Федеральное агентство научных организаций Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт леса им. В.Н. Сукачева

Сибирского отделения Российской академии наук

На правах рукописи

ПЕТРОВ Илья Андреевич

ОЦЕНКА ВОЗДЕЙСТВИЯ КЛИМАТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ НА ДРЕВЕСНЫЕ РАСТЕНИЯ В ГОРАХ АЛТАЕ-САЯНСКОГО РЕГИОНА

03.02.08 - Экология (биологические науки)

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор В.И.Харук

Оглавление

ВВЕДЕНИЕ	5
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ ПО ТЕМЕ ИССЛЕДОВАНИЯ	. 10
1.1 Влияние климатических изменений на распространение, структуру и	
динамику лесной растительности	. 10
1.1.1 Климатические изменения последнего столетия	. 10
1.1.2 Воздействие климатических изменений на структуру и динамику лесн	ной
растительности	. 12
1.2 Воздействие климатических изменений на жизненное состояние	
древостоев	. 18
1.2.1 Масштабы повреждения лесов	. 18
1.2.2 Факторы усыхания древостоев и их взаимосвязь	. 20
ГЛАВА 2. ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	. 26
2.1 Характеристика исследуемой территории	. 26
2.1.1 Физико-географическое и климатическое описание районов	
исследований в пределах Алтае-Саянской горной страны	. 26
2.1.2 Физико-географическое и климатическое описание районов	
исследований в пределах хребта Хамар-Дабан	. 31
2.2 Методы исследований	. 33
2.2.1 Наземные исследования в экотоне горной лесотундры	. 33
2.2.2 Наземные исследования в зонах усыхания темнохвойной тайги	. 35
2.2.3 Сбор, подготовка и измерение ширины годичных колец образцов	
древесины	. 35
2.2.4 Построение древесно-кольцевых хронологий	. 38
2.2.5 Функции отклика древесно-кольцевых хронологий на воздействие	
климатических факторов	. 40
ГЛАВА 3. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ХРОНОЛОГИЙ <i>PINUS SIBIRICA</i> ,	
LARIX SIBIRICA, ABIES SIBIRICA И BETULA TORTUOSA ЭКОТОНА ГОРНОЙ	
ЛЕСОТУНДРЫ АЛТАЕ-САЯНСКОГО РЕГИОНА	. 42
3.1 Общий анализ усредненных хронологий	. 44

3.1.1 Общий анализ прироста древесных растений экотона горной	
лесотундры Кузнецкого Алатау	45
3.1.2 Общий анализ прироста древесных растений экотона горной	
лесотундры Западного Саяна	51
3.1.3 Общий анализ прироста древесных растений экотона горной	
лесотундры южного Алтая	53
3.2 Сравнительный анализ хронологий исследуемых видов по всем ПП в	
пределах Алтае-Саянской горной страны	55
3.3 Сравнение статистических параметров исследуемых хронологий	58
3.4 Изменения в темпах прироста и динамики верхней границы леса деревьет	В
экотона горной лесотундры за последнее столетие	59
3.5 Сравнительный анализ динамики прироста «молодых» и «старовозрастный в прироста «молодых» в прироста «молодых в прироста «молодых» в при молодых в прироста «молодых» в при молодых в при мол	ых»
деревьев экотона горной лесотундры	65
3.6 Обсуждение результатов	69
Выводы по главе	74
ГЛАВА 4. ДЕНДРОКЛИМАТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ХРОНОЛОГИЙ	
ИССЛЕДУЕМЫХ ВИДОВ В ЭКОТОНЕ ГОРНОЙ ЛЕСОТУНДРЫ АЛТАЕ-	
САЯНСКОГО РЕГИОНА	75
4.1 Анализ трендов температуры и осадков во второй половине XX века на	
исследуемой территории	75
4.2 Анализ связи усредненных хронологий с температурой воздуха	77
4.3 Анализ связи остаточных хронологий с температурой воздуха	83
4.4 Анализ связи остаточных хронологий с суммой осадков	86
4.5 Анализ связи остаточных хронологий с продолжительностью солнечного)
сияния	88
4.6 Обсуждение результатов	90
Выводы по главе	94
ГЛАВА 5. АНАЛИЗ ХРОНОЛОГИЙ ЗОН УСЫХАНИЯ ТЕМНОХВОЙНОЙ	
ТАЙГИ КУЗНЕЦКОГО АЛАТАУ, ВОСТОЧНОГО САЯНА И ХРЕБТА ХАМА	P-
ДАБАН	95

	5.1 Анализ хронологий <i>Pinus sibirica</i> зоны усыхания горной темнохвойной	
	тайги Кузнецкого Алатау	96
	5.2 Анализ хронологий Abies sibirica зоны усыхания темнохвойной тайги гор)
	Восточного Саяна	100
	5.3 Анализ хронологий <i>Pinus sibirica</i> зоны усыхания темнохвойной тайги	
	хребта Хамар-Дабан	106
	5.4 Обсуждение результатов	110
	Выводы по главе	116
В	ЫВОДЫ	117
C	ПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ	118

