

УДК 630\*18:630\*228(235.31)

## СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ДРЕВОСТОЕВ ВЕРХНЕЙ ГРАНИЦЫ ЛЕСА В ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ПЛАТО ПУТОРАНА

© 2019 г. А. А. Григорьев<sup>a, \*</sup>, Н. М. Дэви<sup>a</sup>, В. В. Кукарских<sup>a</sup>, С. О. Вьюхин<sup>a, b</sup>,  
А. А. Галимова<sup>a</sup>, П. А. Моисеев<sup>a</sup>, В. В. Фомин<sup>a, b</sup>

<sup>a</sup>Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

<sup>b</sup>Уральский государственный лесотехнический университет, Россия 620100 Екатеринбург, Сибирский тракт, 37

\*e-mail: grigoriev.a.a@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 10.10.2018 г.

После доработки 12.11.2018 г.

Принята к публикации 30.11.2018 г.

В западной части плато Путорана (массив Сухие горы) на основе анализа возрастной структуры древостоев лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* Rupr.) и сравнения разновременных топографических карт и спутниковых снимков установлены изменения в высотном положении верхней границы древесной растительности. Наиболее значительные изменения произошли на склонах южной и юго-западной экспозиций. Обнаружены зависимости между диаметрами стволов и фитомассой деревьев и их фракций. Реконструирован ход изменения структуры и фитомассы древостоев верхней границы леса в последние столетия. Экспансии леса благоприятствовало общее изменение климатических условий (потепление) в районе исследований.

**Ключевые слова:** лиственница Гмелина, экотон верхней границы леса, фитомасса деревьев и древостоев, изменения климата, Путорана, Субарктика

**DOI:** 10.1134/S0367059719040073

Выявление и количественная оценка трансформации и биологической продуктивности горных лесных экосистем — одни из актуальных задач экологии, роль которых значительно повышается на фоне современного изменения климата. По данным Межправительственной группы экспертов по изменению климата [1], каждое из трех последних десятилетий характеризовалось более высокой температурой у поверхности Земли по сравнению с любым предыдущим десятилетием, начиная с 1850 г.

Общеизвестно, что древесная растительность, произрастающая в экстремальных условиях, в частности на верхнем пределе, чутко реагирует на изменения условий среды и поэтому имеет индикаторное значение [2]. В последние десятилетия проведены обширные исследования, направленные на выявление и оценку изменений в составе, структуре и высотном положении древостоев верхней границы леса во многих регионах мира [3]. Анализ литературных источников показал, что в зависимости от особенностей регионально-го климата данные процессы связывают с изменением различного набора климатических факторов. В малоснежных и относительно сухих высокогорных районах этот процесс обуславливает повышение количества летних [4–6] или зимних

[7] осадков, причем если температуры слишком высокие, то возобновление снижается из-за недостатка влаги в почве, необходимой для успешного прорастания и выживания всходов. В районах, где выпадает большое количество осадков, например на тихоокеанском побережье северо-запада США, расселение деревьев по субальпийским лугам приурочено к периодам снижения высоты снежного покрова, в течение которых происходит более раннее стаивание снега, в результате чего увеличивается продолжительность вегетационного сезона [8, 9]. Наоборот, в районах, где орграфические условия определяют различную степень увлажнения склонов, интенсивное возобновление происходит в разные или перекрывающиеся периоды, отличающиеся по степени увлажнения [10, 11]. В районах, где количество осадков и глубина снежного покрова близки к среднему, например в зональных лесотундровых сообществах, периоды интенсивного возобновления приурочены к периодам общего потепления, но в локальном плане более интенсивны при повышении высоты снежного покрова, который защищает подпочву от крайне низких температур в зимний период года [12–14].

В субарктических регионах России, где влияние термического режима на рост древесных рас-

тений более выражено, углубленные исследования, направленные на выявление и оценку изменений в структуре древостоев верхней границы леса, проводились лишь на Полярном Урале [15–18]. В центральном секторе Субарктики подобного рода исследования в основном проводили в равнинной части (р-н п. Хатанга, урочище Ары-Мас) [19]. На основе материалов спутниковой съемки и наземных обследований авторы установили увеличение площади сомкнутых древостоев, а также продвижение лиственницы в зону тундры на ур. Ары-Мас (самый северный лесной массив в мире). Подобные результаты были получены и для горной части Анабарского плато в верховьях р. Котуй [20]. Для горной территории плато Путорана из-за чрезвычайной труднодоступности исследования по оценке высотного положения верхней границы леса, а также экологической и биосферной роли формирующихся на ранее безлесных территориях древостоев единичны [21, 22] и их явно недостаточно для обобщающих заключений.

Нами сделано предположение, что в западной части плато Путорана, где подобного рода исследования ранее отсутствовали, высотное положение древостоев верхней границы леса, закономерности их формирования и накопления фитомассы имеют свою специфику, связанную с большим влиянием на данную территорию атлантических воздушных масс, приходящих преимущественно с запада (по сравнению с северными и внутренними районами плато Путорана). Для проверки данной гипотезы на склонах массива Сухие горы (восточная часть оз. Лама) были проведены исследования структуры, продуктивности и высотной позиции древостоев различной сомкнутости в переходной полосе между сомкнутыми лесами и горными тундрами, а также изучены особенности локальных условий мест их произрастания.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Район исследований – горный массив Сухие горы, прилегает к южному берегу оз. Лама в западной части плато Путорана. Это один из самых труднодоступных и малоизученных регионов Севера России (69.4460° с.ш., 90.5230° в.д.; 69.3400° с.ш., 90.9460° в.д.) (рис. 1). Плато Путорана расположено на северо-западе Средней Сибири. Простирается от 89° до 101° в.д. в широтном направлении и от 60° до 71° с.ш. в меридиональном, оно занимает площадь около 284 000 км<sup>2</sup> [23]. Это самый крупный монолитный горный массив Российского Заполярья, почти целиком расположенный севернее Полярного круга. В геолого-геоморфологическом отношении представляет собой базальтовый кристаллический массив (плато) с плоскими вершинами, приподнятыми в среднем на 900–1200 м над ур. м., и максимальной абсо-

лютной высотой в центральной части 1701 м (гора Камень). При неоднократных поднятиях в нем возникли глубокие радиальные тектонические расколы, представляющие собой узкие и глубокие ущелья и каньоны, склоны которых имеют трапповую структуру.

Плато Путорана расположено в субарктическом климатическом поясе, на стыке Атлантической и Сибирской областей. Климат характеризуется как экцессивно-континентальный [24]. По количеству осадков плато значительно превосходит весь север Восточной Сибири и расположено в зоне сплошной многолетней мерзлоты. Верхняя граница древесной растительности здесь сформирована лиственницей Гмелина (*Larix gmelinii* Rupr.) и располагается в зависимости от региональных и локальных условий мест произрастания в интервале от 200 до 900 м над ур. м.

Для выявления и количественной оценки пространственно-временных изменений в высотном положении верхней границы редколесий (сомкнутость крон 35–40%) (ВГЛ) в географической информационной системе ARC/INFO (ESRI Inc., США) с использованием алгоритма TOPOGRID была построена цифровая модель рельефа (ЦМР) для района исследований на основе геоинформационных слоев изолиний, отметки высот, водных потоков и озер (координаты левого верхнего и правого нижнего углов района исследований: 66°45′ с.ш., 90°52′ в.д.; 66°34′ с.ш., 90°95′ в.д.,  $S = 5.49$  км<sup>2</sup>, см. рис. 2). Данные слои были созданы цифрованием по сканированным изображениям листов карт “Госгисцентра” масштаба 1 : 25 000. С использованием топографических карт 1956 г. и современных спутниковых изображений субметрового пространственного разрешения, а также данных полевых обследований были созданы два линейных векторных геоинформационных слоя, которые характеризуют местоположение ВГЛ в 1956 и 2017 гг.

