Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук «БИН РАН»

На правах рукописи

Научный доклад
об основных результатах подготовленной
научно-квалификационной работы

Михайлов Сергей Алексеевич

# Радиальный прирост *Pinus sylvestris* L. в субклимаксовых и периодически нарушаемых пожарами северотаёжных сосновых лесах Кольского полуострова

Специальность 03.02.08 —
«Экология (в биологии)»

Научный руководитель:
доктор биологических наук, профессор
Горшков Вадим Викторович

Санкт-Петербург — 2025

## Общая характеристика работы

**Актуальность темы.** На территории Европы дендрохронологические исследования имеют длительную, почти 150-летнюю историю. В последние десятилетия основное внимание в них обращено на выявление влияния на рост древесных растений современного изменения климата и таких антропогенных факторов, как рубки и промышленное загрязнение. При этом в качестве тестового вида часто выступает сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) — один из доминирующих видов северотаёжных лесов, обладающий широким ареалом и высокой экологической амплитудой. Однако, несмотря на большое количество работ, остаются малоизученными два важных аспекта:

1. Особенности радиального прироста в субклимаксовых старовозрастных и восстанавлиющихся после низовых пожаров средневозрастных лесных сообществах;
2. Различия климатического отклика прироста разных возрастных групп особей в составе ценопопуляций в сообществах с различной давностью нарушения.

Кроме того, большинство предыдущих исследований были сосредоточены на хозяйственно используемых лесах возрастом 40–120 лет, тогда как старовозрастные лесные сообщества без следов антропогенного воздействия остаются практически не изученными, несмотря на то, что находятся на грани исчезновения. Особую актуальность такие исследования приобретают для северотаёжных лесов на верхнем пределе распространения сосны, где рост древесных растений жёстко лимитируется температурами. Понимание того, как первичные леса преобразуют климатический сигнал в радиальном приросте сосны, крайне ограничено. Это необходимо учитывать в условиях усиливающегося воздействия как климатических, так и антропогенных факторов.

**Целью** данной работы является изучение динамики радиального прироста сосны обыкновенной и его связи с климатическими параметрами в ненарушенных субклимаксовых и восстанавлиющихся после низовых пожаров северотаёжных сосновых лесах.

Для достижения поставленной цели были поставлены следующие **задачи**:

1. Построить древесно-кольцевые хронологии сосны обыкновенной в лесных сообществах западной части Кольского полуострова с различной давностью нарушения (100–400 лет);
2. Оценить вклад температур и осадков в формирование радиального прироста сосны обыкновенной с использованием корреляционного анализа на основе совокупных данных за период 1950–2021 гг.: как по отдельным месяцам и их группам различной продолжительности (от 1 до 7 месяцев), так и по скользящим 30-летним временны́м периодам — пошагово (погодично) сдвигающимся интервалам с 1952–1981 по 1992–2021 гг.
3. Сравнить характер климатического отклика в субклимаксовых старовозрастных и восстанавливающихся средневозрастных лесных сообществах.

**Научная новизна:**

1. Впервые в пределах одного климатопа выполнено комплексное сравнение динамики радиального роста сосны обыкновенной в ненарушенных субклимаксовых и восстанавливающихся после низовых пожаров северотаежных сосновых лесах на верхнем пределе распространения вида;
2. Установлена ключевая роль старовозрастного компонента древесного яруса в формировании устойчивого климатического сигнала, независимо от частоты нарушений в прошлом.

**Практическая значимость** данной работы заключается в возможности использования полученных результатов:

1. Для интерпретации климатического сигнала в дендрохронологических рядах с учётом состояния среды и истории нарушений;

2. В системе долгосрочного мониторинга климатических изменений на севере европейской части России;
3. При планировании лесохозяйственной деятельности в северотаёжных лесах;
4. При уточнении методик дендроклиматических реконструкций на основе сосны обыкновенной.

**Методология и методы исследования.** В основе работы лежат метод постоянных пробных площадей, лесоводственные методы оценки параметров древостоев, метод геоботанических описаний, дендрохронологический и дендроклиматический анализ. Автор работал под руководством группы Лаборатории экологии растительных сообществ БИН РАН. Группа имеет более чем 40-летний опыт изучения структуры и динамики биогеоценозов Крайнего Севера и поддерживает сеть постоянных пробных площадей в труднодоступных районах Кольского полуострова, заложенных в различные временные периоды (1984–2021 гг.).

**Основные положения, выносимые на защиту:**

1. Радиальный прирост сосны обыкновенной в северотаёжных лесах Кольского полуострова определяется главным образом температурой июля текущего вегетационного сезона, при дополнительном влиянии температур марта текущего и мая предыдущего года;
2. Характер климатического отклика существенно зависит от состояния растительного сообщества: в субклимаксовых старовозрастных сообществах стабильная среда выравнивает воздействие климатических факторов за счёт наличия старовозрастного компонента древостоя; в таких сообществах реакция прироста ограничивается параметрами текущего сезона и отличается высокой устойчивостью. Напротив, в восстанавливающихся средневозрастных сообществах климатический отклик менее стабилен и включает влияние климатических условий предыдущего года.

**Личный вклад.** Автор принимал активное участие в разработке темы, планировании и проведении исследования, а также в подготовке публикаций по его материалам. Участвовал в сборе, обработке и анализе полевых данных; в экспедиции 2021 года принимал участие в закладке пробных площадей и отборе кернов. Выполнил лабораторную обработку и измерения полевого материала, провёл анализ полученных данных и подготовку научно-квалификационной работы.

**Апробация результатов исследования.** Основные результаты по теме научно-квалификационной работы изложены в 2 печатных изданиях, 1 из которых изданы в журналах, рекомендованных ВАК, 1 — в периодических научных журналах, индексируемых Scopus.

## Основное содержание работы

## Глава 1. Литературный обзор и состояние вопроса

**Историко-философский очерк развития дендрохронологии.** Представлен историко-философский очерк становления дендрохронологии как самостоятельной научной дисциплины. Прослеживается развитие представлений о годичных кольцах от античных времён до Нового времени, а также формирование теоретических и методологических основ дендрохронологического анализа в XX веке. Показано, как наблюдения за древесиной стали основой для появления дендрохронологического подхода. Рассматривается вклад Э. Дугласа, положившего начало американской школе дендрохронологии и впервые показавшего связь годичных колец с климатическими факторами и солнечной активностью. Описано развитие советской школы, включая работы Ф. Н. Шведова, А. Е. Шиятова, Е. А. Ваганова и др., а также формирование реконструктивистского подхода.

Рассматривается становление моделей роста и их влияние на последующие исследования. Отмечено значение междисциплинарных связей с экологией, геологией, астрономией и климатологией. Рассмотрено появление ключевых методологических трудов в 1970–1990-х гг., развитие камбиальных моделей как основы современного анализа экологических и климатических сигналов.

**Некоторые важные методологические аспекты.** Рассмотрены основные методологические аспекты дендрохронологических и дендроанатомических исследований. Изложены современные подходы к дендроэкологическим исследованиям, в частности к анализу ксилогенеза. Рассматриваются фазы формирования годичного кольца древесины, температурные и влажностные ограничения роста, сезонная динамика прироста и его межгодовая изменчивость. Рассматривается применение некоторых моделей камбиального роста для интерпретации внутрисезонной динамики камбиальной активности.

**Влияние климата на рост древесных растений.** Анализируется влияние климата на радиальный прирост и анатомические признаки древесины. Сравниваются адаптивные стратегии различных древесных видов (дуб, сосна, ель), включая различные стратегии регуляции транспирации, пластичность анатомических признаков, а также вариабельность отклика на экстримальные климатические события в зависимости от возраста и экологических условий. Показана роль анатомических данных в интерпретации реакций на экстремальные климатические события.

**Влияние техногенного загрязнения на наземные экосистемы.** Рассматриваются последствия длительного воздействия тяжёлых металлов и $SO_2$, их влияние на состав напочвенного покрова, биоразнообразие и физиологическое состояние древесных растений. Приведены обобщения на основе данных из Америки, Азии и Европы, включая «Чёрный треугольник» в Судетах и Кольский полуостров. Показана пространственная неоднородность реакции древостоев, снижение их продуктивности и различия в восстановительных процессах.

**Заключение по главе 1.** Проведённый обзор литературы и анализ существующих исследований показывают, что радиальный прирост сосны обыкновенной и других лесообразующих видов демонстрируют высокую чувствительность к климатическим экстремумам и антропогенным воздействиям. Остаются неясными некоторые вопросы пластичности ксилемы на клеточном уровне, особенно в старовозрастных лесных сообществах и в различных экологических условиях.

Различия в отклике древесных пород на климатические и техногенные стрессоры обусловлены как видоспецифическими особенностями, так и локальными условиями местообитания, возрастной структурой популяций и историей нарушений. Это подчёркивает необходимость междисциплинарного подхода и объединения краткосрочных и долгосрочных методов наблюдений и анализа.

Особое внимание уделено в обзоре вопросам методологии: современным подходам к стандартизации рядов, пробоподготовке и анатомическим измерениям ксилемы. Акцент сделан на важности точных полевых наблюдений, сопоставлении данных с климатическими переменными и интеграции анатомических показателей в классические дендрохронологические исследования.

## Глава 2. Материалы и методы

**Характеристика района исследования.** Кольский полуостров — одна из наиболее древних частей европейского материка, в плейстоцене подвергшаяся воздействию четырёх покровных оледенений. Материковый лед выполнял выпахивающую функцию, при этом каждое последующее оледенение в значительной степени уничтожало следы предыдущего.

Кольский полуостров расположен в Атлантико-Арктической зоне умеренного климатического пояса, где часто происходит поступление тёплых воздушных масс из северной Атлантики и холодных — из атлантического сектора Арктики. Для региона характерны прохладное лето, тёплая осень, мягкая зима и затяжная поздняя весна [1; 2]. По данным метеостанции г. Ковдор (наиболее близкой к району исследований), за 2005–2016 гг. среднегодовая температура воздуха составляет 0,9 °C. Для периода 1936–1980 гг. она равнялась −1 °C [3].

Для Кольского полуострова наиболее характерны почвы Al-Fe-гумусовой группы, включая Al-Fe-гумусовые подзолистые и скрытоподзолистые почвы [4]. Лесные почвы Кольского полуострова по особенностям термического режима относятся к типу длительно сезоннопромерзающих.

