

С. Н. Шереметьев, Ю. В. Гамалей, Н. Н. Слемнев, А. В. Степанова, К. Е. Чеботарева

Вариации ширины годичных колец деревьев на широтном и высотном градиентах

S. N. Sheremetiev, Yu. V. Gamalei, N. N. Slemnev, A. V. Stepanova, K. E. Chebotareva

Tree-rings width variability along latitudinal and elevation gradients

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург
sheremetiev@binran.ru

Обработано 57 596 датированных серий ширины годичных колец (TRW) из International Tree-ring Data Bank. Установлено, что: (1) Ширина годичных колец тесно связана с возрастом деревьев. Периоды активности камбия также строго зависят от возраста растений. Отсюда естественным образом следует наличие тесной зависимости ширины годичных колец от периодов активности камбия. Предполагается, что синхронизация периодов радиального роста с циклами климатических факторов в первые 150 лет жизни способствует увеличению TRW. (2) Анализ широтного профиля TRW показал, что наблюдается удовлетворительное соответствие широтных профилей TRW и климатических и биологических показателей. Широтный профиль TRW, судя по приведенным данным, приобретает свою форму под воздействием климата и зависимой от него продукции ассимиляционной массы. Другими словами, ширина годичных колец отражает фотосинтетические и экспортные возможности фотосинтезирующего аппарата, которые зависят от возраста растений и климатических условий. (3) Скорректированные на возраст величины TRW у голосеменных изменяются с высотой очень мало. Некоторое угнетение радиального роста наблюдается на высотах более 2500–3000 м над ур. м. Ниже этих отметок TRW мало отличается от нуля, что свидетельствует об отсутствии действия как угнетающих, так и стимулирующих рост факторов. Иными словами, радиальный прирост голосеменных растений на большей части высотного градиента определяется возрастом растений. Радиальный прирост покрытосеменных на высотном градиенте также изменяется случайным образом. Однако и в этом случае можно отметить снижение прироста в экотопах, расположенных выше 2000 м.

Ключевые слова: ширина годичных колец, широтный градиент, высотный градиент.

Годичные кольца деревьев являются широко известным отражением погодных и климатических изменений на планете (Fritts et al., 1965; Fritts, 1966; D'Arrigo et al., 2006; Vaganov et al., 2006; Evans et al., 2013; и др.). Ранее были проведены исследования изменений ширины годичных колец деревьев на градиентах регионального и глобального масштабов (Briffa et al., 2002; Wettstein et al., 2011; St. George, Ault, 2014), в которых были обработаны от десятков до двух тысяч

двухсот серий годичных колец. Однако в International Tree-ring Data Bank (ITRDB)¹ накоплено более ста тысяч таких серий. Для уточнения имеющихся в научном обороте результатов мы обработали 57 596 серий из этого банка данных (список файлов, ссылки, статистики для всех серий, корреляции с температурными рядами для каждой из них можно найти в электронном Приложении²). Это позволило с достаточно высокой точностью продемонстрировать изменения ширины годичных колец (TRW — Tree-Ring Width) на широтном и высотном градиентах для покрытосеменных и голосеменных растений. Для 23 родов растений (которые включали более ста серий данных каждый) приводятся (см. Приложение) основные статистики (однако динамика ширины годичных колец на градиентах среды не рассматривается).

Материал и методика

Для обработки и анализа использованы наборы данных International Tree-ring Data Bank Measurements (Version 5.08). Здесь хранятся в свободном доступе исходные (raw) результаты измерений (в ASCII формате), скомпонованные по географическому принципу. Всего обработано 1898 файлов (примерно 27 % имеющихся), которые содержали 57 596 датированных серий данных (табл. 1). Из анализа исключались наборы данных для археологических или фоссилизированных образцов (за крайне редкими исключениями), а также ряды с плохими датировками. Статистики для возраста (условный, в данном контексте, термин, под которым мы имеем в виду количество годичных колец в серии данных), прироста и периода усредненной серии приведены в таблице 2.

Для обработки данных были написаны три пакета программ (на VBA for Excel) и большое количество вспомогательных утилит. Первый пакет обеспечил возможность конвертирования исходных данных в удобный и готовый для обработки в Excel вид. Второй пакет позволил рассчитывать основные статистики и корреляции исходных данных с реконструированными климатическими рядами (табл. 3). Эти расчеты проводились в двух вариантах. В одном случае корреляции

¹ <http://www1.ncdc.noaa.gov/pub/data/paleo/treering/measurements/>
² <https://www.dropbox.com/s/wh1kkmxuns398i3/TRW-Supplement.xlsx>

Таблица 1

Количество обработанных файлов из International Tree-ring Data Bank Measurements (Version 5.08)

Континент	Обработано	Всего файлов ITRDB Measurements	%
Австралия, Тасмания и Новая Зеландия	115	115	100
Азия	255	1576	16
Африка	21	22	95
Европа	210	2230	9
Северная Америка	1171	2917	40
Южная Америка	127	129	98
Всего	1899	6989	27

Таблица 2

Статистики для усредненной выборки голосеменных (G) и покрытосеменных (A) растений из Tree-ring Data Bank Measurements

Статистики	Возраст, годы			TRW, мм			Pmax, годы		
	G&A	G	A	G&A	G	A	G&A	G	A
Среднее	218	235	152	1.06	0.99	1.31	75.2	85.2	39.7
Число серий	57596	46009	11587	57596	46009	11587	5191	4051	1140
Стандартное отклонение	140	148	70	0.67	0.62	0.79	98.0	107.0	38.2
Медиана	188	203	140	0.90	0.84	1.10	34.9	42.7	23.3
Мода	141	141	101	1.03	1.03	0.52	128.0	128.0	16.0
Квантиль $q_{0.1}$	87	93	70	0.40	0.37	0.61	12.2	12.8	10.7
Квантиль $q_{0.9}$	382	409	247	1.91	1.81	2.31	170.7	204.8	85.3

Таблица 3

Список реконструкций климатических данных, использованных в данной работе

Первый год	Последний год	Сокращение	Серия	Ссылка (Источник данных)
16	1980	L8	Температура, °C	Loehle, 2007; Loehle, McCulloch, 2008
558	1960	HCA2006	Температура, °C	Hegerl et al., 2006
713	1996	DWJ2006	Температура, °C	D'Arrigo et al., 2006
831	1992	ECS2002	Температура, °C	Esper et al., 2002; recalibrated by Cook et al., 2004
1402	1960	BOS2001	Температура, °C	Briffa et al., 2001
1753	2011	BRg	Температура, °C	Berkeley Earth Global Surface Temperature (http://berkeleyearth.lbl.gov/regions/global-land)
1000	2000	RF&SF	Radiative forcing (°C) and Solar forcing (W/m ²)	Bertrand et al., 2002; Bauer et al., 2003; Crowley et al., 2003; Gerber et al., 2003; González-Rouco et al., 2003, 2006; Goosse et al., 2005; Mann et al., 2005; Osborn et al., 2006; Stendel et al., 2006; Tett et al., 2007 (http://www.ncdc.noaa.gov/paleo/pubs/ipcc2007/fig613.html)
1610	2012	TSI	Total Solar Irradiance, W/m ² , historical reconstruction	Krivova et al., 2010; Ball et al., 2012 (http://lasp.colorado.edu/home/sorce/data/tsi-data/#summary_table)

рассчитывались без сглаживания и удаления трендов, во втором — после проведения этих трансформаций над исходными рядами. В дальнейшем в тексте анализируется второй вариант, как более правильный, по нашему мнению.

В третьем пакете был реализован алгоритм спектрального анализа, приведенный в работе В. В. Витязева (2001). Этот пакет включал построение модели авторегрессии, сглаживание, удаление трендов и собственно спектральный анализ на основе быстрого преобразования Фурье. Для оценки периодов активности камбия использовался период с максимальной плотностью мощности (мы обозначили его как Pmax).

Широтные (с шагом 5 градусов) профили температуры и осадков у поверхности суши рассчитывали по среднегодовым показателям за 1948–2012 гг. по данным Physical Sciences Division of the NOAA's Earth Sys-

tem Research Laboratory¹ (Boulder, Colorado, USA) (см. Kalnay et al., 1996) (эти данные представлены в электронном Приложении 2²).

