal subdivision of the Holocene Series/Epoch: a Discussion Paper by a Working Group of INTIMATE (Integration of ice-core, marine and terrestrial records) and the Subcommission on Quaternary Stratigraphy (International Commission on Stratigraphy) // J. Quat. Sci. 2012. V. 27. № 7. P. 649–659. https://doi.org/10.1002/jqs.2565

22. *Хантемиров Р.М., Сурков А.Ю., Горланова Л.А.* Изменения климата и формирование возрастных поколений лиственницы на полярной границе леса на Ямале // Экология. 2008. № 5. С. 323–328. [*Hantemirov R.M., Surkov A.Y., Gorlanova L.A.* Climate changes and overstory recruitment of larch at the northern timberline in the Yamal Peninsula // Russ. J. Ecol. 2008. V. 39. № 5. P. 305–309. https://doi.org/10.1134/S1067413608050019]

23. *Васильчук Ю.К., Петрова Е.А., Серова А.К.* Некоторые черты палеогеографии голоцена Ямала // Бюлл. комиссии по изучению четвертичного периода. 1983. № 52. С. 73–89.

24. *Шиятов С.Г.* Время рассеивания семян лиственницы сибирской в северо-западной части ареала и роль этого фактора во взаимоотношении леса и тундры // Вопросы физиологии и геоботаники / Зап. Свердловского отд. ВБО. 1966. № 4. С. 109–113.

25. *Слагода Е.А., Симонова Г.В., Тихонравова Я.В.* и др. Радиоуглеродное датирование многолетнемерзлых отложений острова Белый, Карское море // Криосфера Земли. 2018. Т. XXII. № 4. С. 3–14. https://doi.org/10.21782/KZ1560-7496-2018-4(3-14)

26. *Kosintsev P.A., Lapteva E.G., Korona O.M., Zanina O.G.* Living environments and diet of the Mongochen mammoth, Gydan Peninsula, Russia // Quat. Int. Elsevier Ltd and INQUA. 2012. V. 276–277. P. 253–268. https://doi.org/10.1016/j.quaint.2011.11.004

27. *Стрелецкая И.Д., Васильев А.А., Облогов Г.Е., Токарев И.В.* Реконструкция палеоклимата Российской Арктики в позднем неоплейстоцене–голоцене на основе данных по изотопному составу полигонально-жильных льдов // Криосфера Земли, 2015. Т. XIX. № 2. С. 98–106.

28. *Briffa K.R., Melvin T.M., Osborn T.J.* et al. Reassessing the evidence for tree-growth and inferred temperature change during the Common Era in Yamalia, northwest Siberia // Quat. Sci. Rev., 2013. V. 72. P. 83–107. https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2013.04.008

29. *Хантемиров Р.М., Горланова Л.А., Сурков А.Ю., Шиятов С.Г.* Экстремальные климатические события на Ямале за последние 4100 лет по дендрохронологическим данным // Изв. РАН. Серия географическая. 2011. № 2. С. 89–102.

30. *Хантемиров Р.М., Сурков А.Ю.* Динамика древесной растительности на полуострове Ямал в голоцене // Научный вестник Ямало-Ненецкого автономного округа. Вып. 1(64): Материалы по изучению биоты и экологических проблем ЯНАО. Салехард: Красный Север, 2010. С. 26–39.

31. *Bayliss A., Marshall P., Dee M.W.* et al. IntCal20 Tree Rings: An Archaeological Swot Analysis // Radiocarbon. 2020. V. 62. № 4. P. 1045–1078. https://doi.org/10.1017/RDC.2020.77

32. *Шиятов С.Г., Хантемиров Р.М.* Дендрохронологическая датировка древесины кустарников из археологического поселения Ярте VI на полуострове Ямал // Древности Ямала. Екатеринбург–Салехард: УрО РАН, 2000. С. 112–120.