Кольский полуостров расположен в полосе северотаёжных лесов Карельско-Кольской провинции подпровинции Североевропейской таёжной провинции [5]. Основные лесообразующие виды — сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.; 30–50% лесопокрытой площади) и ель сибирская (*Picea obovata* Lebed.; около 33% лесопокрытой площади). В составе сосновых и еловых лесов встречается берёза пушистая (*Betula pubescens* Ehrh.), образующая самостоятельные сообщества [6].

Формация сосновых лесов представлена группами сосняков лишайниковых, лишайниково-зеленомошных, долгомошных и сфагновых. Для древостоев сосняков лишайниковых характерны высокая разреженность, малая сомкнутость и очень низкие показатели полноты и продуктивности. В мохово-лишайниковом ярусе обычно полностью преобладают лишайники, доля которых достигает 70–99%. Доминантами являются виды рода *Cladina*. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса, как правило, не превышает 25% [7].

**Характеристика пробных площадей.** Район исследования расположен в западной части Кольского полуострова в окрестностях 67,82° с. ш., 31,32° в. д. Работа велась на семи постоянных пробных площадях (ПП) размером 50 × 50 м (приблизительно 0,25 га), три из которых были заложены в 2021 г. (рисунок 1). Характеристика исследуемых ПП приведены в таблице 1. Закладка ПП выполнялась по методике, принятой в Лаборатории экологии растительных сообществ БИН РАН.

Исследуемые сообщества являются сосняками — характеризуются доминированием сосны обыкновенной по суммам площадей сечений и запасу древостоя. В частности, представлены сосняки лишайниковые (*Pinetum cladinosum*), сосняки зеленомошные (*Pinetum hylocomiosum*), сосновые редколесья (*Subpinetum cladinosum*) и сосново-еловые лишайнико-кустарничковые леса (*Piceeto-pinetum fruticoloso-hylocomiosum* и *Piceeto-pinetum cladinoso-hylocomiosum*). Для сообществ характерно присутствие ели сибирской и берёзы пушистой. В напочвенном покрове доминируют лишайники рода *Cladina*, кустарнички рода *Vaccinium*.

На ПП представлены сообщества:

1. Восстанавливающиеся средневозрастные — ПП 96, 81, 93[1];
2. Субклимаксовые старовозрастные — ПП 100, L11, LL;
3. Периодически нарушаемые старовозрастные— ПП 80.

Все деревья на ПП включены в работу; для каждой особи фиксировались диаметр на высоте груди ($D_{1.3}$) и высота, которая в случае невозможности выполнить измерения для данного дерева аппроксимировалась уравнением:

$$H = H_{\max}\left(1 - e^{-\lambda D_{1.3}}\right)$$

.

[1]Здесь и далее: сортировка по степени восстановления древесного яруса и, следовательно, суммам площадей сечений.

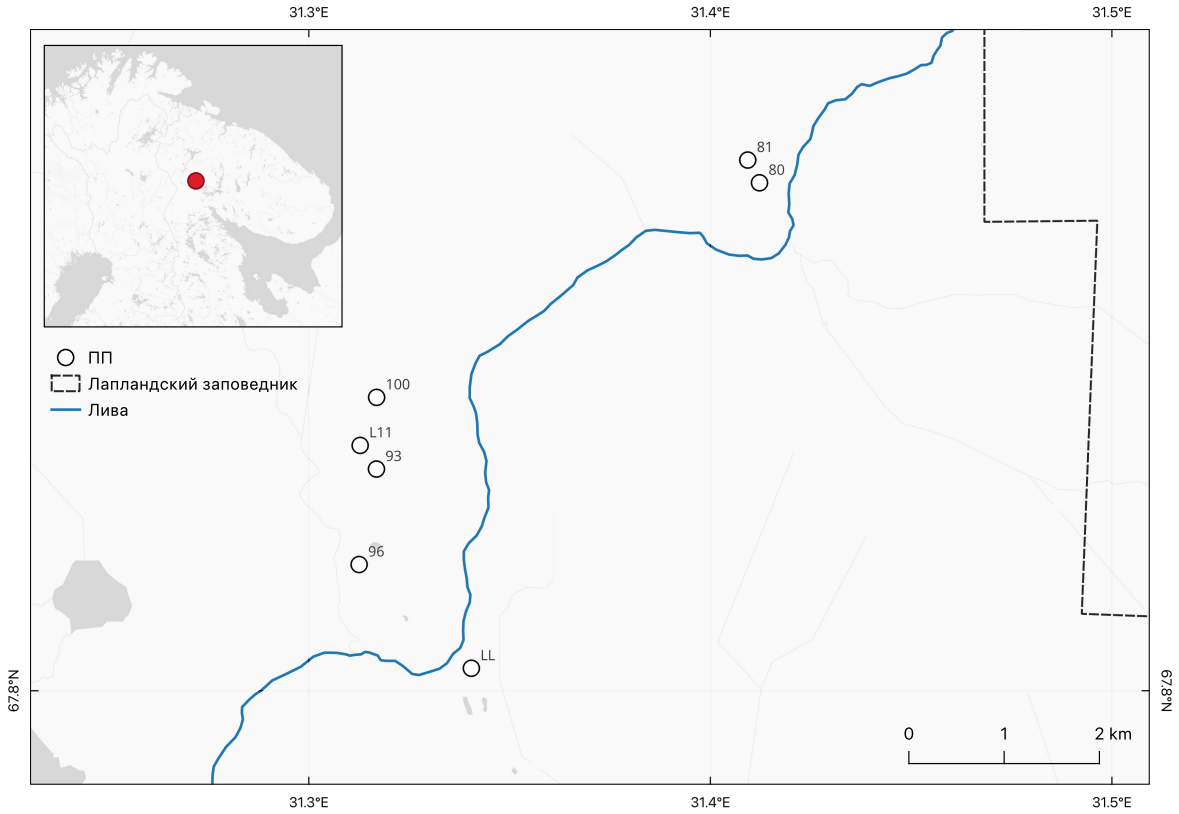



Рисунок 1 — Карта района исследований.

На рисунке 2 приведены диаметры и высоты деревьев на каждой ПП.

Отбор кернов производился на высоте груди буром Пресслера диаметром 5 мм.

**Измерения ширины годичных колец.** В лабораторных условиях все керны были зачищены на санном микротоме для обеспечения качественной поверхности среза. Керны сканировались на офисном планшетном сканере в разрешении `1200 dpi`. После обработки изображений проводились измерения ширины годичных колец в наборе программ `CooRecorder` и `CDendro`. Все последующие операции с древесно-кольцевыми данными производились с использованием пакета `dplR` в среде `R` (версия 4.4.2, https://cran.r-project.org).

**Стандартизация кольцевых данных и построение хронологий.** Для удаления низкочастотной изменчивости из рядов прироста был использован метод кубических сглаживающих сплайнов. Основная цель стандартизации заключалась в удалении возрастных и экологических трендов при сохранении межгодичной и декадной изменчивости, связанной с климатическим сигналом.

Учитывая относительно низкую вариабельность ширины годичных колец в коротких рядах и наличие её важной многолетней изменчивости в старовозрастных рядах, в работе выбран параметр жёсткости $n_{\text{yrs}} = 50$ лет для всех серий. Такой выбор обеспечил однородное сглаживание и позволил сохранить климатически значимую изменчивость на многолетних временных масштабах при одновременном удалении выраженных возрастных трендов.

Стандартные хронологии ПП были построены следующим образом. Каждая индивидуальная кольцевая серия предварительно стандартизировалась с использованием кубических сплайнов с заданным параметром жёсткости. Стандартизация производилась делением каждого значения прироста на значение функции для данного года. Полученные индексированные ряды усреднялись в виде хронологии для каждой ПП. На основе

Таблица 1 — Характеристики пробных площадей

| ПП | Тип леса | S, $м^2 \cdot га^{-1}$ | Состав древостоя | Возраст, лет | Пожар, год | ЛБЭ, м |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 96 | *Subpinetum cladinosum* | 9 | 10С | 50–80 | 1926 | 7 |
| 81 | *Pinetum cladinosum* | 16 | 10С | 60–80 | 1926 | 40 |
| 93 | *Pinetum hylocomiosum* | 29 | 10С | 50–70 | 1937 | 5 |
| 100 | *Piceeto-pinetum fruticoloso-hylocomiosum* | 10 | 7С3Е | 80–250 | ∼1630 | 1[1] |
| L11 | *Piceeto-pinetum cladinoso-hylocomiosum* | 13 | 8С2Е | 200–350 | ∼1630 | 2 |
| LL | *Pinetum cladinosum* | 15 | 10С | 180–260 | ∼1845 | 5[2] |
| 80 | *Pinetum cladinosum* | 20 | 10С | 200–300 | 1926[3] | 35 |

*Примечание.* S — сумма площадей сечений; Пожар — давность последнего пожара; ЛБЭ — локальный базис эрозии.

[1] Водораздельный участок.

[2] Древнейшая часть гряды Ливы, глинистая почва, близость к еловым древостоям.

[3] Периодичность пожаров до 1926 г. — 60–100 лет.