Оценка величины вертикальных и горизонтальных сдвигов была проведена с использованием ранее разработанной методики [15, 25, 26]. Для получения значений высотного положения ВГЛ предварительно растеризованную линию границы накладывали на цифровую модель рельефа (ЦМР). Каждой ячейке границы соответствовала ячейка ЦМР с определенным значением высоты. Таким образом, высотное положение границы было охарактеризовано набором статистик распределения высот ячеек (табл. 1). Для оценки изменения величины высотного положения границы (высотного сдвига) использовали разность значений статистики, например медианы или среднего значения, высотного текущего положения ВГЛ и ее положения в прошлом. Скорость высотного сдвига рассчитывали как отношение величины сдвига к временному интервалу. Для

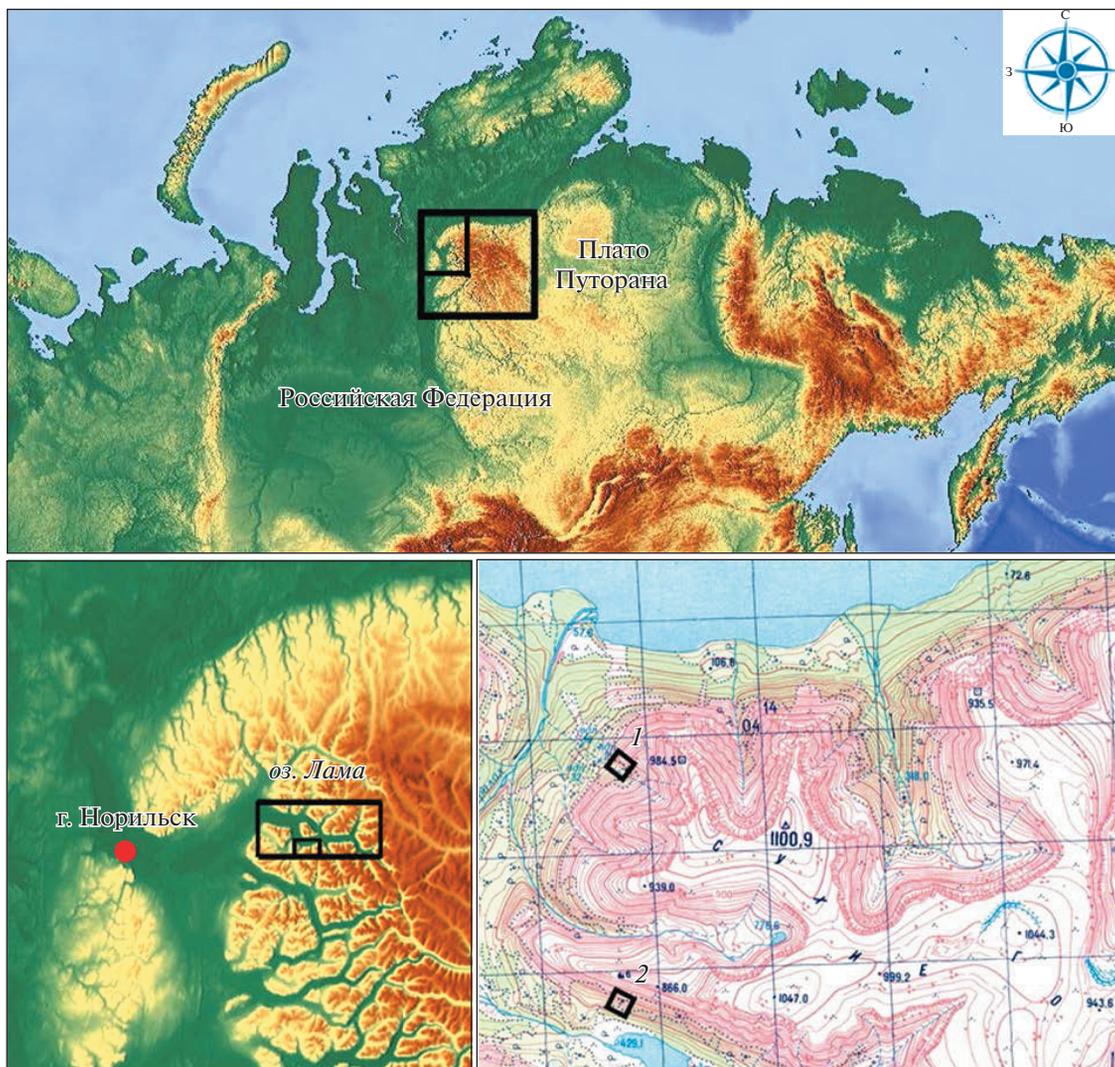


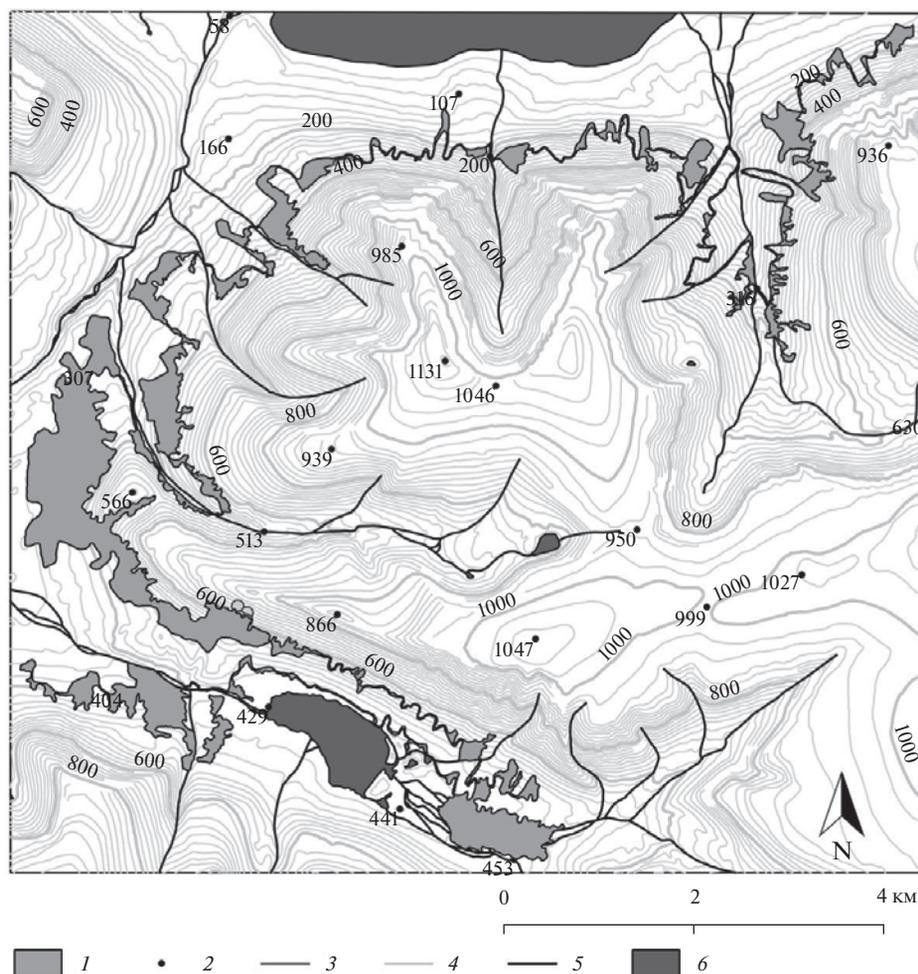
Рис. 1. Карта-схема района исследований: 1, 2 – места расположения высотных профилей.

