УДК 630*561.24+551.583.4+58.02 DOI 10.15372/SEJ20230608

Изменение дендроклиматического отклика ели аянской вдоль высотного градиента в Южном Сихотэ-Алине

О. Н. УХВАТКИНА, А. М. ОМЕЛЬКО, А. А. ЖМЕРЕНЕЦКИЙ

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН 690022, Владивосток, просп. 100-летия Владивостока, 159 E-mail: ukhvatkina@biosoil.ru

> Статья поступила 24.01.2023 После доработки 20.02.2023 Принята к печати 21.02.2023

АННОТАЦИЯ

Интенсивные климатические изменения оказывают значительное влияние на лесные сообщества, вплоть до их полной трансформации. Особенно важно понимание того, как на изменения климата реагируют ключевые виды деревьев, определяющие облик сообществ. В работе рассмотрена ель аянская (Picea jezoensis (Siebold & Zucc.) Carriere), которая, помимо важной роли в формировании лесных сообществ, является одним из основных видов, используемых при лесозаготовках. Исследовано влияние количества осадков и приземной температуры воздуха на радиальный прирост ели аянской, а также изменение этого влияния с увеличением высоты над уровнем моря в Южном Сихотэ-Алине. Для цели исследования отобрано 444 керна на восьми участках, расположенных в пределах малого речного бассейна на высотах от 460 до 1060 м над уровнем моря. В результате исследования впервые для юга российского Дальнего Востока созданы восемь древесно-кольцевых хронологий по ели аянской продолжительностью от 171 до 267 лет. Анализ корреляции между полученными хронологиями и климатическими переменными (метеопараметрами) позволил установить, что на радиальный прирост ели аянской в пределах Южного Сихотэ-Алиня оказывают влияние осадки июля – августа текущего года ($r = -0.33 \dots -0.60$), средняя максимальная температура июля – августа предшествующего года (r = -0,25 ... -0,47) и максимальная температура ноября предшествующего года (r = -0,34 ... -0,54). Показано, что величины коэффициента корреляции хронологий с максимальными температурами быстро уменьшаются с увеличением высоты над уровнем моря. При этом значимого изменения величины коэффициента корреляции хронологий с осадками при увеличении высоты над уровнем моря не наблюдается. Полученные результаты показывают сложность взаимосвязей между радиальным ростом ели аянской и климатическими переменными и позволяют говорить о том, что в Южном Сихото-Алине потепление климата окажет наибольшее отрицательное воздействие на рост деревьев данного вида на высотах до 600-650 м над уровнем моря. Увеличение количества осадков отрицательно повлияет на рост деревьев ели аянской в верхнем поясе гор.

Ключевые слова: дендрохронология, годичное кольцо, древесно-кольцевая хронология, ель аянская, Сихотэ-Алинь, высотный градиент.

введение

Глобальное изменение климата на юге материковой части российского Дальнего Востока выражается в быстром повышении температур второй половины года, а также в изменении режима осадков под воздействием процессов, происходящих в Тихом океане [Ukhvatkina et al., 2018; Ukhvatkina et al., 2021; Третий оценочный доклад..., 2022]. Также установлено, что есть и опосредованные про-

© Ухваткина О. Н., Омелько А. М., Жмеренецкий А. А., 2023

явления изменения климата – через увеличение числа, интенсивности тайфунов и их большем продвижении на север [Altman et al., 2018].

Понимание воздействия климатических изменений на лесные экосистемы, оценка влияния на них прошлых, текущих и прогнозируемых в будущем изменений необходимы для адаптации стратегий управления и устойчивого пользования лесами [Tardif et al., 2003; Andreassen et al., 2006; Sidor et al., 2015]. И здесь особенно важно знать то, как на климатические изменения реагируют основные лесообразующие виды (ключевые виды деревьев), которые за счет крупных размеров, большой продолжительности жизни и масштабов естественных нарушений, возникающих после их гибели, формируют облик и структуру лесных сообществ и оказывают наибольшее воздействие на динамические процессы.

Ель аянская (*Picea jezoensis* (Siebold & Zucc.) Carriere) является одним из основных лесообразователей на Дальнем Востоке и главным промышленным видом при лесозаготовке. Деревья ели аянской достигают 35 м в высоту и 110 см в диаметре, а максимальная продолжительность жизни составляет до 500 лет [Манько, 1987]. Ареал ели аянской охватывает российский Дальний Восток (встречается вплоть до 57° с. ш.), северо-восток Китая и Японию [Манько, 1987]. Согласно Н. В. Усенко [1969], ель аянская предпочитает местообитания с влажным прохладным воздухом, не выносит близкого залегания вечной мерзлоты, избегает застойного увлажнения и заболоченности и предпочитает хорошо дренируемые почвы. Выявление связи радиального прироста ели аянской с климатическими переменными (метеопараметрами) важно как для понимания возможных изменений лесных сообществ в свете глобальных климатических изменений, так и для решения задач, связанных с сохранением биологического разнообразия.

Несмотря на то что число дендроклиматических исследований на юге российского Дальнего Востока в последние годы увеличивается, сведения о том, какие климатические условия важны для роста ели аянской на данной территории, отсутствуют. Последние работы по изучению экологии и физиологии вида проводились еще в середине XX в. [Орлов, 1955; Калиниченко, Калиниченко, 1974; Yim Yang-Jai, 1977; и др.]. Аналогичные исследования, проведенные в других регионах. показывают что в пределах ареала вида характеристики местообитаний изменяются в зависимости от высоты над уровнем моря и создают пространственную изменчивость факторов, влияющих на радиальный прирост и чувствительность вида к климатической изменчивости [Dapao et al., 2006; Gao et al., 2013; Sidor et al., 2015; и др.]. Значительная часть ареала ели аянской приходится на хребет Сихотэ-Алинь. Из-за большой протяженности хребта - более 1000 км - природноклиматические условия в разных его частях сильно отличаются. В пределах Южного Сихотэ-Алиня ель аянская встречается на склонах различной экспозиции на высотах от 300 до 1600 м над уровнем моря (ур. м.) [Манько, 1987]. В верхнем поясе гор она формирует темнохвойные пихтово-еловые леса, а ниже, в зоне кедрово-широколиственных лесов она является важным лесообразующим видом [Колесников, 1956]. При этом нужно отметить, что в горных условиях Сихотэ-Алиня из-за сильной расчлененности рельефа и температурных инверсий благоприятные температурные условия могут создаваться на склонах южной экспозиции на относительно больших высотах и, наоборот, суровые - на пологих террасах долин ручьев [Таранков, 1974].