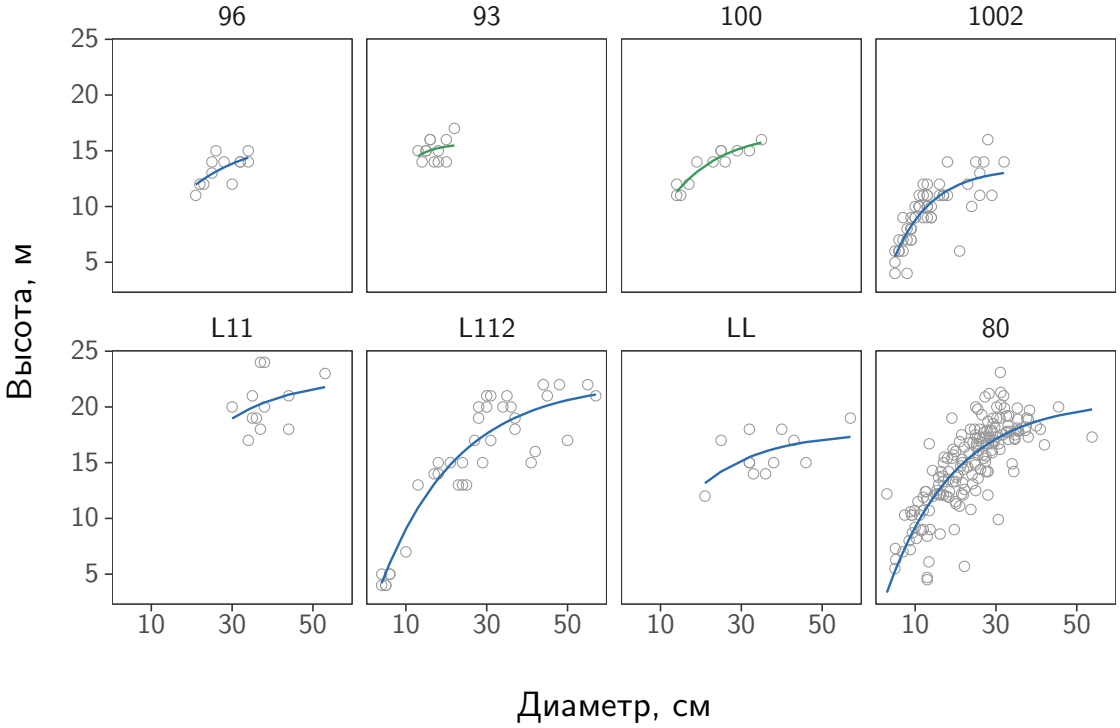
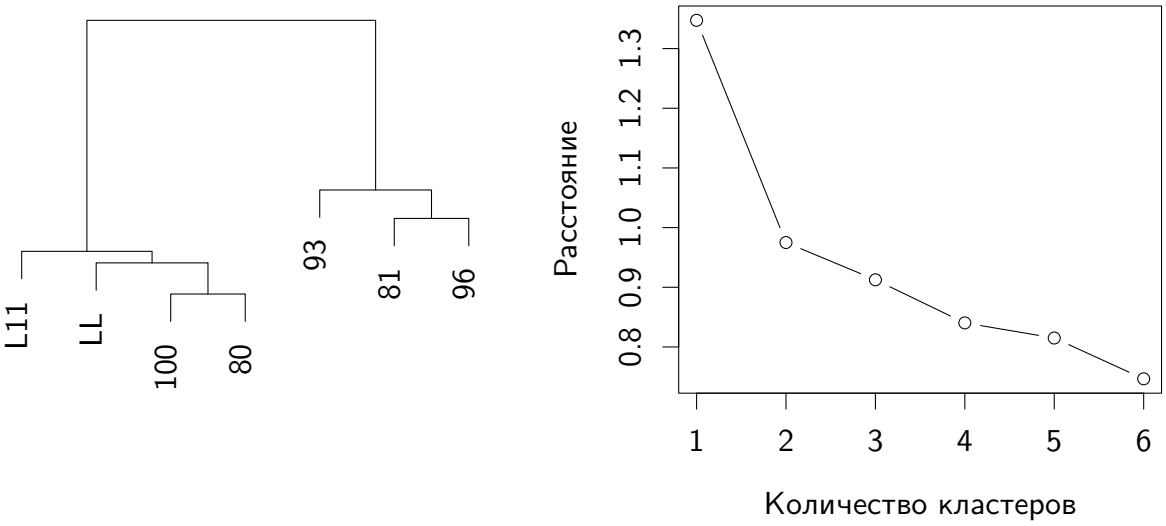



Рисунок 2 — Соотношение диаметра и высоты деревьев на каждой ПП. Высота аппроксимирована уравнением $H = H_{\max}\left(1 - e^{-\lambda D_{1.3}}\right)$. Данные для ПП 81 не приведены.

стандартной была рассчитана остаточная хронология с удалённым с помощью авторегрессионного моделирования эффектом автокорреляции, которая использовалась для дальнейшего анализа зависимости радиального прироста от климатических переменных.

Для дендроклиматического анализа и кластеризации данные ПП L11 и L112, 100 и 1002 были попарно объединены.




а) б)

Рисунок 3 — Кластеризация хронологий: а) дендрограмма кластеров; б) метод локтя для определения оптимального числа кластеров.

**Кластеризация хронологий.** При выполнении кластерного анализа все хронологии были усечены по общему периоду перекрытия — с 1953 до 2012 г.[2], что позволило обеспечить сопоставимость данных между ПП. На основе данного периода рассчитана матрица евклидовых расстояний между хронологиями и выполнена иерархическая кластеризация методом Уорда (рисунок 3а). Оптимальное число кластеров определялось с помощью метода локтя (рисунок 3б), что позволило обоснованно выделить два устойчивых кластера.

ПП сгруппировались в две контрастные группы:

– **Кластер 1**: ПП 100, L11, LL, 80 — субклимаксовые старовозрастные [3] сообщества со сложной развозрастной структурой древостоя;
– **Кластер 2**: ПП 96, 81, 93 — восстанавлиющиеся средневозрастные сообщества с преобладанием одновозрастной структуры.

Основным фактором, определяющим разделение на кластеры, стала возрастная структура и темпы роста древостоев. В частности, ПП кластера 2 — 96, 81 и 93 — характеризуются средневозрастными древостоями с повышенными темпами прироста. ПП кластера 1 включают старовозрастные древостои с преобладанием молодых и средневозрастных деревьев и несколько меньшим количество старовозрастных. На основе кластерного анализа хронологии в соответствующих группах были объединены и усреднены в виде медианных хронологий.

**Оценка качества хронологий и их характеристика.** Качество хронологий на уровне ПП оценивалось с использованием общепринятых в дендрохронологии статистических показателей. Для каждой площадки были рассчитаны размах значений (лет) — общее временное покрытие хронологии, средняя длина сегмента (лет) — средняя длина индивидуальных серий, количество серий и количество измеренных годичных колец, средняя ширина кольца (мм) — показатель среднего прироста. Также приведены

[2]Первый год хронологии ПП 96 и последний год хронологии ПП 81, соответственно.

[3]За исключением ПП 80 — единственной периодически нарушаемой ПП; тем не менее, по характеру возрастной структуры и динамике прироста она соответствует субклимаксовым сообществам, поэтому рассматривается в составе данной группы

ключевые характеристики качества данных: межсерийная корреляция (Rbar) — средняя попарная корреляция между всеми сериями в хронологии; коэффициент синхронности (Glk, Gleichläufigkeit) — доля совпадающих направлений изменений ширины колец в парах серий; коэффициент выраженности популяционного сигнала (EPS, Expressed Population Signal) — показатель того, насколько хронология отражает свойства генеральной совокупности.

Суммарно на каждой ПП было измерено от 749 до 15789 колец. Коэффициенты Rbar варьировали от 0,4 до 0,6, что соответствует высокой синхронности между сериями для популяций хвойных. Коэффициенты Glk составляли около 0,6–0,7, отражая согласованность направлений изменений в годичных приростах. EPS превышал 0,85 практически во всех случаях, подтверждая пригодность хронологий для анализа сигналов внешних воздействий.

**Климатические данные.** Для анализа использовались суточные данные о средней температуре воздуха и суточных суммах осадков, извлечённые из сеточного набора данных E-OBS[4] версии 30 с разрешением $0{,}1^\circ \times 0{,}1^\circ$. Для исследуемой территории данные извлекались из ближайшей ячейки сетки, соответствующей координатам 67,82° с.ш., 31,32° в.д. Полученный и обработанный набор данных охватывал период с 1 января 1950 г. по 31 декабря 2021 г.

Для справки и верификации дополнительно использовались данные метеостанций Ковдор (Россия, около 40 км от исследуемой территории) и Соданкюля (Финляндия, около 200 км), загруженные через портал KNMI Climate Explorer[5].

Суточные значения агрегировались в месячные и годовые показатели для последующего анализа. Климатические данные представлены на рисунке 4.

Для общей характеристики климата района рассчитаны многолетние средние значения температуры воздуха и суммарных осадков за 1950–2021 гг. (таблица 2).

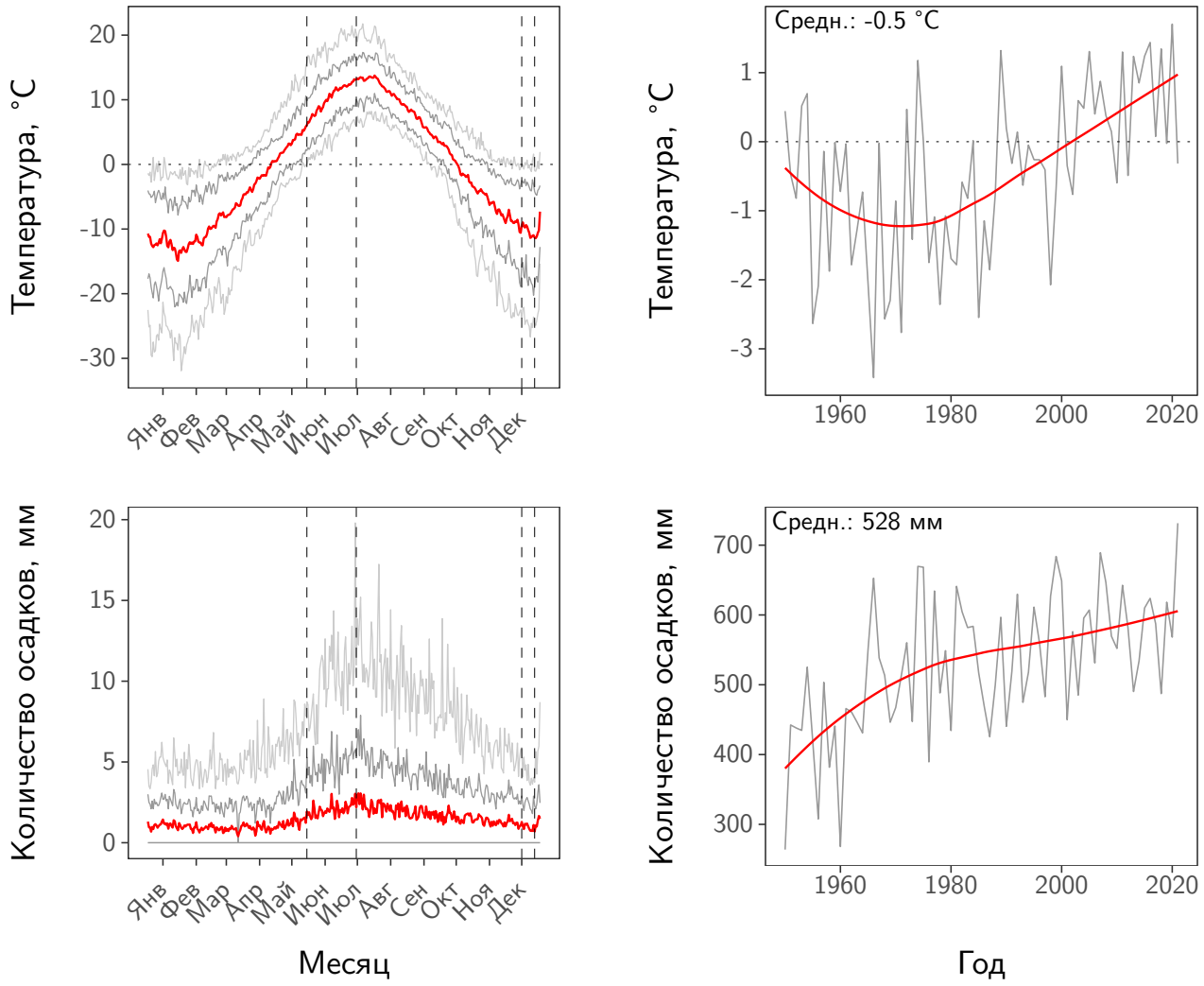
Таблица 2 — Многолетние средние значения температуры воздуха и суммарных осадков за 1950–2021 гг. для района исследований

| Источник | Среднегодовая температура, °C | Среднегодовая сумма осадков, мм |
|---|---|---|
| E-OBS | -0,5 | 528 |
| Ковдор | -0,3 | 574 |
| Соданкюля | -0,5 | 496 |

