УДК 551.583.4:630*1:582.475.2
https://doi.org/10.25221/2782-1978_2026_3_4 https://elibrary.ru/mbeyqz

Особенности дендроклиматического отклика ели аянской *Picea ajanensis* Fisch. ex Carriere на склонах южной экспозиции в Южном Сихотэ-Алине

Александр Михайлович Омелько, Ольга Николаевна Ухваткина✉,
Александр Александрович Жмеренецкий

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток, 690022, Российская Федерация
✉*E-mail: ukhvatkina@biosoil.ru*

Получена 21 мая 2026 г.; принята к публикации 28 августа 2026 г.

Аннотация. Ель аянская (*Picea ajanensis* Fisch. ex Carriere) является одним из основных лесообразующих видов и формирует обширные темнохвойные леса в южной части Дальнего Востока России; однако особенности климатической регуляции её радиального прироста в Южном Сихотэ-Алине изучены пока недостаточно. Целью работы было получить первую характеристику дендроклиматического отклика ели аянской на склонах южной экспозиции в среднегорном поясе Южного Сихотэ-Алиня, где этот вид встречается относительно редко и не формирует древостоев с преобладанием ели, а также сопоставить полученную хронологию с ранее выявленными закономерностями для склонов северной и близких к северной экспозиций. Исследование проведено на территории Верхнеуссурийского стационара ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН. По 28 кернам ели аянской, полученным на участке старовозрастного кедрово-широколиственного леса на склоне юго-восточной экспозиции, была построена древесно-кольцевая хронология. Связь хронологии с климатическими переменными оценивали методом корреляционного анализа, а её положение в системе ранее выявленных топографических зависимостей анализировали путём сопоставления с опубликованным набором хронологий. Установлено, что новая хронология в целом подтверждает ранее выявленный набор основных климатических сигналов: наиболее выраженные связи характерны, прежде всего, для максимальных температур, летних осадков и индекса SPEI. Наиболее сильные отрицательные корреляции выявлены с максимальной температурой июля–августа предшествующего года, максимальной температурой апреля текущего года, осадками июля и суммой осадков за июль–август текущего года, а также с июльским SPEI. По структуре попарных корреляций новая хронология оказалась ближе к хронологиям нижней и средней части высотного градиента, чем к хронологиям с более высокогорных участков. В системе ранее выявленных градиентных зависимостей климатического отклика от высоты над уровнем моря, уклона и положения в рельефе новая точка в большинстве случаев согласуется с установленными трендами. Однако для максимальной температуры июля–августа предшествующего года она заметно отклоняется от ожидаемого положения, что указывает на возможную роль экспозиции как самостоятельного фактора. Вместе с тем анализ индивидуальных серий не выявил выраженного монотонного снижения прироста в последние десятилетия. Это позволяет предположить, что на данном участке современные климатические условия пока не вызывают явного угнетения роста взрослых деревьев ели, а относительная редкость вида на южных склонах может быть связана не столько с ростом взрослых деревьев, сколько с ограничением успешного возобновления.

Ключевые слова: дендрохронология, годичное кольцо, древесно-кольцевая хронология, ель аянская, *Picea ajanensis*, топографический градиент.

Characteristics of the dendroclimatic response of Jezo spruce *Picea ajanensis* Fisch. ex Carriere on south-facing slopes in the southern Sikhote-Alin

Alexander M. Omelko, Olga N. Ukhvatkina✉, Alexander A. Zhmerenetsky

Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022, Russian Federation
✉*E-mail: ukhvatkina@biosoil.ru*

Received May 21, 2026; accepted August 28, 2026

Abstract. Jezo spruce (*Picea ajanensis* Fisch. ex Carriere) is one of the main forest-forming species and forms extensive dark-coniferous forests in the southern part of the Russian Far East; however, the climatic regulation of its radial growth in the southern Sikhote-Alin remains insufficiently studied. The aim of this study was to obtain the first characterization of the dendroclimatic response of Jezo spruce on south-facing slopes in the middle-mountain belt of the southern Sikhote-Alin, where this species occurs relatively rarely and does not form spruce-dominated stands, and to compare the resulting chronology with previously identified patterns for north-facing and near-north-facing slopes. The study was conducted at the Verkhneussuriysky Research Station of the Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences. A tree-ring chronology was developed from 28 cores of Jezo spruce collected in an old-growth Korean pine–broadleaved forest on a southeast-facing slope. The relationship between the chronology and climatic variables was assessed using correlation analysis, and its position within the system of previously identified topographic relationships was analyzed by comparison with a published set of chronologies. The new chronology generally confirmed the previously identified set of main climatic signals: the strongest relationships were primarily associated with maximum temperatures, summer precipitation, and the SPEI index. The strongest negative correlations were found with maximum temperature in July–August of the previous year, maximum temperature in April of the current year, July precipitation and total precipitation in July–August of the current year, as well as July SPEI. In terms of pairwise correlation structure, the new chronology was more similar to chronologies from the lower and middle parts of the elevational gradient than to chronologies from higher-elevation sites. Within the system of previously identified gradient relationships between climatic response and elevation, slope steepness, and topographic position, the new point generally agreed with the established trends. However, for maximum temperature in July–August of the previous year, it deviated noticeably from the expected position, indicating a possible role of aspect as an independent factor. At the same time, analysis of individual series did not reveal a pronounced monotonic decline in growth in recent decades. This suggests that, at this site, current climatic conditions have not yet caused clear suppression of radial growth in adult spruce trees, while the relative rarity of the species on south-facing slopes may be associated not so much with the growth of adult trees as with limitations on successful regeneration.

Keywords: dendrochronology, tree ring, tree-ring chronology, Jezo spruce, *Picea ajanensis*, topographic gradient.

Введение

Изменения климата оказывают существенное влияние на рост деревьев и процессы естественного возобновления в древостоях (Kueppers et al. 2017). В свою очередь, это может приводить к значительным сдвигам в распространении древесных видов, что в настоящее время описывается во многих исследованиях (например, Altman et al. 2020; Janda et al. 2021). В лесах бореальной и умеренной зон, где число преобладающих древесных видов невелико, выпадение даже одного из них способно вызвать существенные изменения на больших территориях (Li et al. 2023). В связи с этим изучение связей между климатом и ростом древесных видов приобретает особую значимость в тех частях их ареала, где современные климатические сдвиги могут приводить к наиболее выраженным изменениям условий местообитания. Одним из таких регионов является Южный Сихотэ-Алинь, где в последние десятилетия отмечаются повышение температур, изменение режима осадков и усиление ряда неблагоприятных климатических явлений (Ukhvatkina et al. 2018; Ukhvatkina et al. 2021; Altman et al. 2018). Согласно прогнозам, в Южном Сихотэ-Алине ожидается особенно значительное повышение зимних температур, а также изменение количества и внутригодового распределения осадков (Третий оценочный доклад… 2022).

Ель аянская (*Picea ajanensis* Fisch. ex Carriere) является одним из характерных древесных видов Северо-Восточной Азии и важным компонентом лесных экосистем юга Дальнего Востока России (Манько 1987; Nakamura and Krestov 2005). В пределах Сихотэ-Алиня она встречается как в темнохвойных, так и в кедрово-широколиственных лесах, а её распределение и состояние в значительной степени зависят от сочетания температурных и гидротермических условий, которые в горах резко изменяются в зависимости от высоты, экспозиции и положения в рельефе

(Таранков 1974; Korznikov et al. 2023). Для вида, приуроченного к прохладным и достаточно влажным местообитаниям и избегающего застойного переувлажнения (Усенко 1969; Манько 1987), такая неоднородность условий может иметь принципиальное значение для характера климатического сигнала в радиальном приросте. Однако сведения о конкретных климатических условиях, наиболее важных для роста ели аянской, остаются ограниченными.