Согласно прогнозам [Третий оценочный доклад..., 2022], в Южном Сихотэ-Алине и на юге и юго-западе Приморского края в будущем будет происходить значительное увеличение зимних температур, изменение количества осадков и характера их распределения в течение года. Учитывая тот факт, что эта территория находится близко к южной границе ареала ели аянской, можно предположить, что ареал данного вида под воздействием меняющегося климата в ближайшие десятилетия будет претерпевать изменения. В то же время отсутствие сведений о климатических переменных, важных для роста деревьев ели аянской, не дают возможности для прогнозирования изменений ареала вида в будущем. Поэтому целью данного исследования было выявление отклика радиального прироста ели аянской на климатические вариации и определение того, как значимость различных климатических переменных меняется вдоль высотного градиента в Южном Сихотэ-Алине.

материал и методы

Территория и объект исследования. Исследование проведено в Южном Сихотэ-Алине, на территории Верхнеуссурийского стационара ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН (рис. 1) (44°02′ с. ш., 134°12′ в. д.). Стационар занимает бассейн р. Правой Соколовки (площадь 4400 га), притока третьего порядка р. Уссури. Рельеф территории стационара низкогорный, с округлыми горами, средний уклон составляет 20-25°. Минимальная и максимальная высоты над уровнем моря составляют 460 и 1060 м, в этом высотном диапазоне находится около 70 % ареала ели аянской в Южном Сихотэ-Алине. Климат муссонный, за год выпадает около 830 мм осадков, причем большая часть осадков приходится на летний период (рис. 2). Среднегодовая температура воздуха составляет 0,9 °С [Кожевникова, 2009]. Лесная растительность занимает более 99 % территории стационара [Яковлева, 2004; Омелько и др., 2019], при этом по площади преобладают кедрово-широколиственные (55 %) и пихтово-еловые (30 %) леса [Яковлева, 2004]. По рельефу, климату и растительности территория Верхнеуссурийского стационара типична для всего горного пояса Южного Сихотэ-Алиня.

На территории Верхнеуссурийского стационара ель аянская встречается на всех высотах. В зависимости от экспозиции склонов начиная с высоты 700-900 м над ур. м. она образует пояс пихтово-еловых лесов, ниже участвует в составе древостоев кедрово-широколиственных лесов [Колесников, 1956; Omelko et al., 2018]. Небольшие участки пихтово-еловых лесов также нередки в долинах рек и ручьев, что обусловлено температурными инверсиями [Таранков, 1974].

Сбор данных. Сбор материала проводился в 2020-2022 гг. На Верхнеуссурийском стационаре были подобраны восемь участков древостоев площадью около 0,5 га, распределенных таким образом, чтобы охватить максимальный доступный диапазон высот (см. рис. 1, б). В процессе подбора исключались участки древостоев со следами антропогенных нарушений (рубки) и недавних пожаров (давностью менее 300 лет). В пределах выбранных участков с каждого средне- и старовозрастного генеративного дерева ели аянской были получены 1-2 керна на высоте 1,3 м. Бурение деревьев производилось перпендикулярно склону и/ или наклону дерева для того, чтобы избежать получения креневой древесины [Stokes, Smiley, 1968]. На каждом участке отобрано от 50 до 70 кернов, всего 444 шт. (табл. 1).

Создание древесно-кольцевых хронологий. Предварительная обработка кернов в лабораторных условиях проводилась в соответ-



Рис. 1. Территория исследования: а – расположение Верхнеуссурийского стационара ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН (1) и метеостанции Чугуевка (2), б – схема территории Верхнеуссурийского стационара и участки отбора образцов (3) с указанием номера участка и высоты над уровнем моря



Рис. 2. Климатограмма метеорологической станции Чугуевка: 1, 2, 3 – средняя, максимальная и минимальная температуры воздуха, 4 – месячные осадки

ствии с общепринятыми дендрохронологическими процедурами [Cook, Kairiuktis, 1990] и заключалась в сушке, обрезке и повышении контрастности до тех пор, пока отдельные трахеиды в годичных кольцах не стали видны под бинокулярным микроскопом. Измерение годичных колец выполнялось с помощью полуавтоматической измерительной системы Velmex (Velmex INC., Блумфилд, штат Нью-Йорк, США) с точностью 0,01 мм. Далее серии измерений ширины годичных колец с каждого участка перекрестно датировались с использованием ПО TSAP [Rinn, 1996], для чего индивидуальные серии визуально сопоставлялись с серией, полученной путем усреднения. Оценка надежности датировки и поиск пропущенных колец выполнялись с использованием ПО СОFECHA [Holmes, 1983]. Дальнейшая обработка данных проводилась с использованием пакета dplR [Bunn, 2008] для статистического ПО R [R Core Team. 2019]. Для того чтобы минимизировать вариации радиального прироста, обусловленные возрастными изменениями и фитоценотическими взаимоотношениями, и максимизировать "климатическую" информацию в древесно-кольцевой хронологии, отдельные серии были стандартизированы с использованием 40-летнего кубического сплайна. Этот метод стандартизации выбран потому, что деревья, растущие в лесу, в течение жизни испытывают несколько периодов резкого увеличения прироста, связанных с образованием световых окон [Петренко и др., 2016]. В таком случае стандартизация с использованием, например, убывающей экспоненциальной кривой не позволяет нивелировать все подобные периоды. Создание хронологий проводилось путем усреднения значений индивидуальных серий ("bi-weighted robust mean" [Cook, 1985]).