Для расчета корреляций и статистик использовали обычные параметрические методы, исходя из того, что при возрастании объема выборки форма выборочного распределения (т. е. распределение выборочной статистики критерия) приближается к нормальной, даже если распределение исследуемых переменных не является нормальным (StatSoft, 2001). В работе приводятся только статистически значимые коэффициенты детерминации (если не указывается иное) (на доверительном уровне $P \leq 0.05$).

¹ <http://www.esrl.noaa.gov/psd/cgi-bin/data/timeseries/timeseries1.pl>

² <https://www.dropbox.com/s/st4xrmn5z7dnsy2/TRW-Supplement2.xlsx>

TRW и возраст деревьев

Считается, что зависимый от возраста тренд радиального роста деревьев имеет максимум в первые десятилетия жизни растений, а минимум — в последние. Вместе с тем существует точка зрения, что невозможно разработать универсальную кривую роста из-за внутренних различий между особями и большого разнообразия экологических обстановок (Briffa et al., 1996; Castagneri, Storaunet, 2011). Это, судя по всему, правильная точка зрения, тем более что сообщается об исследованиях, в которых зафиксировано увеличение приростов в различных климатических условиях в последние десятилетия (Castagneri, Storaunet, 2011).

Поэтому кривая зависимости TRW от возраста (данные группировались в интервалах с шагом 50 лет) (рис. 1, а) не может рассматриваться как универсальная кривая. Она необходима для корректировки некоторых данных на возраст. Кроме того, эта зависимость (табл. 4) демонстрирует, что в большинстве случаев имеет место классический вид кривой роста.

Периоды активности камбия очень строго, почти функционально, связаны с возрастом деревьев ($r^2 = 0.994$ для совокупности всех групп, $r^2 = 0.993$ для голосеменных, $r^2 = 0.985$ для покрытосеменных) (рис. 1, б). Это заставляет предположить, что периоды камбиальной активности регулируются преимущественно внутренними факторами. С другой стороны, периодичности в общем ряду их распределения, встречающиеся с частотой больше 5 %, имеют свойство локализоваться в очень узких интервалах. Чаще всего встречаются периоды в диапазонах 5–35 (суммарно 51.8 %), 60–65 (5.2 %), 85–90 (5.8 %) и 125–130 лет (5.9 %). Такая пиковая локализация наводит на мысль о влиянии на цикличность активности камбия внеш-

них периодических процессов. Определенные аналогии можно найти в спектрах климатических рядов, имеющихся в нашем распоряжении. Так, ряды TSI, L8, BRg, HCA2006, RF (табл. 3) имеют в своих спектрах гармоники (с максимальной плотностью мощности) с периодами, равными соответственно 11, 21, 24, 27 и 29 годам. Эти климатические ритмы, скорее всего, не влияют непосредственно на активность камбия, но, возможно, оказывают синхронизирующее воздействие на колебания роста деревьев.

Это тем более вероятно, что существование первых двух корреляций (рис. 1, а, б) с неизбежностью указывает на наличие другой (ключевой, на наш взгляд, в процессе роста деревьев) зависимости. Это связь ширины годовичных колец с периодами активности камбия (рис. 1, в). Максимальная ширина годовичных колец достигается в первые 50–150 лет жизни деревьев. Именно в этом возрасте существует наибольшая вероятность синхронизации внутренних ритмов растений с климатическими факторами. Это предположение легко проверить, исследуя корреляции серий годовичных колец с климатическими рядами. В самом общем случае можно сказать, что чем меньше фазовые сдвиги между этими массивами данных, тем больше между ними коррелированность. Реальные данные демонстрируют именно такое поведение (рис. 2, а) — максимальная коррелированность наблюдается в возрасте деревьев до 50–150 лет, когда преобладают ритмы роста с периодами 5–35 лет. Наблюдается некоторое соответствие между такой коррелированностью и шириной годовичных колец (рис. 2, б). По мере увеличения возраста растений периоды роста удлиняются и не могут синхронизироваться с более постоянными циклами климатических факторов. Кроме того, увеличение периодов роста означает снижение производительности камбия

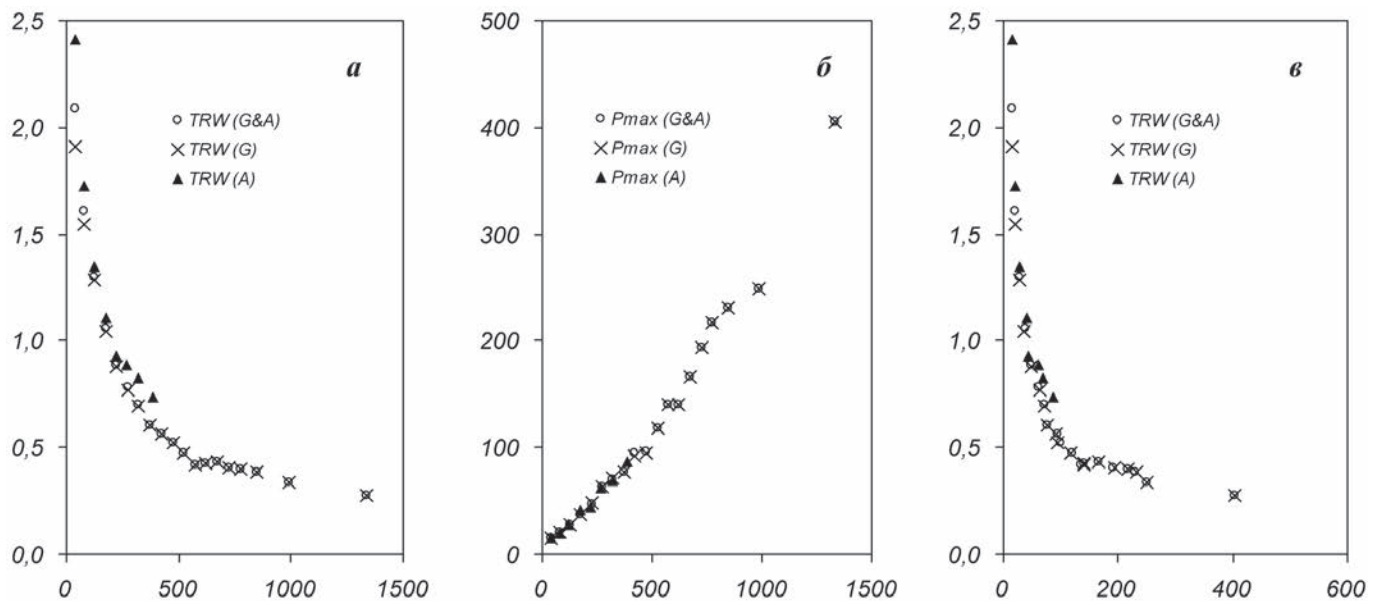


Рис. 1. Зависимости ширины годовичных колец (TRW) (а) и периодов роста (Pmax) (б) от возраста. Соотношение TRW и Pmax (в). G — голосеменные (*Gymnospermae*), А — покрытосеменные (*Angiospermae*). Возрасты и TRW для графиков б и в рассчитаны только для тех серий, для которых рассчитаны Pmax. На осях абсцисс: возраст деревьев, годы (а, б); Pmax, годы (в). На осях ординат: TRW, мм (а, в); Pmax, годы (б).