Для изучения связей между климатом и ростом деревьев на разных пространственных уровнях – от локального до глобального, – широко используются методы дендрохронологии, которые позволяют выявить климатические факторы, оказывающие наибольшее влияние на рост, и определить, как характеристики местообитаний влияют на чувствительность вида к климатической изменчивости (Babst et al. 2019; Shi et al. 2023). Ранее для ели аянской в среднегорном поясе Южного Сихотэ-Алиня было показано, что её дендроклиматический отклик существенно изменяется в зависимости от локальных топографических условий, прежде всего высоты, крутизны склона и положения в рельефе (Ukhvatkina et al. 2023). Однако материал этого исследования был собран на склонах северной и близких к северной экспозиций. Поэтому предположение о возможной специфике отклика ели аянской на склонах южной экспозиции оставалось непроверенным и основывалось лишь на косвенных заключениях. Между тем склоны южной экспозиции представляют особый интерес, поскольку в среднегорном поясе Южного Сихотэ-Алиня они отличаются более тёплыми и инсолируемыми условиями, тогда как ель аянская в целом связана с прохладными и достаточно влажными местообитаниями (Манько 1987). В таких условиях участие ели в составе древостоев может быть ограничено, однако остаётся неясным, связано ли это с угнетением радиального прироста взрослых деревьев или с другими этапами жизненного цикла. Поэтому включение хронологии, полученной на склоне южной экспозиции, позволяет расширить топографический диапазон наблюдений и уточнить, насколько ранее выявленные закономерности сохраняются за пределами уже изученных северных и близких к северным экспозиций. Цель настоящей работы – получить первую характеристику дендроклиматического отклика *Picea ajanensis* на склонах южной экспозиции в среднегорном поясе Южного Сихотэ-Алиня, где этот вид встречается относительно редко и не формирует древостоев с преобладанием ели, а также сопоставить полученную хронологию с ранее выявленными закономерностями для склонов северной и близких к северной экспозиций. Для достижения этой цели решались следующие задачи: 1) построить и охарактеризовать древесно-кольцевую хронологию ели аянской для участка южной экспозиции; 2) выявить основные связи радиального прироста с температурой, осадками и индексами влагообеспеченности; 3) сопоставить новую хронологию с ранее полученными хронологиями и оценить её положение в системе выявленных зависимостей дендроклиматического отклика от топографических условий.

Материалы и методы

Район исследования. Исследование проводилось в Южном Сихотэ-Алине, на территории Верхнеуссурийского стационара Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН (рис. 1). Рельеф территории стационара (44°02′00″ N, 134°12′00″ E) представлен низкогорьями с округлыми вершинами, средняя крутизна склонов составляет 20–25°. Минимальные и максимальные высоты составляют 460 и 1060 м, и в этом диапазоне высот сосредоточено около 70% ареала ели аянской в южной части Сихотэ-Алиня. Климат района

муссонный, годовое количество осадков составляет около 830 мм, при этом основная их часть выпадает в летний период. Среднегодовая температура воздуха составляет 0.9 °C (Кожевникова 2009). Лесная растительность покрывает более 99% территории стационара, при этом по площади преобладают кедрово-широколиственные леса (55%) и темнохвойные пихтово-еловые леса (30%) (Яковлева 2004). С учётом рельефа, климата и растительности территория Верхнеуссурийского стационара является типичной для всей горной области Южного Сихотэ-Алиня.

Отбор древесно-кольцевых образцов. Сбор данных проводился в 2023 г. Участок отбора кернов располагался в окрестностях блока из пяти постоянных пробных площадей размером 50 × 50 м каждая, заложенных в пределах одного старовозрастного кедрово-широколиственного биогеоценоза. Исследуемый биогеоценоз представлял собой разнокустарниковый кедровник с участием липы Таке (*Tilia taquetii*) и берёзы жёлтой (*Betula costata*). Почвенный покров представлен бурозёмами, классифицируемыми по системе WRB как Haplic Cambisols, сформированными на элювии-делювии песчаников (Kuprin et al. 2025).

Древостой многопородный, без отчётливо выраженного ярусного строения; в его составе отмечено 17 видов деревьев. Общая формула древостоя: 4К 4Лп 1Км 1Еа + Пб, + Бж, где К – кедр корейский (*Pinus koraiensis*), Лп – липа Таке (*Tilia taquetii*), Км – клён моно (*Acer mono*), Еа – ель аянская (*Picea ajanensis*), Пб – пихта белокорая (*Abies nephrolepis*), Бж – берёза жёлтая (*Betula costata*). Полнота древостоя составляла 0.5–0.6, средний возраст – около 200 лет, средние диаметр и высота деревьев – соответственно 31.3 см и 22.0 м, запас живой древесины – 473.4 м³ га⁻¹. Подрост был редким и состоял преимущественно из основных пород древостоя; кустарниковый ярус был хорошо развит, особенно в окнах полога (Гладкова и др. 2025).

Непосредственно для отбора кернов был выбран участок площадью около 1.5 га на высоте 710 м над уровнем моря, расположенный на склоне юго-юго-восточной экспозиции крутизной 24°; значение индекса положения в рельефе TPI составляло 2.6. На участке ель аянская входила в число основных пород верхнего яруса. На выбранном участке у каждого взрослого дерева ели аянской (деревья верхнего яруса) отбирали по одному керну на высоте 1.3 м. Такая высота отбора обеспечивает сопоставимость получаемых данных и позволяет избежать локальных искажений структуры годичных колец, характерных для комлевой части ствола. Поскольку целью исследования было построение древесно-кольцевой хронологии, а не определение полного возраста деревьев, керны у основания ствола не отбирали. Отбор кернов проводился перпендикулярно направлению склона и/или наклону ствола, чтобы избежать выборки компрессионной древесины. Всего на данном участке было отобрано 29 кернов.

Построение древесно-кольцевой хронологии. Предварительная обработка кернов в лаборатории проводилась по стандартным дендрохронологическим методикам (Cook, Kairiukstis 1990) и включала их закрепление, сушку, шлифовку и повышение контрастности до тех пор, пока отдельные трахеиды внутри годичных колец не становились различимыми под бинокулярным микроскопом. Измерение ширины годичных колец осуществлялось с использованием полуавтоматической измерительной системы Velmex (Velmex INC., Блумфилд, Нью-Йорк, США) с точностью 0.01 мм.

Затем индивидуальные ряды ширины колец подвергались перекрёстной датировке с использованием программы TSAP. При этом выполнялось визуальное сопоставление отдельных рядов с мастер-хронологией, полученной путём их усреднения.

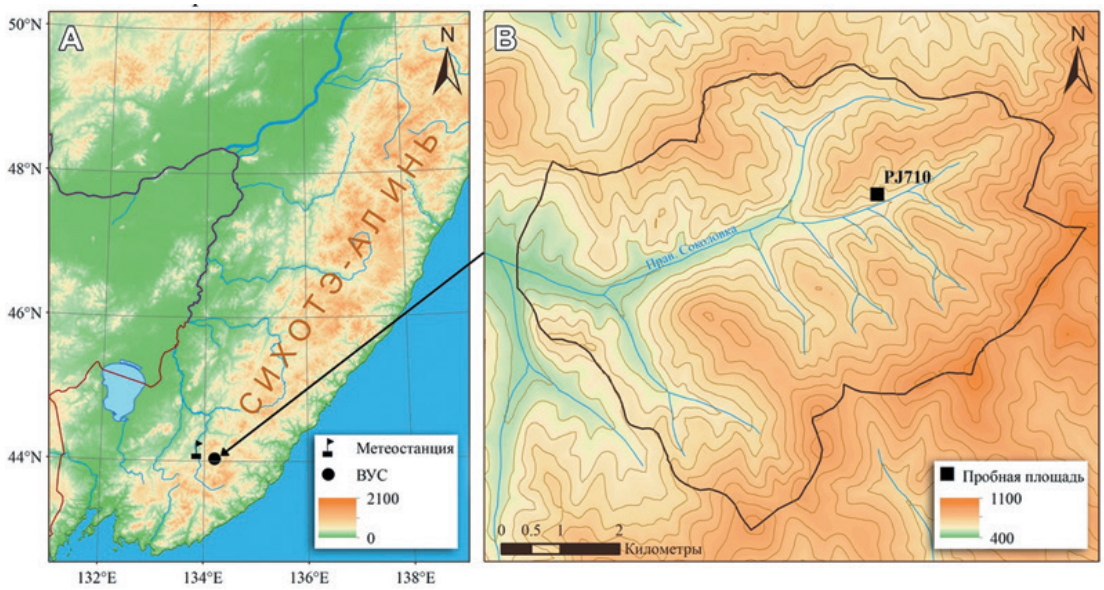

Рис. 1. Территория исследования: А – расположение Верхнеуссурийского стационара ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН в пределах Сихотэ-Алиня; В – схема территории стационара с местонахождением пробной площади.
Fig. 1. Study area: A: location of the Verkhneussuriysky Research Station of the Federal Scientific Center of the East Asia terrestrial biodiversity FEB RAS, within the Sikhote-Alin; B: layout of the Station territory showing location of the sample plot.

Надёжность датировки и выявление пропущенных колец проверялись с помощью программы COFECHA (Holmes 1983). Дальнейшая обработка данных проводилась с использованием пакета dplR (Bunn 2008) в статистической среде R.