оценки величины и скорости горизонтального сдвига от линии границы в начале исследуемого периода рассчитывали растр, ячейки которого содержали значения евклидова расстояния от нее. На данный растр накладывали растеризованную линию ВГЛ в конце исследуемого периода. Величина горизонтального сдвига была оценена с использованием статистик распределения его значений, а скорость — делением значений сдвига на величину временного интервала (см. табл. 1).

Летом 2017 г. на массиве Сухие горы в экотоне верхней границы древесной растительности (ЭВГДР) на склонах юго-западной экспозиции были заложены два высотных профиля: первый — в экотоне островного участка леса, в 2 км от оз. Лама ( $69^{\circ}39'$  с.ш.,  $90^{\circ}75'$  в.д.), второй — в экотоне лесного массива в 6 км от оз. Лама (в верховьях р. Юж. Нералах). Под ЭВГДР понимается переходный пояс в горах между верхней границей

сомкнутых лесов и нижней границей распространения отдельных деревьев в тундре [27].

На каждом профиле были выделены три высотных уровня: нижний — у верхней границы сомкнутых лесов, средний — у верхней границы редколесий и верхний — на границе групп деревьев в тундре. На каждом уровне было заложено по три пробные площади размером  $20 \times 20$  м, на которых определяли точное местоположение дерева, диаметр у основания и на высоте 1.3 м, диаметр кроны в двух взаимно перпендикулярных направлениях, возраст и жизненное состояние. Возраст определяли путем взятия образцов древесины (кернов) в основании дерева либо взятием поперечного спила (менее 3 см в диаметре). Каждый образец древесины был наклеен на деревянную основу, зачищен острым лезвием и для лучшей визуализации годичных колец пигментирован зубным порошком.



**Рис. 2.** Пространственно-временное изменение высотного положения верхней границы редколесий на массиве Сухие горы в западной части плато Путорана с 1956 по 2017 г.: 1 – область сдвига границы; 2 – отметки высот, м; 3 – изолинии высот, кратность 100 м; 4 – изолинии высот, 20 м; 5 – реки и ручьи; 6 – озера.

Подсчет годовых колец и датировку кернов проводили по общепринятой методике [28, 29] в лабораторных условиях. Все образцы древесины измерены на полуавтоматической установке Lintab 5. Для выявления ложных и выпадающих ко-

лец была построена обобщенная древесно-кольцевая хронология по кернам (40 шт.), специально взятым у старых деревьев в районе исследований. К подросту были отнесены деревья высотой не более 1.5 м и возрастом не старше 30 лет. В случае,

**Таблица 1.** Характеристики высотного положения, величины и скорости высотного и горизонтального сдвигов верхней границы редколесий сомкнутостью 35–40% на склонах массива Сухие горы (западная часть плато Путорана)

Статистики	Высотное положение границы, м		Высотный сдвиг		Горизонтальный сдвиг	
	1956 г.	2017 г.	величина, м	скорость, м/год	величина, м	скорость, м/год
Среднее значение	345.3	409.1	63.8	1.0	177	2.9
Стандартное отклонение	104.7	101.2	–	–	202	3.3
Ошибка среднего	1.2	1.0	–	–	2	–
минимум	98.2	125.9	27.7	0.5	0	0
медиана	338.2	424.4	86.2	1.4	99	1.6
максимум	583.7	662.1	78.4	1.3	1020	16.7

если взятые керны не достигали центра ствола, то для уточнения года формирования центрального кольца производили расчет недостающих колец при помощи прозрачной пленки с нанесенными линиями окружностей разного размера. Поскольку возраст подроста выше 0.2 см и диаметром <3–4 см был определен по спилам, взятым на уровне корневой шейки, то он был достоверным в наибольшей степени. Используя возраст таких деревьев и высоту их стволиков, было рассчитано уравнение регрессии зависимости между этими показателями, с помощью которого вычисляли поправки для определения более точного возраста каждого изученного нами дерева диаметром >3–4 см. Следует отметить, что древесная растительность, произрастающая на обоих высотных профилях, за последние 400 лет не подвергалась воздействию лесных пожаров и других неблагоприятных факторов, так как на поперечных дисках и радиальных кернах нами не обнаружены следы пожаров (подсушин), также при закладке пробных площадей мы не наблюдали значительного количества усохших деревьев. В целом на общей площади 0.72 га были определены морфометрические параметры 495 деревьев и 91 единицы подроста и для каждого установлен возраст.

При изучении микроклиматических условий на профиле № 1 на каждой пробной площади были размещены 6 автономных термодатчиков (DS1921 ThermoChroniButton™) для измерения температуры воздуха и почвы. В апреле 2018 г. (во время максимального снегонакопления) на пробных площадях и прилегающих участках измеряли высоту снежного покрова путем покраски деревьев на уровне снежного покрова с последующим измерением высоты до окрашенного места на стволе дерева в летнее время года.

Материал для изучения структуры и запасов фитомассы собран в 2017 г. на южном склоне массива Сухие горы рядом с пробными площадями обследованных профилей согласно методике, разработанной в рамках международного проекта INTAS № 01-0052 [30]. В полевых условиях были получены первичные данные по фитомассе 40 модельных деревьев лиственницы Гмелина с подразделением на следующие фракции: фитомасса ствола, ветвей, хвои, корней и генеративных органов. Для определения сухого вещества во всех фракциях было взято 858 спилов и навесок, на основании которых произведены расчеты фитомассы деревьев в абсолютно сухом состоянии и разработаны уравнения связи массы различных фракций с единым морфометрическим показателем — диаметром у основания ствола. Полученные связи между диаметром и сухой массой различных фракций характеризуются как чрезвычайно высокие ( $R^2 = 0.92–0.99$ ). Используя фактические измерения морфометрических показателей деревьев, а также измерения буровых образцов древеси-

ны, взятых на пробных площадях профилей I и II, с помощью метода древесно-кольцевого анализа были реконструированы диаметры всех деревьев, произрастающих на пробных площадях по состоянию на 1800, 1850, 1900, 1950, 2000 и 2017 гг. Полученные зависимости и реконструированные данные диаметров стволов позволили вычислить запасы надземной фитомассы на единицу площади и оценить скорость ее накопления за последние 200 лет.

