ЭКОЛОГИЯ, 2021, № 5, с. 380–387

УДК 630*561.24:582.632.2

ВНУТРИСЕЗОННЫЙ КЛИМАТИЧЕСКИЙ СИГНАЛ В ГОДИЧНЫХ КОЛЬЦАХ ХВОЙНЫХ ДЕРЕВЬЕВ В КРИОЛИТОЗОНЕ СИБИРИ

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

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

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

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

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

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

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

DOI: 10.31857/S0367059721050061

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

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

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

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

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

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

РЕЗУЛЬТАТЫ

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

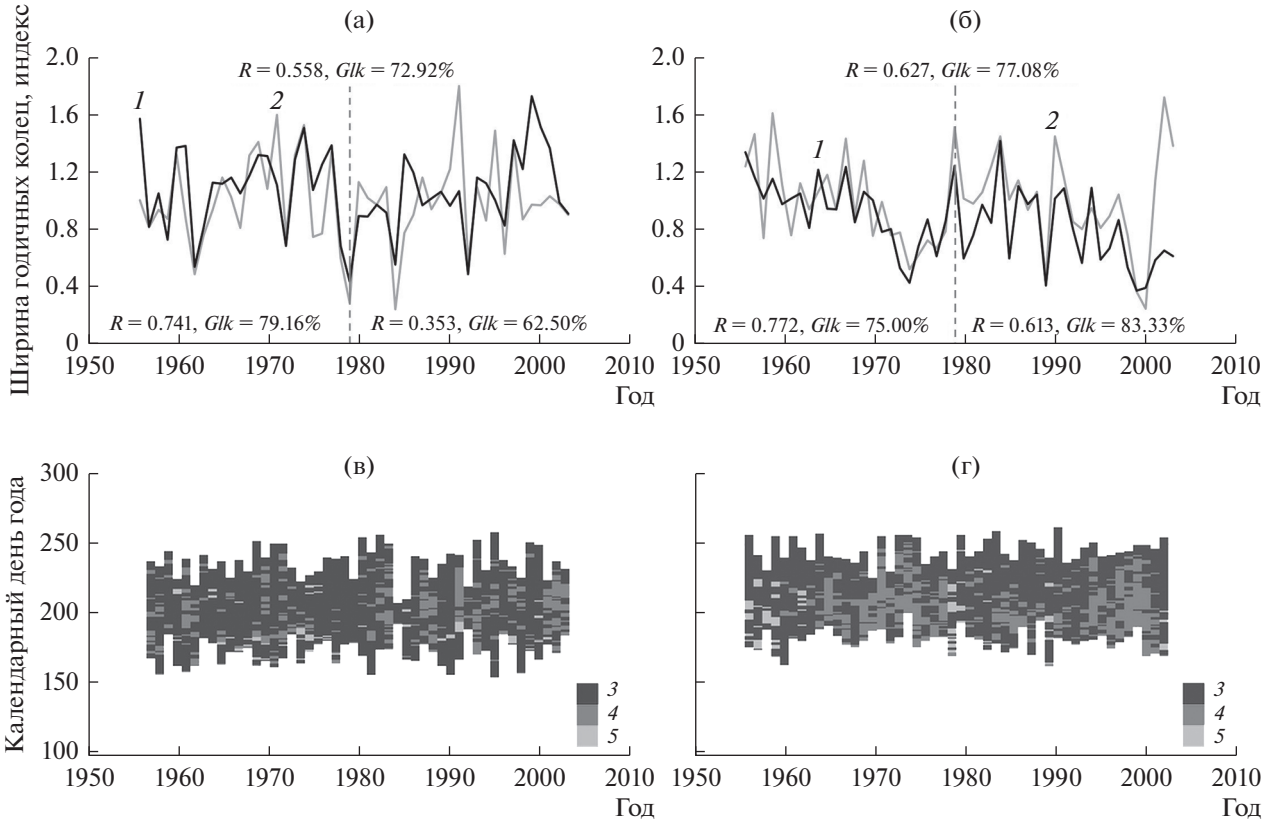

Рис. 1. Индексированные хронологии по ширине годичных колец (*1*) и имитационные кривые роста (*2*) за период 1956–2003 гг. лиственницы Каяндера (IND) (а) и лиственницы Гмелина (TAY) (б): *R* – коэффициент корреляции Пирсона ($p < 0.0001$); *Gkl* – коэффициент синхронности для всего периода. Вертикальная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