Для характеристики хронологий и оценки их качества были рассчитаны следующие статистические показатели: коэффициент чувствительности MS [Fritts, 1976], RTOT - средняя корреляция между сериями, включая корреляцию между сериями, полученными с одного дерева, RWT - средняя корреляция между сериями, полученными с одного дерева, *RBT* - средняя корреляция между сериями с разных деревьев, *REFF* – взвешенная средняя корреляция на основе RWT и RBT, EPS - "expressed population signal" (используется для оценки достоверности хронологии), SNR - отношение сигнал/шум [Cook, 1990], AR1 — автокорреляция, Kairiuktis,

Таблица 1

Характеристика участков отбора кернов ели аянся	ой
---	----

Номер участка	Высота над ур. м., м	Уклон, град	Экспозиция	Положение в рельефе	Число кернов, шт.
1	460	3 - 5	СВ	Нижняя часть склона	64
2	480	5-7	C3	Нижняя часть склона	56
3	530	2-3	C3	Нижняя часть склона	54
4	590	12-14	C3	Нижняя часть склона	50
5	650	22-26	ЮЗ	Верхняя часть склона	50
6	750	15-20	ЮЗ	Средняя часть склона	70
7	870	1-3	C3	Плоский гребень	50
8	1060	2 - 3	ЮЗ	Гребень	50

SD — стандартное отклонение [Wigley et al., 1984; Brifa, Jones, 1990].

Климатические данные. Данные климатических наблюдений были получены с Чугуевской метеорологической станции (пос. Чугуевка, 44°09′05″ с. ш., 133°52′10″ в. д., высота 260 м над ур. м.), находящейся в 30 км на запад от территории исследования (см. рис. 1, а). Для анализа использованы: сумма осадков за месяц (доступный период наблюдений с 1936 по 2019 г.), месячная средняя (доступный период с 1936 по 2019 г.), максимальная и минимальная приземные температуры воздуха (доступный период с 1959 по 2019 г.). Нужно отметить, что на Верхнеуссурийском стационаре также велись метеорологические наблюдения начиная с 1966 г. (метеостанция МП7), но в 2000 г. они были прекращены. Поэтому доступный период наблюдений составляет всего 34 года и отсутствуют данные за последние десятилетия.

Взаимосвязь между древесно-кольцевыми хронологиями и климатическими переменными. Влияние климата на радиальный прирост деревьев изучено с использованием корреляционного анализа с помощью пакета treeclim [Zang, Biondi, 2015] для ПО R. Проанализирована корреляция (коэффициент корреляции Пирсона с оценкой доверительных интервалов путем бутстрэппинга) между значениями полученных древесно-кольцевых хронологий, т.е. индексами, и климатическими переменными за месяц начиная с июня года, предшествующего году роста, до сентября текущего года [Fritts, 1976]. После помесячного анализа исследовалась корреляция между индексами и суммарными осадками, а также усредненными значениями средних, минимальных и максимальных температур за условные сезоны длительностью от 2 до 9 месяцев.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характеристика древесно-кольцевых хронологий. На основе перекрестного датирования для восьми участков суммарно было отобрано 348 из 444 кернов с наилучшей межсерийной корреляцией и на их основе созданы древесно-кольцевые хронологии (рис. 3). Характеристика хронологий представлена в табл. 2. Длина хронологий составила от 171 до 267 лет, длина хронологий с момента, когда значение EPS становится выше 0,85, приблизительно на треть меньше – от 104 до 199 лет. Средний показатель EPS варьирует от 0,88 до 0,975, межсерийная корреляция – от 0,500 до 0,613, средняя чувствительность – от 0,250 до 0,324. Нужно отметить, что большинство показателей, за исключением AR1 и SNR, варьирует в относительно узких пределах.

Корреляция между древесно-кольцевыми хронологиями. В случае относительно небольших высот (до 600 м над ур. м.) корреляция между хронологиями в целом выше, чем между хронологиями для больших высот (табл. 3). Исключение составляет корреляция между хронологиями для участков 7 и 8. При увеличении разницы в высоте над уровнем моря между участками корреляция между хронологиями закономерно уменьшается. В частности, в случае хронологий для участков 1 и 2 значение коэффициента корреляции составляет 0,71, в то время как для участков 1 и 8-0,37. Наконец, корреляция между хронологиями, полученными на "соседних" высотах, также закономерно уменьшается при возрастании высоты над уровнем моря. Например, корреляция между хронологиями для участков 2 и 3 оставляет 0,77, в то время как для участков 6 и 7 она равна 0,41. Здесь, опять-таки, исключение составляют хронологии для участков 7 и 8.

Климатический отклик. Анализ корреляции между хронологиями и климатическими переменными показал, что для роста ели аянской наиболее важными являются осадки и максимальная температура месяца, причем максимальная климатическая чувствительность (когда корреляция была наибольшей) наблюдалась в период с 1983 по 2012 г. Как в случае осадков, так и максимальных температур значимые корреляции отрицательны, т. е. чем выше максимальная температура месяца или больше количество осадков, тем меньше величины индексов прироста. Значимые корреляции хронологий со средней и минимальной температурами месяца единичны и их величины меньше, чем с другими климатическими переменными. Поэтому средняя и минимальная температуры в дальнейшем не рассматривались.

Корреляцию между хронологиями и осадками можно детальнее проанализировать на



Рис. 3. Древесно-кольцевые хронологии с указанием числа кернов: 1 – индекс прироста, 2 – среднее значение индекса прироста, 3 – пороговое значение $EPS \ge 0.85$, 4 – число кернов

Характери	ют	и	ca	x	O	10.	ю	ий
	Т	а	б	Л	И	ц	а	2

-				Номер	участка			
Показатель	1	2	3	4	5	6	7	8
Число деревьев/кернов/деревьев с двумя кернами/кернов, использованных для анализа, шт.	65/65/ 0/54	56/56/ 0/51	68/68/ 0/54	17/33/ 16/33	16/30/ 15/30	63/63/ 0/63	16/31/ 15/31	43/48/ 5/32
Средняя длина серии, лет	115,8	136,1	139,1	113,4	168,8	153,0	108,8	119,0
Временной интервал	1843 - 2022	1818 - 2022	1781 - 2022	1846 - 2021	1755 - 2021	1806 - 2020	1851 - 2021	1820 - 2022
Длина древесно-кольцевой хронологии, лет	180	203	242	176	267	214	171	204
Временной интервал при EPS > 0,85	1893 - 2022	1854 - 2022	1873 - 2022	1912 - 2021	1841 - 2021	1820 - 2020	1893 - 2021	1918 - 2022
Средняя межсерийная корреляция	0,5	0,57	0,55	0,53	0,53	0,601	0,56	0,5
Пропущенные кольца, %	0,496	0,173	0,373	0	0,375	1,535	0,474	0,228
MS	0,3	0.259	0,264	0,25	0,28	0,324	0,257	0,25
SD	0,166	0,168	0,156	0,179	0,219	0,263	0,192	0,141
AR1	0,171	0,333	0,392	0,57	0,662	0,528	0,498	0,348
RTOT	0,304	0,362	0,303	0,237	0,27	0,381	0,301	0,26
RWT	_*	_	_	0,496	0,54	_	0,523	0,462
RBT	0,304	0,362	0,303	0,229	0,261	0,381	0,293	0,259
REFF	0,304	0,362	0,303	0,301	0,327	0,381	0,378	0,267
EPS	0,959	0,967	0,959	0,88	0,886	0,975	0,907	0,94
SNR	23,6	29	23,4	7,3	7,76	38,8	9,71	15,7