33. *Хантемиров Р.М., Шиятов С.Г.* Дендрохронологические датировки древесины из археологического памятника Усть-Полуй // Археология Арктики: Мат-лы междун. научно-практич. конф., посвященной 80-летию открытия памятника археологии "Древнее святилище Усть-Полуй". Екатеринбург: Изд-во "Деловая пресса", 2012. С. 62–64.

ЭКОЛОГИЯ, 2021, № 5, с. 398–400

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

DOI: 10.31857/S0367059721050140

ОБЩИЕ ПОЛОЖЕНИЯ

Журнал “Экология” (Russian Journal of Ecology) – международный научный журнал публикует обзоры, оригинальные статьи и краткие сообщения по законченным материалам фундаментальных исследований во всех областях теоретической и экспериментальной экологии в классическом понимании этого термина, т.е. науки о взаимоотношениях живых организмов и их сообществ со средой обитания. Основные разделы тематики:

1. экология видов растений, животных, грибов;

2. исследование структуры популяций живых организмов в различных условиях окружающей среды;

3. проблемы биоразнообразия и стабильности экосистем разных типов, гомеостаз;

4. типы внутри -и межвидовой изменчивости морфо-физиологических и цито-генетических показателей;

5. адаптация, толерантность и устойчивость к стрессу;

6. антропогенное воздействие на живые организмы и экосистемы, радиоэкология;

7. новые методологические подходы в экологии.

Помимо соответствия статьи тематике журнала обязательным условием для публикации является обоснование актуальности, новизны и важности представленных материалов. Отправляя рукопись в журнал, автор гарантирует, что соответствующий материал (в оригинале или в переводе на другие языки) ранее нигде не публиковался и не находится на рассмотрении для публикации в других издательствах.

Не принимаются статьи сельскохозяйственной, медицинской, юридической, технической, педагогической, экономической, коммунальной и общественно-политической направленности, а также статьи по систематике и описанию таксонов с обширными сводными таблицами. Не рекомендуется присылать статьи прикладной, узко региональной направленности, не представляющие интереса для широкого круга исследователей-биологов.

Для принятия редколлегией решения о публикации статьи в журнале авторам необходимо представить в редакцию рукопись статьи, сопроводительное письмо от организации, авторскую карточку (сведения об авторах, контактные e-mail). Авторские договоры с издателями журнала (русская и английская версии) должны быть заполнены и подписаны ответственным за представление статьи автором и всеми соавторами. Договоры заполняются после принятия статьи для публикации. Формы договоров с издателями размещены на сайте www.maik.ru по ссылкам:

http://www.sciencejournals.ru/journal/ekol/ (для русской версии) и

http://pleiades.online/ru/authors/agreement/ (для английской версии).

Согласно новым правилам и формам договоров о передаче авторских прав в конце текста статьи (перед списком литературы) должны присутствовать разделы:

1. “Финансирование и благодарности”, в котором указываются источники финансирования для данной работы и частные благодарности, если необходимо;

2. “Конфликт интересов” в разделе авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов;

3. “Соблюдение этических стандартов”, в разделе авторы подтверждают, что, если в работе, описанной в рукописи, были использованы животные или люди в качестве объектов исследования, то при этом соблюдались применимые этические нормы. Или указывается, что настоящая статья не содержит исследований с участием людей или животных в качестве объектов исследования.

С 2020 г. журнал “Экология” рассматривает статьи, поданные ТОЛЬКО через систему РИС (редакционно-издательская система). Автору необходимо зарегистрироваться на сайте https://publish.sciencejournals.ru и представить свою рукопись через этот сайт.

Все материалы, поступившие для публикации, проходят анонимное рецензирование. Авторам в течение недели со дня поступления рукописи в редакцию направляется уведомление о ее получении. Рукопись, направленная авторам на доработку, должна быть возвращена в исправленном виде в течение двух месяцев. К переработанной рукописи необходимо приложить письмо от авторов, описывающее сделанные исправления и содержащее ответы на все замечания рецензента. После принятия рукописи к публикации автор не может вносить существенных изменений и добавлений. После публикации автор получает по e-mail копию статьи в формате PDF.