Для минимизации вариаций радиального прироста, связанных с возрастными изменениями и фитоценотическими взаимодействиями, и для максимизации «климатического» сигнала в древесно-кольцевых хронологиях индивидуальные ряды стандартизировались с использованием кубического сплайна длиной 40 лет. Этот метод стандартизации был выбран, поскольку деревья ели аянской, растущие в лесу, испытывают несколько периодов резкого увеличения прироста («release»), связанных с формированием окон в пологе (Петренко и др. 2016). В таких случаях стандартизация, например, посредством отрицательной экспоненциальной кривой, не позволила бы удалить все подобные периоды. Хронология формировалась путём усреднения значений индивидуальных рядов с использованием робастного (устойчивого к выбросам) среднего (Cook, Kairiukstis 1990). В дальнейшем анализе задействовалась стандартная хронология.

Климатические и топографические данные. Климатические данные были получены с метеостанции Чугуевка (Чугуевка, 44°09′05″ N, 133°52′10″ E, высота 260 м), расположенной в 30 км к западу от района исследования (рис. 1А). Для анализа применялись следующие климатические параметры: месячные суммы осадков (доступные данные с 1936 по 2019 гг.), среднемесячная температура воздуха (с 1936 по 2019 гг.), максимальная и минимальная температура воздуха (с 1959 по 2019 гг.).

Дополнительно, для анализа влияния сухих и влажных лет на радиальный прирост ели аянской пользовались индексом суровости засухи Палмера (PDSI) (Palmer 1965) и стандартизованным индексом осадков и испаряемости (SPEI) (Vicente-Serrano et al. 2010). Данные PDSI за период 1901–2021 гг. (пространственное

разрешение 0.5°) были получены с сайта https://crudata.uea.ac.uk/cru/data/drought/; данные SPEI за период 1901–2020 гг. (разрешение 0.5°) – с сайта http://sac.csic.es/spei/database.html. В обоих случаях использовались значения ячейки сетки 0.5°, центр которой был наиболее близок к району исследования. Период исследования был принят равным 1956–2019 гг., поскольку он охватывает все ряды климатических данных (осадки, температуры, SPEI и PDSI).

Высота над уровнем моря и крутизна склона определялись непосредственно при отборе кернов; морфологическое положение участка в рельефе определялось по топографической карте района исследования. Индекс TPI рассчитывался отдельно на основе цифровой модели рельефа SRTM90 v. 4 с помощью программного обеспечения SAGA GIS8.5. При этом использовалось значение ячейки сетки, ближайшей к центру участка.

Статистический анализ. Влияние климатических факторов на радиальный прирост ели аянской оценивалось путем корреляционного анализа с помощью пакета «treeclim» (Zang, Biondi 2015) в среде R. Анализировалась корреляция (коэффициент корреляции Пирсона с доверительными интервалами, оцененными методом бутстрэппинга) между значениями построенной древесно-кольцевой хронологии и климатическими переменными для каждого месяца от июня предшествующего года до сентября текущего года.

Для количественной оценки сходства между новой и ранее полученными хронологиями была рассчитана матрица коэффициентов корреляции для общего периода 1956–2019 гг. Для визуализации результатов использовался пакет «corrplot» (Wei, Simko 2021) для R.

Кроме того, для оценки положения новой хронологии в системе ранее выявленных градиентных зависимостей к опубликованному набору хронологий (Ukhvatkina et al. 2023) была добавлена новая точка. Для тех климатических параметров, для которых в предыдущей работе были выявлены статистически значимые линейные связи с высотой над уровнем моря, крутизной склона или индексом положения в рельефе (TPI), были построены линейные зависимости до и после включения новой хронологии. С применением того же подхода была дополнительно рассмотрена зависимость коэффициента корреляции с максимальной температурой апреля текущего года от крутизны склона.

Результаты

Характеристика хронологии. Из 29 отобранных на участке кернов один был исключён после перекрёстной датировки и проверки межсерийной согласованности вследствие слабой корреляции с остальными сериями. Итоговая стандартная хронология построена по 28 кернам и охватывает период 1820–2023 гг. (табл. 1, рис. 2). Хронология получила обозначение PJ710 в соответствии с ранее использованной системой кодирования хронологий ели, основанной на названии *Picea jezoensis*; число в обозначении указывает высоту участка над уровнем моря. Средняя длина индивидуальных серий составила 148.6 года, средняя ширина годичного кольца – 0.957 мм, доля выпавших колец была низкой. Исходные серии характеризовались достаточно высокой согласованностью и выраженной инерционностью прироста (AR1 = 0.806 ± 0.078). После детрендинга 40-летним кубическим сплайном хронология сохранила достаточно высокие статистические характеристики общего сигнала, при этом порог репрезентативности EPS > 0.85 был достигнут с 1864 г. (табл. 1).

Табл. 1. Характеристика древесно-кольцевой хронологии PJ710.

Table 1. Characteristics of the PJ710 tree-ring chronology.

Характеристика Characteristic	Значение Value
Число деревьев/кернов, шт.	28/28
Средняя длина серии, лет	148.6
Средняя ширина годичного кольца, мм	0.957
Доля пропущенных колец, %	0.53
Средняя межсерийная корреляция	0.541 ± 0.095
Длина древесно-кольцевой хронологии, лет	205
Временной интервал, годы	1820–2023
Временной интервал с EPS > 0.85	1864–2023
MS	0.284
Среднее значение ± SD	0.985 ± 0.206
AR1	0.437
RBAR	0.321
EPS	0.93
SNR	13.3

Примечание. MS – средняя чувствительность, SD – стандартное отклонение, AR1 – автокорреляция первого порядка, RBAR – средняя корреляция между сериями, EPS – коэффициент выраженности популяционного сигнала, SNR – отношение сигнала к шуму.

Note. MS: mean sensitivity, SD: standard deviation, AR1: first-order autocorrelation, RBAR: mean interseries correlation, EPS: expressed population signal, SNR: signal-to-noise ratio.

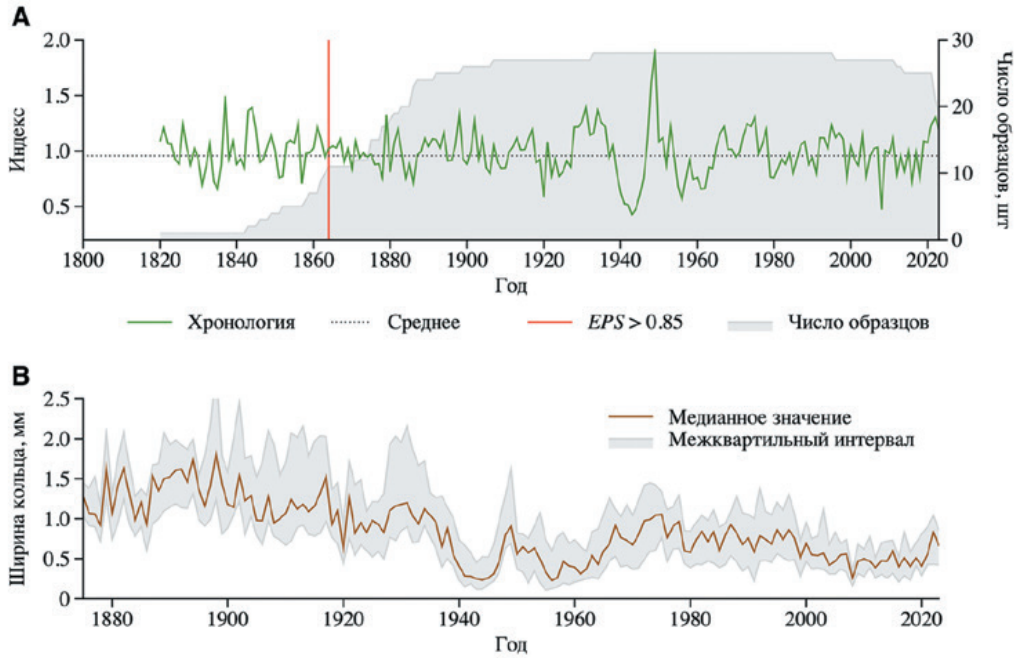

Рис. 2. Характеристика древесно-кольцевой хронологии: стандартная хронология, построенная по 28 кернам (A); медианная ширина годичного кольца, рассчитанная для каждого года по совокупности индивидуальных серий, начиная с 1875 г., при глубине выборки не менее 15 кернов (B).