Среднегодовая температура воздуха по данным E-OBS составляет около −0,5 °C, а среднегодовая сумма осадков — 528 мм. Эти значения сопоставимы с данными станций Ковдор (−0,3 °C, 574 мм) и Соданкюля (−0,5 °C, 496 мм), что подтверждает корректность использования данных E-OBS для дендроклиматического анализа района исследования.

**Анализ зависимости радиального прироста от климатических параметров.** Дендроклиматический анализ выполнялся на уровне как отдельных ПП, так и объединённых по группам сообществ на основе кластерного анализа хронологий. В расчёте использовались индексы остаточных хронологий и климатические данные с месячным разрешением, в частности, среднемесячные температуры воздуха и месячные суммы осадков по данным набора E-OBS. Коэффициенты корреляции Пирсона $r$ рассчитывались для общего исследуемого периода, охватывающего 1950–2021 гг. для большинства хронологий (рисунок 5). Анализ проводился поэтапно с использованием пакетов `treeclim` [8] и `dendroTools` [9].

[4] https://surfobs.climate.copernicus.eu
[5] https://climexp.knmi.nl




а) б)

Рисунок 4 — Климатические параметры для района исследования по данным набора E-OBS: а) среднесуточные температуры воздуха и количества осадков. Красная линия — многолетнее среднее значение, серые линии — межгодовая изменчивость: внешняя пара линий соответствует 2,5–97,5 процентилям, внутренняя пара — 17–83 процентилям распределения значений для каждого дня года; б) среднегодовые температуры воздуха и количества осадков. Красная линия — сглаженный тренд, серая линия — фактические значения по годам.

На первом этапе выполнен статический корреляционный анализ за весь период наблюдений (1950–2021 гг.) между остаточными хронологиями и вышеупомянутыми климатическими переменными с пакетом `treeclim`. Рассматривался интервал месяцев с марта по сентябрь предыдущего года и с марта по сентябрь текущего года (месяцы –3...–9 и 3–9), что позволило учесть как возможное запаздывающее влияние климатических условий прошлого года, так и воздействие параметров текущего. Данные интервалы выбраны на основе предварительных тестов, предположения о том, что основное прямое воздействие климата на рост древесных растений приходится на вегетационный сезон, а также предыдущих исследований [10]. Для оценки статистической значимости корреляций применялся метод бутстрапа с перестановками, при котором значения в рядах случайным образом перемешивались, а корреляции пересчитывались многократно для построения эмпирического распределения и расчёта значений $p$ при уровне значимости $\alpha = 0{,}05$.

Для оценки временной динамики отклика радиального прироста на климатические параметры использован метод скользящих временны́х периодов с заданной длиной 30 лет, позволявший проследить изменения силы и направленности корреляций во времени.

На втором этапе использовался пакет `dendroTools` для более детальной оценки корреляций между индексами прироста и климатическими параметрами. Применялись те же временные ряды климатических данных и переменные, что и ранее, при этом основное внимание уделялось выявлению изменчивости климатического сигнала в зависимости от длины временного интервала. Критические значения коэффициента корреляции $r$ рассчитывались отдельно на основе размера выборки, с использованием стандартного подхода через $t$-распределение при уровне значимости $\alpha = 0{,}05$. Размер выборки соответствовал количеству лет, охватываемых каждой хронологией за период с 1951 по 2021 гг. — в большинстве случаев 71 год. В анализе применялись временные интервалы размером от 1 до 7 месяцев [6] как для предыдущего, так и для текущего года, что позволяло учесть накопительное влияние климатических переменных на радиальный прирост.

**Заключение по главе 2.** В главе 2 представлены материалы и методы, использованные в настоящем исследовании. Описаны географическая, климатическая, почвенная и растительная характеристика района исследований на Кольском полуострове. Детализирована методика закладки ПП, включая принципы отбора деревьев, измерения и описание структуры древостоя. Приведено описание используемых метеорологических данных, источников и методов их анализа. Описана процедура отбора кернов и их подготовки для дендрохронологического анализа, включая стандартизацию данных и построение древесно-кольцевых хронологий. Отдельно подчеркнута важность единообразной стандартизации индивидуальных временных рядов для адекватного представления климатического сигнала. Обоснована кластеризация полученных хронологий, приведены их характеристики и оценка качества на основе общепринятых в дендрохронологии статистических показателей. Приведены и охарактеризованы климатические данные, использованные для анализа, включая многолетние ряды суточных температур и сумм осадков, агрегированные из набора E-OBS и сопоставленные с данными ближайших метеостанций. Приведена методика дендроклиматического анализа.

## Глава 3. Результаты и их обсуждение

Полученные хронологии по всем ПП приведены на рисунке 5. Хронологии были предварительно охарактеризованы по длине, темпу прироста и количественным статистическим показателям. Все хронологии обладали достаточной длиной, согласованностью и наличием общего сильно выраженного сигнала, что позволило сопоставлять их с климатическими параметрами.

**Общий характер климатического отклика в группах сообществ.** Ключевым климатическим фактором, влияющим на радиальный прирост сосны обыкновенной на Кольском полуострове, являлась температура воздуха, прежде всего температура июля текущего года. Это согласуется с данными литературы и общим представлением о температурном контроле роста в северотаёжных условиях. Температуры предыдущего года, как правило, не оказывали значимого воздействия, за исключением отдельных случаев в восстанавливающихся сообществах.

При этом характер климатического сигнала существенно различался между субклимаксовыми старовозрастными и восстанавливающимися средневозрастными сообществами. Для субклимаксовых ПП (100, L11, LL; также периодически нарушаемая 80) был

[6] Текущий месяц — длина интервала = 1; текущий месяц вместе с предшествующим — длина интервала = 2; текущий, предшествующий и еще один месяц (−1) — длина интервала = 3 и т.д.

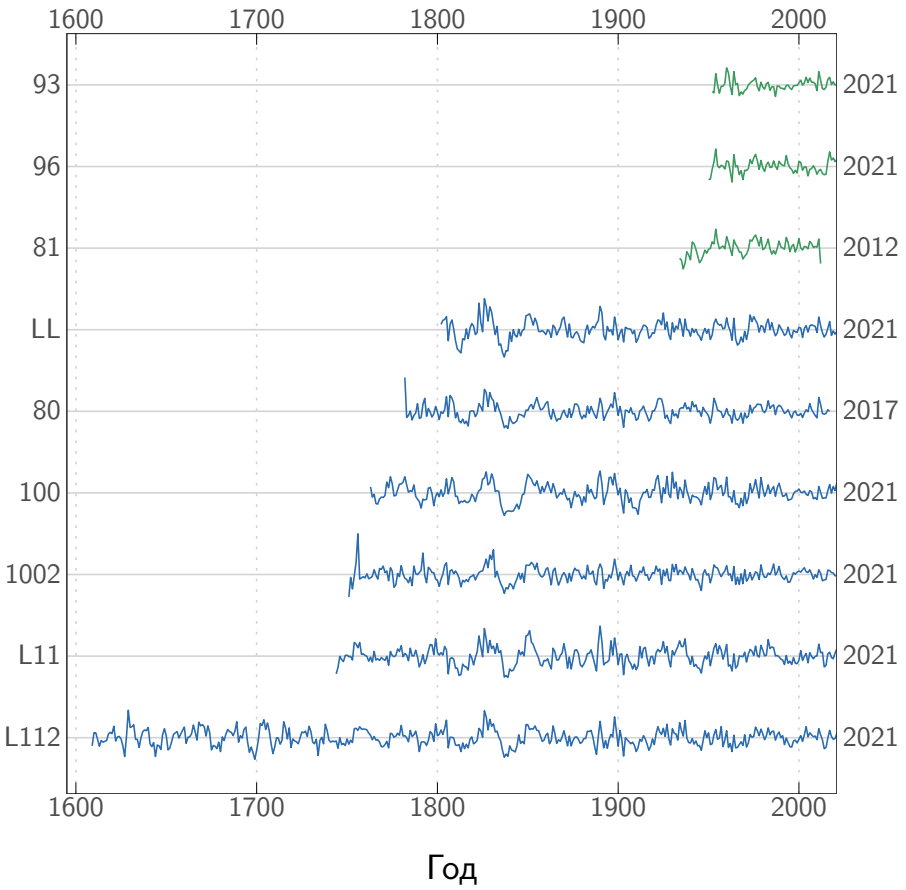



Рисунок 5 — Усреднённые стандартные хронологии для каждой ПП. Сглаживание выполнено кубическим сплайном с параметром жёсткости $n_{\text{yrs}} = 50$ лет. Цветом выделены хронологии сообществ согласно разбивке по кластерам: зелёный — восстанавливающиеся средневозрастные, синий — субклимаксовые старовозрастные.

характерна устойчивая и воспроизводимая реакция: статистически значимое положительное влияние температуры июля и, в ряде случаев, температуры марта текущего года. Такие сообщества обладают стабилизированной структурой древостоя и сформированным мощным напочвенным покровом — доминирование *Cladina stellaris* или зелёных мхов — что определяет предсказуемую реакцию прироста и отсутствие влияния климата предыдущего года.