Таблица 4

Ширина годовичных колец деревьев в интервалах возраста с шагом 50 лет

L_1	L_2	nSeries	X_{age}	Sx_{age}	CI_{age} ($P = 0.05$)	nRings	X_{TRW}	Sx_{TRW}	CI_{TRW} ($P = 0.0000001$)
Gymnosperms & Angiosperms									
0	49	891	40	8.1	0.5	35869	2.08	1.64	0.046
50	99	7740	79	14.0	0.3	611216	1.61	1.28	0.009
100	149	12288	125	14.5	0.3	1531205	1.30	1.00	0.004
150	199	10254	174	14.6	0.3	1784557	1.06	0.80	0.003
200	249	8751	224	14.4	0.3	1955854	0.89	0.65	0.002
250	299	6306	273	14.5	0.4	1719050	0.78	0.58	0.002
300	349	3846	322	14.4	0.5	1239589	0.70	0.56	0.003
350	399	2520	373	14.5	0.6	940026	0.61	0.46	0.003
400	449	1609	423	14.8	0.7	679977	0.56	0.46	0.003
450	499	1106	473	14.1	0.8	523050	0.52	0.43	0.003
500	549	596	524	14.4	1.2	312177	0.48	0.35	0.003
550	599	533	574	14.1	1.2	305888	0.42	0.35	0.003
600	649	340	621	14.3	1.5	211208	0.42	0.31	0.004
650	699	213	671	14.2	1.9	142988	0.43	0.31	0.004
700	749	134	725	14.5	2.5	97119	0.40	0.29	0.005
750	799	94	774	14.6	2.9	72771	0.40	0.28	0.006
800	899	141	845	30.8	5.1	119199	0.39	0.26	0.004
900	1099	129	988	56.0	9.7	127511	0.34	0.23	0.004
1100	1999	105	1335	190.4	36.4	140127	0.28	0.17	0.002
TRW = a·Age ^b		a = 22.9525220341631			b = -0.6121018202533650			r ² = 0.989	
Gymnosperms									
0	49	588	40	8.1	0.7	23252	1.91	1.37	0.048
50	99	4993	80	13.9	0.4	396977	1.55	1.22	0.010
100	149	9002	125	14.5	0.3	1126417	1.28	0.99	0.005
150	199	7909	174	14.6	0.3	1375781	1.04	0.80	0.004
200	249	6929	224	14.5	0.3	1551379	0.88	0.66	0.003
250	299	5562	273	14.5	0.4	1518731	0.77	0.59	0.003
300	349	3590	322	14.4	0.5	1157721	0.69	0.56	0.003
350	399	2457	373	14.5	0.6	916697	0.60	0.46	0.003
400	449	1593	423	14.8	0.7	673168	0.56	0.46	0.003
450	499	1101	473	14.1	0.8	520774	0.52	0.43	0.003
500	549	596	524	14.4	1.2	312177	0.48	0.35	0.003
550	599	533	574	14.1	1.2	305888	0.42	0.35	0.003
600	649	340	621	14.3	1.5	211208	0.42	0.31	0.004
650	699	213	671	14.2	1.9	142988	0.43	0.31	0.004
700	749	134	725	14.5	2.5	97119	0.40	0.29	0.005
750	799	94	774	14.6	2.9	72771	0.40	0.28	0.006
800	899	141	845	30.8	5.1	119199	0.39	0.26	0.004
900	1099	129	988	56.0	9.7	127511	0.34	0.23	0.004
1100	1999	105	1335	190.4	36.4	140127	0.28	0.17	0.002
TRW = a·Age ^b		a = 19.9969841633291			b = -0.590693739271607			r ² = 0.985	
Angiosperms									
0	49	303	42	8	7.9	12617	2.41	2.01	0.095
50	99	2747	78	14	14.0	214239	1.72	1.38	0.016
100	149	3286	123	14	14.4	404788	1.35	1.02	0.009
150	199	2345	174	15	14.7	408776	1.11	0.80	0.007
200	249	1822	222	14	14.1	404475	0.93	0.58	0.005
250	299	744	269	14	14.1	200319	0.88	0.55	0.007
300	349	256	320	14	14.3	81868	0.83	0.53	0.010
350	499	84	386	32	31.6	32414	0.73	0.48	0.014
TRW = a·Age ^b		a = 17.777418603254			b = -0.5370486207504260			r ² = 0.997	

Примечание. L_1 , L_2 — нижние и верхние границы интервалов возраста, годы; nSeries, nRings — число серий и колец; X_{age} , X_{TRW} — средние для возраста (годы) и ширины годовичных колец (мм) внутри указанных интервалов; Sx_{age} , Sx_{TRW} — стандартные отклонения; CI_{age} , CI_{TRW} — доверительные интервалы. В старших возрастных интервалах данные объединены так, чтобы, по возможности, число серий в каждом объединенном интервале было больше 100.

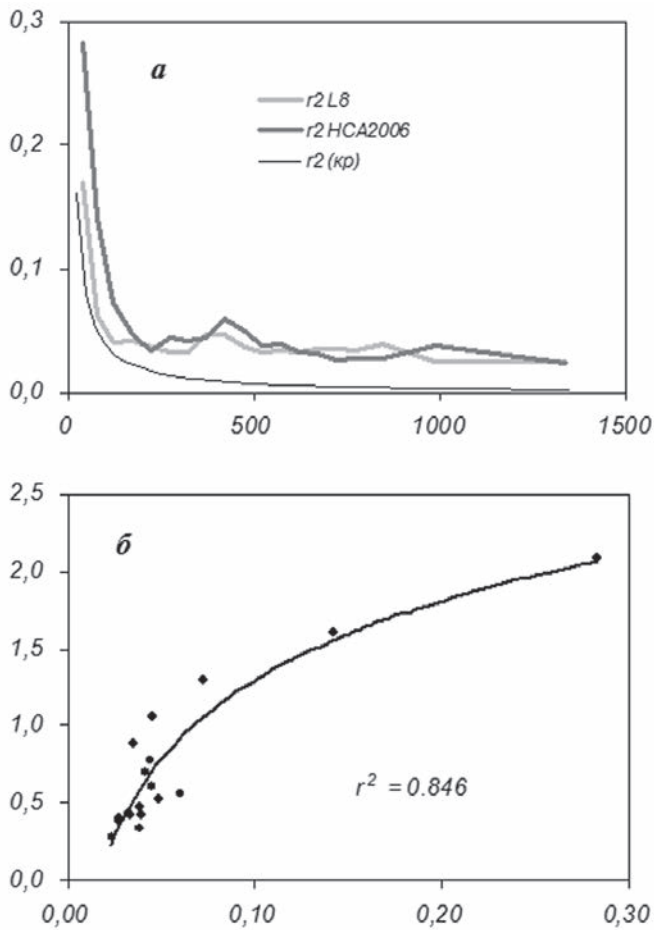


Рис. 2. *a* — соотношение коэффициентов детерминации серий ширины годовичных колец разного возраста с климатическими рядами (обозначения см. табл. 2); r^2 (кр) — критические значения, ниже которых коэффициенты детерминации статистически не значимы; *б* — корреляция ширины годовичных колец с коэффициентами детерминации между TRW и HCA2006. На осях абсцисс: возраст деревьев, годы (*a*); коэффициенты детерминации (*б*). На осях ординат: коэффициенты детерминации (*a*); TRW, мм (*б*).

в единицу времени, что также способствует снижению радиального прироста деревьев в зрелом и сенильном возрастах.

TRW на широтном градиенте

Для исследования изменений TRW на широтном градиенте (от 75° с. ш. до 55° ю. ш.) данные группировались в интервалах с шагом 5°. Поскольку средний для интервалов возраст растений был разным, то было необходимо провести корректировку средней ширины годовичных колец в каждом интервале (TRW_{real}) (рис. 3, *a*) на возраст. Для этого использовались уравнения, приведенные в таблице 4. По этим уравнениям рассчитывалась ширина годовичных колец (TRW_{age}), соответствующая среднему для каждого интервала возрасту. Вычитание TRW_{age} из TRW_{real} давало скорректированную на возраст (TRW_{adj}) ширину годовичных колец (табл. 5). Положительные величины TRW_{adj} свидетель-

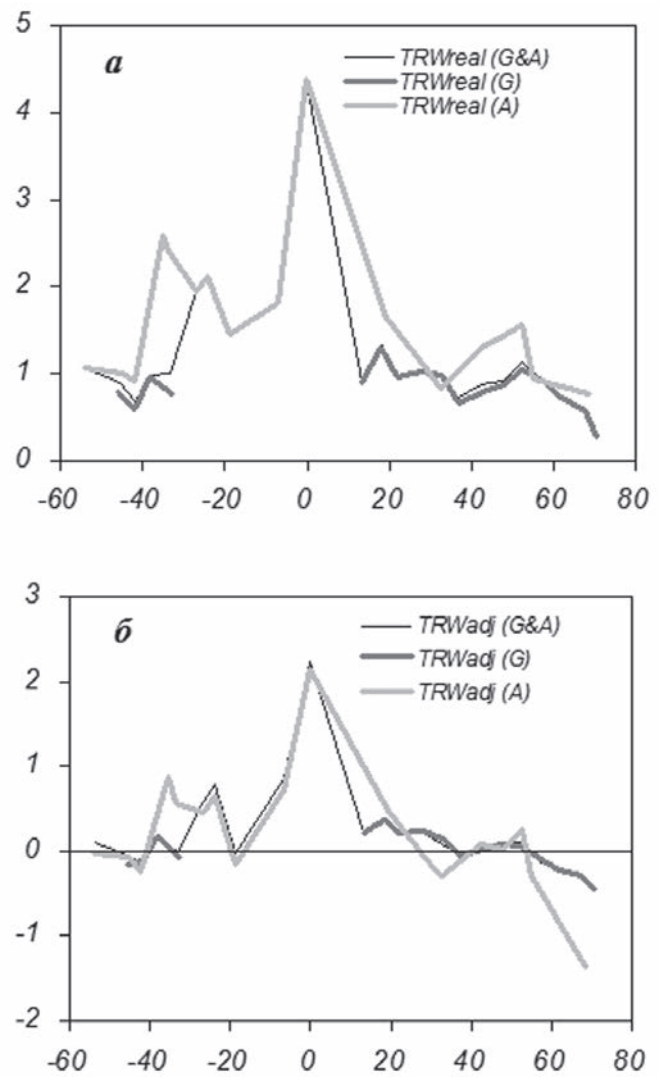


Рис. 3. Изменение реальных (TRW_{real}) (*a*) и скорректированных на возраст (TRW_{adj}) (*б*) величин TRW на широтном градиенте. G — голосеменные, A — покрытосеменные. На осях абсцисс: широта, градусы. На осях ординат: TRW, мм.