Fig. 2. Characteristics of the tree-ring chronology: standard chronology developed from 28 cores (A); median tree-ring width calculated for each year across individual series from 1875 onward, with a sample depth of at least 15 cores (B).

Стандартная хронология имела среднее значение 0.985, стандартное отклонение 0.206 и умеренную автокорреляцию первого порядка (AR1 = 0.437) (табл. 1).

На графике стандартной хронологии отчётливо выражен резкий синхронный максимум прироста в конце 1940-х гг.; а в последние несколько лет также отмечается локальное повышение индекса прироста (рис. 2A). Анализ совокупности сырых индивидуальных серий, представленной значениями медианной ширины колец для каждого года, показывает, что, начиная с 1875 г., прирост изменялся неравномерно: сравнительно более высокие значения, характерные для конца XIX – начала XX века, сменялись снижением к 1940-м гг., после чего наблюдалось частичное восстановление (рис. 2B). Однако максимум конца 1940-х гг. в сырой медианной хронологии не сопровождался длительным устойчивым повышением ширины годичных колец, поэтому его следует рассматривать не как однозначный сигнал классического освобождения деревьев от конкуренции, а как кратковременный синхронный ростовой отклик после периода сниженного прироста. Во второй половине XX и в начале XXI века медианная ширина кольца колебалась в умеренных пределах без выраженного монотонного снижения, а в последние несколько лет отмечено её повышение. Наличие таких синхронных отклонений указывает на возможный вклад неклиматических, в том числе ценотических, факторов в формирование хронологии; поэтому она пригодна для анализа связи радиального прироста с климатическими переменными, но должна с осторожностью использоваться для климатических реконструкций.

Кросс-корреляция между хронологиями. Корреляционный анализ показал, что новая хронология PJ710 в целом соответствует ранее выявленной тенденции: по мере увеличения высотных различий между участками сходство хронологий обычно снижается (рис. 3). При этом PJ710 не занимает строго промежуточного положения по характеру связей, а отчетливо сближается, прежде всего, с хронологиями нижней и средней части высотного градиента: наиболее высокий коэффициент получен для PJ650 (r = 0.721), несколько ниже, но также на высоком уровне, – для PJ480, PJ530 и PJ590 (r = 0.700, 0.687 и 0.690, соответственно). Связь с ближайшей, более высокой по положению, хронологией PJ750 выражена слабее (r = 0.567), а с хронологиями верхней части градиента она еще ниже: для PJ815 и PJ900 коэффициенты составляют 0.483 и 0.467, тогда как минимальные значения отмечены для PJ870 и PJ1060 (около 0.20). Таким образом, включение PJ710 делает высотный ряд более непрерывным, однако по структуре попарных корреляций эта хронология ближе к нижне- и среднегорным участкам, чем к участкам, расположенным в верхней части градиента высоты.

Корреляция с климатом. Корреляционный анализ хронологии PJ710 с климатическими параметрами выявил ряд статистически значимых связей (табл. 2). Среди температурных переменных наиболее отчетливые корреляции получены для максимальной температуры: значимые отрицательные связи выявлены с июнем, августом и ноябрем предшествующего года, а также с апрелем текущего года; кроме того, отрицательной была и корреляция с показателем усредненной максимальной температуры июля-августа предшествующего года. Для средней температуры значимые отрицательные корреляции обнаружены только для июня предшествующего года и апреля текущего года, тогда как для минимальной температуры выявлена лишь одна значимая положительная связь – с январем текущего года. Наибольшие по модулю коэффициенты среди температурных показателей были характерны для максимальной температуры апреля текущего года и максимальной температуры июля-августа предшествующего года.

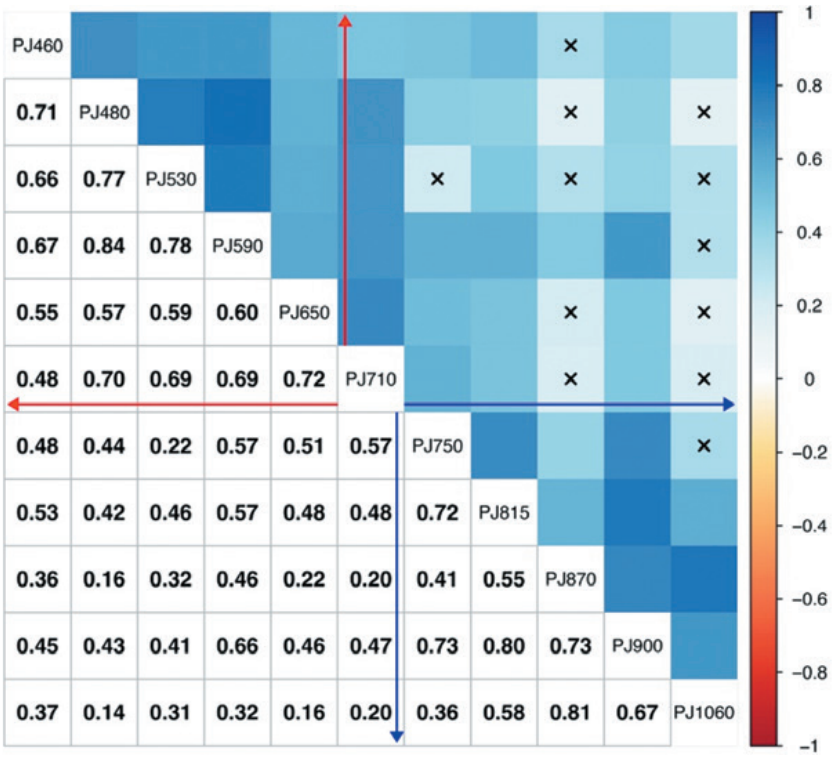

Рис. 3. Кросс-корреляция между древесно-кольцевыми хронологиями, ранжированными в возрастающем порядке на основе высоты мест получения кернов. Условные обозначения: цифры в названии хронологии указывают высоту над уровнем моря, м; крестами показаны незначимые коэффициенты корреляции; красные стрелки обозначают корреляцию с хронологиями, полученными ниже по склону, синие – выше по склону.

Fig. 3. Cross-correlations among tree-ring chronologies arranged in ascending order according to the elevation of the sampling sites. Symbols: numbers in chronology codes indicate elevation above sea level, m; crosses indicate non-significant correlation coefficients; red arrows indicate correlations with chronologies obtained downslope, and blue arrows indicate correlations with chronologies obtained upslope.

Для осадков значимые корреляции были более локализованными: отрицательные связи выявлены только для июля текущего года и для суммарных осадков июля-августа текущего года (табл. 2). Среди индексов влагообеспеченности наиболее выраженной оказалась отрицательная корреляция с SPEI июля текущего года; кроме того, значимая отрицательная связь отмечена для SPEI марта. В отличие от SPEI, для PDSI обнаружены положительные корреляции умеренной величины – с июлем, сентябрем и октябрем предшествующего года, а также с январем текущего года. Таким образом, для анализируемой хронологии наиболее сильные и устойчивые значимые связи были характерны прежде всего для максимальных температур, летних осадков и SPEI.

Положение новой хронологии в ранее выявленных градиентных зависимостях. Добавление новой хронологии к ранее выявленным градиентным зависимостям показало, что ее положение относительно уже полученных регрессий неодинаково для разных климатических параметров (рис. 4). Для корреляции с максимальной температурой июля-августа предшествующего года (рис. 4А) точка PJ710 заметно отклоняется от ранее установленной зависимости с высотой над уровнем моря: при

Табл. 2. Результаты корреляционного анализа между древесно-кольцевой хронологией и климатическими переменными.

Table 2. Results of correlation analysis between the tree-ring chronology and climatic variables.