П р и м е ч а н и е. * – значение не рассчитывалось, поскольку для данного участка с каждого дерева был получен один керн. *MS* – средняя чувствительность; *SD* – стандартное отклонение; *AR1* – автокорреляция первого порядка; *RTOT* – средняя корреляция между сериями, включая корреляцию между сериями, полученными с одного дерева; *RWT* – средняя корреляция между сериями, полученными с одного дерева; *RBT* – средняя корреляция между сериями, полученными с одного дерева; *RWT* – средняя корреляция между сериями, полученными с одного дерева; *RBT* – средняя корреляция между сериями с разных деревьев; *REFF* – взвешенная средняя корреляция на основе *RWT* и *RBT*; *EPS* – expressed population signal; *SNR* – отношение сигнал/шум.

примере хронологии, полученной на высоте 590 м – участок 4 (рис. 4, *a*). На рисунке видно, что помесячная корреляция хронологии и осадков предшествующего календарного года положительна, но не значима. Корреляция с осадками текущего года в целом отрицательна, и выявляются значимые величины для февраля, июля и августа. Нужно отметить, что значимая корреляция с осадками февраля текущего года обнаружена только для двух хронологий из восьми, в то время как значимые корреляции с осадками июля или августа выявляются у большинства. При этом если рассматривать суммарные осадки июля – августа текущего года, то абсолютная величина корреляции оказывается выше по сравнению с величинами для отдельных месяцев. Это справедливо для всех хронологий, для которых выявлены значимые корреляции с осадками, поэтому далее рассматривался именно сезон июля – августа, а не отдельные месяцы. Единственным исключением оказалась хронология, полученная на высоте 1060 м над ур. м. (участок 8), в случае которой корреляция с суммарными осадками июля – августа оказалась незначимой (рис. 5, *a*).

Корреляцию с максимальными температурами месяца можно также проанализировать на примере хронологии для участка 4 (см. рис. 4, б). В случае месяцев предшествующего

Кросс-корреляция	между	7 3	хp	он	IO J	101	и	іми
	Та	а	б	л	И	ц	а	3

Номер участка и высота над ур. м., м	1 (450)	2 (470)	3 (530)	4 (600)	5 (650)	6 (750)	7 (870)	8 (1060)
1 (450)	1,0	*****	*****	*****	***	***	++	++
2 (470)	0,71	1,0	*****	*****	***	***	+	+
3 (530)	0,66	0,77	1,0	*****	***	++	++	++
4 (600)	0,67	0,84	0,78	1,0	*****	***	***	++
5 (650)	0,55	0,57	0,59	0,60	1,0	***	++	+
6 (750)	0,48	0,44	0,22	0,57	0,51	1,0	***	++
7 (870)	0,36	0,16	0,32	0,46	0,22	0,41	1,0	*****
8 (1060)	0,37	0,14	0,31	0,32	0,16	0,36	0,81	1,0

П р и м е ч а н и е. Нижняя часть таблицы – величина коэффициента корреляции (r), верхняя часть таблицы – категории величин коэффициента корреляции: ***** – значения выше 0,60, *** – значения от 0,40 до 0,59, ++ – значения от 0,20 до 0,39, + – значения до 0,19. Курсивом выделены незначимые величины коэффициента корреляции (p > 0,05).



Рис. 4. Результаты анализа корреляции между значениями индекса прироста (участок 4 на высоте 590 м над ур. м.) и двумя климатическими переменными – осадками (а) и максимальной температурой месяца (б); 1 и 2 – значимые и незначимые коэффициенты корреляции соответственно. Строчными буквами обозначены месяцы года, предшествующего году роста дерева, прописными – месяцы текущего года

года корреляция отрицательна и есть значимые величины для августа и ноября. Что касается текущего года, то корреляция вначале положительна и затем постепенно уменьшается и становится отрицательной, однако значимые величины отсутствуют. Если рассматривать среднюю максимальную температуру июля – августа предшествующего года, то выявляется значимая отрицательная корреляция, которая прослеживается у 6 из 8 хронологий и ее величины выше, чем отдельно для августа. Поэтому далее анализировались два варианта - средняя максимальная температура июля – августа и максимальная температура ноября (рис. 5, б, в). Средняя максимальная температура июля – августа предшествующего года оказалась незначимой для хронологий участков 7 (870 м над ур. м.) и 8 (1060 м над ур. м.). Значимой корреляции с максимальной температурой ноября предшествующего года не выявлено для хронологий участков 6 и 8 (750 и 1060 м над ур. м.).

Изменение климатического отклика с высотой над уровнем моря. На графиках, показывающих изменение значимых величин коэффициентов корреляции при увеличении высоты над уровнем моря, можно отметить положительные тренды (рис. 6). Однако корреляция с высотой значима только для средней максимальной температуры июля – августа предшествующего года (r = 0,94, p = 0,004). Для осадков она составляет 0,34 (p = 0,453), а максимальной температуры ноября предшествующего года – 0,38 (p = 0,451).