ствуют о стимулирующем воздействии иных, чем возраст, факторов на радиальный прирост деревьев. Отрицательные значения TRW_{adj} говорят об угнетающем их влиянии. Числа, близкие к нулю, означают, что рост растений определялся преимущественно возрастом, а не иными причинами (рис. 3, *б*).

Судя по этим данным, у голосеменных растений в средних широтах обоих полушарий преобладают реакции, обусловленные прежде всего возрастом деревьев, в высоких широтах Северного полушария можно заметить незначительное угнетение роста, а южнее тропика Рака — его увеличение (здесь мы должны абстрагироваться от различных локальных вариантов) (рис. 3, *б*). Радиальный прирост покрытосеменных, максимальный в тропиках, мало отличается от нуля (TRW_{adj}) в средних широтах Северного полушария и значительно угнетен в высоких широтах (рис. 3, *б*). В субтропиках Южного полушария рост покрытосеменных увеличен, что может быть связано с большей океаничностью

Таблица 5

Ширина годичных колец на широтном градиенте

$< L_1$	$\geq L_2$	Lat, градусы	Age, годы	nRings	TRW _{real}	Sx (TRW _{real})	CI (TWR _{real}) (P = 0.0000001)	TRW _{age}	TRW _{adj}
Gymnosperms & Angiosperms									
75	70	70.62	287	72785	0.26	0.23	0.004	0.72	-0.45
70	65	67.77	202	455442	0.57	0.44	0.003	0.89	-0.32
65	60	61.89	175	480730	0.73	0.61	0.005	0.97	-0.25
60	55	57.47	155	366747	0.92	0.90	0.008	1.05	-0.12
55	50	52.08	160	362260	1.14	0.88	0.008	1.03	0.11
50	45	47.77	219	2036464	0.92	0.78	0.003	0.85	0.07
45	40	42.75	216	1924309	0.89	0.75	0.003	0.85	0.03
40	35	37.15	256	3358358	0.72	0.66	0.002	0.77	-0.05
35	30	32.97	210	1004331	0.96	0.89	0.005	0.87	0.09
30	25	28.04	227	627710	1.03	0.88	0.006	0.83	0.20
25	20	22.38	251	126382	0.96	0.83	0.012	0.78	0.18
20	15	18.11	175	201488	1.34	1.00	0.012	0.97	0.37
15	10	13.47	293	47725	0.91	0.70	0.017	0.71	0.20
0	-5	-0.58	47	1552	4.39	2.44	0.330	2.17	2.21
-5	-10	-6.85	172	44800	1.83	1.58	0.040	0.98	0.85
-15	-20	-18.49	88	6548	1.45	1.24	0.082	1.48	-0.03
-20	-25	-24.20	105	11934	2.12	1.84	0.089	1.33	0.79
-25	-30	-26.82	99	12111	1.96	1.70	0.082	1.38	0.58
-30	-35	-33.32	165	63772	1.00	1.22	0.026	1.01	-0.01
-35	-40	-38.03	222	477715	0.98	0.73	0.006	0.84	0.14
-40	-45	-42.10	240	698108	0.67	0.54	0.003	0.80	-0.13
-45	-50	-45.65	178	35724	0.91	0.60	0.017	0.96	-0.05
-50	-55	-54.15	177	132403	1.07	0.68	0.010	0.97	0.11
Gymnosperms									
75	70	70.62	287	72785	0.26	0.23	0.004	0.71	-0.44
70	65	67.75	204	453432	0.57	0.44	0.003	0.86	-0.30
65	60	61.89	175	480730	0.73	0.61	0.005	0.95	-0.22
60	55	57.53	155	357587	0.92	0.83	0.007	1.02	-0.09
55	50	51.99	168	291354	1.04	0.81	0.008	0.97	0.07
50	45	47.76	236	1893657	0.88	0.74	0.003	0.79	0.09
45	40	42.93	238	1610568	0.81	0.70	0.003	0.79	0.02
40	35	37.16	290	2743708	0.65	0.62	0.002	0.70	-0.05
35	30	33.01	219	864314	0.98	0.93	0.005	0.83	0.15
30	25	27.85	237	573727	1.02	0.88	0.006	0.79	0.23
25	20	22.38	251	126382	0.96	0.83	0.012	0.76	0.20
20	15	18.03	176	189119	1.32	0.98	0.012	0.94	0.38
15	10	13.47	293	47725	0.91	0.70	0.017	0.70	0.21
-30	-35	-33.06	221	54322	0.76	0.72	0.016	0.82	-0.07
-35	-40	-38.09	225	473911	0.97	0.70	0.005	0.82	0.15
-40	-45	-42.00	279	539623	0.60	0.49	0.004	0.72	-0.12
-45	-50	-45.95	175	16958	0.80	0.48	0.020	0.95	-0.15
Angiosperms									
70	65	68.65	52	2010	0.77	0.44	0.052	2.14	-1.37
60	55	55.19	143	9160	0.94	2.33	0.130	1.24	-0.29
55	50	52.37	133	70906	1.55	1.01	0.020	1.29	0.27
50	45	47.84	113	142807	1.43	1.10	0.015	1.40	0.03
45	40	42.18	146	313741	1.30	0.85	0.008	1.22	0.08
40	35	37.11	167	614650	1.02	0.76	0.005	1.14	-0.12
35	30	32.80	170	140017	0.83	0.60	0.008	1.13	-0.30
30	25	29.31	155	53983	1.05	0.87	0.020	1.19	-0.14
20	15	19.28	161	12369	1.65	1.16	0.056	1.16	0.49
0	-5	-0.58	47	1552	4.39	2.44	0.330	2.25	2.14
-5	-10	-6.85	172	44800	1.83	1.58	0.040	1.12	0.71
-15	-20	-18.49	88	6548	1.45	1.24	0.082	1.60	-0.15
-20	-25	-24.20	105	11934	2.12	1.84	0.089	1.46	0.66
-25	-30	-26.82	99	12111	1.96	1.70	0.082	1.50	0.45
-30	-35	-33.79	68	9450	2.41	2.18	0.119	1.85	0.56
-35	-40	-35.42	79	3804	2.59	1.47	0.127	1.70	0.89
-40	-45	-42.31	163	158485	0.92	0.62	0.008	1.15	-0.24
-45	-50	-45.38	180	18766	1.01	0.68	0.027	1.09	-0.08
-50	-55	-54.15	177	132403	1.07	0.68	0.010	1.10	-0.03

Примечание. L_1 и L_2 — верхние и нижние границы интервалов; Lat — средняя широта внутри интервала; Age — средний возраст внутри интервала; nRings — число колец; TRW_{real} — средняя ширина годичных колец внутри интервала; Sx — стандартные отклонения; CI — доверительные интервалы; TRW_{age}, TRW_{adj} — объяснения в тексте.