Год Year	Месяц Month	Tср Tmean	Tмин Tmin	Tмакс Tmax	Осадки Precipitation	SPEI	PDSI
Преды-дущий	Июнь	**-0.40**	-0.18	**-0.33**	0.23	0.24	0.21
Преды-дущий	Июль	0.10	0.14	-0.17	0.07	0.14	**0.31**
Преды-дущий	Август	-0.27	-0.06	**-0.46**	0.01	0.02	0.15
Преды-дущий	Сентябрь	-0.26	-0.16	-0.15	-0.06	-0.05	**0.31**
Преды-дущий	Октябрь	-0.27	-0.23	-0.18	0.16	0.13	**0.35**
Преды-дущий	Ноябрь	-0.15	-0.12	**-0.33**	0.21	0.18	0.27
Преды-дущий	Декабрь	-0.03	-0.30	-0.27	0.19	0.02	0.25
Текущий	Январь	0.23	**0.32**	-0.11	0.28	0.23	**0.30**
Текущий	Февраль	0.05	0.22	0.02	-0.22	-0.14	0.19
Текущий	Март	-0.27	-0.05	-0.28	-0.07	**-0.36**	0.11
Текущий	Апрель	**-0.42**	-0.17	**-0.50**	0.04	-0.08	0.06
Текущий	Май	-0.07	0.01	0.10	-0.08	-0.21	-0.06
Текущий	Июнь	-0.08	-0.07	-0.10	-0.16	0.08	-0.10
Текущий	Июль	-0.19	-0.07	0.14	**-0.42**	**-0.52**	-0.21
Текущий	Август	-0.13	0.03	0.01	-0.12	0.13	-0.13
Текущий	Сентябрь	-0.30	-0.06	-0.35	0.24	0.12	-0.17
Преды-дущий	Июль-август	-0.13	0.04	**-0.44**	–*	–	–
Текущий	Июль-август	–	–	–	**-0.46**	–	–

Примечание. $T_{ср}$ – средняя температура, $T_{мин}$ – минимальная температура, $T_{макс}$ – максимальная температура, SPEI и PDSI – индексы влагообеспеченности; значимые корреляции выделены жирным шрифтом; * – корреляция не рассчитывалась.

Note. T_{mean}: mean temperature, T_{min}: minimum temperature, T_{max}: maximum temperature, SPEI and PDSI: drought indices; significant correlations are highlighted in bold; *: correlation was not calculated.

промежуточном высотном положении участка значение корреляции оказалось наиболее отрицательным, чем можно было ожидать по тренду, полученному ранее. Напротив, для максимальной температуры ноября предшествующего года PJ710 располагается близко к ранее найденной линейной зависимости, не изменяя ее общего характера (рис. 4B). Для суммарных осадков июля-августа текущего года новая точка также хорошо согласуется с ранее выявленной зависимостью от TPI и занимает положение вблизи линии регрессии (рис. 4E).

Эти результаты (рис. 4) показывают, что связь климатического отклика с высотой и топографическим положением подтверждается неодинаково для разных переменных: в одних случаях новая хронология укладывается в прежние закономерности, в других – выявляет заметное отклонение от них. Ранее именно высота над уровнем моря, уклон и индекс положения в рельефе (TPI) были выделены как главные

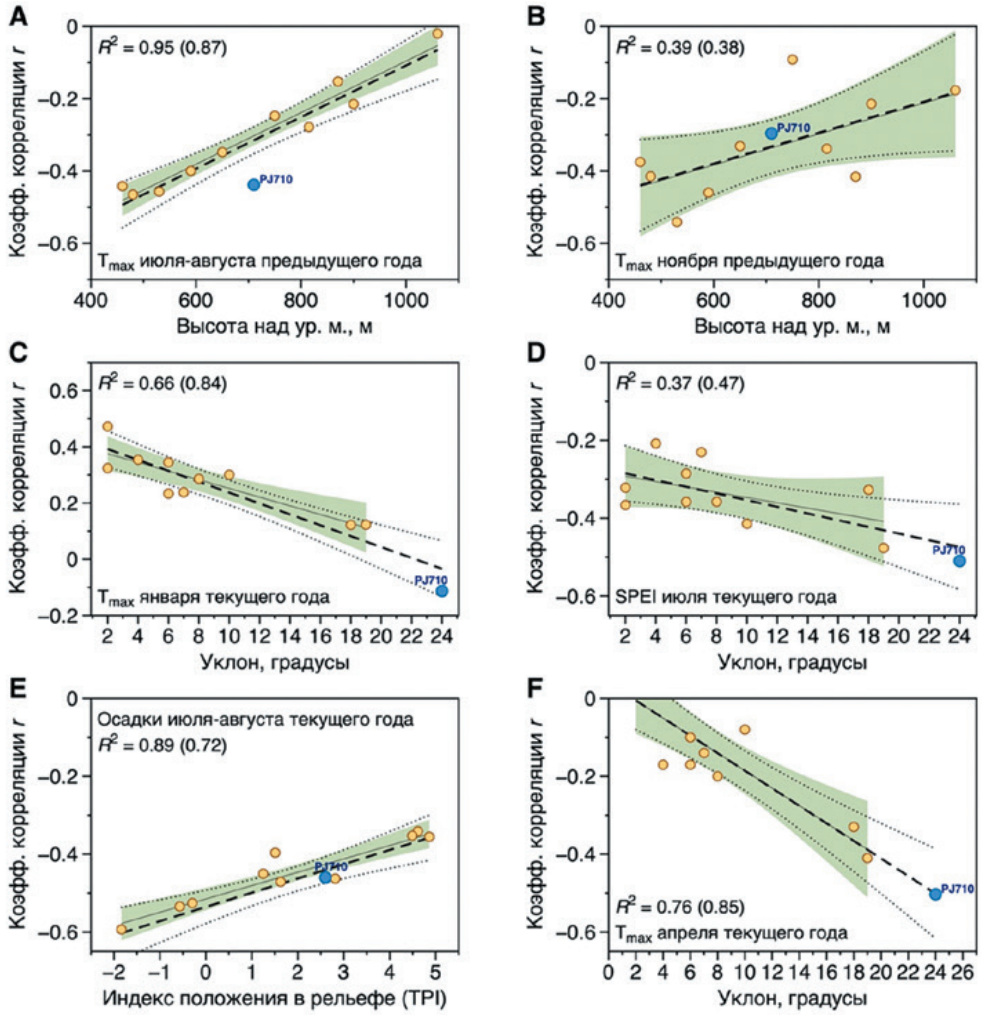

Рис. 4. Положение новой хронологии PJ710 относительно ранее выявленных зависимостей между значениями коэффициентов корреляции и топографическими переменными. Условные обозначения: A, B – зависимости от высоты над уровнем моря; C, D, F – от крутизны склона; E – от индекса положения в рельефе TPI. Жёлтые точки – хронологии из предыдущей работы (Ukhvatkina et al. 2023), синяя точка – PJ710. Сплошная линия и зелёная заливка – ранее полученная линейная зависимость и её 95%-й доверительный интервал; пунктирная линия и пунктирные границы – зависимость после добавления PJ710.

Fig. 4. Position of the new PJ710 chronology relative to previously identified relationships between correlation coefficients and topographic variables. Symbols: A, B: relationships with elevation above sea level; C, D, F: relationships with slope steepness; E: relationship with the topographic position index (TPI). Yellow points indicate chronologies from the previous study (Ukhvatkina et al. 2023), and the blue point indicates PJ710. The solid line and green shading show the previously obtained linear relationship and its 95% confidence interval; the dashed line and dashed boundaries show the relationship after adding PJ710.

предикторы климатического отклика, а для максимальной температуры июля-августа и ноября предшествующего года, максимальной температуры января текущего года, SPEI июля текущего года и суммарных осадков июля-августа текущего года были построены соответствующие линейные зависимости.

Для зависимостей, связанных с уклоном, включение новой хронологии оказалось особенно показательным, поскольку этот участок характеризуется наибольшей

крутизной склона среди всех рассмотренных точек (24°). На графиках для максимальной температуры января текущего года и SPEI июля текущего года (рис. 4C, D) новая точка продолжает ранее намеченные тренды и смещает регрессионные линии в том же направлении, усиливая их интерпретацию как уклон-зависимых. В то же время добавленный показатель для максимальной температуры апреля текущего года (рис. 4F) также демонстрирует отрицательную связь с уклоном, однако эта зависимость пока выглядит менее устойчивой и должна рассматриваться с осторожностью, поскольку в значительной степени определяется крайним положением новой точки относительно остального набора участков. Таким образом, PJ710 не меняет общей схемы ранее выявленных градиентных соотношений, но позволяет уточнить, какие из них выглядят устойчивыми, а какие требуют дальнейшей проверки на расширенном материале.

Обсуждение

Дендроклиматический отклик PJ710 и её сходство с ранее полученными хронологиями. Новая хронология PJ710 в целом подтверждает ранее выявленный набор основных климатических сигналов, характерных для ели аянской в среднегорном поясе Южного Сихотэ-Алиня (Ukhvatkina et al. 2023). Как и в предыдущей работе, наиболее выраженные связи обнаружены, прежде всего, для максимальных температур, летних осадков и индекса SPEI, тогда как реакции на средние и минимальные температуры, а также на PDSI в целом, имеют менее устойчивый характер. Для PJ710 наиболее сильные отрицательные корреляции связаны с максимальной температурой июля–августа предшествующего года, максимальной температурой апреля текущего года, июльскими и суммарными за июль-август осадками текущего года, а также с июльским SPEI. В этом отношении новая хронология не выявляет принципиально нового климатического отклика, а скорее уточняет уже известную картину, показывая, какие её компоненты могут усиливаться в условиях склонов южной экспозиции.