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

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

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

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

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

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

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

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

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

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

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

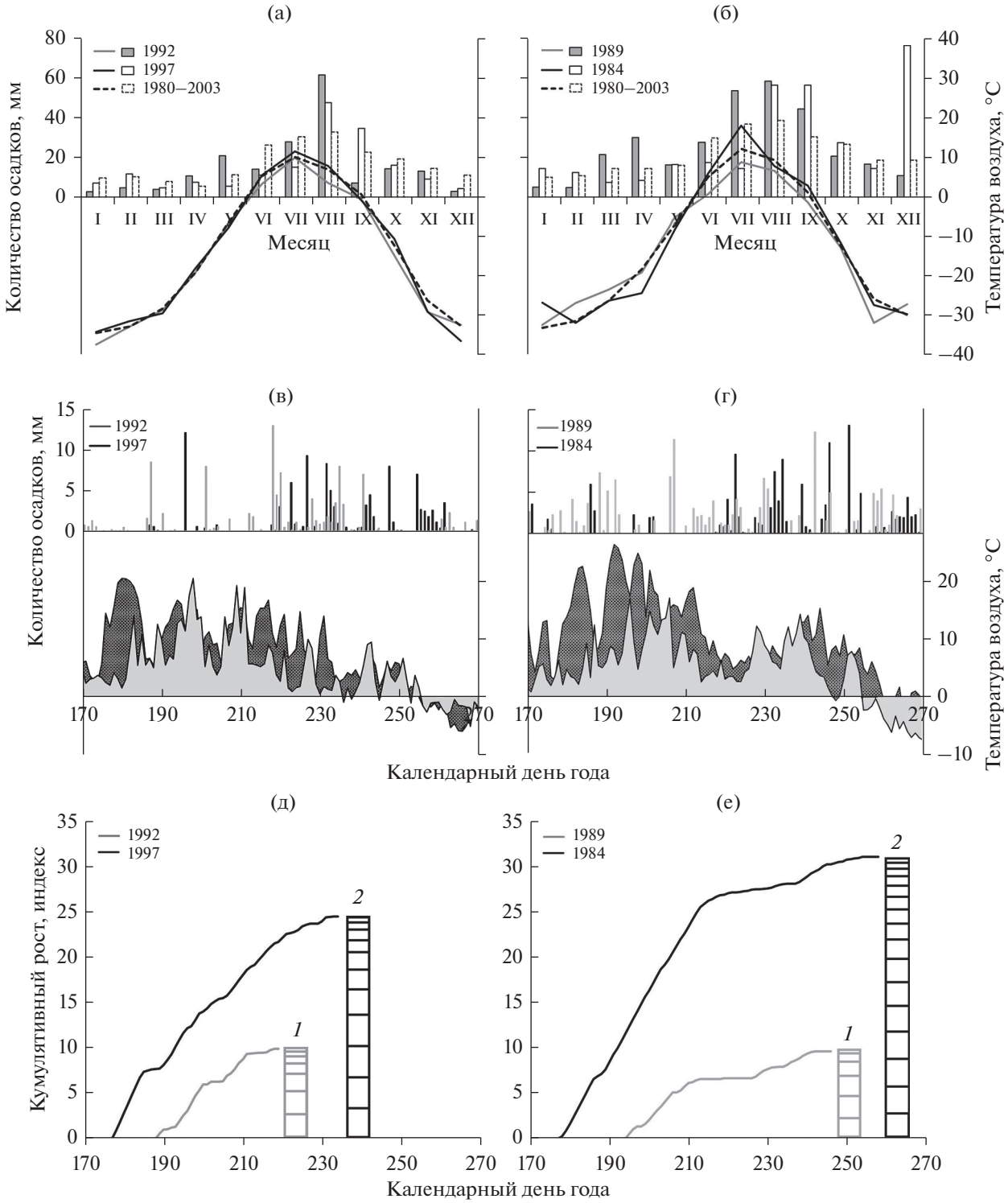

Рис. 2. Ежемесячная температура воздуха (линии) и количество осадков (столбцы) на участке в Якутии (IND) (а) и на востоке Таймыра (TAY) (б) для периода 1980–2003 гг. и для лет с минимальным (1992_{IND}, 1989_{TAY}) и максимальным (1997_{IND}, 1984_{TAY}) приростом, когда модельная *ШГК* и прямые измерения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

летних температур воздуха в течение вегетационного периода.

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

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

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

Авторы декларируют отсутствие конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

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

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