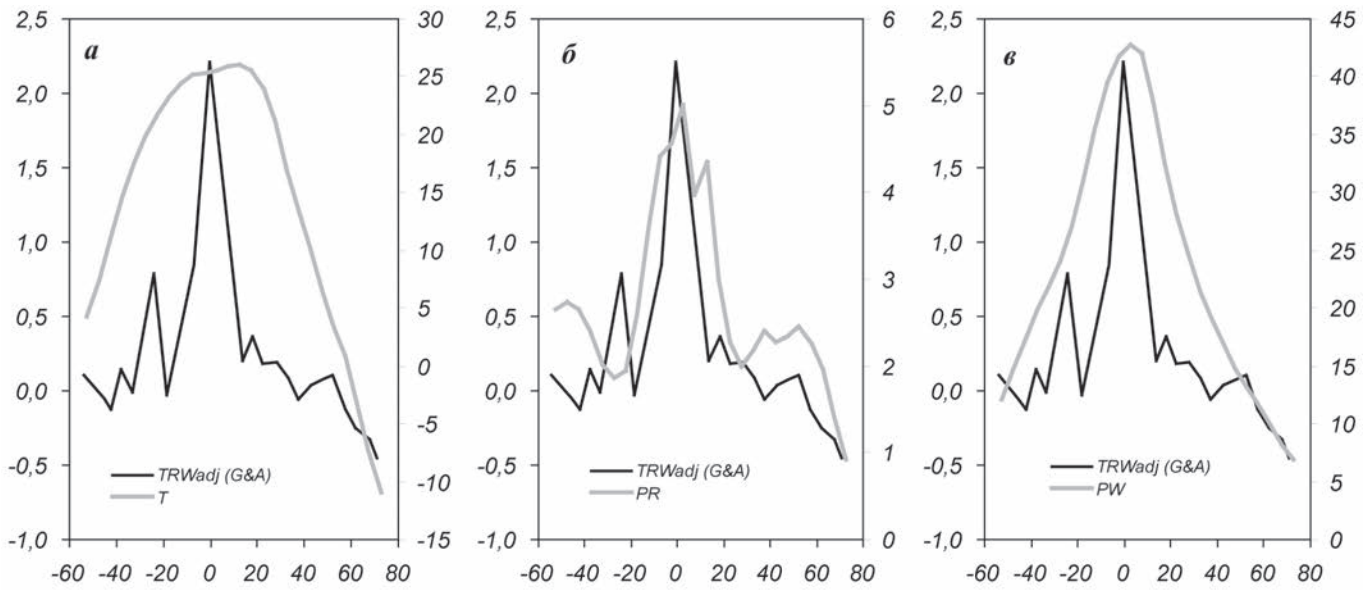


Рис. 4. Широтные профили температуры (а), скорости выпадения осадков (б), осаждаемой воды (в) и скорректированной на возраст ширины годовичных колец (TRW_{adj}) голосеменных и покрытосеменных растений (а–в). На осях абсцисс: широта, градусы. На осях ординат: слева — TRW_{adj}, мм; справа — температура приземного слоя воздуха (Т), °С (а), скорость выпадения осадков (PR), мм/день (б), количество осаждаемой воды (PW), мм (в).

климата субтропиков этого полушария (по сравнению с субтропиками Северного полушария).

Попробуем количественно решить последний и другие подобные вопросы. Для этого используем среднегодовые широтные профили температуры приземного слоя воздуха (Т, °С) (рис. 4, а), скорости выпадения

осадков (PR — Precipitation Rate, мм/день) (рис. 4, б) и количества осаждаемой воды (рис. 4, в), т. е. того количества воды, которое получилось бы при конденсации и выпадении в виде осадков всего водяного пара, содержащегося в столбе атмосферы (PW — Precipitable Water, мм) (WMO, 1992).

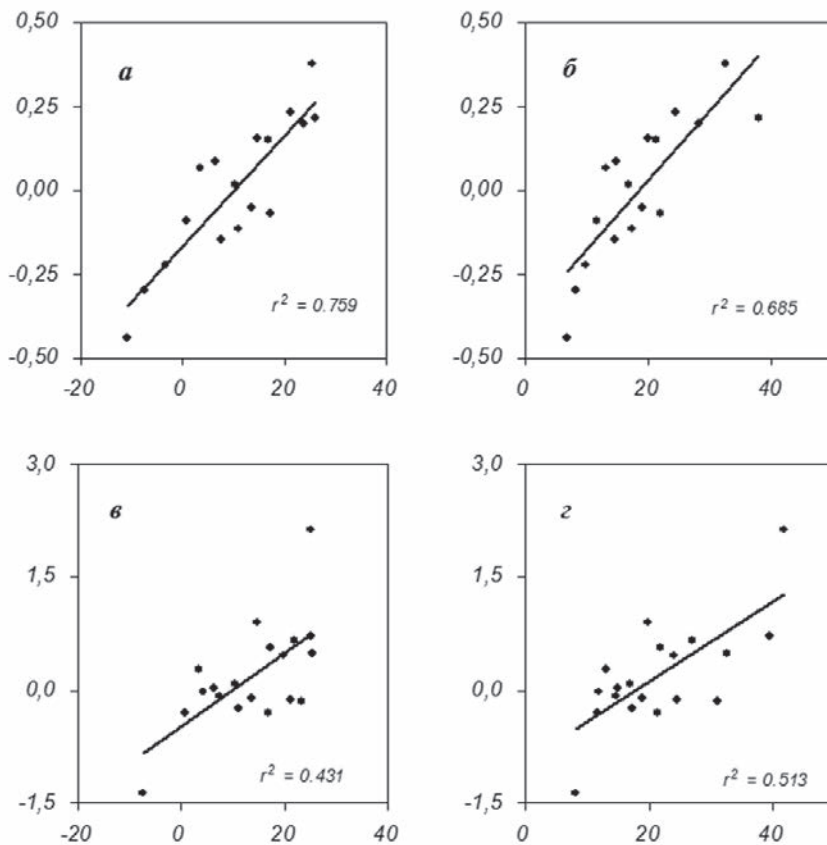


Рис. 5. Корреляции TRW_{adj} с температурой приземного слоя воздуха (а, в) и количеством осаждаемой воды (б, з) для голосеменных (а, б) и покрытосеменных (в, з) растений на широтном градиенте. На осях абсцисс: температура приземного слоя воздуха, °С (а, в); количество осаждаемой воды, мм (б, з). На осях ординат: TRW_{adj}, мм.



Рис. 6. Широтные профили длительности вегетационного периода (Huston, Wolverton, 2009) и ширины годичных колец (TRW_{adj}) голосеменных и покрытосеменных растений. На оси абсцисс: широта, градусы. На осях ординат: слева — TRW_{adj} , мм; справа — длительность вегетационного периода, мес.

Наблюдается удовлетворительная согласованность климатических широтных профилей и ширины годичных колец (TRW_{adj}) (рис. 4). Корреляционный анализ показал, что TRW_{adj} на широтном градиенте несколько сильнее коррелирует с количеством осаждаемой воды, чем со скоростью выпадения осадков. Соответствующие коэффициенты детерминации для голосеменных равны 0.685 и 0.382, для покрытосеменных — 0.513 и 0.453. Вместе с тем, голосеменные, возможно, более зависят от изменений климата, чем покрытосеменные

(рис. 5), и в большей степени — от температуры воздуха, чем от условий увлажнения (рис. 5, а, б) (что подтвердил и шаговый регрессионный анализ). Рост покрытосеменных в меньшей степени, чем голосеменных, зависит от факторов среды, что отражается и на величине коэффициентов детерминации, и на форме зависимостей (они в значительной степени подтверждаются только крайними точками) (рис. 5, в, г).

Концентрированным выражением влияния всех климатических факторов на рост и развитие растений является продолжительность вегетационного периода. Широтный профиль длительности сезона роста, рассчитанный (Huston, Wolverton, 2009) по климатическим данным высокого разрешения (New et al., 2000), хорошо согласуется с широтным профилем ширины годичных колец (рис. 6). Однако в субтропиках Северного полушария радиальный рост деревьев замедлен, что может быть связано с отбором образцов преимущественно в сухих местообитаниях или с более континентальным, чем в Южном полушарии, климатом.

Ежегодная продукция листового опада у листопадных деревьев должна в точности соответствовать образующейся каждый год массе листьев, которая является источником строительных материалов для работы камбия. У вечнозеленых деревьев лиственный опад, возможно, пропорционален вновь образующейся массе листьев (хвои). Если это так, то, видимо, по этой причине наблюдается определенная пропорциональность в широтных профилях продукции листового опада (по данным, приведенным в работе Huston, Wolverton, 2009) и ширины годичных колец (рис. 7, а).