Если рассматривать незначимые коэффициенты корреляции между хронологиями и тремя выбранными климатическими переменными наряду со значимыми для выявления общих закономерностей (как, например, это было сделано в работе Сидора с соавт. [Sidor et al., 2015]), то в случае максимальных температур положительная связь их изменения с высотой становится более выраженной (рис. 6, б, в). Корреляция для максимальных температур ноября предшествующего года становится значимой (r = 0,73, p = 0,040), а корреляция для средней максимальной температуры июля - августа предшествующего года увеличивается (r = 0,99, p <0,001). Для осадков тренд практически не меняется (рис. 6, а), и корреляция с высотой остается незначимой (r = 0.55, p = 0.156). Таким образом, если го-



Рис. 5. Корреляция между индексами прироста и тремя климатическими переменными: *a* – сумма осадков июля – августа текущего года, *б* – средняя максимальная температура июля – августа предшествующего года, *в* – максимальная температура ноября предшествующего года; 1 и 2 – значимые и незначимые коэффициенты корреляции

ворить об осадках, то их влияние на радиальный прирост ели аянской с увеличением высоты над уровнем моря значимо не меняется. Влияние же максимальных температур быстро уменьшается с высотой над уровнем моря.

обсуждение

Результаты проведенного исследования показывают, что, с одной стороны, полученные древесно-кольцевые хронологии имеют



Рис. 6. Зависимость величин коэффициента корреляции между хронологиями и климатическими переменными от высоты над уровнем моря: *a* – сумма осадков июля – августа текущего года, *б* – средняя максимальная температура июля-августа предшествующего года; *и 2* – значимые и незначимые величины коэффициента корреляции соответственно; *3* – линия тренда для значимых величин; *4* – общая линия тренда для значимых и незначимых величин

достаточную для дендроклиматических исследований среднюю чувствительность (от 0,250 до 0,367). Но, с другой стороны, вопрос о пригодности ели аянской для реконструирования долговременных климатических изменений для территории Южного Сихотэ-Алиня остается спорным.

Во-первых, хотя ель аянская считается долгоживущим видом и ее возраст может достигать 500 лет [Манько, 1987], в лесных условиях генеративные деревья максимального календарного возраста отличаются от схожих по размерам генеративных деревьев меньшего возраста тем, что они долгое время находились в угнетенном состоянии [Петренко и др., 2016]. Период угнетения деревьев ели аянской до момента выхода в полог древостоя, т. е. до перехода из виргинильного в генеративное онтогенетическое состояние, может составлять 250-270 лет [Omelko et al., 2018]. Иначе говоря, максимальный возраст дерева достигается не за счет долгого нахождения в генеративном состоянии (как, например, у кедра корейского [Omelko et al., 2018]), а за счет длительного периода угнетения в имматурном и виргинильном состоянии. В угнетенных условиях рост деревьев в большей степени обусловлен фитоценотическими взаимодействиями, нежели влиянием климата [Шиятов и др., 2000]. Поэтому начальная часть серии измерений ширины годичных колец, полученной с дерева, имеющего большой возраст, будет малополезна для реконструкции климата. Также нужно учитывать, что указанный в работе Ю. И. Манько [1987] максимальный возраст характерен для деревьев, произрастающих на северной границе ареала.

Во-вторых, древесина ели аянской сильно подвержена гниению, особенно во влажных и теплых условиях Южного Сихотэ-Алиня [Omelko et al., 2016]. По этой причине основной причиной гибели деревьев ели аянской в лесах Южного Сихотэ-Алиня является сердцевинная гниль ствола [Omelko et al., 2018]. Это приводит к тому, что в древостоях практически не встречаются старовозрастные генеративные деревья [Omelko et al., 2018]. Получить образцы древесины, пригодные для дендрохронологических исследований, с валежа ели аянской не представляется возможным. Это важное отличие от кедра корейского, в случае которого возможна реконструкция климатических переменных на основе древесины с мертвых деревьев (валежа) [Ukhvatkina et al., 2018]. Таким образом, длина реконструкций климатических переменных на основе измерений ширины годичных колец ели аянской (если рассматривать интервал с *EPS* > 0,85) редко будет превышать 150-200 лет.

Анализ корреляции между древеснокольцевыми хронологиями и климатическими переменными позволил установить, что на радиальный прирост ели аянской в пределах южного Сихотэ-Алиня оказывают наибольшее влияние осадки июля - августа текущего года и максимальная температура (среднее значение июля - августа предшествующего года и ноябрь предшествующего года). Как в случае осадков, так и в случае максимальных температур связь отрицательная. Незначительный отклик радиального прироста на среднемесячные и минимальные месячные температуры может объясняться тем, что в Южном Сихотэ-Алине ель аянская находится ближе к южной границе своего ареала, и на ее рост влияют именно высокие температуры.

Что касается отрицательной корреляции хронологий с осадками, то этот результат оказался неожиданным, поскольку все виды рода ель, и, в частности, ель аянская, считаются влаголюбивыми [Усенко, 1969; Манько, 1987]. Возможная причина заключается в том, что ель аянская, хотя и предпочитает сырые и прохладные местообитания, но не выносит заболачивания [Усенко, 1969; Манько, 1987]. В Южном Сихотэ-Алине ель аянская не испытывает недостатка влаги, а ее переизбыток приводит к застою воды в почве, негативно влияя на формирование годичного кольца, что косвенно подтверждается плохим ростом, ели аянской в условиях заболачивания почвы [Усенко, 1969; Манько, 1987]. При этом за июль - август в среднем выпадает около 230 мм осадков, т.е. около 34 % от годовой нормы. Максимальная сумма осадков за эти месяцы в отдельные годы достигала 474 мм, что приводило к очень сильному переувлажнению. Обильные летние осадки, обусловленные муссонным климатом, оказывают влияние на середину и конец периода формирования радиального прироста.

В аналогичном исследовании связи климата и радиального прироста ели аянской вдоль высотного градиента на северо-востоке Китая, г. Чанбайшань [Dapao et al., 2006], показано, что осадки апреля – мая текущего года отрицательно влияют на рост ели в кедровошироколиственных и темнохвойных лесах, т.е. нижнем и среднем поясах гор, а осадки за весь период формирования кольца (с октября предшествующего года по сентябрь текущего года) отрицательно влияют на рост ели аянской в лесах с участием березы Эрмана, т. е. в верхнем поясе гор. Количество выпадающих на г. Чанбайшань осадков за год составляет 750 мм, что сходно с количеством осадков для территории Южного Сихотэ-Алиня (830 мм).