Редакция вправе не вступать в переписку с автором относительно причин (оснований) отказа в публикации статьи, кроме указанных в заключении редколлегии.

СТРУКТУРА РУКОПИСИ

Статьи должны быть написаны в сжатой форме, хорошо отредактированы и тщательно проверены. Рукопись готовится в **WORD**-формате, печатается в одну колонку через 1.5 интервала шрифтом 14 Times New Roman в формате А4. Поля верхнее и нижнее 2 см, левое – 3 см, правое 1.5 см. Объем статьи не должен превышать 17 страниц (считая таблицы, рисунки, список литературы и подписи к рисункам) и в среднем 6–7 рисунков. Объем кратких сообщений – 7–8 страниц, включая 2–3 рисунка. Файл с текстом статьи желательно называть по фамилии первого автора.

Обязательными являются следующие элементы статьи:

1. Название статьи, максимально конкретное и информативное.

2. Полный список авторов (инициалы и фамилии). Необходимо указать, кто из авторов ответственен за переписку.

3. Место работы авторов. Полное (без сокращений) название организации, почтовый адрес с указанием города, страны и почтового индекса. Если авторы работают в разных организациях, то должно быть понятно, кто и в какой именно организации работает.

4. Электронный адрес автора, ответственного за переписку. Так как статьи для проверки авторам рассылаются только по электронной почте, то в случае, когда у статьи только один автор, желательно указать альтернативный адрес электронной почты на случай возможных технических проблем. В качестве альтернативного рекомендуется указывать почтовый ящик, который проверяется во время отпуска или командировки. Если у статьи несколько авторов, желательно указать адреса электронной почты двух или трех авторов, которые регулярно проверяют поступающие сообщения.

5. Аннотация статьи. Аннотация должна быть краткой (8–10 строк) и не должна содержать ссылок на другие работы. Аннотация статьи должна быть информативной, из нее должно быть ясно, какие вопросы поставлены для исследования и какие ответы на них получены.

6. Ключевые слова (обязательно). Не более 8 слов или коротких словосочетаний, точно отражающих содержание статьи.

7. Собственно рукопись (основной текст). При подготовке рукописи следует соблюдать единообразие терминов, единиц измерения, номенклатур, по возможности избегать сокращений, кроме общеупотребительных. Если авторы используются новые сокращения, то они должны быть расшифрованы в тексте при их первом упоминании.

8. Текст статьи состоит, как правило, из введения, и выделяемых заголовками разделов: “Материал и методы”, “Результаты”, “Обсуждение результатов” (только в исключительных случаях эти разделы можно объединить), “Список литературы”. Во введении в лаконичной форме излагают цель, сущность и новизну рассматриваемой задачи с кратким анализом данных наиболее важных близких по смыслу работ. Введение не должно быть обзором литературы, в нем описывается кратко состояние проблемы и формулируется цель работы или проверяемая гипотеза.

9. В разделе “Материал и методы” должны быть четко и кратко описаны методы и объекты исследования. Единицы измерения следует приводить в международной системе СИ. Подробно описываются только оригинальные методы исследования, в других случаях указывают суть метода и дают ссылку на источник заимствования.

В разделе “Результаты” полученные данные приводят либо в табличной форме, либо на рисунках, без дублирования одной формы другой и описания этих же данных в тексте. В таблицы не включаются легко выводимые величины. Результаты должны быть обязательно обработаны и оценены с применением методов вариационной статистики.

1. В разделе “Обсуждение результатов” авторы должны в краткой форме рассмотреть современное состояние проблемы, изложить то новое, что вносится ими в ее развитие. С учетом литературных данных дается авторская трактовка сути и научной значимости вытекающих из представленных материалов выводов. Формулировка краткого заключения или выводов желательна.