Примерно такая же пропорциональность наблюдается между общей продукцией фитомассы (древесина + лиственный опад) (Huston, Wolverton, 2009) и TRW_{adj} на широтном градиенте (рис. 7, б). Эта пропорциональ-

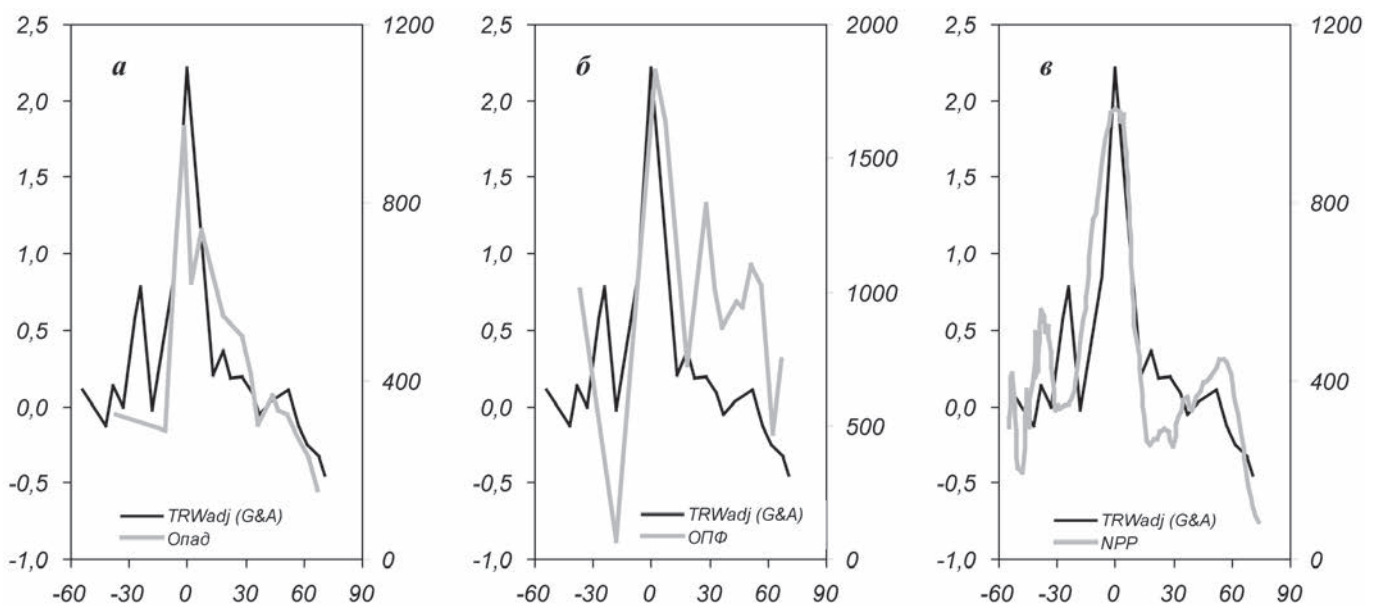


Рис. 7. Листовой опад (Huston, Wolverton, 2009) (а), общая продукция фитомассы (ОПФ, древесина + лиственный опад) (Huston, Wolverton, 2009) (б), первичная нетто-продукция (NPP) (Kicklighter et al., 1999) (в) в связи с изменениями ширины годичных колец (TRW_{adj}) на широтном градиенте. На осях абсцисс: широта, градусы. На осях ординат: слева — TRW_{adj} , мм; справа — продукция фитомассы, $г \cdot м^{-2} \cdot год^{-1}$.

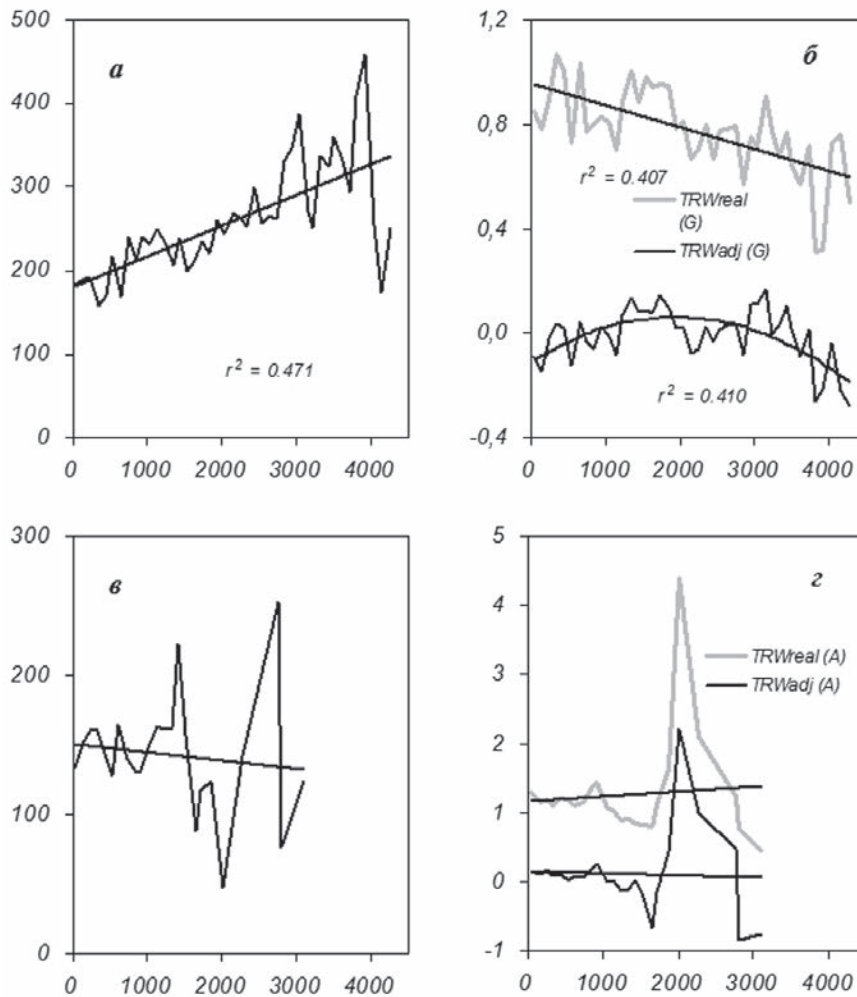


Рис. 8. Изменение возраста (а, в) и ширины годичных колец (б, з) у голосеменных (а, б) и покрытосеменных (в, з) растений на высотном градиенте. Отсутствие коэффициентов детерминации означает, что в статистическом отношении они неотличимы от нуля.

На осях абсцисс: высота над уровнем моря, м. На осях ординат: возраст деревьев, годы (а, в); ширина годичных колец, мм (б, з).

ность несколько нарушается севернее тропика Рака, однако вряд ли следует ожидать полного совпадения столь разнородных данных. Эти различия могут быть вызваны, например, локальными различиями мест отбора образцов.

Моделирование первичной нетто-продукции (Net Primary Productivity — NPP) растительности с использованием различных подходов (см. Cramer et al., 1999) позволило выявить сезонные и погодичные изменения NPP в глобальном масштабе с высокой степенью разрешения (0.5° по широте и долготе) (Kicklighter et al., 1999; Schloss et al., 1999). Широтное распределение медиан, полученных из усреднения пятнадцати таких моделей (Kicklighter et al., 1999), хорошо совпадает с широтным профилем TRW (рис. 7, в).

В целом же удовлетворительное соответствие широтных профилей TRW и климатических и биологических показателей свидетельствует, на наш взгляд, об адекватном представлении изменений ширины годичных колец на широтном градиенте. Эти соответствия отчасти объясняют, почему TRW изменяется именно таким, а не иным образом. Широтный профиль TRW,

судя по приведенным данным, приобретает свою форму под воздействием климата (рис. 4–6) и зависимой от него продукции ассимиляционной массы (рис. 7, а). Другими словами, ширина годичных колец отражает фотосинтетические и экспортные возможности фотосинтезирующего аппарата, которые зависят от возраста растений и климатических условий.

TRW на высотном градиенте

Реакции голосеменных и покрытосеменных растений на изменения высоты экотопов над уровнем моря коренным образом отличаются. Возраст голосеменных растений с увеличением высоты увеличивается (рис. 8, а). Это может быть обусловлено внешними и случайными по отношению к биологии деревьев причинами (например, особенностями отбора образцов разными исследователями). Но нельзя исключить и того, что данный тренд отражает реальное распределение особей разного возраста по высотам. Этот вопрос, конечно, интересен, однако не имеет существенного значения для выявления причин изменений

TRW на высотном градиенте. Вследствие увеличения возраста голосеменных с высотой, TRW_{real} (в строгом соответствии с рис. 1, а) уменьшается (рис. 8, б). Это уменьшение кажется очень значительным. Однако после корректировки данных на возраст оказывается, что TRW_{adj} изменяется с высотой очень мало. Некоторое угнетение радиального роста наблюдается на высотах более 2500–3000 м над ур. м. (рис. 8, б). Ниже этих отметок TRW_{adj} мало отличается от нуля, что свидетельствует об отсутствии действия как угнетающих, так и стимулирующих рост факторов. Иными словами, радиальный прирост голосеменных растений на большей части высотного градиента определяется возрастом растений.