Значимого изменения коэффициентов корреляции между хронологиями и осадками с увеличением высоты над уровнем моря выявлено не было. Но нужно отметить, что корреляция с осадками максимальна для участка 4 (высота 590 м, нижняя часть склона, близко к долине ручья), минимальна для хронологии, полученной для участка 5, расположенного на крутом склоне (высота 650 м), и незначима для участка 8 (высота 1060 м, гребень). Исходя из особенностей рельефа указанных участков можно предположить, что корреляция с осадками уменьшается в тех местах, где влага в почве не застаивается. Однако для более обоснованного подтверждения этого вывода нужны дополнительные исследования.

Отрицательная реакция на максимальные температуры летнего периода предшествующего года выявлена в дендрохронологических исследованиях для P. jezoensis, Picea crassifolia и ряда других видов [Dapao et al., 2006; Liang et al., 2010; Gao et al., 2013; Qi et al., 2022]. Повышенные температуры могут оказывать влияние на рост деревьев разными путями, в том числе через повышение дыхания, которое сопровождается большим расходом питательных веществ, через временное прекращение транспирации (при повышении температуры до определенного уровня закрываются устьица хвои), а также через повышение испарения почвенной влаги, что приводит к ее недостатку. Так или иначе эти процессы приводят к уменьшению запаса питательных веществ, который создается в текущем году и необходим для формирования годичного кольца в следующем году [Fritts, 1976; Cook, Kairiukstis, 1990].

Механизм отрицательной реакции на максимальные температуры ноября, по всей видимости, более сложен. Окончание формирования годичного кольца у ели аянской на территории Южного Сихотэ-Алиня происходит в начале или середине сентября. До наступления весны фотосинтез у ели протекает по сокращенному типу и питательные вещества не запасаются [Schaberg et al., 1995; Bag et al., 2020]. Длительные оттепели, перемежающиеся с волнами холода в период смены атмосферной циркуляции на границе взаимодействия воздушных масс над материком и Тихим океаном в ноябре, приводят к оттаиванию и последующему замерзанию воды в хвое, сопровождающихся началом и приостановкой фотосинтеза сокращенного типа. Это, в свою очередь, приводит к тому, что накопленные за лето ресурсы расходуются на фотосинтез и при этом не происходит их восполнение [Strimbeck et al., 1995].

Таким образом, отрицательное влияние максимальных температур июля – августа и ноября приводит к снижению запаса питательных веществ, что обусловливает формирование более узкого годичного кольца в следующем году [Шиятов и др., 2000]. Учитывая неравномерный характер потепления в течение года, а именно, тот факт, что происходит увеличение температур именно в осеннезимний период [Ukhvatkina et al., 2018; Третий оценочный доклад..., 2022], можно предположить, что изменение климата в будущем может значительно повлиять на рост и развитие ели аянской.

Величины корреляции хронологий с максимальными температурами (как среднего значения июля – ноября предшествующего года, так и ноября предшествующего года) быстро уменьшаются с увеличением высоты над уровнем моря. Для древесно-кольцевой хронологии, полученной на высоте 1060 м, не выявлено значимых корреляций ни с одним из двух вариантов максимальных температур.

Уменьшение величин корреляции с максимальными температурами с увеличением высоты над уровнем моря объясняется тем, что в целом ель аянская приспособлена именно к прохладным условиям [Усенко, 1969; Манько, 1987]. Также важно и то, что с увеличением высоты меняются сезонные перепады температур. Наблюдения за градиентом температур непосредственно на территории исследования отсутствуют, но можно сравнить температуры по данным метеостанции Чугуевка, расположенной на высоте 200 м над ур. м., и метеостанции на Верхнеуссурийском стационаре (МП7), расположенной на высоте 800 м над ур. м. Максимальная температура августа по данным многолетних наблюдений на Чугуевской метеостанции составляет 26,7 °С, в то время как на стационаре - 21,3 °С (разница температур 5,4 °С). В ноябре по метеостанции Чугуевка максимальная температура в среднем составляет 1,3 °С, а по метеостанции МП7-2,54 °С (разница температур уменьшается и в абсолютном выражении составляет 1,24 °С). При этом перепад максимальных температур по метеостанции Чугуевка с августа по ноябрь составляет 25,4 °С, а на метеостанции стационара - 18,8 °С. Следовательно, на большей высоте не только относительно прохладнее, но и меньше перепад температур в важный для радиального прироста ели аянской период. Вероятно, поэтому более высокая корреляция с максимальными температурами наблюдается на относительно небольших высотах.

Основываясь на полученных результатах, можно говорить о том, что при продолжении потепления климата, которое в Южном Сихотэ-Алине происходит как раз за счет повышения осенне-зимних температур [Ukvatkina et al., 2018], наибольшее отрицательное воздействие на рост деревьев ели аянской будет проявляться на высотах до 600-650 м. На этих высотах корреляция между хронологиями и максимальной температурой ноября предшествующего года имеет наибольшие значения. Долговременных трендов на изменение количества осадков по данным метеорологических наблюдений и результатам дендрохронологических исследований [Ukhvatkina et al., 2021] в регионе не выявляется, однако согласно расчетам с понижением высоты существует тренд на аридизацию климата, а с повышением - на гумидизацию [Ван, Шарая, 2021]. При таком сценарии увеличение количества осадков отрицательно повлияет на рост деревьев ели аянской в верхнем поясе гор.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенного исследования созданы древесно-кольцевые хронологии по ели аянской для восьми участков древостоев, распределенных по высоте от 460 до 1060 м над ур. м. Показатели хронологий, такие как средняя чувствительность, средняя межсерийная корреляция, значение *EPS* свидетельствуют о том, что хронологии по ели аянской, полученные в Южном Сихотэ-Алине, могут использоваться для дендроклиматических исследований.

Анализ связи между хронологиями показывает, что на относительно небольших высотах до 600 м над ур. м. корреляция между хронологиями в целом выше, чем корреляция для больших высот. Корреляция между хронологиями, полученными на "соседних" высотах, закономерно уменьшается при возрастании высоты над уровнем моря.