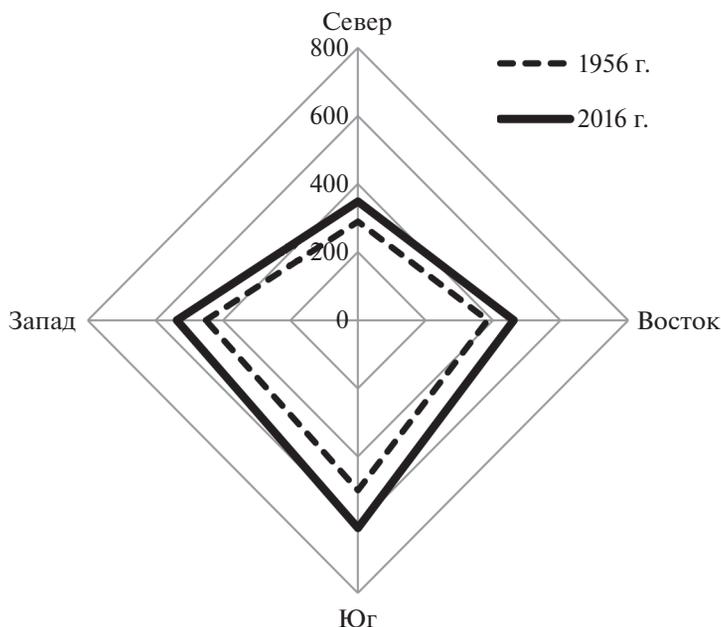
## РЕЗУЛЬТАТЫ

### *Высотная позиция верхней границы леса и количественная оценка ее смещения в последние 60 лет*

Сравнение с помощью описанных выше методов современной высотной позиции ВГЛ со смкнутостью 35–40%, отмеченной на топографических картах 1956 г. создания, показало, что за последние 60 лет произошло ее существенное продвижение выше в горы: в среднем на всех участках на 64 м по вертикали и 177 м по горизонтали (см. табл. 1, рис. 2). Анализ современной высотной позиции ВГЛ на выборочных участках склонов, где минимизировано отрицательное влияние факторов неклиматической природы (повышенная каменистость, крутизна склона и увлажнение), выявил для этого района плато Пурторана последовательное увеличение ее средних величин, начиная с северных ( $348 \pm 65$  м над ур. м.) к восточным ( $461 \pm 45$  м над ур. м.), западным ( $537 \pm 92$  м над ур. м.) и южным ( $610 \pm 60$  м над ур. м.) склонам (рис. 3). При этом наиболее значительные высотные сдвиги границ за последние 60 лет были выявлены для подобных участков для склонов южной ( $111 \pm 74$  м) и западной ( $86 \pm 62$  м) экспозиций, средние — для восточных ( $78 \pm 50$  м) и минимальные — для северных ( $59 \pm 56$  м). Как видно, при исключении из анализа динамики ВГР участков, где заметно выражено влияние факторов неклиматической природы, средняя скорость поднятия верхнего предела лесов увеличивается с 1.0 до 1.4 м/год, что указывает на значительный отрицательный эффект этих факторов.

### *Состав, структура и реконструкция формирования древостоев верхней границы леса*

Результаты расчетов показали, что по мере продвижения в гору (по мере ухудшений условий для роста) на обоих исследованных профилях закономерно изменяются (уменьшаются) средние и максимальные морфометрические показатели древостоев (табл. 2). Так, средний диаметр стволов у основания уменьшается в 2–4 раза, диаметр на высоте 1.3 м — в 2.5–5 раз, высота — в 3–3.5 раза, диаметр кроны — в 2–2.5 раза. Особого внимания заслуживает закономерное уменьшение



**Рис. 3.** Средняя высота (м над ур. м.) расположения верхней границы редколесий сомкнутостью 35–40% на различных по экспозиции участках склонов массива Сухие горы в западной части плато Путорана в 1956 и 2017 гг.

среднего возраста по мере продвижения от нижней к верхней части профиля: на профиле I – с 89 до 43 лет и на профиле II – со 177 до 49 лет. Максимальные значения морфометрических показателей в 2–4 раза меньше в верхней части ЭВГДР по сравнению с нижней. В целом наиболее значительные изменения морфометрических параметров древостоев наблюдаются при переходе от средней к верхней части экотона – они в 1.5–2 раза выше на нижнем и среднем уровнях профиля II (по сравнению с профилем I), что объясняется особенностями выборки исследуемых древостоев (как отмечалось ранее, профиль II заложен в неперывном лесном массиве).

Площадь проективного покрытия крон древостоев также закономерно уменьшается по мере продвижения в гору, причем наиболее заметны ее различия при переходе от средней части экотона к верхней. Наибольшая густота характерна для древостоев в средней части ЭВГДР обоих высотных профилей.

В наших исследованиях значительный интерес представляет реконструкция заселения склонов доминирующей здесь лиственницей на основе анализа ее возрастной структуры (рис. 4а, 4б). Установлено, что на нижнем уровне профиля I (см. рис. 4а) единичные деревья стали заселяться с середины XVII в. до конца XVIII в. За 150-летний период появилось всего около 3% из ныне растущих деревьев (на рисунке представлены данные только с 1800 г.). Периоды массового появления деревьев на данном уровне приходятся на 1870–1910 гг. и 1950–2000 гг. (30 и 45% деревьев

соответственно). Заселение среднего уровня началось только во второй половине XIX в., а массовое возобновление здесь лиственницы – в 1920-х гг. XX в. и активно продолжается по настоящее время (с 1920 по 2010 г. здесь появилось 93% из ныне растущих деревьев). На верхнем высотном уровне единичные деревья появлялись в конце XIX в., массовое заселение началось только в 1950-х гг. XX в.

На профиле II процессы формирования древостоев происходили по иному сценарию. На нижнем высотном уровне первые деревья датируются началом XVII в.; на всем исследуемом временном интервале (400 лет) деревья заселялись равномерно без явно выраженных пиков возобновления, лишь с небольшим возрастанием появления новых деревьев к концу XX в. (с 1600 по 1700 г. появилось 17% из ныне растущих деревьев, с 1700 по 1800 г. – 22%, с 1800 по 1900 г. – 24% и с 1900 по 2000 г. – 37%). На среднем высотном уровне первые деревья отмечены только во второй половине XVIII в., массово лиственница здесь стала заселяться только после 1950-х гг. XX в. (74% деревьев, произрастающих в настоящее время). На верхнем высотном уровне данного профиля первые деревья начали заселяться в 1830-х гг. и единично по 1950-е гг. (всего 16% деревьев). Наиболее активное возобновление лиственницы здесь началось в 1960-х гг. и продолжается по настоящее время (84% деревьев).

**Таблица 2.** Основные морфометрические показатели лиственных древостоев на различных высотных уровнях исследуемых профилей на склонах массива Сухие горы (западная часть плато Путорана)

Морфометрические показатели древостоев	Высотный профиль I			Высотный профиль II		
	Нижняя	Средняя	Верхняя	Нижняя	Средняя	Верхняя
Часть ЭВГДР						
Высота, м над ур. м.	570	590	610	640	670	700
Средний диаметр основания, см	13.8 ± 1.0	8.2 ± 0.4	5.9 ± 0.5	25.5 ± 2.2	14.2 ± 1.6	6.5 ± 0.5
Максимальный диаметр основания, см	50.0	25.5	12.7	58.0	47.0	24.0
Средний диаметр на высоте 1.3 м, м	9.8 ± 0.9	5.6 ± 0.3	3.5 ± 0.4	22.8 ± 1.5	10.9 ± 1.2	4.6 ± 3.8
Максимальный диаметр на высоте 1.3 м, м	28.0	19.0	7.0	40.0	33.0	17.0
Средняя высота, м	5.6 ± 0.4	3.9 ± 0.2	2.0 ± 0.2	10.6 ± 0.8	5.7 ± 0.6	2.9 ± 0.2
Максимальная высота, м	12.5	10.0	3.8	19.0	15.0	8.1
Средний диаметр кроны, м	2.7 ± 0.2	2.1 ± 0.1	1.5 ± 0.1	3.2 ± 0.3	2.8 ± 0.3	1.4 ± 0.1
Максимальный диаметр кроны, м	8.0	5.1	2.9	7.0	7.5	3.5
Средний возраст, лет	89 ± 4	52 ± 2	43 ± 3	177 ± 14	73 ± 5	49 ± 3
Максимальный возраст, лет	211	139	119	405	242	180
Густота древостоев, шт/га	967	1200	275	383	400	533
Площадь проективного покрытия крон древостоев, м <sup>2</sup> /га	6008	3560	527	5100	4408	1532
Густота подроста, шт/га	67	75	167	100	133	217

**Таблица 3.** Скорость изменения запасов фитомассы в различные временные периоды на различных высотных уровнях исследуемых профилей на склонах массива Сухие горы (западная часть плато Путорана), т/га в год