По структуре попарных корреляций PJ710 также занимает показательное положение. С одной стороны, она вписывается в общую тенденцию снижения сходства хронологий по мере увеличения различия в высоте между участками. С другой стороны, новая хронология не занимает строго промежуточного положения, которого можно было бы ожидать исходя только из высоты участка. Напротив, она наиболее тесно связана с хронологиями нижней и средней части высотного градиента, особенно с PJ650, PJ480, PJ530 и PJ590, тогда как сходство с более высокогорными участками выражено заметно слабее. Это указывает на то, что в формировании климатического сигнала PJ710, по-видимому, важны не только её промежуточное высотное положение, но и другие локальные особенности местообитания, прежде всего экспозиция и, возможно, повышенный уклон.

Особого внимания заслуживает то, что у PJ710 некоторые из уже известных климатических связей выражены сильнее, чем у большинства ранее исследованных хронологий. В первую очередь это относится к отрицательной реакции на максимальную температуру апреля и SPEI июля текущего года. Первая из этих связей, вероятно, отражает то, что тёплая весна на южном склоне не обязательно создаёт более благоприятные условия для роста. Для Верхнеуссурийского стационара показано, что хорошо прогреваемые южные склоны характеризуются более быстрым испарением влаги; весной здесь быстрее сходит снег, и к началу вегетационного сезона они оказываются заметно суше северных склонов (Кожевникова 2010; Яковлева 2004).

В этих условиях более высокие максимальные температуры апреля могут отражать не прямое стимулирующее влияние тепла, а более ранний сход снега, ускоренное прогревание поверхности и иссушение верхних горизонтов почвы. Такой эффект особенно вероятен в начале вегетационного сезона, когда снежный покров уже существенно сокращается или полностью сходит, а период обильных летних осадков ещё не начинается; в результате, южные склоны могут испытывать более ранний дефицит влаги. Такая интерпретация согласуется и с более общими представлениями о роли накопления снега и сроков его таяния в горных лесах: более раннее исчезновение снежного покрова может приводить к более раннему началу ограничений, связанных с дефицитом почвенной влаги, в течение тёплого сезона (Cooper et al. 2020). Для Южного Сихотэ-Алиня эта логика особенно правдоподобна, поскольку именно влагообеспечение начала вегетационного периода рассматривается здесь как один из важных факторов, влияющих на рост деревьев (Ukhvatkina et al. 2021). Поэтому отрицательная корреляция PJ710 с максимальной температурой апреля, по-видимому, отражает совместное действие весеннего теплового режима, ускоренного схода снега и локального дефицита влаги на хорошо прогреваемом южном склоне. Сходным образом выраженная отрицательная связь с июльским SPEI, вероятно, указывает на то, что для данного участка особенно важен не столько дефицит влаги, сколько неблагоприятный эффект её избытка в середине лета. Поскольку положительные значения SPEI соответствуют более влажным условиям (Vicente-Serrano et al. 2010), отрицательная корреляция PJ710 с июльским SPEI означает, что в годы с более влажным режимом в июле радиальный прирост на данном участке снижался. Важно, что сходные по направлению зависимости описаны и в дендроклиматических исследованиях других древесных видов: у мезофитных популяций *Juniperus thurifera* высокие значения SPEI в зимне-весенний период также сочетались со снижением прироста, и авторы связывали это с эффектом водного избытка, облачности, снежного покрова или подтопления, а не с недостатком влаги (DeSoto et al. 2014). Вероятно, сходный механизм объясняет и отрицательную корреляцию PJ710 с мартовским SPEI. С физиологической точки зрения такая трактовка представляется оправданной, поскольку переувлажнение почвы вызывает гипоксию или аноксию, снижает корневую гидравлическую проводимость, а затем ведёт к закрытию устьиц и общему угнетению водообмена и роста (Liu et al. 2022). Поэтому отрицательная корреляция PJ710 с июльским SPEI, по-видимому, отражает неблагоприятное действие избыточного увлажнения в период максимальной летней влажности. При этом, учитывая, что речь идёт об одной хронологии южной экспозиции, такую интерпретацию пока следует рассматривать как наиболее вероятную, но требующую дальнейшей проверки.

Остальные выявленные значимые корреляции, по-видимому, следует пока рассматривать как дополнительные. Это относится, в частности, к отрицательным связям со средней температурой июня предшествующего года и апреля текущего года, положительной корреляции с минимальной температурой января текущего года, а также к положительным корреляциям с PDSI в отдельные месяцы предшествующего и текущего года. Часть этих сигналов отмечалась и ранее, но не обсуждалась подробно из-за их слабой повторяемости между хронологиями. Поскольку и в настоящей работе они представлены единично и не формируют устойчивого повторяющегося паттерна, придавать им самостоятельное физиологическое значение пока преждевременно. Вероятно, они отражают более тонкие особенности конкретного местообитания или случайные особенности локального климатического сигнала, которые смогут быть интерпретированы более уверенно только после расширения выборки, прежде всего за счёт новых участков южной экспозиции.

Новая хронология в системе выявленных топографических зависимостей. Добавление хронологии PJ710 показало, что в целом ранее выявленная система топографических зависимостей (Ukhvatkina et al. 2023) сохраняется, однако степень их устойчивости для разных климатических переменных неодинакова. Для большинства рассмотренных связей новая точка располагается вблизи ранее установленных линейных трендов. Исключение составляет зависимость для максимальной температуры июля-августа предшествующего года. Выше уже было отмечено, что PJ710, несмотря на промежуточное высотное положение, по структуре попарных корреляций оказывается ближе к хронологиям нижней и средней части градиента. Это указывает на то, что положение новой точки определяется не только высотой над уровнем моря, но и сочетанием других локальных факторов, прежде всего, экспозиции и крутизны склона.

Для максимальной температуры июля-августа предшествующего года PJ710 заметно отклоняется от ранее установленной зависимости: при промежуточной высоте участка значение коэффициента корреляции оказалось наиболее отрицательным, чем можно было бы ожидать, исходя только из высоты. Для максимальной температуры ноября предшествующего года, напротив, новая хронология располагается вблизи ранее найденной линии регрессии и не меняет её общего характера. Таким образом, высота над уровнем моря остаётся важным предиктором температурного отклика, однако для летних температур предшествующего года её влияние явно модифицируется экспозицией. В этом случае южный склон формирует более тёплый и инсолируемый режим, из-за чего по условиям участок PJ710 как бы смещается в сторону более низких высот. Для температур ноября, напротив, высотный эффект оказывается более устойчивым и в меньшей степени нарушается включением точки южной экспозиции. Это позволяет предположить, что различные сезонные температурные сигналы имеют разную выраженность на склонах разной экспозиции.

Особенно показательной оказалась новая хронология для зависимостей, связанных с уклоном. Статистически PJ710 хорошо согласуется с ранее найденными трендами для максимальной температуры января текущего года и SPEI июля текущего года (Ukhvatkina et al. 2023), а включение новой точки даже увеличивает долю объяснённой дисперсии. Однако механистическая интерпретация этих связей становится менее однозначной. В предыдущей работе уменьшение положительной корреляции с максимальной температурой января по мере увеличения уклона объяснялось главным образом через особенности северных и северо-западных склонов, получающих меньше солнечной радиации в зимний период. После включения PJ710 становится вероятным, что одна и та же общая зависимость по уклону может формироваться за счёт разных механизмов. Для пологих северных склонов более высокие январские температуры действительно могут быть благоприятны, способствуя разрыхлению снежного покрова и его более быстрому таянию весной (Zhang et al. 2015). Для крутого южного склона, напротив, тёплая зима может означать слишком раннее уменьшение снегозапаса и, как следствие, более быстрое весеннее иссушение хорошо прогреваемого участка, что может негативно повлиять на рост деревьев в начале вегетационного сезона (Harpold 2016; Cooper et al. 2020; Murphy et al. 2020). Оба этих механизма влияния хорошо ложатся на одну линию тренда «уклон-отклик». По-видимому, ситуация со SPEI июля сходна: сама статистическая зависимость с уклоном сохраняется, однако её прежнее объяснение через уменьшение испарения на крутых северных склонах уже не может считаться универсальным. Вероятно, в данном случае уклон отражает не один конкретный процесс, а общую чувствительность

крайних топографических положений к неблагоприятным условиям влагообеспечения, причём на склонах разной экспозиции эта чувствительность реализуется по-разному. В эту же группу, по-видимому, следует отнести и зависимость для максимальной температуры апреля текущего года, которая с новой точкой приобретает экологически интерпретируемый вид. Для крутого южного склона более высокие апрельские температуры, вероятно, не улучшают, а, напротив, ухудшают условия роста, поскольку способствуют более раннему сходу снежного покрова, ускоренному прогреванию и иссушению верхних горизонтов почвы (Cooper et al. 2020). С учётом высокой инсоляции, хорошего дренажа и маломощности почв на таких участках это может приводить к дефициту влаги уже в начале вегетационного периода, особенно при дефиците осадков. Однако пока данная зависимость должна рассматриваться с осторожностью, поскольку в значительной степени определяется крайним положением PJ710 по уклону, и требует дальнейшей проверки.