Установлено, что на радиальный прирост ели аянской в пределах Южного Сихотэ-Алиня оказывают влияние осадки июля - августа текущего года и максимальная температура предшествующего года (среднее значение июля – августа и температура ноября). Как в случае осадков, так и в случае максимальных температур корреляция отрицательная. Значимые корреляции со среднемесячными и минимальными месячными температурами единичны. Значимого изменения коэффициента корреляции между хронологиями и осадками с увеличением высоты над уровнем моря выявлено не было. Учитывая особенности расположения участков, на которых отбирались керны, в рельефе можно предположить, что отклик радиального прироста на осадки зависит от возможности удержания влаги в почве в месте произрастания деревьев. Однако это предположение требует дальнейших исследований с привлечением большего количества данных. Корреляция хронологий по ели аянской с максимальными температурами быстро уменьшается с увеличением высоты над уровнем моря.

Таким образом, в результате исследования впервые выявлены климатические переменные, определяющие радиальный прирост деревьев ели аянской в Южном Сихотэ-Алине. Показано, что при дальнейшем изменении климата наибольшее отрицательное воздействие на рост деревьев ели аянской будет проявляться на высотах до 600-650 м над ур. м. Полученные результаты важны для дальнейшего анализа влияния климатических изменений на рост и распространение лесообразующих видов на юге Дальнего Востока России.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-24-20100, https://rscf. ru/project/22-24-20100/

- Ван П. С., Шарая Л. С. Высотные тренды распределения атмосферных осадков в Нижнем Приамурье // Биоразнообразие, состояние и динамика природных и антропогенных экосистем России: материалы Всерос. науч.-практ. конф., г. Комсомольск-на-Амуре, 9 декабря 2021 г. Комсомольск-на-Амуре: Амур. гум.пед. гос. ун-т, 2021. С. 282–287.
- Калиниченко Е.П., Калиниченко В.П. Влияние температуры и влажности воздуха на прирост по высоте подроста хвойных пород в условиях влажности почвы, близкой к оптимальной // Экология. 1974. № 3. С. 43–50.
- Кожевникова Н. К. Динамика погодно-климатических характеристик и экологические функции малого лесного бассейна // Сиб. экол. журн. 2009. Т. 16, № 5. С. 695-703.
- Колесников Б. П. Кедровые леса Дальнего Востока. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 261 с.
- Манько Ю. И. Ель аянская. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1987. 280 с.
- Омелько А. М., Ухваткина О. Н., Жмеренецкий А. А., Петренко Т. Я., Сибирина Л. А. Формирование популяционной мозаики *Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc. в древостое кедрово-широколиственного леса на юге российского Дальнего Востока // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2019. Vol. 4, N 2. C. 1–18. doi: https://doi.org/10.21685/2500-0578-2019-2-1
- Орлов А. Я. Хвойные леса Амгунь-Буреинского междуречья. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 208 с.
- Петренко Т. Я., Ухваткина О. Н., Омелько А. М., Жмеренецкий А. А. Развитие виргинильных растений *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr. в древостое девственного кедрово-широколиственного леса на территории южного Сихотэ-Алиня // Изв. ИрГУ. Серия. Биология. Экология. 2016. Т. 18. С. 14–26.
- Таранков В. И. Макроклимат лесов Южного Приморья. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1974. 224 с.
- Третий оценочный доклад об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. Общее резюме. СПб.: Наукоемкие технологии, 2022. 124 с.
- Усенко Н. В. Деревья, кустарники и лианы российского Дальнего Востока. Хабаровск: Кн. изд-во, 1969. 416 с.
- Шиятов С. Г., Ваганов Е. А., Кирдянов А. В., Круглов В. Б., Мазепа В. С., Наурзбаев М. М., Хантемиров Р. М. Методы дендрохронологии. Ч. І. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации: учеб.-методич. пособие. Красноярск: КрасГУ, 2000. 80 с.
- Яковлева А. Н. Эколого-фитоценотические особенности пространственного распределения лесной растительности южного Сихоте-Алиня (на примере Верхнеуссурийского стационара): автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05, 03.00.16. Владивосток, 2004. 19 с.
- Altman J., Ukhvatkina O. N., Omelko A. M., Macek M., Plener T., Pejcha V., Cerny T., Petrik P., Srutek M., Song J.-S., Zhmerenetsky A. A., Vozmishcheva A. S., Krestov P. V., Petrenko T. Y., Treydte K., Dolezal J. Poleward migration of the destructive effects of tropical cyclones during the 20th century // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America (PNAS). 2018. N 115(45). P. 11543-11548. doi: https://doi.org/10.1073/pnas.1808979115

- Andreassen K., Solberg S., Tveito O. E., Lystad S. L. Regional differences in climatic responses of Norway spruce growth in Norway // Forest Ecol. and Management. 2006. N 222. P. 211-221.
- Bag P., Chukhutsina V., Zhang Z., Paul S., Ivanov A., Shutova T., Croce R., Holzwarth A., Jansson S. Direct energy transfer from photosystem II to photosystem I confers winter sustainability in Scot Pine // Nat. Commun. 2020. N 11. P. 1–13. doi: https://doi. org/10.1038/s41467-020-20137-9
- Brifa K. R., Jones P. D. Measuring the statistical quality of a chronology. Methods of dendrochronology: applications in the environmental sciences. International Institute for Applied Systems Analysis (IIASA). Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1990. P. 137–152.
- Bunn A. G. A dendrochronology program library in R (dplR) // Dendrochronologia. 2008. Vol. 26, N 2. P. 115–124
- Cook E. R. A time series approach to tree ring standardization, Dissertation. The University of Arizona / Tucson, 1985. 183 p.
- Cook E. R., Kairiuktis L. A. Methods of dendrochronology // Applications in the environmental science. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1990. P. 34.
- Dapao Y., Qingli W., Wang G. G., Limin D. Dendroclimatic response of *Picea jezoensis* along an altitudinal gradient in Changbai Mountains // Since in China: Ser. E Technol. Sci. 2006. Vol. 26. P. 150-151. doi: https://doi. org/10.1007/s11434-006-8116-0
- Fritts H. Tree Rings and Climate. N.Y.: Acad. Press, 1976. 567 p.
- Gao L. L., Gou X. H., Deng Y., Yang M. X., Zhao Z. Q., Cao Z. Y. Dendroclimatic response of *Picea crassifolia* along an Altitudinal gradient in the Eastern Qilian Mountains, Northwest China // Arctic, Antarctic and Alpine Res. 2013. Vol. 45, N 4. P. 491-499.
- Holmes R. L. Computer-assisted quality control in the tree-ring dating and measurement // Tree Ring Bulle. 1983. Vol. 43, P. 69-75.
- Liang E., Shao X., Eckstein D., Liu X. Spatial variability of tree growth along a latitudinal transect in the Qilian Mountains, northeastern Tibetan Plateau // Canadian J. Forest Res. 2010. Vol. 40. P. 200-211.
- Omelko A. M., Ukhvatkina O. N., Zhmerenetsky A. A. Disturbance history and natural regeneration of an old-growth Korean pine-broadleaved forest in the Sikhote-Alin mountain range, Southeastern Russia // Forest Ecol. and Management. 2016. Vol. 360, P. 221–234. doi: http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2015.10.036
- Omelko A., Ukhvatkina O., Zhmerenetsky A., Sibirina L., Petrenko T., Bobrovsky M. From young to adult trees: How spatial patterns of plants with different life strategies change during age development in an old-growth Korean pine-broadleaved forest // Forest Ecol. and