Введение

Актуальность темы. Экотон горной лесотундры (переходная зона между верхним пределом произрастания возобновления и границей сомкнутых древостоев (Shiyatov et al., 2007)) является зоной, где воздействие климата на рост древесной растительности является наиболее значимым вследствие лимита роста по температуре (Holtmeier, 2009). В последние десятилетия наблюдалось продвижение древесной растительности по градиенту высоты в горах Евразии и Северной Америки (Mouceeв, 2002; Klasner and Fagre, 2002; Munroe, 2003; Baker and Moseley, 2007; Kullman, 2007; Kharuk et al., 2006, 2008, 2009; Lenoir et al., 2008). Наряду с этим, происходило возрастание сомкнутости древостоев (Shiyatov et al., 2007; Devi et al., 2008; Harsch et al., 2009). Другим следствием повышения температуры стало изменение морфологии древесных растений, трансформация стелющихся и стланиковых форм в вертикальные (Holtmeier, 2009; Kharuk et al., 2009).

Изменения климата, согласно прогнозам, повлияют на видовое разнообразие и продуктивность бореальных лесов, повлекут географическое по масштабам перераспределение древесных растений (Aitken et al, 2008; IPCC 2007). В этой связи актуальна проблема воздействия изменений климата на рост основных лесообразующих видов таёжных лесов.

Изменения климата также затрагивают леса, находящиеся в более стабильных по сравнению с экотоном лесотундры условиях. климатических изменений предсказывают увеличение засушливости климата, возрастание частоты и силы засух (Aitken et al., 2008; IPCC, 2007; Sterl et al., 2008). Это может привести к падению продуктивности лесов и увеличению водного стресса и усыхания, вызванного синергией засух и климатически обусловленных изменений динамики дендрофильных насекомых и грибов (Lloyd and Bunn, 2007; Lucht et al., 2006; Scholze et al., 2006). Водный стресс приводит как к уменьшению прироста, так и к уменьшению синтеза смолы, что повышает восприимчивость Кроме деревьев насекомых. τογο, повышение температуры атакам

непосредственно влияет на динамику численности насекомых (Breshears et al., 2005).

В России усыхание темнохвойных лесов зафиксировано от западной границы до дальневосточного региона. В начале XXI века климатически обусловленное усыхание описано в качестве третьей по величине причины после пожаров и атак насекомых (Манько и др., 1998; Kharuk et al., 2013; Kharuk et al., 2013; Харук и др., 2016). Усыхание пихты и сосны сибирской наблюдается в горах Кузнецкого Алатау и Саян, а также в горах Забайкалья (Kharuk et al., 2013; Kharuk et al., 2013; Воронин и др., 2013).

Несмотря на то, что территория Сибири расположена в зоне наиболее сильных наблюдаемых и прогнозируемых климатических изменений, работы по воздействию климата на древесную растительность таежных лесов и лесотундры немногочисленны (Шиятов и др., 2007; Kharuk et al., 2006; Devi et al., 2008; Kharuk et al., 2008).

Цель и задачи исследований. Целью работы является оценка воздействия изменений климата на радиальный прирост древесных растений экотона горной лесотундры и среднегорного пояса на ключевых участках Алтае-Саянского региона и хребта Хамар-Дабан. Анализировался радиальный прирост модельных пород *Pinus sibirica* Du Tour, *Larix sibirica* Ledeb., *Abies sibirica* Ledeb. и *Betula tortuosa* Ledeb..

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

- Анализ динамики верхней границы леса и сравнительный анализ радиального прироста деревьев *Pinus sibirica*, *Larix sibirica*, *Abies sibirica* и *Betula tortuosa* в экотоне горной лесотундры Алтае-Саянского региона.
- Выявление связей между радиальным приростом деревьев *Pinus sibirica*, *Larix sibirica*, *Abies sibirica* и *Betula tortuosa* и климатическими факторами в экотоне горной лесотундры Алтае-Саянского региона.
- Анализ воздействия изменений климата на радиальный прирост и жизненное состояние *Pinus sibirica* и *Abies sibirica* в зонах усыхания древостоев в

среднегорном поясе Кузнецкого Алатау, Восточного Саяна и Прибайкалья (хребет Хамар-Дабан).

Научная новизна работы. Выявлено, что в экотоне горной лесотундры Кузнецкого Алатау, Западного Саяна и южного Алтая наблюдается увеличение радиального прироста и продвижение верхней границы леса по градиенту высоты. На основе ретроспективного анализа выявлено, что возрастание радиального прироста и численности древесных растений в экотоне горной лесотундры совпадает с началом периода потепления, последовавшего за концом Малого Ледникового Периода (вторая половина XIX века).

Установлено, что увеличение радиального прироста в экотоне горной лесотундры Кузнецкого Алатау, Западного Саяна и южного Алтая во второй половине XX века коррелирует с увеличением среднегодовой температуры за исследуемый период.