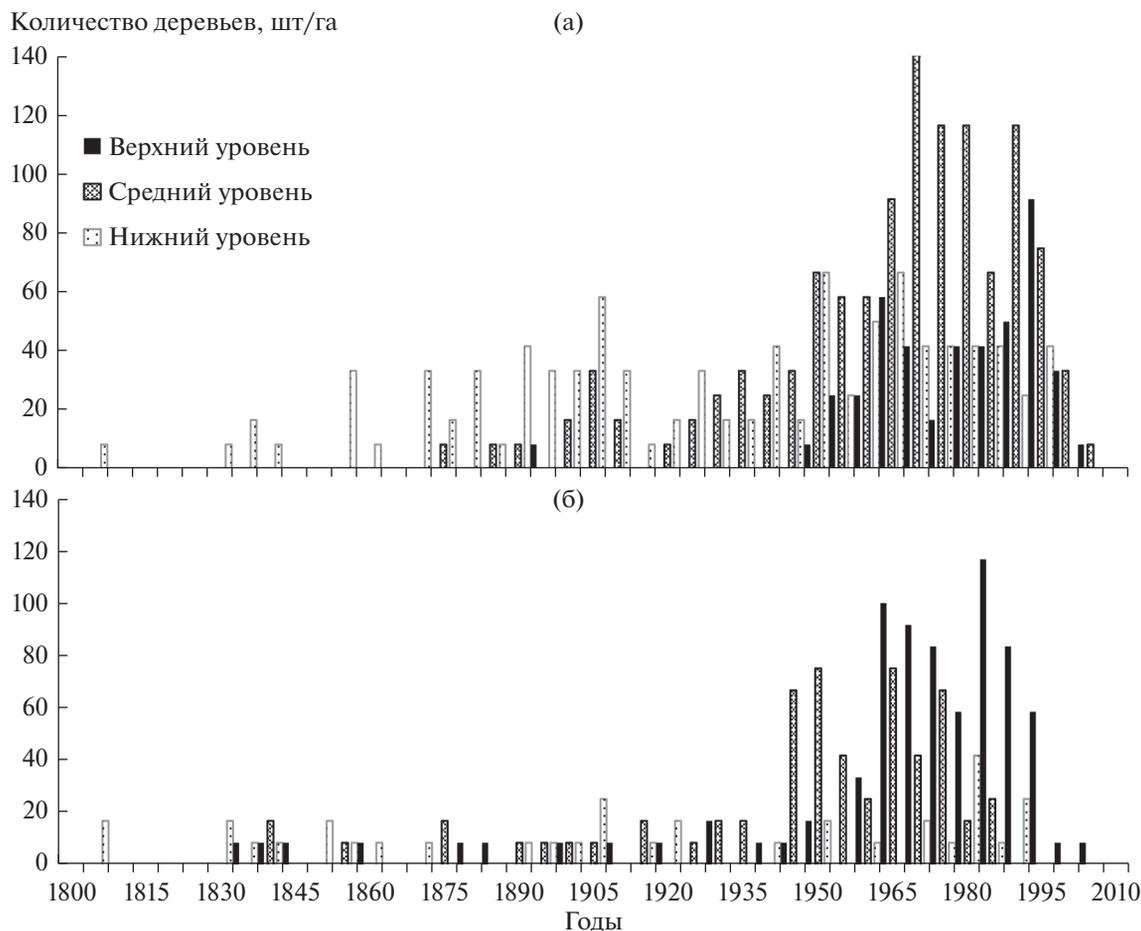
Часть высотного профиля	Высотный профиль I			Высотный профиль II		
	1900–1950 гг.	1950–2000 гг.	2000–2017 гг.	1900–1950 гг.	1950–2000 гг.	2000–2017 гг.
Нижняя	0.094	0.416	0.726	0.538	0.577	0.850
Средняя	0.007	0.061	0.342	0.029	0.232	0.648
Верхняя	0.001	0.002	0.032	0.004	0.020	0.157

#### *Динамика накопления фитомассы древостоев верхней границы леса*

Анализ возрастной структуры древостоев, запасов и динамики накопления фитомассы показал, что на профиле I на верхней границе сомкнутых лесов наиболее резкое увеличение запасов фитомассы древостоев произошло в период с 1900 по 1950 г. (рис. 5, табл. 3). Запасы фитомассы в данный период выросли в 7 раз, годовая продукция – в 4 раза. В последующий период скорость накопления увеличилась еще в 1.7 раза. Текущие запасы надземной фитомассы в сомкнутом лесу составляют 34–42 т/га. В редколесье до 1950 г. средняя скорость накопления фитомассы была 0.007 т/га в год, во второй половине XX в. в связи с массовым появлением деревьев этот показатель увеличился в 8.7 раза. Текущие запасы надземной фитомассы в редколесье составляют 4.8–12.0 т/га и продолжают повышаться со средней скоростью 0.34 т/га в год. Массовое формирование древостоев в верхней части современного экотона на-

чалось лишь во второй половине XX в. До этого периода запас надземной фитомассы на данном высотном уровне был практически нулевой. Средняя скорость накопления фитомассы в период с 1800 по 1950 г. была очень низкая и составляла 0.0003 т/га в год. В последующий период скорость накопления увеличилась в 32 раза. Текущие значения запасов фитомассы в тундре с группами деревьев составляют 0.4–0.9 т/га.

На профиле II, где возрастная и морфологическая структура древостоев значительно различается, текущие запасы фитомассы превосходят значения профиля I в 2.6–5.5 раза, хотя периоды резкого увеличения темпов накопления фитомассы на обоих профилях совпадают (см. табл. 3). Следует отметить, что наиболее высокая текущая скорость увеличения запасов фитомассы древостоев (в 8–16 раз с 2000 г.) наблюдается на обоих высотных профилях в верхней части современного экотона. Возрастание темпов годичной продукции происходит по причине нахождения данных древостоев на стадии формирования, кото-



**Рис. 4.** Распределение количества деревьев по периодам их появления на заложённых высотных профилях на южных склонах массива Сухие горы в западной части плато Путорана: а – I высотный профиль, б – II высотный профиль.

рая пришлось на период, благоприятный для выживания и роста вновь появляющегося поколения деревьев.

#### *Локальные условия мест произрастаний*

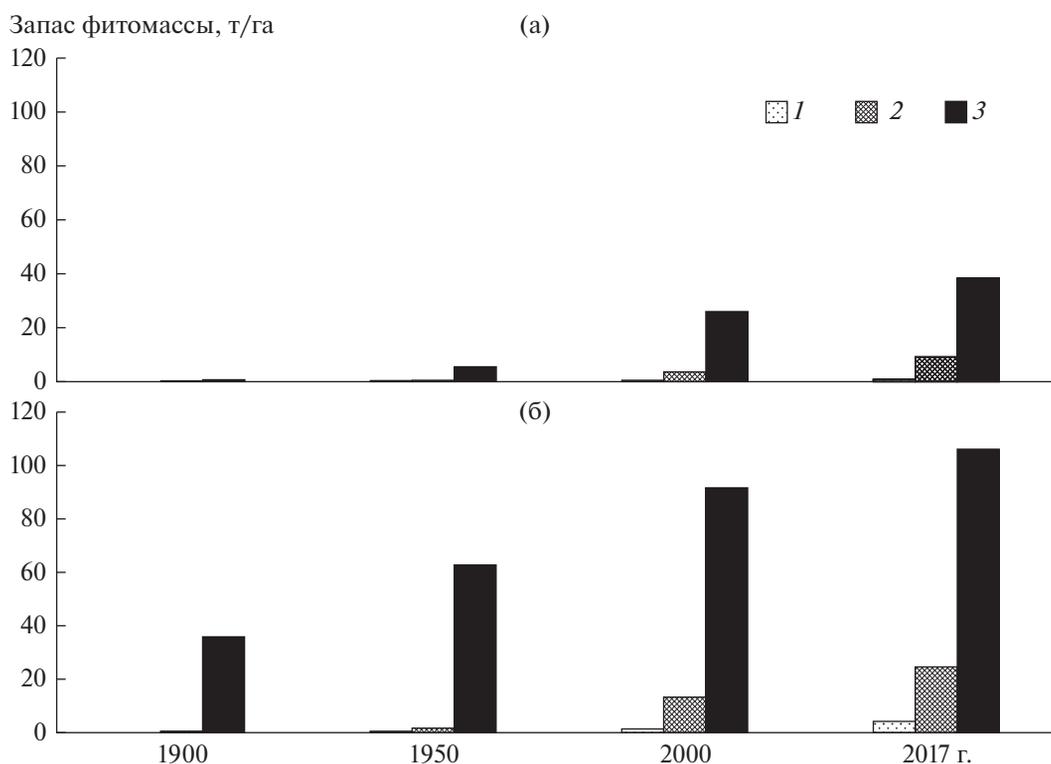
Анализ данных термодатчиков показал, что средние месячные температуры воздуха в кронах лиственниц на высоте 2 м в летние месяцы с повышением высоты имеют тенденцию к увеличению (на 0.1–0.4°C) с нижней к средней части ЭВГДР в связи с большей разреженностью крон и прогревом воздуха и частей растений солнцем, однако остаются близкими или снижаются на 0.1–0.6°C при переходе от средней к верхней части ЭВГДР (табл. 4), а в октябре–апреле достоверно не различаются.