Для покрытосеменных растений картина совершенно иная. Возраст деревьев изменяется с высотой случайным (т. е. независимым от высоты местообитания) образом (коэффициенты детерминации статистически неотличимы от нуля) (рис. 8, в). Именно по этой причине радиальный прирост покрытосеменных на высотном градиенте (как TRW_{real} , так и TRW_{adj}) также изменяется случайным образом (рис. 8, г). Однако и в этом случае можно отметить снижение прироста в экотопах, расположенных выше 2000 м.

Заключение

Обработано 57 596 датированных серий ширины годовых колец из International Tree-ring Data Bank. Показано, что:

1. Ширина годовых колец тесно связана с возрастом деревьев. Периоды активности камбия также строго зависят от возраста растений. Отсюда естественным образом следует наличие тесной зависимости ширины годовых колец от периодов активности камбия. Предполагается, что синхронизация периодов радиального роста с циклами климатических факторов в первые 150 лет жизни способствует увеличению TRW.

2. Анализ широтного профиля TRW показал, что наблюдается удовлетворительное соответствие широтных профилей TRW и климатических и биологических показателей. Широтный профиль TRW, судя по приведенным данным, приобретает свою форму под воздействием климата и зависимой от него продукции ассимиляционной массы. Другими словами, ширина годовых колец отражает фотосинтетические и экспортные возможности фотосинтезирующего аппарата, которые зависят от возраста растений и климатических условий.

3. Скорректированные на возраст величины TRW у голосеменных изменяются с высотой очень мало. Некоторое угнетение радиального роста наблюдается на высотах более 2500–3000 м над ур. м. Ниже этих отметок TRW мало отличается от нуля, что свидетельствует об отсутствии действия как угнетающих, так и стимулирующих рост факторов. Иными словами, радиальный прирост голосеменных растений на большей части высотного градиента определяется возрастом

растений. Радиальный прирост покрытосеменных на высотном градиенте также изменяется случайным образом. Однако и в этом случае можно отметить снижение прироста в экотопах, расположенных выше 2000 м.

Влияние возраста на радиальный и осевой прирост деревьев легко объяснить, используя современные данные о структурно-функциональной специфике углеводного пищевого тракта сосудистых растений (Гамалей и др., 2014). Согласно этим данным, флоэмный транспорт рассматривается как подвижность эндоплазматического экспортного канала фотосинтатов, обеспечиваемая сокращениями актомиозиновых фибрилл цитоскелета клеток, расположенных вдоль экспортного пути. Сократительная способность актомиозиновых фибрилл цитоскелета с возрастом падает, это универсальная ситуация при старении всех типов клеток, не только растительных, но и животных. По мере снижения подвижности углеводного пищевого тракта, в ходе старения растений убывает обеспечение меристем фотосинтатами, минимизируется прирост, как латеральный, так и осевой. На материале убывания ширины годовых колец древесины проявление старения цитоскелета и контролируемой им подвижности пищевого тракта удобно регистрировать.

Из климатических факторов зависящая от сокращений цитоскелета подвижность пищевого тракта наиболее легко подавляется холодом, водным дефицитом, высоким атмосферным давлением. Неудивительно, что глобальное распределение этих климатических факторов отражается на характере широтных изменений размеров годовых колец. Вдоль горных профилей до 2000–2500 м подавляющее влияние на фотосинтез и экспорт понижения температуры компенсировано за счет понижения атмосферного давления в этом же направлении, ускоряющего экспорт фотосинтатов. В результате в этом диапазоне высот прирост стабилен или даже незначительно повышается (по-разному у голо- и покрытосеменных). На больших высотах негативное влияние градиента понижения температуры становится более сильным, не компенсируемым полностью позитивным влиянием градиента понижения давления. На этих высотах тенденция снижения прироста становится очевидной у всех групп сосудистых растений.

Найденные закономерности пока распространены только на древесные растения, отличающиеся от других растительных форм эндоплазматической локализацией углеводного пищевого тракта и по этой причине более полной подвластностью его подвижности сократительной активности цитоскелета. Такая специфика пищевого тракта — одновременно причина ограничения их обитания областями сравнительно мягкого, комфортного для растений климата. Последствия распространения в экотопах благоприятного климата — гигантские размеры древесных форм, их исключительное долголетие (сотни, иногда тысячи лет). Для исследователя такие формы — большая удача, они дают удобную возможность наблюдений за многолетней динамикой прироста ширины годовых

колец. Поскольку общей детерминантой прироста является подвижность пищевого тракта и обеспечение меристем углеводами, нет сомнений, что все описываемые в статье закономерности могут быть наблюдаемы и на материале величин осевого прироста с той лишь разницей, что технически регистрировать и анализировать их значительно сложнее.

Благодарности

Авторы посвящают статью 300-летию Ботанического института им. В. Л. Комарова, в стенах которого работа состоялась. Она стала возможна благодаря поддержке грантами Российского фонда фундаментальных исследований (проекты №№ 07-04-00834, 10-04-01165, 13-04-00580).