Management. 2018. Vol. 411, P. 46-66. doi: https://doi. org/10.1016/j.foreco.2018.01.023

- Qi C., Jiao L., Xue R., Wu X., Du D. Timescale Effects of Radial Growth Responses of Two Dominant Coniferous Trees on Climate Change in the Eastern Qilian Mountains // Forests. 2022. Vol. 13, N 72. P. 1–17. doi: https:// doi.org/10.3390/f13010072
- R Core Team (2019) R: A Language and Environment for Statistical Computing. URL: www.R-project.org/
- Rinn F. TSAP V3.5. Computer program for tree-ring analysis and presentation. Heidelberg: Frank Rinn Distribution, 1996. 269 p.
- Schaberg P. G., Wilkinson R. C., Shane J. B., Donnely J. R., Cali P. F. Winter photosynthesis of red spruce from three Vermont seed sources // Tree Physiol. 1995. Vol. 15. P. 345-350.
- Sidor C. G., Popa I., Vlad R., Cherubini P. Different treering responses of Norway spruce to air temperature across an altitudinal gradient in the Eastern Carpathians (Romania) // Trees. 2015. Vol. 29. P. 985-997.
- Stokes M. A., Smiley T. L. An introduction to the tree-ring dating. Chicago: University of Chicago Press, 1968. 110 p.
- Strimbeck P. G., Schaberg D. H., DeHayes D. H., Shne J. B., Hawley G. J. Midwinter dehardening of montane red spruce during a natural thaw // Can. J. of Forest Res. 1995. Vol. 25. P. 2040-2044. doi: https://doi.org/10.1139/ x95-221
- Tardif J., Camarero J., Ribas M., Gutierrez E. Spatiotemporal variability in tree growth in the central Pyrenees: climatic and site influences // Ecol. Monogr. 2003. Vol. 73, N 2. P. 241-257.
- Ukhvatkina O, Omelko A., Kislov D., Zhmerenetsky A., Epifanova T., Atlman J. Tree-ring-based spring precipitation reconstruction in the Sikhote-Alin' Mountain range // Clim. Past. 2021. N 17. P. 951–967. doi: https:// doi.org/10.5194/cp-17-951-2021
- Ukhvatkina O. N., Omelko A. M., Zhmerenetsky A. A., Petrenko T. Y. Autumn-winter minimum temperature changes in the southern Sikhote-Alin mountain range of northeastern Asia since 1529 AD // Clim. Past. 2018. Vol. 14. P. 57-71. doi: https://doi.org/10.5194/ cp-14-57-2018
- Wigley T. M. L., Brifa K. R., Jones P. D. On the average value of correlated time series, with applications in dendroclimatology and hydrometeorology // J. of Climate & Appl. Meteorol. 1984. Vol. 23, N 2. P. 201-213.
- Yim Yang-Jai. Distribution of forest vegetation and climate in the Korean Peninsula // Japan J. Ecol. 1977. Vol. 27, N 3. P. 177–189.
- Zang C., Biondi F. Treeclim: an R package for the numerical calibration of proxy-climate relationships // Ecography. 2015. Vol. 38. P. 01–06. doi: https://doi.org/10.1111/ ecog.01335

Changes in dendroclimatic response of the *Picea jezoensis* (Siebold & Zucc.) Carriere along altitudinal gradient in the Southern Sikhote-Alin

O. N. UKHVATKINA, A.M. OMELKO, A. A. ZHMERENETSKY

Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences 690022, Vladivostok, 100 let Vladivostoku av., 159 E-mail: ukhvatkina@biosoil.ru

We studied influence of precipitation and surface air temperature on the radial growth of Yezo spruce Picea jezoensis (Siebold & Zucc.) Carriere, as well as changes in this influence with increasing altitude in southern Sikhote-Alin. For purpose of the study 444 cores were taken from eight sites located within the small river basin at altitudes from 460 to 1060 m a. s. l. As a result of the study, for the first time for the south of the Russian Far East, 8 tree-ring chronologies were created based on Yezo spruce tree rings measurements with a duration of 171 to 267 years. An analysis of the correlation between the obtained chronologies and climatic variables showed that the radial growth of the Yezo spruce within the southern Sikhote-Alin is influenced by precipitation in July-August of the current year ($r = -0.33 \dots -0.60$), the average maximum temperature in July-August of the previous year (r = -0.25 ... -0.47) and the maximum temperature in November of the previous year (r = -0.34...-0.54). It is shown that the values of the correlation coefficient of chronologies with maximum temperatures quickly decrease with increasing height above sea level. At the same time, there is no significant change in the value of the correlation coefficient of chronologies with precipitation with an increase in altitude above sea level. The obtained results show the complexity of the relationship between the radial growth of Yezo spruce and climatic variables and suggest that climate warming in southern Sikhote-Alin will have the greatest negative impact on the growth the spruce trees at altitudes up to 600-650 m a. s. l. The increase in precipitation will adversely affect Yezo spruce growth in the upper mountain belt.

Key words: dendrochronology, tree ring, tree-ring chronology, Picea jezoensis, Sikhote-Alin, elevation gradient.