В результате сравнения данных термодатчиков, размещённых на глубине 10 см в почве, установлено, что средние месячные температуры в июне–июле на 2.4–6.3°C ниже в нижней части ЭВГДР по сравнению с верхней, а в октябре–апреле, наоборот, на 2.9–13.7°C выше (см. табл. 4). Существенные различия средних значений тем-

ператур в летние месяцы связаны со значительным затенением почвы кронами лиственниц (50–60%) и ольховника в нижней части ЭВГДР, а в зимние месяцы – в связи с более эффективной защитой от проникновения холода мощным слоем снега в нижней части (91 см) против 54 см (на ветробойных участках до 39 см) в верхней части ЭВГДР.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты наших исследований свидетельствуют о том, что в западной части плато Путорана в течение XX в. произошли существенное продвижение лесов выше в горы и увеличение их продуктивности. В зависимости от типа лесного массива данный процесс имел свои отличительные особенности. Заселение более высоких гипсометрических уровней началось во второй половине XX в. и продолжается в настоящее время (см. рис. 4), доказательством чего служит закономерное уменьшение среднего возраста ныне растущих древостоев лиственницы (см. табл. 2), а также различия в степени покрытия исследуемой



**Рис. 5.** Динамика запасов фитомассы древостоев на различных высотных уровнях обследованных профилей на южных склонах массива Сухие горы в западной части плато Путорана: а – I высотный профиль, б – II высотный профиль; 1–3 – высотные уровни: 1 – верхний, 2 – средний, 3 – нижний.

территории сомкнутыми лесами на исторических топографических картах и современных спутниковых снимках (см. рис. 2).

Установлено, что на массиве Сухие горы наибольшей высоты верхняя граница лесов достигает на склонах южной экспозиции ( $610 \pm 60$  м над ур. м.), а

**Таблица 4.** Средняя температура воздуха и почвы в нижней части тундрового пояса и на верхних границах древостоев различной сомкнутости на южном склоне р. Южный Неролах (массив Сухие горы, плато Путорана) с 1 августа 2017 г. по 1 августа 2018 г.

Год	Месяц	Температура воздуха, °С			Температура почвы, °С			
		Верхняя граница			Горная тундра	Верхняя граница		
		редины	редколесье	сомкнутый лес		редины	редколесье	сомкнутый лес
2017	Август	8.7	8.9	8.8	9.2	9.0	9.6	9.2
2017	Сентябрь	1.5	1.8	1.8	2.1	2.1	3.3	2.9
2017	Октябрь	-6.6	-6.6	-6.7	-4.0	-2.8	0.2	0.1
2017	Ноябрь	-16.9	-16.9	-17.1	-14.7	-7.5	-1.7	-1.1
2017	Декабрь	-16.9	-16.8	-16.9	-14.9	-8.6	-2.9	-2.3
2018	Январь	-21.0	-21.4	-21.4	-21.5	-18.2	-5.5	-4.5
2018	Февраль	-20.0	-20.3	-20.3	-19.8	-16.7	-6.2	-5.3
2018	Март	-19.6	-19.3	-19.6	-20.3	-19.1	-7.9	-7.1
2018	Апрель	-10.2	-9.5	-9.8	-12.2	-13.2	-6.9	-6.0
2018	Май	-2.6	-2.0	-2.4	-0.9	-5.2	-2.6	-1.9
2018	Июнь	15.9	16.0	15.4	14.2	13.2	9.5	6.9
2018	Июль	9.6	10.2	9.8	11.5	10.8	10.4	8.6

наименьшей – на северной ( $348 \pm 65$  м над ур. м.). На наш взгляд, такие существенные различия обусловлены большим прогреванием южных склонов, что определяет более раннее стаивание снега и увеличение вегетационного сезона по сравнению с северными, а также более высокую теплообеспеченность в летнее время года подобных мест произрастаний. Это способствует лучшей приживаемости проростков и всходов деревьев и развитие древостоев в целом.

Различия в средней высотной позиции верхней границы леса на восточных и западных склонах (461 против 537 м над ур. м.), которые освещаются солнцем в летние месяцы и прогреваются относительно одинаково, могут быть обусловлены тем, что на восточных склонах из-за преобладания юго-западных и западных ветров в течение зимы накапливается большее количество снежных масс. Это приводит к более позднему их стаиванию и тем самым сокращению вегетационного периода по сравнению с западными склонами, что подтверждают и данные о высотных сдвигах ВГЛ на склонах различных экспозиций: так же, как и высотная позиция ВГЛ, их средние величины последовательно уменьшаются от южных ( $111 \pm 74$  м) к западным ( $86 \pm 62$  м), восточным ( $78 \pm 50$  м) и северным ( $59 \pm 56$  м) склонам.

Наблюдаемая в течение последних столетий экспансия древесной растительности в западной части плато Путорана на склонах различной экспозиции, крутизны, каменистости, увлажнения и снежности свидетельствует о влиянии на эти процессы общих для всей территории факторов, которыми, по нашему мнению, могут быть только климатические. Анализ данных гидрометеостанции Дудинка, расположенной в 180 км западнее района исследований и имеющей наиболее длинный ряд наблюдений (с 1906 г.) в этом районе Субарктики, показал, что в период с начала XX в. по начало XXI в. средние температуры воздуха в начале лета (июнь–июль) увеличились на  $1.5\text{--}2.5^\circ\text{C}$ , в августе–сентябре – всего на  $0.2\text{--}0.4^\circ\text{C}$ . В результате в теплый период года (июнь–сентябрь) рост в среднем составил всего  $1.1^\circ\text{C}$ . В октябре–мае температуры воздуха отдельных месяцев (ноябрь и февраль) снизились на  $0.5\text{--}1.3^\circ\text{C}$ , а в остальные месяцы они увеличились на  $0.6\text{--}2.4^\circ\text{C}$ , что привело в целом к повышению средней температуры в холодный период года на  $0.9^\circ\text{C}$ . Количество осадков в летние месяцы, хотя и колебалось в течение XX в., но в целом проявляло небольшую тенденцию на снижение (5%). В зимние месяцы, напротив, наблюдается явный тренд на увеличение количества твердых осадков (на 30% с 1936 г.), что отразилось на значительном повышении максимальной высоты снежного покрова на 34 см (с 40 до 75 см). Анализ метеоданных свидетельствует о том, что в течение последних 110 лет наблюдалось общее увеличение температуры воздуха, особенно

в начале вегетационного периода (июнь–июль). В целом изменения климата привели к заметному росту продолжительности вегетационного периода (на 4–7 дней) в связи с его более ранним началом и теплообеспеченности, что крайне важно для роста и развития древесных растений, особенно в период их интенсивного роста, а также к смягчению условий выживания в холодный период года (повышению температур воздуха и почвы).