Периодически нарушаемая низовыми пожарами ПП 80, несмотря на их регулярную повторяемость в прошлом[7], продемонстрировала климатический отклик, аналогичный субклимаксовым ПП. Это подчёркивает роль сохранённого допожарного компонента древостоя в формировании устойчивой среды и климатической чувствительности. Старовозрастные сообщества в целом характеризовались стабильностью отклика, независимо от давности нарушений.

Восстанавливающиеся средневозрастные ПП (96, 81, 93), напротив, проявляли более высокую межгодовую изменчивость и слабую синхронность в климатическом отклике. Для них оказалось типичным нестабильное поведение: климатический сигнал мог возникать, вновь исчезать или менять своё направление (положительное влияние могло сменяться отрицательным). Радиальный прирост был обусловлен температурой июля текущего года или мая предыдущего, а весенние температуры текущего года в большинстве случаев

[7]Низовые пожары на ПП 80 происходили с периодичностью 60–120 лет.

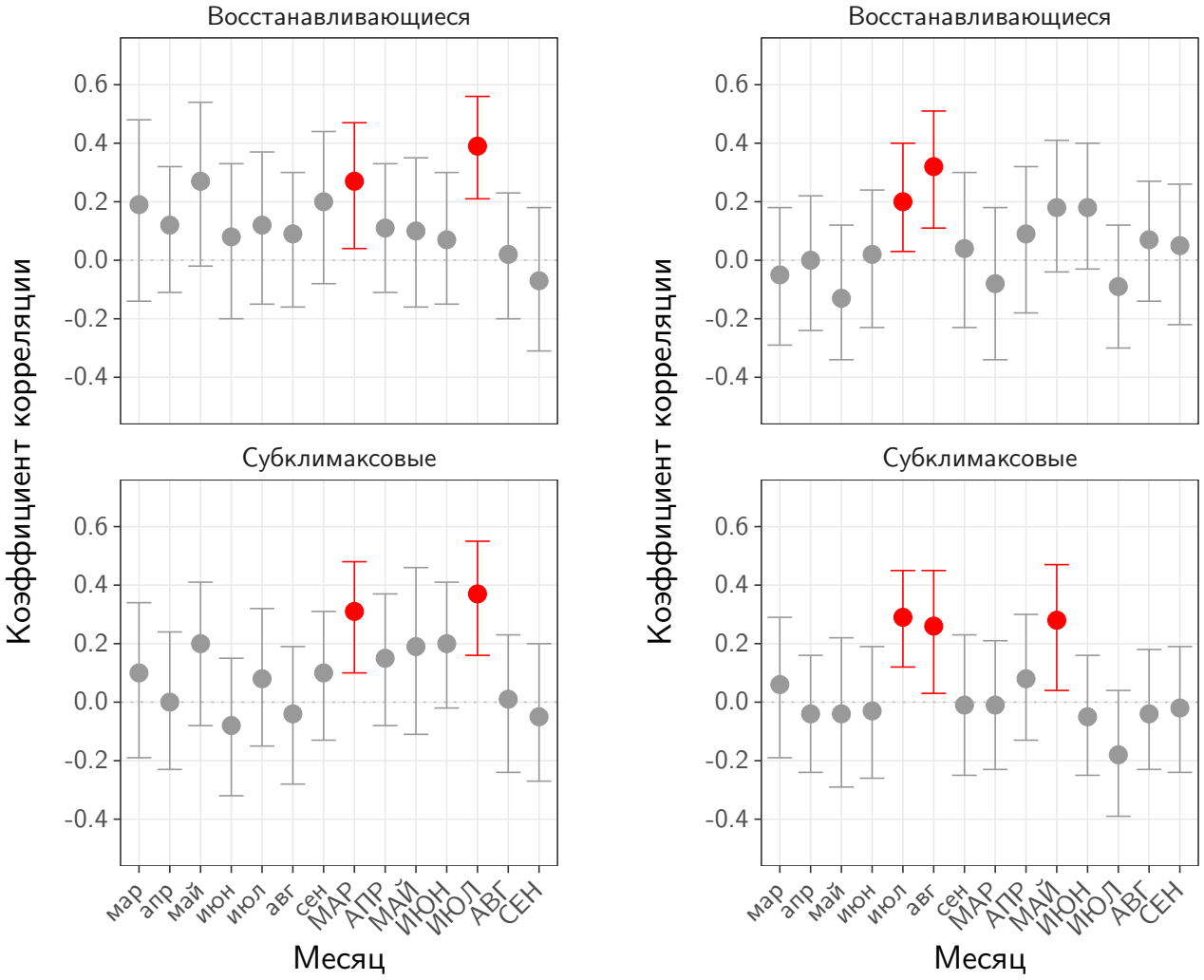
оказывали менее выраженное влияние или вовсе не проявлялись. Это указывает на индивидуальную реакцию деревьев в условиях постепенно стабилизирующейся, не до конца сформированной среды.

**Климатический отклик за весь исследуемый период.** Анализ коэффициентов корреляции за весь исследуемый период показал, что во всех субклимаксовых сообществах (ПП 100, L11, LL; также периодически нарушаемая 80) наблюдалось устойчивое положительное влияние температуры марта и июля текущего года (рисунок 6). ПП 100 дополнительно продемонстрировала отклик на температуру июня текущего года. В восстанавливающихся сообществах (ПП 96, 81, 93) температурный эффект сохранялся, но являлся более неопределённым. Осадки июля и августа предыдущего года оказывали значимое положительное влияние на прирост в субклимаксовых ПП, в то время как в восстанавливающихся их влияние выражалось слабее; на ПП 93 реакция на осадки не зафиксировалась. При анализе обобщённых хронологий по группам сообществ установлено, что температура марта и июля текущего года значимо влияла как в субклимаксовых, так и в восстанавливающихся сообществах. Эффект осадков июля и августа предыдущего года проявлялся в обеих группах, однако в субклимаксовых дополнительно отмечалось влияние осадков мая текущего года.

**Сезонная динамика климатического отклика.** Анализ коэффициентов корреляции для временных интервалов длиной от 1 до 7 месяцев позволил оценить интегральное влияние климатических факторов на радиальный прирост (рисунок 7). Для всех ПП подтверждён устойчивый положительный отклик на температуру июля текущего года при всех возможных длинах временного интервала (до 7 месяцев, включительно). Температура марта текущего года также оказывала значимое влияние на большинство ПП, особенно на субклимаксовые сообщества. У восстанавливающихся же сообществ дополнительно выявлялся отклик на температуру мая предыдущего года. Осадки демонстрировали точечный положительный эффект, преимущественно в июле и августе предыдущего, а также, значительно реже, в мае текущего года. При этом субклимаксовые сообщества оказались более чувствительными к осадкам текущего года по сравнению с восстанавливающимися. Для ПП 93 не зафиксировано значимой зависимости прироста от осадков, также как и по результатам остальных применённых методов анализа.

**Многолетняя изменчивость климатического отклика.** Анализ коэффициентов корреляции по 30-летним скользящим периодам в целом отражал результаты анализа за весь период (рисунок 8). Однако, в данном случае было показано, что температурный сигнал июля текущего года начал ослабевать после периода 1982–2011 гг. почти на всех ПП, за исключением ПП 100. Осадки, напротив, проявляли всё более отчётливое влияние: характер их эффекта был индивидуален и зависел от условий среды и структуры древостоя. На ПП 81 зафиксировано отчётливое начало положительного влияния осадков предыдущего августа в периоде 1972–2001 гг. Общая тенденция такова, что начиная с периода 1962–1991 гг. сигнал осадков начал усиливаться, особенно у восстанавливающихся сообществ. Температура сентября текущего года оказывала отрицательное влияние на прирост (например, на ПП 96), однако этот эффект, как правило, был статистически незначимым. Таким образом, результаты скользящего анализа свидетельствуют о снижении температурной чувствительности и усилении значения осадков в последние десятилетия.

**Обобщение результатов анализа.** Независимо от использованного метода, температура июля текущего года стабильно выступала основным климатическим фактором, определяющим радиальный прирост сосны обыкновенной. Температура марта текущего года оказывала устойчивое второстепенное влияние, особенно в субклимаксовых сообществах. Для восстанавливающихся участков дополнительно выявлялся отклик на температуру мая предыдущего года, что указывает на большую чувствительность этих сообществ к межгодовой изменчивости климатических условий.




а) б)