2. Список литературы должен в достаточной мере отражать современное состояние дел в исследуемой области и не быть избыточным. Он должен содержать ссылки на доступные источники. **Ссылки нужно приводить в списке по мере их цитирования, а тексте в квадратных скобках [1], [2–4].** Для журнальных статей в списке литературы указать фамилии авторов, инициалы, название статьи и журнала, год, том, выпуск и страницы. Для книг и других непериодических изданий указать фамилии всех авторов, инициалы, полное название книги, город, издательство, год издания, количество страниц. Ссылки на неопубликованные работы не допускаются.

3. **Авторы при подготовке рукописей должны указывать ссылки как на русские, так и на английские версии цитируемых статей, не забывая приводить идентификационные индексы (DOI). Это касается в обязательном порядке статей, опубликованных в журнале “Экология”/“Russian Journal of**

Ecology". Этих правил желательно придерживаться при ссылках на статьи, опубликованные в нашем журнале, при упоминании их в других изданиях.

4. **К статье прилагается: а) авторская карточка с указанием фамилий, имен, отчеств всех авторов, их должностей, адресов, контактных телефонов и e-mail. Обращаем особое внимание на это правило, поскольку оно обеспечивает оперативное общение редакции с авторами;** б) направление от учреждения, подписанное представителем администрации.

5. Авторы, хорошо владеющие английским языком, могут представить статью на русском и английском языках, это гарантирует приемлемое для них качество перевода. Всем авторам предоставляется возможность самим вычитать корректуры своих статей, а также их перевод, исправить терминологические ошибки (обязательное условие – доступные e-mail авторов). Иностранные авторы представляют статьи только на английском языке.

ИЛЛЮСТРАТИВНЫЙ МАТЕРИАЛ

1. При наличии иллюстраций (рисунки, фотографии) они должны быть импортированы в конец файла статьи. При наличии нескольких частей в одной иллюстрации они должны располагаться последовательно и иметь общую подпись. Рисунки должны быть четкими, содержать все необходимые обозначения координатных осей, кривых и других деталей. Не следует добавлять на задний план какой-либо фон или сетку. Кривые должны быть пронумерованы, в подрисуночной подписи, помимо названия рисунка, дают пояснения всем обозначениям. Все подрисуночные подписи помещают в текстовый файл после списка литературы.

2. Графики и диаграммы желательно готовить в векторных графических редакторах, они должны иметь разрешение не ниже 600 dpi. А фотографии не менее 300 dpi. Толщина линий не должна быть меньше 0.5 pt. **Рисунки необходимо сохранить в формате JPG.** Надписи и обозначения на иллюстрациях могут меняться между русской и английской версиями при переводе, поэтому желательно предоставить второй вариант рисунка с английскими обозначениями или без каких-либо обозначений. Название файла должно отражать номер рисунка и фамилию первого автора.

3. Наш журнал является черно-белым изданием, но возможна публикация цветных иллюстраций в on-line версии, поэтому авторы могут по желанию предоставить цветные иллюстрации, наряду с черно-белыми рисунками.

ПРАВИЛА РЕЦЕНЗИРОВАНИЯ

Все статьи проходят рецензирование и в случае необходимости возвращаются авторам на доработку. Рецензирование статей закрытое. Возможно повторное и параллельное рецензирование. Редакция оставляет за собой право на редактирование статей. Статьи публикуются в порядке очередности, но при этом учитывается их тематика и актуальность. Предусмотрен просмотр авторами корректуры, как русской, так и английской версии статей. После публикации авторы получают электронные версии статей бесплатно. Плата за публикацию с авторов не взимается. После выхода статьи в английской версии журнала авторам выплачивается гонорар, подробности на сайте www.maik.ru.

После передачи статьи в производство автор получает тестовое письмо для проверки электронного адреса, затем перевод статьи для верстки и внесения необходимых исправлений и, в конечном итоге, окончательную версию статьи. На все письма необходимо дать ответ, не изменяя тему письма, даже если замечания или исправления отсутствуют. Инструкции по внесению исправлений будут высланы автору вместе с сопроводительным письмом. Не следует менять названия файлов после редактирования.