В верхней части ЭВГДР в летние и зимние месяцы температура почвы была ниже температуры воздуха всего на несколько градусов и близка по своим показателям с ходом суточных температур. В связи с этим почвы здесь сильно прогреваются летом или охлаждаются зимой, что крайне неблагоприятно для выживания проростков и всходов древесных растений. В нижней части ЭВГДР, наоборот, суточные изменения температур воздуха сильно сглаживаются, что приводит к снижению температур почвы летом из-за отрицательного влияния затенения кронами или существенному их увеличению в зимнее время года благодаря защитному влиянию снежного покрова. Наиболее оптимальные условия для развития подроста и всходов складываются на данное время в средней части ЭВГДР, где почвы лучше прогреваются по сравнению с нижней частью и не пересыхают в летнее время года, а также меньше охлаждаются в зимнее в отличие от верхней части экотона.

Значительную роль теплообеспеченности летних месяцев в динамике древостоев на верхнем пределе их произрастания в западной части Путоранских гор подтверждают выявленные нами высокие корреляционные связи между количеством лиственниц, появившихся в верхней и нижней частях ЭВГДР по пятилетиям между 1915 и 2005 гг., и средними месячными температурами самого теплого месяца года – июля. При этом следует особо отметить, что в верхней части ЭВГДР количество лиственниц, появившихся в отдельные пятилетия на всем исследуемом отрезке – от 1915 г. до 2005 г., зависело в большей степени от температур 5-летнего периода, предшествующего их появлению ( $R^2 = 0.53$ ), чем температур текущего периода появления ( $R^2 = 0.27$ ). В средней части ЭВГДР на временном отрезке от 1915 г. до 1975 г., когда наблюдался явно выраженный тренд на увеличение количества лиственниц (см. рис. 4), возобновление древостоев, как и в верхней части, в большей степени зависело от температур 5-летнего периода, предшествующего появлению деревьев ( $R^2 = 0.63$ ), чем температур текущего периода появления ( $R^2 = 0.16$ ). На временном отрезке от 1980 г. до 2005 г. количество появившихся лиственниц, наоборот, в большей степени стало зависеть от температур текущего периода появления ( $R^2 = 0.62$ ), чем температур периода, предшествующего появлению ( $R^2 = 0.16$ ).

Хорошо известно, что благоприятность или неблагоприятность условий в период, предшествующий появлению деревьев, определяют количество жизнеспособных семян, а условия в период их появления и первые годы жизни влияют на количество проростков и выживаемость всходов. Существенные различия по временным периодам в средней части ЭВГДР указывают на то, что к 1975 г. число активно семеносящих деревьев на единицу площади достигает здесь такого уровня, когда количество продуцируемых ими жизнеспособных семян не лимитирует интенсивность процессов лесовозобновления, а на первый план выходят факторы, определяющие успешность прорастания и выживания всходов. Для нижней части ЭВГДР связи с температурами предшествующего и текущего периодов появления оказались меньше или вообще отсутствовали как до, так и после 1975 г. (наибольшие связи выявлены с температурами предшествующего периода до 1975 г.,  $R^2 = 0.19$ ). На наш взгляд, это обусловлено снижением здесь уровня лесовозобновления во второй половине XX в. из-за существенного возрастания внутривидовой конкуренции за ресурсы и снижения температур почвы по мере увеличения сомкнутости древостоев в этой части лесотундрового экотона.

Ранее С.Т. Им и В.И. Харук [21] на основе сравнения космических снимков центральной части плато Путорана ( $68^{\circ}19'$  с.ш.,  $94^{\circ}33'$  в.д.) установили, что за последние 36 лет рост среднегодовой температуры в течение трех декад конца XX в. способствовал продвижению древесной растительности по высоте не более чем на 15 м над ур. м. На основе сравнительного анализа космических снимков Quickbird и Hexagon ими была проведена оценка появления новых деревьев с 1976 г. по 2005 г. в центральной части плато Путорана на склоне юго-западной экспозиции на высоте  $670 \pm 40$  м над ур. м. Под деревом авторы принимали древесное растение высотой  $>2.5$  м, с шириной кроны  $>1$  м. Установлено, что за 30-летний период появилось примерно три новых дерева на 1 га. Результаты наших исследований показывают, что за этот же временной интервал и с такими же морфометрическими параметрами на профиле I появилось не менее 40 деревьев на 1 га, а на профиле II — 90 деревьев, причем скорость смещения верхней границы леса заметно выше (1.0 против 0.3 м/год). Также С.Т. Им и В.И. Харук установили, что наибольшая высота расположения границы леса соответствует отметке 930 м над ур. м., при этом минимальный размер детектируемой кроны дерева составляет 1 м. В исследуемом нами районе наибольшая высота расположения границы леса заметно ниже — 700 м над ур. м., в северо-западной части плато Путорана (долина р. Авам) она располагается до 390 м над ур. м. [22]. Различия в высотном положении верхней границы леса между западной и центральной частями

(на 230 м высоты), на наш взгляд, обусловлены большим влиянием в западной части плато Путорана атлантических воздушных масс и соответственно большим количеством выпадающих здесь осадков, что также характерно для других территорий с различным увлажнением склонов, например Уральских гор [31]. На северном макросклоне Путоранских гор климат определяется значительным влиянием холодных арктических воздушных масс, поэтому ВГЛ в более южных районах этого горного региона располагаются на более высоких позициях.

А.В. Кирдянов с соавт. [22] установили, что именно продолжающиеся климатические изменения приводят к расширению и продвижению лесов вверх по склонам. По их данным, наиболее массовое возобновление лиственницы в средней и верхней частях ЭВГДР происходило, как и на заложённых нами высотных профилях, во второй половине XX в. В целом указанные выше исследователи связывают выявленную динамику и увеличение продуктивности древостоев верхней границы леса с общим потеплением климата в Субарктике.

В работах, выполненных группами исследователей в других субарктических регионах, показано климатогенное увеличение продуктивности древостоев во второй половине XX в., однако в них говорится о спаде темпов накопления фитомассы в начале XXI в. [32–34]. Результаты наших исследований свидетельствуют о сохранении устойчивого роста темпов накопления фитомассы (см. табл. 3 и рис. 5), особенно выраженного в верхней части современного экотона.

Таким образом, в последние столетия в западной части плато Путорана на фоне повышения ранних летних температур (на  $1.5$ – $2.5^{\circ}\text{C}$ ) и увеличения продолжительности вегетационного сезона (на 4–7 дней), а также повышения зимних температур и количества твердых осадков изменилось высотное положение (на 64 м высоты) и продуктивность древостоев верхней границы леса. Наиболее значительные продвижения лесов выше в горы произошли на склонах южной и юго-западной экспозиции во второй половине XX в.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда (проект № 17-14-01112).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Изменение климата, 2013 г. Физическая научная основа: вклад Рабочей группы I в Пятый доклад об оценке Межправительственной группы экспертов по изменению климата: Резюме для политиков. Под ред. Стокера Т.Ф. и др. Швейцария: МГЭИК, 2013. 34 с. URL: [http://climate2013.org/images/report/WG1AR5\\_SPM\\_brochure\\_ru.pdf](http://climate2013.org/images/report/WG1AR5_SPM_brochure_ru.pdf).
2. Ваганов Е.А., Круглов В.Б., Васильев В.Г. Дендрохронология: Учеб. пос. Красноярск: СФУ, 2008. 120 с.