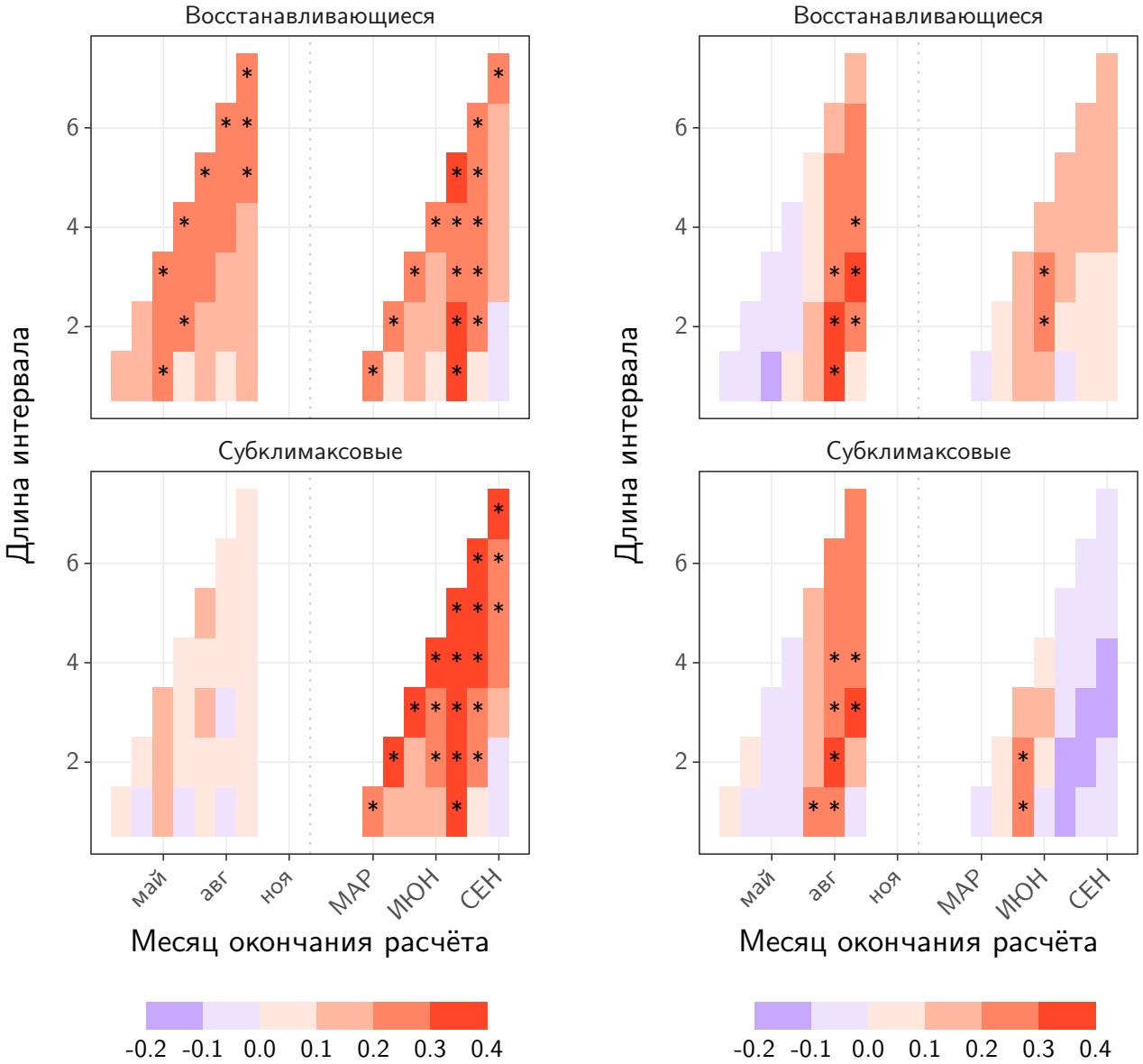
Рисунок 6 — Результаты корреляционного анализа радиального прироста с температурами и осадками за весь исследуемый период для сгруппированных хронологий по кластерам (восстанавливающиеся средневозрастные и субклимаксовые старовозрастные сообщества): а) температуры; б) осадки. ИЮЛ — месяцы текущего года; июл — месяцы предыдущего года. Красным цветом выделены значения, статистически значимые при уровне $\alpha = 0{,}05$.

Роль осадков оказалась менее однозначной и стабильной, однако начиная с 1980-х годов их влияние постепенно усиливалось, особенно в субклимаксовых лесах. Наиболее устойчивый положительный эффект осадков наблюдался для июля и августа предыдущего, а также мая текущего года.

Анализ по временным интервалам разной длины (1–7 месяцев) позволил выявить комплексное влияние климатических условий в пределах года: температурный эффект сохранялся при всех длинах интервалов, тогда как осадки оказывали краткосрочное (точечное) воздействие преимущественно в коротких (1–3 месяцев) интервалах.

Значимые коэффициенты корреляции, как правило, достигали значений $r = 0{,}3$–$0{,}4$, что соответствует среднему уровню климатической чувствительности.

**Обсуждение.** В условиях жёсткого антропогенного давления и ускоряющихся климатических изменений ключевую роль в устойчивости лесных систем играет способность биоты поддерживать параметры среды в определённых пределах. Ненарушенные экосистемы способны регулировать водный, тепловой и энергетический режимы, выступая как активный стабилизирующий фактор в природной среде [11; 12]. На уровне лесных сообществ это проявляется в виде высокой структурной устойчивости и способности

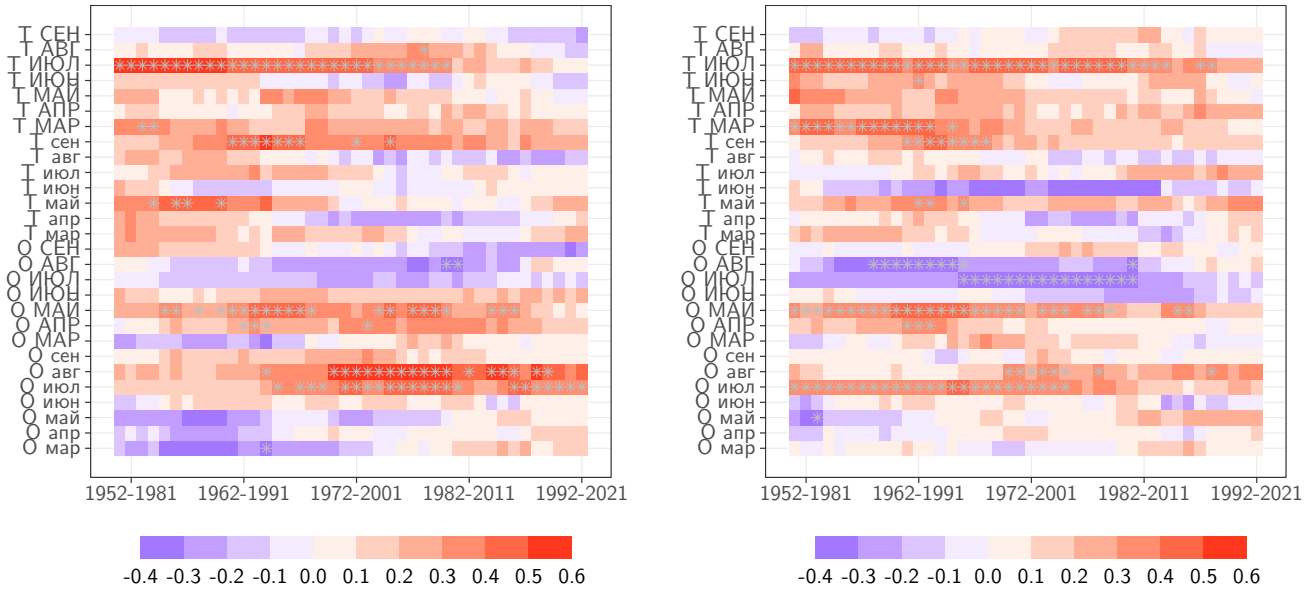



а) б)

Рисунок 7 — Результаты корреляционного анализа радиального прироста с температурами и осадками во временных интервалах длиной 1–7 месяцев для сгруппированных хронологий по кластерам (восстанавливающиеся средневозрастные и субклимаксовые старовозрастные сообщества): а) температуры; б) осадки. ИЮЛ — месяцы текущего года; июл — месяцы предыдущего года. Звёздочкой (*) обозначены значения, статистически значимые при уровне $\alpha = 0{,}05$.

к сохранению внутреннего динамического равновесия. Старовозрастные сосновые леса северотаёжной зоны обладают стабилизированной структурой, устойчивой к пожарам и климатическим флуктуациям, в том числе благодаря наличию мощного напочвенного покрова и сохранённому компоненту древостоя [13—15]. Даже при регулярных низовых пожарах, как на ПП 80, структура среды сохраняется за счёт наличия допожарного компонента древостоя, обеспечивая предсказуемую климатическую реакцию. Это подчёркивает роль среды как стабилизатора между климатом и радиальным приростом древесных растений.

Пространственная организация популяций сосны обыкновенной в северотаёжных лесах Кольского полуострова отражает историю нарушений и текущее состояние среды [16].




а) б)

Рисунок 8 — Временная динамика скользящих коэффициентов корреляции в 30-летних временных периодах для сгруппированных хронологий по кластерам: а) восстанавливающиеся средневозрастные сообщества; б) субклимаксовые старовозрастные сообщества. Т — среднемесячная температура воздуха; О — месячные суммы осадков; ИЮЛ — месяцы текущего года; июл — месяцы предыдущего года. Звёздочкой (*) обозначены значения, статистически значимые при уровне $\alpha = 0{,}05$.

Часто наблюдаемая мозаичность в структуре древостоя связана с чередованием местообитаний различной степени нарушенности, что может приводить к разной климатической чувствительности отдельных особей, особенно в условиях восстановления среды после низовых пожаров. Дополнительную роль играет различие в климатической чувствительности между возрастными поколениями деревьев. Начальный прирост сосны в средневозрастных лесах может зависеть от условий формирования поколения и структуры древесного яруса, в которую оно включено [17]. Более молодые деревья могут демонстрировать иной отклик на климатические параметры по сравнению с допожарным компонентом древостоя за счёт различий в темпах роста, особенно в нестабилизированной среде.

Результаты настоящего исследования по Кольскому полуострову хорошо согласуются с ранее опубликованными дендроклиматическими реконструкциями температур для данного региона. Так, по данным Gervais и MacDonald [18], радиальный прирост сосны обыкновенной на Кольском полуострове — на верхнем пределе распространения данного вида — в течение последних четырёх столетий в значительной степени контролировался температурами июля. Аналогичный вывод получили Kononov и соавт. [10] при реконструкции летних температур в Хибинах, где температура июля выступала в качестве основного лимитирующего фактора. Отмечено также, что чувствительность прироста к температурам может ослабляться в отдельные периоды, что может быть связано с изменениями водного режима данных экосистем или климатических условий в рамках сезона. Наблюдаемое в данной работе снижение температурной чувствительности в последние десятилетия подтверждает эти выводы и укладывается в общую картину проблемы «расхождения роста» [19] — ослабления температурного контроля роста деревьев на фоне климатических изменений.

Подобная тенденция прослеживается и на более широком региональном уровне. По данным реконструкции летних температур за последние 900 лет [20], в XX веке наблюдается аномально высокая температура, однако её влияние на вариабельность прироста со

временем ослабевает, особенно после середины прошлого столетия. Сравнительный анализ анатомических данных из разных широт показал, что чувствительность поздней древесины к температуре может снижаться в условиях ослабления водного дефицита [21; 22]. Наиболее наглядно это продемонстрировано на примере Фенноскандии [23], где анатомические данные позволили установить, что плотность поздней древесины становится больше, чем в аналогичных по температуре периодах Средневекового климатического оптимума. Установлено также, что радиальные размеры трахеид и толщина их клеточных стенок в ряде случаев дают более устойчивый и информативный климатический сигнал, чем ширина годичных колец.