Иная картина наблюдается для зависимости между откликом на сумму осадков июля-августа текущего года и индексом положения в рельефе (TPI). В этом случае новая хронология хорошо согласуется с ранее выявленным трендом. Следовательно, интерпретация, предложенная в предыдущей работе, сохраняет силу: при отрицательном влиянии обильных летних осадков максимальные абсолютные значения корреляции ожидаемы в более аккумулятивных позициях рельефа, тогда как на узких гребнях, где влага задерживается минимальное время, эта связь ослабевает.

Таким образом, новая хронология не нарушает ранее предложенную схему топографической организации дендроклиматического отклика ели аянской, но позволяет уточнить степень её устойчивости. Наиболее надёжными выглядят две зависимости: высота над уровнем моря и максимальные температуры ноября предшествующего года, а также TPI и осадки июля-августа текущего года. Напротив, связи с уклоном, по-видимому, сохраняются статистически, но оказываются механистически неоднородными: включение первой точки южной экспозиции показывает, что одинаковый по форме линейный тренд может объединять разные процессы на северных и южных склонах, иначе говоря, действуют разные механизмы приспособления деревьев к разным условиям. В этом смысле PJ710 важна не только как дополнительная точка в существующей системе наблюдений, но и как указание на то, что дальнейшее расширение выборки должно быть направлено, прежде всего, на разделение эффектов уклона и экспозиции.

Следует отметить, что полученные результаты не позволяют говорить о явном климатическом угнетении роста взрослых деревьев ели на исследованном участке. Анализ сырых индивидуальных серий не выявил монотонного снижения медианного прироста в последние десятилетия, которое можно было бы рассматривать как прямой признак постепенного ухудшения условий роста. Впрочем, несколько лет подряд наблюдается некоторое повышение прироста, вероятно, связанное с локальным улучшением светового режима после частичного распада древостоя. Кроме того, новая хронология не продемонстрировала и ожидаемого экстремального усиления климатического сигнала: хотя для отдельных параметров, прежде всего максимальных температур июля-августа предшествующего года и максимальных температур апреля текущего года, были выявлены достаточно тесные связи, в целом климатический отклик PJ710 не выглядит существенно более сильным, чем у ранее изученных хронологий. Это позволяет предположить, что на данном участке современные климатические условия, по крайней мере, пока не являются фактором, непосредственно подавляющим радиальный прирост взрослых деревьев ели. Вместе с тем

этот вывод следует рассматривать с осторожностью, поскольку он основан только на одном участке южной экспозиции.

В то же время отсутствие явного угнетения прироста взрослых деревьев не исключает, что участие ели на южных склонах может ограничиваться иным образом. Одним из возможных объяснений является затруднённое возобновление вида в условиях высокой инсоляции и быстрого иссушения поверхности почвы именно в те месяцы, когда происходят прорастание семян, укоренение всходов и начальный рост подроста; дополнительным ограничением может быть редкость подходящих микроместообитаний, в частности, полуразложившегося валежа. В этом случае относительная редкость ели на южных склонах может быть связана не столько с угнетением роста взрослых деревьев, сколько с ограничением её успешного возобновления. Данная гипотеза может рассматриваться как одно из перспективных направлений дальнейших исследований.

Практическая значимость работы состоит в уточнении подходов к организации дендроклиматического мониторинга ели аянской в горных лесах Южного Сихотэ-Алиня. Полученные результаты показывают, что при выборе участков наблюдений и интерпретации древесно-кольцевых хронологий наряду с высотой над уровнем моря и положением в рельефе следует учитывать экспозицию и крутизну склонов. Кроме того, оценку состояния популяций ели на южных склонах целесообразно дополнять наблюдениями за естественным возобновлением, поскольку отсутствие выраженного снижения прироста взрослых деревьев не исключает климатических ограничений на ранних этапах жизненного цикла.

Заключение

Полученная хронология представляет собой первое прямое наблюдение дендроклиматического отклика ели аянской на склоне южной экспозиции в пределах исследованной территории. Её включение в анализ показало, что общий набор ранее выявленных климатических сигналов в целом сохраняется, однако их выраженность и положение в системе топографических зависимостей могут заметно изменяться при расширении выборки за пределы склонов северной и близких к северной экспозиций. Новая хронология позволила уточнить устойчивость ранее найденных градиентных зависимостей: часть из них получила дополнительное подтверждение, тогда как часть потребовала более осторожной интерпретации и указала на возможную роль экспозиции как самостоятельного фактора. Вместе с тем один участок южной экспозиции недостаточен для того, чтобы характеризовать южные склоны как самостоятельную топографическую категорию. Поэтому PJ710 следует рассматривать как важный тестовый материал, подтверждающий необходимость дальнейшего расширения выборки, прежде всего за счёт новых участков южной экспозиции на разных высотах и склонах с разным уклоном.

Благодарности

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 124012400285-7).

Литература (References)

Гладкова Г. А., Сибирина Л. А., Омелько А. М., Жмеренецкий А. А., Ухваткина О. Н., Куприн А. В. 2025. Формирование и фракционный состав древесного опада в кедрово-широколиственных лесах Южного Сихотэ-Алиня // *Лесоведение*. № 5. С. 643–655. (**Gladkova G. A., Sibirina L. A. Omelko A. M., Zhmerenetsky A. A., Ukhvatkina O. N., Kuprin A. V.** 2025. Formation and fractional composition of forest litterfall in broadleaved-Korean-pine

forests of the Southern Sikhote-Alin. *Russian Journal of Forest Science* 5: 643–655. [In Russian].) https://doi.org/10.31857/S0024114825050094

Кожевникова Н. К. 2009. Динамика погодно-климатических характеристик и экологические функции малого лесного бассейна // *Сибирский экологический журнал.* № 5. С. 695–703. (**Kozhevnikova N. K.** 2009. Dynamics of weather and climatic characteristics and ecological functions of a small forest basin. *Sibirskii Ekologicheskii Zhurnal* 5: 695–703. [In Russian].) https://elibrary.ru/KWQXAX

Кожевникова Н. К. 2010. Динамика гидрологических и защитных функций горных лесов Южного Сихотэ-Алиня в процессе послерубочных восстановительных сукцессий: дис. … канд. биол. наук: 03.00.16. – Владивосток. 162 с. (**Kozhevnikova N. K. 2010.** [Dynamics of hydrological and protective functions of mountain forests of the Southern Sikhote-Alin during post-logging recovery successions]: dis. kand. biol. nauk: 03.00.16. Vladivostok, 162 pp. [In Russian].)

Манько Ю. И. 1987. Ель аянская. – Л.: Наука. 280 с. (**Manko Yu. I.** 1987. [Jezo spruce]. Leningrad: Nauka, 280 pp. [In Russian].)

Петренко Т. Я., Ухваткина О. Н., Омелько А. М., Жмеренецкий А. А. 2016. Развитие виргинильных растений *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr. в древостое девственного кедрово-широколиственного леса на территории южного Сихотэ-Алиня // *Известия Иркутского государственного университета*. Серия «Биология. Экология». Т. 18. С. 14–26. (**Petrenko T. Ya., Ukhvatkina O. N., Omel'ko A. M., Zhmerenetsky A. A.** 2016. Virginale plants development of *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr. in old-growth Korean pine-broadleaf forest in the territory of Southern Sikhote-Alin. *The Bulletin of Irkutsk State University. Series "Biology. Ecology"* 18: 14–26. [In Russian].) https://elibrary.ru/YJVVUT

Таранков В. И. 1974. Макроклимат лесов Южного Приморья. – Новосибирск: Наука. 224 с. (**Tarankov V. I.** 1974. [Macroclimate of forests of Southern Primorye]. Novosibirsk: Nauka, 224 pp. [In Russian].)