Список литературы

- Витязев В. В.* Спектрально-корреляционный анализ равномерных временных рядов. СПб., 2001. 48 с.
- Гамалей Ю. В., Шереметьев С. Н., Пахомова М. В., Чеботарева К. Е.* Подвижность углеводного пищевого тракта растений: уроки и перспективы микроскопической техники наблюдений // Ботаника: история, теория, практика: Материалы междунар. науч. конф., посвящ. 300-летию Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН. СПб., 2014. С. 72–83.
- Ball W. T., Unruh Y. C., Krivova N. A., Solanki S., Wenzler T., Mortlock D. J., Jaffe A. H.* Reconstruction of total solar irradiance 1974–2009 // *Astron. Astrophys.* 2012. Vol. 541, № (Art. Nr.) A27. DOI:10.1051/0004-6361/201118702.
- Bauer E., Claussen M., Brovkin V., Huenerbein A.* Assessing climate forcings of the Earth system for the past millennium // *Geophys. Res. Lett.* 2003. Vol. 30, № 6. 1276. DOI: 10.1029/2002GL016639.
- Bertrand C., Loutre M. F., Crucifix M., Berger A.* Climate of the last millennium: a sensitivity study // *Tellus A.* 2002. Vol. 54, № 3. P. 221–244. DOI: 10.1034/j.1600-0870.2002.00287.x.
- Briffa K. R., Jones P. D., Schweingruber F. H., Karlen W., Shiyatov S. G.* Tree-ring variables as proxy-climate indicators: Problems with low frequency signals // *Climatic variations and forcing mechanisms of the last 2000 years* // Eds. P. D. Jones, R. S. Bradley, J. Jouzel. Berlin, 1996. P. 9–41. DOI: 10.1007/978-3-642-61113-1_2.
- Briffa K. R., Osborn T. J., Schweingruber F. H., Harris I. C., Jones P. D., Shiyatov S. G., Vaganov E. A.* Low-frequency temperature variations from a northern tree ring density network // *J. Geophys. Res.* 2001. Vol. 106, № D3. P. 2929–2941. DOI: 10.1029/2000JD900617.
- Briffa K. R., Osborn T. J., Schweingruber F. H., Jones P. D., Shiyatov S. G., Vaganov E. A.* Tree-ring width and density data around the Northern Hemisphere: Pt 1: Local and regional climate signals // *The Holocene.* 2002. Vol. 12, № 6. P. 737–757. DOI: 10.1191/0959683602hl587rp.
- Castagneri D., Storaunet K. O.* Age-related growth trends in ancient Norway spruce trees and potential effects on long term growth patterns // M. van der Maaten-Theunissen et al. (eds.). TRACE: Tree rings in archaeology, climatology and ecology. Vol. 9. Proc. Dendrosymposium 2010, April 22nd–25th, 2010 in Freiburg, Germany. Potsdam, 2011. P. 58–63.
- Cook E. R., Buckley B. M., D'Arrigo R. D., Peterson M. J.* Warm-season temperatures since 1600 BC reconstructed from Tasmanian tree rings and their relationship to large-scale sea surface temperature anomalies // *Clim. Dynam.* 2000. Vol. 16, № 2–3. P. 79–91. DOI: 10.1007/s003820050006.
- Cook E. R., Esper J., D'Arrigo R. D.* Extra-tropical Northern Hemisphere land temperature variability over the past 1000 years // *Quatern. Sci. Rev.* 2004. Vol. 23, № 20–22. P. 2063–2074. DOI: 10.1016/j.quascirev.2004.08.013.
- Cramer W., Kicklighter D. W., Bondeau A. et al.* Comparing global models of terrestrial net primary productivity (NPP): overview and key results // *Global Change Biol.* 1999. Vol. 5, № S1. P. 1–15. DOI: 10.1046/j.1365-2486.1999.00009.x.
- Crowley T. J., Baum S. K., Kim K.-Y., Hegerl G. C., Hyde W. T.* Modeling ocean heat content changes during the last millennium // *Geophys. Res. Lett.* 2003. Vol. 30, № 18. 1932. DOI: 10.1029/2003GL017801.
- D'Arrigo R., Wilson R., Jacoby G.* On the long-term context for late twentieth century warming // *J. Geophys. Res.* 2006. Vol. 111, № D3. D03103. DOI: 10.1029/2005JD006352.
- Esper J., Cook E. R., Schweingruber F. H.* Low-frequency signals in long tree-ring chronologies for reconstructing past temperature variability // *Science.* 2002. Vol. 295, № 5563. P. 2250–2253. DOI: 10.1126/science.1066208.
- Evans M. N., Tolwinski-Ward S. E., Thompson D. M., Anchukaitis K. J.* Applications of proxy system modeling in high resolution paleoclimatology // *Quatern. Sci. Rev.* 2013. Vol. 76. P. 16–28. DOI: 10.1016/j.quascirev.2013.05.024.
- Fritts H. C.* Growth-rings of trees: their correlation with climate // *Science.* 1966. Vol. 154, № 3752. P. 973–979. DOI: 10.1126/science.154.3752.973.
- Fritts H. C., Smith D. G., Cardis J. W., Budelsky C. A.* Tree-ring characteristics along a vegetation gradient in northern Arizona // *Ecology.* 1965. Vol. 46, № 4. P. 394–401.
- Gerber S., Joos F., Brugger P., Stocker T. F., Mann M. E., Storch S. et al.* Constraining temperature variations over the last millennium by comparing simulated and observed atmospheric CO₂ // *Clim. Dynam.* 2003. Vol. 20, № 2–3. P. 281–299. DOI: 10.1007/s00382-002-0270-8.
- González-Rouco F., von Storch H., Zorita E.* Deep soil temperature as proxy for surface air-temperature in a coupled model simulation of the last thousand years // *Geophys. Res. Lett.* 2003. Vol. 30, № 21. 2116. DOI:10.1029/2003GL018264.
- González-Rouco J. F., Beltrami H., Zorita E., von Storch H.* Simulation and inversion of borehole temperature profiles in surrogate climates: Spatial distribution and surface coupling // *Geophys. Res. Lett.* 2006. Vol. 33, № 1. L01703. DOI: 10.1029/2005GL024693.
- Goosse H., Crowley T. J., Zorita E., Ammann C. M., Renssen H., Driesschaert E.* Modelling the climate of the last millennium: What causes the differences between simulations? // *Geophys. Res. Lett.* 2005. Vol. 32, № 6. L06710. DOI: 10.1029/2005GL022368.
- Hegerl G. C., Crowley T. J., Hyde W. T., Frame D. J.* Climate sensitivity constrained by temperature reconstructions over the past seven centuries // *Nature.* 2006. Vol. 440, № 7087. P. 1029–1032. DOI: 10.1038/nature04679.
- Huston M. A., Wolverton S.* The global distribution of net primary production: resolving the paradox // *Ecol. Monogr.* 2009. Vol. 79, № 3. P. 343–377. DOI: 10.1890/08-0588.1.
- Kalnay E., Kanamitsu M., Kistler R. et al.* The NCEP/NCAR Reanalysis 40-year Project // *Bull. Amer. Meteorol. Soc.* 1996. Vol. 77, № 3. P. 437–471. DOI: 10.1175/1520-0477(1996)077<0437:TNYRP>2.0.CO;2.

- Kicklighter D. W., Bondeau A., Schloss A. L. et al.* Comparing global models of terrestrial net primary productivity (NPP): global pattern and differentiation by major biomes // *Global Change Biol.* 1999. Vol. 5, № S1. P. 16–24. DOI: 10.1046/j.1365-2486.1999.00003.x.
- Krivova N. A., Vieira L. E. A., Solanki S. K.* Reconstruction of solar spectral irradiance since the Maunder minimum // *J. Geophys. Res.* 2010. Vol. 115. A12112. DOI:10.1029/2010JA015431.
- Loehle C.* A 2000-year global temperature reconstruction based on non-treering proxies // *Energy Environm.* 2007. Vol. 18, № 7–8. P. 1049–1058. DOI: 10.1260/095830507782616797.
- Loehle C., McCulloch J. H.* Correction to: A 2000-year global temperature reconstruction based on non-tree ring proxies // *Energy Environm.* 2008. Vol. 9, № 1. P. 93–100. DOI: 10.1260/095830508783563109.
- Mann M. E., Rutherford S., Wahl E., Ammann C. M.* Testing the fidelity of methods used in proxy-based reconstructions of past climate // *J. Clim.* 2005. Vol. 18, № 20. P. 4097–4107. DOI: 10.1175/JCLI3564.1.
- New M. G., Hulme M., Jones P. D.* Representing twentieth-century space-time climate variability. Part II: Development of 1901–1996 monthly grids of terrestrial surface climate // *J. Clim.* 2000. Vol. 13, № 13. P. 2217–2238. DOI: 10.1175/1520-0442(2000)013<2217:RTCSTC>2.0.CO;2.
- Osborn T. J., Raper S. C. B., Briffa K. R.* Simulated climate change during the last 1000 years: comparing the ECHO-G general circulation model with the MAGICC simple climate model // *Clim. Dynam.* 2006. Vol. 27, № 2–3. P. 185–197. DOI:10.1007/s00382-006-0129-5.
- Schloss A. L., Kicklighter D. W., Kaduk J. et al.* Comparing global models of terrestrial net primary productivity (NPP): comparison of NPP to climate and the Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) // *Global Change Biol.* 1999. Vol. 5, № S1. P. 25–34. DOI: 10.1046/j.1365-2486.1999.00004.x.
- St. George S., Ault T. R.* The imprint of climate within Northern Hemisphere trees // *Quatern. Sci. Rev.* 2014. Vol. 89. P. 1–4. DOI: 10.1016/j.quascirev.2014.01.007.
- StatSoft, Inc.* Электронный учебник по статистике. М., 2001. Mode of access: <http://www.statsoft.ru/home/textbook/default.htm>.
- Stendel M., Mogensen I. A., Christensen J. H.* Influence of various forcings on global climate in historical times using a coupled atmosphere-ocean general circulation model // *Clim. Dynam.* 2006. Vol. 26, № 1. P. 1–15. DOI: 10.1007/s00382-005-0041-4.
- Tett S. F. B., Betts R., Crowley T. J., Gregory J., Johns T. C., Jones A., Osborn T. J., Öström E., Roberts D. L., Woodage M. J.* The impact of natural and anthropogenic forcings on climate and hydrology since 1550 // *Clim. Dynam.* 2007. Vol. 28, № 1. P. 3–34. DOI: 10.1007/s00382-006-0165-1.
- Vaganov E. A., Hughes M. K., Shashkin A. V.* Growth dynamics of conifer tree rings: Images of past and future environments. Berlin etc., 2006. 354 p. (Ecological Studies. Vol. 183).
- Wettstein J. J., Littell J. S., Wallace J. M., Gedalof Z.* Coherent region-, species-, and frequency-dependent local climate signals in Northern Hemisphere tree-ring widths // *J. Clim.* 2011. Vol. 24, № 23. P. 5998–6012. DOI: 10.1175/2011JCLI3822.1
- WMO.* International Meteorological Vocabulary. 2nd ed. / World Meteorological Organization. Geneva, 1992. 784 p. (WMO. № 182).