Широкомасштабный анализ Wilmking и соавт. [24] показал, что реакция деревьев на климатические переменные не является универсальной — даже в пределах одного вида и климатопа может проявляться высокая пространственная и временная изменчивость. Это также согласуется с результатами Babst и соавт. [25], которые показали перераспределение лимитирующих факторов роста деревьев в XX веке: в высоких широтах и на возвышенностях роль температур ослабевает, уступая место ограничениям доступности влаги. Jevšenak и соавт. [26] отметили, что при продолжающемся потеплении наблюдается рост несогласованности между климатом и приростом, особенно в северных и горных регионах. Это ещё раз подтверждает важность долгосрочных наблюдений и сохранения ненарушенных лесных экосистем северного полушария — ключевых индикаторов климатических изменений.

Таким образом, данные по Кольскому полуострову подтверждают глобальную тенденцию: температурный сигнал ослабевает, а влияние осадков усиливается. Особенно ярко это проявляется в субклимаксовых сообществах, где водный режим становится основным лимитирующим фактором даже в климатически холодных и относительно увлажнённых условиях. Этот сдвиг, вероятно, обусловлен совокупным воздействием повышения температур, изменений сезонного распределения осадков и снижения мощности снежного покрова, включая ускорение весеннего таяния, что усиливает значимость водного дефицита в отдельные периоды вегетационного сезона.

Известно, что каждый вид характеризуется индивидуальной экологической амплитудой, однако данные из разных регионов показывают, что структура климатического отклика одного и того же вида может существенно различаться в зависимости от условий местообитания. Так, в южносибирских лесостепях для сосны основным лимитирующим фактором является не температура, а влагообеспечение: ширина поздней древесины тесно связана с количеством летних осадков, а температурный сигнал при этом слабый или полностью отсутствует [27]. Это подтверждается рядом работ [28; 29], где выявлено доминирующее влияние водного режима в начале и середине вегетационного сезона, особенно в наиболее значимые фазы ксилогенеза.

Полученные в настоящем исследовании результаты относятся преимущественно к сосновым лесам лишайникового типа, произрастающим на песчаных почвах (в частности, на Al-Fe-гумусовых подзолах), за исключением ПП 100, расположенной на водоразделе болотного массива. Подобно южносибирским участкам, чувствительность сосны к климату здесь также определяется локальными условиями. Это подтверждается и по данным Центральной России [30], где характер климатического отклика варьировал в зависимости от водного режима: в засушливых местообитаниях прирост усиливался с повышением зимних температур и количества осадков, тогда как в переувлажнённых условиях преобладали обратные зависимости, включая отрицательное влияние осенних осадков.

Таким образом, сосна обыкновенная демонстрирует высокую экологическую пластичность климатического отклика, адаптируя рост к различным лимитирующим факторам в зависимости от региона. Если в северотаёжных условиях основным регулятором роста выступает температура июля текущего года, то в более южных регионах, таких как лесостепные зоны Южной Сибири, ведущую роль начинают играть осадки. Такое различие

подчёркивает необходимость учитывать региональные особенности при интерпретации хронологий и при построении дендроклиматических реконструкций.

Даже в резко контрастных условиях по температуре и количеству влаги различные параметры трахеид и, в частности, пор у сосны обыкновенной остаются относительно стабильными [31]. Это может свидетельствовать о морфологической устойчивости ксилемы данного вида и предполагает, что межгодовая изменчивость прироста чаще отражает экофизиологические сдвиги, а не структурные перестройки проводящей ткани. В условиях Крайнего Севера, где водный дефицит минимален, стабильность анатомической структуры древесины может способствовать сохранению выраженного температурного сигнала. Напротив, в умеренных и южных регионах устойчивость сосны, по-видимому, обеспечивается за счёт других адаптивных механизмов — менее выраженных морфологически, но отражающих физиологическую пластичность данного вида. Таким образом, анатомический подход представляет собой важный инструмент для анализа климатической чувствительности древесных растений в условиях пространственно изменчивого влияния климата.

Особую ценность в этом контексте представляют старовозрастные, ненарушенные сообщества, в которых сохранён старовозрастный компонент древостоя: именно он обеспечивает устойчивость климатического сигнала, нивелируя реакции деревьев в стабилизированном состоянии среды. Такие леса, обладая высокой структурной устойчивостью, способны к длительному поддержанию внутреннего динамического равновесия: результаты, полученные для северных старовозрастных лесов Финляндии особенно показательны в контексте данной работы, учитывая географическую и климатическую близость к району исследования [32]. Анализ прироста деревьев основных лесообразующих видов продемонстрировал, что, несмотря на общий тренд увеличения прироста в недавний период, проявляется также чувствительность к летним засухам, особенно у сосны обыкновенной. Эти выводы соответствуют наблюдаемому в настоящей работе усилению влияния осадков в субклимаксовых сообществах и подчёркивают значимость доступности летней влаги даже в северотаёжных условиях. Кроме того, они подтверждают важную роль среды, сформированной старовозрастным древостоем, в сглаживании климатических колебаний и стабилизации отклика деревьев.

В условиях стремительного изменения климата и фрагментации наземных экосистем ненарушенные старовозрастные лесные сообщества представляют собой ключевые «эталоны»: они позволяют оценивать долговременные адаптивные реакции деревьев, уточнять модели климатического отклика и служат ориентиром для восстановления нарушенных лесных территорий в условиях Крайнего севера.

**Заключение по главе 3.** Анализ хронологий радиального прироста сосны обыкновенной позволил выявить различия в динамике роста и климатическом отклике между восстанавливающимися средневозрастными и субклимаксовыми старовозрастными сообществами. Все построенные хронологии отличались достаточной длиной, высокой синхронностью и выраженностью общего сигнала, что подтверждает их надёжность для изучения климатических связей.

Климатические зависимости были проанализированы с использованием двух методических подходов — статических и скользящих корреляций Пирсона — на климатических данных набора E-OBS (1950–2021 гг.). Показано, что ведущим фактором радиального прироста для всех ПП остаётся температура июля текущего сезона, с устойчивым дополнительным влиянием температуры марта. Для субклимаксовых сообществ характерен воспроизводимый температурный отклик на параметры только текущего года, особенно в летние месяцы. У восстанавливающихся ПП температурный отклик менее стабилен, дополнительно проявляется влияние температур предыдущей весны (май), а осадки оказывают слабый и переменный эффект.

Установлено, что осадки июля и августа предыдущего года оказывали положительное влияние на прирост в обоих группах сообществ, однако у субклимаксовых дополнительно проявляется значимость осадков мая текущего года. Характер сигнала осадков в целом оказался индивидуальным и зависел от конкретных условий местообитания, таких как локального базиса эрозии и структуры древостоя.

Анализ по скользящим 30-летним временным периодам выявил ослабление температурной чувствительности радиального прироста после 1980-х годов, особенно в отношении температуры июля. Одновременно усилилось влияние осадков, особенно в субклимаксовых ПП. Эти результаты подтверждают наличие климатически обусловленного сдвига лимитирующих факторов, особенно в последние десятилетия.

Полученные данные подчёркивают ключевую средообразующую роль старовозрастного древесного яруса — в том числе сохранённого допожарного компонента — в формировании устойчивого климатического отклика. Такие сообщества характеризуются стабилизированной средой и предсказуемой климатической реакцией, в отличие от восстанавливающихся сообществ, где сигнал варьирует в зависимости от хода стабилизации сообщества и нестабильности условий.

Таким образом, результаты настоящей главы подчёркивают необходимость учёта истории нарушений, структуры древостоя и сформированности среды при интерпретации климатического сигнала. Они создают надёжную основу для дальнейшего дендроанатомического анализа, направленного на уточнение механизмов климатической чувствительности сосны обыкновенной на Кольском полуострове.

## Заключение

1. Построены стандартные и остаточные древесно-кольцевые хронологии радиального прироста сосны обыкновенной на семи пробных площадях (ПП) в западной части Кольского полуострова, охватывающие 70–400 лет. Материал отобран в естественных сосновых сообществах с различной степенью нарушенности и возрастной структурой древесного яруса.
2. На основе кластерного анализа обосновано выделение двух устойчивых групп сообществ: субклимаксовых старовозрастных и восстанавливающихся средневозрастных, сформировавшихся в результате полного уничтожения древесного яруса низовыми пожарами.
3. Статистическая оценка остаточных хронологий показала высокий уровень их согласованности: средние значения межсерийной корреляции (Rbar) достигали 0,6, коэффициента синхронности (Glk) — 0,6–0,7, а выраженность общего популяционного сигнала (EPS) превышала 0,85 для большинства серий. Это указывает на высокую синхронность процессов роста в исследуемых сообществах и подтверждает надёжность хронологий для анализа воздействия внешних факторов.
4. На основе анализа зависимости радиального прироста от температур и осадков по данным набора климатических данных E-OBS за весь исследуемый период (1950–2020 гг.) установлено, что основным значимым фактором для всех изученных сообществ является температура июля текущего года ($r = 0{,}4$). Следующими по значимости являются осадки июля и августа предыдущего года и температуры марта текущего года ($r = 0{,}2$–$0{,}3$).
5. Анализ коэффициентов корреляции по 30-летним скользящим периодам подтвердил, что главным фактором, определяющим величину прироста сосны, являются температуры июля текущего сезона, однако значимость этого показателя существенно меняется в течение анализируемого периода наблюдений. В начале (с 1952–1981 гг. по 1972–2001 гг.) величины $r$ составляют 0,4–0,6; в конце (с

1982–2011 гг. по 1992–2021 гг.) связь между приростом и температурой июля теряется. На фоне ослабления температурного сигнала с интервала 1972–2001 гг. в восстанавливающихся сообществах регистрируется усиление влияния осадков ($r = 0{,}4$–$0{,}5$).

6. Анализ коэффициентов корреляции для временны́х интервалов длиной от 1 до 7 месяцев позволил оценить интегральное влияние климатических факторов на радиальный прирост. Показан устойчивый температурный отклик ($r = 0{,}3$–$0{,}4$) при всех длинах интервалов у старовозрастных сообществ. У восстанавливающихся сообществ выявлен ограниченный, строго индивидуальный отклик на температуру в интервалах длиной 1, 2 и 5 месяцев. Осадки оказывали точечное влияние преимущественно в июле–августе предыдущего и мае текущего года.
7. Выполненные исследования показывают, что на основе остаточных хронологий интенсивность воздействия климатических факторов объясняет незначительную часть варьирования радиального прироста сосны обыкновенной ($R^2 = 10$–$25\,\%$).