Третий оценочный доклад об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. Общее резюме. 2022. – Санкт-Петербург: Наукоемкие технологии. 124 с. ([*The Third Assessment Report on climate change and its consequences in the Russian Federation. General summary*]. 2022. Saint Petersburg: Naukoemkie tehnologii, 124 pp. [In Russian].) https://cc.voeikovmgo.ru/images/dokumenty/2022/od3or.pdf (accessed on 12 May 2026)

Усенко Н. В. 1969. Деревья, кустарники и лианы российского Дальнего Востока. – Хабаровск: Кн. изд-во. 416 с. (**Usenko N. V.** 1969. [Trees, shrubs and lianas of the Russian Far East]. Khabarovsk: Knizhnoe izdatelstvo, 416 pp. [In Russian].)

Яковлева А. Н. 2004. Эколого-фитоценотические особенности пространственного распределения лесной растительности южного Сихотэ-Алиня (на примере Верхнеуссурийского стационара): автореф. дис. … канд. биол. наук: 03.00.05, 03.00.16. – Владивосток. 19 с. (**Yakovleva A. N.** 2004. [Ecological and phytocenotic features of the spatial distribution of forest vegetation in the Southern Sikhote-Alin (the Verkhneussuriysky Station case study)]: avtoref. dis. kand. biol. sci. Vladivostok, 19 pp. [In Russian].)

Altman J., Treydte K., Pejcha V., Cerny T., Petrik P., Srutek M., Song J.-S., Trouet V., Dolezal J. 2020. Tree growth response to recent warming of two endemic species in Northeast Asia. *Climatic Change* 162: 1345–1364. https://doi.org/10.1007/s10584-020-02718-1

Altman J., Ukhvatkina O. N., Omelko A. M. et al. 2018. Poleward migration of the destructive effects of tropical cyclones during the 20th century. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 115(45): 11543–11548. https://doi.org/10.1073/pnas.1808979115

Babst F., Bouriaud O., Poulter B., Trouet V., Girardin M. P., Frank D. C. 2019. Twentieth century redistribution in climatic drivers of global tree growth. *Science Advances* 5: eaat4313. https://doi.org/10.1126/sciadv.aat4313

Bunn A. G. 2008. A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia* 26: 115–124. https://doi.org/10.1016/j.dendro.2008.01.002

Cook E. R., Kairiukstis L. A. 1990. *Methods of Dendrochronology. Applications in the Environmental Sciences*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 394 pp. https://doi.org/10.1007/978-94-015-7879-0

Cooper A. E., Kirchner J. W., Wolf S., Lombardozzi D. L., Sullivan B. W., Tyler S. W., Harpold A. A. 2020. Snowmelt causes different limitations on transpiration in a Sierra Nevada conifer forest. *Agricultural and Forest Meteorology* 291: 108089. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2020.108089

DeSoto L., Varino F., Andrade J. P., Gouveia C. M., Campelo F., Trigo R. M., Nabais C. 2014. Different growth sensitivity to climate of the conifer *Juniperus thurifera* on both sides of the

Mediterranean Sea. *International Journal of Biometeorology* 58: 1051–1062. https://doi.org/10.1007/s00484-014-0811-y

Harpold A. A. 2016. Diverging sensitivity of soil water stress to changing snowmelt timing in the Western U. S. *Advances in Water Resources* 92: 116–129. https://doi.org/10.1016/j.advwatres.2016.03.017

Holmes R. L. 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin* 43: 69–75.

Janda P., Ukhvatkina O. N., Vozmishcheva A. S., Omelko A. M., Dolezal J., Krestov P. V., Zhmerenetsky A. A., Song J.-S., Altman J. 2021. Tree canopy accession strategy changes along the latitudinal gradient of temperate Northeast Asia. *Global Ecology and Biogeography* 30: 738–748. https://doi.org/10.1111/geb.13259

Korznikov K., Petrenko T., Kislov D., Krestov P., Doležal J. 2023. Predicting spruce taiga distribution in Northeast Asia using species distribution models: glacial refugia, mid-Holocene expansion and future predictions for global warming. *Forests* 14: 219. https://doi.org/10.3390/f14020219

Kueppers L. M., Conlisk E., Castanha C., Moyes A. B., Germino M. J., de Valpine P., Torn M. S., Mitton J. B. 2017. Warming and provenance limit tree recruitment across and beyond the elevation range of subalpine forest. *Global Change Biology* 23: 2383–2395. https://doi.org/10.1111/gcb.13561

Kuprin A. V., Purtova L. N., Titova M. S., Tyunin A. P., Timofeeva Y. O., Gladkova G. A., Sibirina L. A., Baklanova V. S. 2025. Assessment of soil carbon dioxide efflux in oak and Korean pine-broadleaf forests of the Southern Sikhote-Alin (Primorsky region, Russia). Ecologica Montenegrina 90: 128–137. https://doi.org/10.37828/em.2025.90.8

Li W., Manzanedo R. D., Jiang Y. et al. 2023. Reassessment of growth-climate relations indicates the potential for decline across Eurasian boreal larch forests. *Nature Communications* 14: 3358. https://doi.org/10.1038/s41467-023-39057-5

Liu C., Wang Q., Mäkelä A., Hökkä H., Peltoniemi M., Hölttä T. 2022. A model bridging waterlogging, stomatal behavior and water use in trees in drained peatland. *Tree Physiology* 42: 1736–1749. https://doi.org/10.1093/treephys/tpac037

Murphy P. C., Knowles J. F., Moore D. J. P., Anchukaitis K., Potts D. L., Barron-Gafford G. A. 2020. Topography influences species-specific patterns of seasonal primary productivity in a semiarid montane forest. *Tree Physiology* 40(10): 1343–1354. https://doi.org/10.1093/treephys/tpaa083

Nakamura Y., Krestov P. V. 2005. Coniferous forests of the temperate zone of Asia. In: Ecosystems of the World. Vol. 6. Coniferous Forests. Amsterdam: Elsevier, pp. 163–220.

Palmer W. C. 1965. Meteorological Drought. Office of Climatology Research Paper No. 45. Washington, DC: US Weather Bureau. 58 pp.

Shi J., Wang H., Li J., Chi S., Xu J., Zhang Y., Lu H. 2023. Unprecedented early summer warming recorded in tree rings on the central eastern Tibetan Plateau over the past three centuries. *Climate Dynamics*. https://doi.org/10.1007/s00382-023-06881-w

Ukhvatkina O. N., Omelko A. M., Zhmerenetsky A. A., Petrenko T. Y. 2018. Autumn-winter minimum temperature changes in the southern Sikhote-Alin mountain range of northeastern Asia since 1529 AD. *Climate of the Past* 14: 57–71. https://doi.org/10.5194/cp-14-57-2018

Ukhvatkina O., Omelko A., Kislov D., Zhmerenetsky A., Epifanova T., Altman J. 2021. Tree-ring-based spring precipitation reconstruction in the Sikhote-Alin' Mountain range. *Climate of the Past* 17: 951–967. https://doi.org/10.5194/cp-17-951-2021

Ukhvatkina O., Omelko A., Zhmerenetsky A. 2023. Local topography has significant impact on dendroclimatic response of *Picea jezoensis* and determines variation of factors limiting its radial growth in the Southern Sikhote-Alin. *Forests* 14(10): 2050. https://doi.org/10.3390/f14102050

Vicente-Serrano S. M., Beguería S., López-Moreno J. I. 2010. A multiscalar drought index sensitive to global warming: the Standardized Precipitation Evapotranspiration Index. *Journal of Climate* 23: 1696–1718. https://doi.org/10.1175/2009JCLI2909.1

Wei T., Simko V. 2021. R package "corrplot": Visualization of a Correlation Matrix. Version 0.92. https://github.com/taiyun/corrplot (accessed on 12 May 2026)

Zang C., Biondi F. 2015. Treeclim: an R package for the numerical calibration of proxy-climate relationships. *Ecography* 38: 1–6. https://doi.org/10.1111/ecog.01335

Zhang R. B., Yuan Y. J., Wei W. S., Gou X. H., Yu S. L., Shang H. M., Chen F., Zhang T. W., Qin L. 2015. Dendroclimatic reconstruction of autumn-winter mean minimum temperature in the eastern Tibetan Plateau since 1600 AD. *Dendrochronologia* 33: 1–7. https://doi.org/10.1016/j.dendro.2014.09.001