3. *Harsch M.A., Hulme P.E., McGlone M.S., Dunca R.P.* Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming // *Ecology Letters*. 2009. V. 12. P. 1040–1049.
4. *Vale T.R.* Tree invasion of montane meadows in Oregon // *Amer. Midland Naturalist*. 1981. № 105. P. 61–69.
5. *Agee J.K., Smith L.* Subalpine tree reestablishment after fire in the Olympic Mountains, Washington // *Ecology*. 1984. № 65. P. 810–819.
6. *Jakubos B., Romme W.H.* Invasion of subalpine meadows by lodgepole pine in Yellowstone National Park, Wyoming, U.S.A. // *Arctic, Antarctic, and Alpine Res.* 1993. № 25. P. 382–390.
7. *Hessl A.E., Baker W.L.* Spruce and fir regeneration and climate in the forest-tundra ecotone of Rocky Mountain National Park, Colorado, U.S.A. // *Arctic, Antarctic, and Alpine Res.* 1997. № 29. P. 173–183.
8. *Ågren J., Isaksson L., Zackrisson O.* Natural age and size structure of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* on a mire in the inland part of northern Sweden // *Holarctic Ecol.* 1983. № 6. P. 228–237.
9. *Taylor A.H.* Forest expansion and climate change in the mountain hemlock (*Tsuga mertensiana*) zone, Lassen Volcanic National Park, California, U.S.A. // *Arctic, Antarctic, and Alpine Res.* 1995. № 27. P. 207–216.
10. *Rochefort R.M., Peterson D.L.* Temporal and spatial distribution of trees in subalpine meadows of Mount Rainier National park, Washington, U.S.A. // *Arctic, Antarctic, and Alpine Res.* 1996. V. 28. № 1. P. 52–59.
11. *Woodward A., Schreiner E.G., Silsbee D.G.* Climate, geography, and tree establishment in subalpine meadows of the Olympic Mountains, Washington, U.S.A. // *Arctic, Antarctic, and Alpine Res.* 1995. V. 27. P. 217–225.
12. *Payette S., Fillion L.* White spruce expansion at the tree line and recent climatic change // *Can. J. Forest Res.* 1985. № 15. P. 241–251.
13. *Scott P.A., Hansell R.I.C., Fayle D.C.E.* Establishment of white spruce populations and responses to climatic change at the treeline, Churchill, Manitoba, Canada // *Arctic, Antarctic, and Alpine Res.* 1987. V. 19. № 1. P. 45–51.
14. *Kullman L., Engelmark O.* Neoglacial climate control of subarctic *Picea abies* stand dynamics and range limit in Northern Sweden // *Arctic, Antarctic, and Alpine Res.* 1997. V. 29. № 3. P. 315–326.
15. *Шиятов С.Г., Терентьев М.М., Фомин В.В., Циммерманн Н.Е.* Вертикальный и горизонтальный сдвиги верхней границы редколесий и сомкнутых лесов в XX столетии на Полярном Урале // *Экология*. 2007. № 4. С. 243–248. [*Shiyatov S.G., Terent'ev M.M., Fomin V.V., Zimmermann N.E.* Altitudinal and horizontal shifts of the upper boundaries of open and closed forests in the Polar Urals in the 20th century // *Rus. J. of Ecology*. 2007. V. 38. № 4. P. 223–227.]
16. *Шиятов С.Г.* Динамика древесной и кустарниковой растительности в горах Полярного Урала под влиянием современных изменений климата. Екатеринбург: УрО РАН, 2009. 219 с.
17. *Шиятов С.Г., Мазена В.С.* Современная экспансия лиственницы сибирской в горную тундру Полярного Урала // *Экология*. 2015. № 6. С. 403–410. [*Shiyatov S.G., Mazepa V.S.* Contemporary expansion of Siberian larch into the mountain tundra of the Polar Urals // *Rus. J. of Ecology*. 2015. V. 46. № 6. P. 495–502.]
18. *Devi N., Hagedorn F., Moiseev P.A.* et al. Expanding forests and changing growth forms of Siberian larch at the Polar Urals treeline during the 20th century // *Global Change Biology*. 2008. № 14. P. 1581–1591.
19. *Харук В.И., Шиятов С.Г., Касишке Е.* и др. Реакция экотона “лес–тундра” на изменение климата // *Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем*. М.: Гидрометеоздат, 2002. Т. 18. С. 234–260.
20. *Kharuk V.I., Ranson K.J., Im S.I.* et al. Tree-line structure and dynamics at the northern limit of the larch forest: Anabar Plateau, Siberia, Russia // *Arctic, Antarctic, and Alpine Res.* 2013. V. 4. P. 526–537.
21. *Им С.Т., Харук В.И.* Климатически индуцированные изменения в экотоне альпийской лесотундры плато Путорана // *Исследования Земли из космоса*. 2013. № 5. С. 32–44.
22. *Kirdyanov A.V., Hagedorn F., Knorre A.A.* et al. 20th century tree-line advance and vegetation changes along an altitudinal transect in the Putorana Mountains, northern Siberia // *Boreas*. 2012. V. 41. № 1. P. 56–67.
23. *Пармузин Ю.П.* Современные рельефообразующие процессы и генезис озерных котловин // *Путоранская озерная провинция*. Новосибирск: Наука, 1975. С. 64–97.
24. Атлас СССР. Под ред. Точенова В.В. и др. М.: ГУГК, 1983. 260 с.
25. *Фомин В.В., Капралов Д.С., Терентьев М.М.* и др. Пространственно-временная динамика верхней границы леса на Южном Урале во второй половине XX века // *Геоинформатика*. 2007. № 1. С. 56–61.
26. *Фомин В.В.* Климатогенная и антропогенная пространственно-временная динамика древесной растительности во второй половине XX века. Екатеринбург. ИЭРЖ УрО РАН, 2009. 150 с.
27. *Горчаковский П.Л., Шиятов С.Г.* Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. М.: Наука, 1985. 208 с.
28. *Шиятов С.Г., Ваганов Е.А., Курдянов А.В.* и др. Методы дендрохронологии. Красноярск: КрасГУ, 2000. Ч. I. 80 с.
29. *Матвеев С.М., Румянцев Д.Е.* Дендрохронология: Учеб. пос. Воронеж: Воронеж. гос. лесотехн. акад., 2013. 139 с.
30. *Моисеев П.А., Бубнов М.О., Дэви Н.М., Нагимов З.Я.* Изменение структуры и фитомассы древостоев на верхнем пределе их произрастания на Южном Урале / *Экология*. 2016. № 3. С. 163–172. [*Moiseev P.A., Bubnov M.O., Devi N.M., Nagimov Z.Ya.* Changes in the structure and phytomass of tree stands at the upper limit of their growth in the Southern Urals // *Rus. J. of Ecology*. 2016. V. 47. № 3. P. 219–227.]
31. *Моисеев П.А.* Структура и динамика древесной растительности на верхнем пределе ее произрастания на Урале: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург: Ин-т экологии растений и животных УрО РАН, 2011. 42 с.
32. *Muneni R.B., Keeling C.D., Tucker C.J.* et al. Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991 // *Nature*. 1997. V. 386. P. 698–702.
33. *Houghton R.A.* Above-ground forest biomass and global carbon balance // *Global Change Biology*. 2005. V. 11. P. 945–958.
34. *Bunn A.G., Goetz S.J., Kimball J.S., Zhang K.* Northern high-latitude ecosystems respond to climate change // *EOS Transactions of American Geophysical Union*. 2007. V. 8. P. 333–335.