Полученные результаты дополняют современное представление о механизмах климатической реакции сосны обыкновенной в северотаёжных лесах Кольского полуострова. Установлено, что возраст последнего нарушения и степень стабилизированности среды оказывают существенное влияние на характер климатического отклика. Субклимаксовые старовозрастные сообщества характеризуются устойчивой и воспроизводимой реакцией на климатические параметры текущего года, тогда как в восстанавливающихся сообществах она менее стабильна и включает влияние условий предыдущего года.

Наблюдаемое ослабление температурной чувствительности прироста и параллельное усиление влияния осадков в последние десятилетия отражают изменение воздействия основных факторов роста и подчёркивают необходимость учитывать историю нарушений и состояние среды при интерпретации дендроклиматических данных.

Данные материалы формируют основу для дальнейших дендроанатомических исследований, направленных на выявление клеточных механизмов структурной адаптации ксилемы сосны обыкновенной к изменяющимся климатическим условиям.

## Список работ, опубликованных аспирантом по теме НКР

A1. Начальный радиальный прирост разных поколений сосны обыкновенной в средневозрастных лесах Кольского полуострова [Текст] / П. Н. Катютин [и др.] // Лесоведение. — 2021. — № 5. — С. 472—493. — URL: http://elibrary.ru/item.asp?doi=10.31857/S0024114821040057. — (1,38 п. л. / 0,28 п. л.; ВАК).

A2. Radial growth of trees differing in their vitality in the middle-aged Scots pine forests in the Kola peninsula [Text] / P. Katjutin [et al.] // Silva Fennica. — 2020. — Vol. 54, no. 3. — URL: https://www.silvafennica.fi/article/10263. — (0,63 п. л.; Scopus).

## Список литературы

1. *Яковлев, Б. А.* Климатические карты [Текст] / Б. А. Яковлев, Л. Г. Козлова // Атлас Мурманской Области. — Москва : ГУГК, 1971. — С. 9—11.
2. *Раменская, М.* Анализ флоры Мурманской области и Карелии [Текст] / М. Раменская. — Ленинград : Наука, 1983. — URL: https://books.google.ru/books?id=aC6nHAAACAAJ.

3. Научно-прикладной справочник по климату СССР [Текст]. Серия 3. Многолетние данные. — Серия 1. З.Ч. 1-6, вып. 2. — Ленинград: Гидрометеоиздат / Мурманское территориальное управление по гидрометеорологии, 1988.
4. *Никонов, В.* Почвообразование на северном пределе сосновых биогеоценозов [Текст] / В. Никонов, П.-а. ботанический Сад-Институт. — Изд-во "Наука," Ленинградское отд-ние, 1987. — URL: https://books.google.ru/books?id=gRzVtgEACAAJ.
5. Геоботаническое районирование нечерноземья Европейской части РСФСР [Текст]. — Ленинград, 1989. — С. 54.
6. *Цветков, В. Ф.* Сосняки Крайнего Севера [Текст] / В. Ф. Цветков, Б. А. Семенов. — Москва : Агропромиздат, 1985. — С. 116.
7. Динамика растительных сообществ северо-запада России [Текст] / В. Ярмишко [и др.]. — Санкт-Петербург : СПб.: ВВМ, 2009.
8. *Zang, C.* treeclim: an R package for the numerical calibration of proxy-climate relationships [Text] / C. Zang, F. Biondi // Ecography. — 2015. — Apr. — Vol. 38, no. 4. — P. 431—436. — eprint: https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/ecog.01335. — URL: https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/ecog.01335.
9. *Jevšenak, J.* New features in the dendroTools R package: bootstrapped and partial correlation coefficients for monthly and daily climate data [Text] / J. Jevšenak // Dendrochronologia. — 2020. — Oct. — Vol. 63. — P. 125753. — URL: https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1125786520300928.
10. *Kononov, Y. M.* Regional summer temperature reconstruction in the Khibiny low mountains (Kola peninsula, NW Russia) by means of tree-ring width during the last four centuries [Text] / Y. M. Kononov, M. Friedrich, T. Boettger // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. — 2009. — Nov. — Vol. 41, no. 4. — P. 460—468. — URL: https://www.tandfonline.com/doi/full/10.1657/1938-4246-41.4.460.
11. Biotic control of the environment [Text] / V. V. Gorshkov [et al.] // Russian Journal of Ecology. — 1999. — Vol. 30. — P. 87—94.
12. *Gorshkov, V. G.* Revising the fundamentals of ecological knowledge: the biota–environment interaction [Text] / V. G. Gorshkov, A. M. Makarieva, V. V. Gorshkov // Ecological Complexity. — 2004. — Mar. — Vol. 1, no. 1. — P. 17—36. — URL: https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1476945X03000023.
13. *Горшков, В. В.* Послепожарное восстановление сосновых лесов Европейского севера [Текст] : дис. ... д-ра биол. наук / Горшков В. В. — Санкт-Петербург, 2001. — С. 480.
14. *Горшков, В. В.* Повреждение деревьев сосны обыкновенной и древесного яруса сосновых лесов Европейского севера в результате пожаров [Текст] / В. В. Горшков, Н. И. Ставрова, В. Н. Тарасова // Лесоведение. — 2004. — № 5. — С. 10—19.
15. Радиальный прирост сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. в северотаежных лишайниковых сосновых лесах и редколесьях [Текст] / В. В. Горшков [и др.] // Известия Российской Академии Наук. Серия Биологическая. — 2021. — № 2. — С. 200—210. — URL: http://elibrary.ru/item.asp?doi=10.31857/S0002332921020053.
16. *Тумакова, Е. А.* Пространственная структура ценопопуляций *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) в северотаёжных сосновых лесах Кольского полуострова [Текст] / Е. А. Тумакова, В. В. Горшков, Н. И. Ставрова // Растительные Ресурсы. — 2015. — Т. 51, № 4. — С. 520—541.

17. Начальный радиальный прирост разных поколений сосны обыкновенной в средневозрастных лесах Кольского полуострова [Текст] / П. Н. Катютин [и др.] // Лесоведение. — 2021. — Т. 2021, № 5. — С. 472—493. — URL: http://elibrary.ru/item.asp?doi=10.31857/S0024114821040057.

18. *Gervais, B. R.* A 403-year record of July temperatures and treeline dynamics of *Pinus sylvestris* from the Kola peninsula, Northwest Russia [Text] / B. R. Gervais, G. M. MacDonald // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. — 2000. — Aug. — Vol. 32, no. 3. — P. 295—302. — URL: https://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/15230430.2000.12003367.

19. On the 'Divergence Problem' in Northern Forests: a review of the tree-ring evidence and possible causes [Text] / R. D'Arrigo [et al.] // Global and Planetary Change. — 2008. — Feb. — Vol. 60, no. 3/4. — P. 289—305. — URL: https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0921818107000495.

20. Fennoscandia revisited: a spatially improved tree-ring reconstruction of summer temperatures for the last 900 years [Text] / H. W. Linderholm [et al.] // Climate Dynamics. — 2015. — Aug. — Vol. 45, no. 3/4. — P. 933—947. — URL: http://link.springer.com/10.1007/s00382-014-2328-9.

21. Cell size and wall dimensions drive distinct variability of earlywood and latewood density in Northern Hemisphere conifers [Text] / J. Björklund [et al.] // New Phytologist. — 2017. — Nov. — Vol. 216, no. 3. — P. 728—740. — URL: https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/nph.14639.

22. Cell wall dimensions reign supreme: cell wall composition is irrelevant for the temperature signal of latewood density/blue intensity in Scots pine [Text] / J. Björklund [et al.] // Dendrochronologia. — 2021. — Feb. — Vol. 65. — P. 125785. — URL: https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1125786520301247.

23. Fennoscandian tree-ring anatomy shows a warmer modern than medieval climate [Text] / J. Björklund [et al.] // Nature. — 2023. — Aug. 3. — Vol. 620, no. 7972. — P. 97—103. — URL: https://www.nature.com/articles/s41586-023-06176-4.

24. Global assessment of relationships between climate and tree growth [Text] / M. Wilmking [et al.] // Global Change Biology. — 2020. — June. — Vol. 26, no. 6. — P. 3212—3220. — URL: https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/gcb.15057.

25. Twentieth century redistribution in climatic drivers of global tree growth [Text] / F. Babst [et al.] // Science Advances. — 2019. — Jan. 4. — Vol. 5, no. 1. — eaat4313. — URL: https://www.science.org/doi/10.1126/sciadv.aat4313.

26. *Jevšenak, J.* Shifting potential for high-resolution climate reconstructions under global warming [Text] / J. Jevšenak, A. Buras, F. Babst // Quaternary Science Reviews. — 2024. — Feb. — Vol. 325. — P. 108486. — URL: https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0277379123005346.

27. Evidences of wider latewood in *Pinus sylvestris* from a forest-steppe of Southern Siberia [Text] / A. Arzac [et al.] // Dendrochronologia. — 2018. — June. — Vol. 49. — P. 1—8. — URL: https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1125786517301650.

28. Earlywood and latewood features of *Pinus sylvestris* in semiarid natural zones of South Siberia [Text] / E. A. Babushkina [et al.] // Russian Journal of Ecology. — 2018. — May. — Vol. 49, no. 3. — P. 209—217. — URL: http://link.springer.com/10.1134/S1067413618030013.

29. Pine and larch tracheids capture seasonal variations of climatic signal at moisture-limited sites [Text] / L. V. Belokopytova [et al.] // Trees. — 2019. — Feb. — Vol. 33, no. 1. — P. 227—242. — URL: http://link.springer.com/10.1007/s00468-018-1772-2.

30. *Zheleznova, O. S.* Influence of climate on radial growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in different habitats of Meshchera lowland [Text] / O. S. Zheleznova, S. A. Tobratov // Izvestiya Rossiiskoi Akademii Nauk. Seriya Geograficheskaya. — 2019. — Nov. 2. — No. 5. — P. 67—77. — URL: https://journals.eco-vector.com/2587-5566/article/view/17582.

31. Tracheid and pit dimensions hardly vary in the xylem of *Pinus sylvestris* under contrasting growing conditions [Text] / M. Held [et al.] // Frontiers in Plant Science. — 2021. — Dec. 21. — Vol. 12. — P. 786593. — URL: https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2021.786593/full.

32. *Aakala, T.* The roles of competition and climate in tree growth variation in northern boreal old-growth forests [Text] / T. Aakala, F. Berninger, M. Starr // Journal of Vegetation Science. — 2018. — Nov. — Vol. 29, no. 6. — P. 1040—1051. — URL: https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/jvs.12687.