Впервые для районов усыхания *Pinus sibirica* в среднегорном поясе Кузнецкого Алатау и хребта Хамар-Дабан, а также *Abies sibirica* в среднегорном поясе Восточного Саяна показана связь радиального прироста усыхающих деревьев с индексом сухости SPEI и упругостью водяного пара. Для сосны сибирской хребта Хамар-Дабан показана связь прироста с увлажненностью корнеобитаемого слоя.

Практическая значимость. Выявленная связь усыхания древесных растений пихты и сосны сибирской с изменениями климата (упругостью водяного пара, влажностью корнеобитаемого слоя, индексом сухости SPEI) указывает на необходимость планирования лесовосстановительных работ с учетом устойчивости различных видов древесных растений к наблюдаемым изменениям климата. Данные по динамике влажности корнеобитаемого слоя и индекса сухости SPEI могут быть использованы при выделении зон повышенного риска усыхания темнохвойных древостоев.

Данные по сравнительной динамике и климатическому отклику радиального прироста *Pinus sibirica*, *Larix sibirica*, *Abies sibirica* и *Betula tortuosa* представляют экспериментальный материал для верификации моделей изменений климата.

Личное участие автора. Все исследования по теме диссертации от сбора экспериментального материала до его анализа осуществлены автором или при его непосредственном участии в период с 2012 по 2016 год. Образцы, собранные в 2011 году на территории Республики Алтай, были предоставлены для исследований из фонда лаборатории мониторинга леса ИЛ СО РАН.

Положения, выносимые на защиту:

- 1. В экотоне горной лесотундры Алтае-Саянского региона происходит увеличение радиального прироста *Pinus sibirica*, *Larix sibirica*, *Abies sibirica*, коррелирующее с возрастанием температуры, начавшемся в 1970-х годах, и наблюдается продвижение указанных видов по градиенту высоты.
- 2. В зонах усыхания кедровых и пихтовых древостоев Кузнецкого Алатау, Восточного Саяна и Прибайкалья (хребет Хамар-Дабан) радиальный прирост усыхающих деревьев *Pinus sibirica* и *Abies sibirica* коррелирует с индексом сухости SPEI, влажностью корнеобитаемого слоя и упругостью водяного пара, что указывает на водный стресс как первопричину усыхания деревьев, синергизм климатических и биотических факторов повлёк усыхание темнохвойных древостоев.

Апробация работы. Основные положения и результаты исследований доложены на конференциях молодых ученых Института леса им. В.Н. Сукачева «Исследования компонентов лесных экосистем Сибири», (Красноярск, 2013, 2014, 2015), конференции КНЦ СО РАН (2014), Международной научно-практической конференции, посвященной 125-летию кафедры ботаники (Томск, 2013); Международной конференции «РусДендро» (Бишкек – Чолпон-Ата, 2014); Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 70-летию создания Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН (Красноярск, 2014); Всероссийской научной конференции с международным участием «Защита лесов от вредителей и болезней: научные основы, методы и технологии» (Иркутск -Танхой, 2015); III (XI) Международной Ботанической Конференции молодых ученых (Санкт-Петербург, 2015); материалы диссертации были также включены в II Международной конференции «Региональные доклады на проблемы

дистанционного зондирования Земли» (Красноярск, 2015); Международной научно-практической конференции «Экосистемы Центральной Азии в современных условиях социально-экономического развития» (Монголия, Улан-Батор, 2015); XIII Всероссийской конференции «Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса» (Москва, 2015), 17th IBFRA Conference (Helsinki, 2015), International conference "Mountains of our future Earth" (Perth, Scotland, UK, 2015), NEESPI Synthesis Workshop (Praga, 2015).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 13 работ, из них 4 публикации в изданиях, рекомендованных ВАК, 9 – материалы конференций.

Благодарности. Автор выражает благодарность за помощь в сборе материала и работе над диссертацией, советы и рекомендации руководителю д.б.н., заведующему лаборатории мониторинга леса ИЛ СО РАН Харуку В.И. За помощь в сборе материала, а также предоставленные для работы данные, советы и рекомендации автор выражает благодарность к.т.н., с.н.с. Иму С.Т., к.б.н., н.с. Двинской М.Л., к.б.н., м.н.с. Шушпанову А.С., к.ф.-м.н., с.н.с. Кофману Г.Б.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, пяти глав, основных результатов и выводов, списка литературы. Текст работы изложен на 144 страницах, иллюстрирован 3 таблицами и 41 рисунком. Список использованной литературы содержит 222 источника, из которых 126 работ на иностранных языках.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ ПО ТЕМЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

1.1 Влияние климатических изменений на распространение, структуру и динамику лесной растительности

1.1.1 Климатические изменения последнего столетия

Наблюдаемые и прогнозируемые изменения климата могут оказать воздействие непосредственное динамику лесной растительности, на способствовать возрастанию продуктивности древостоев, приводить к изменению разнообразия лесных фитоценозов видового за счет внедрения требовательных к условиям климата видов (Grabherr et al., 1994; Beniston, 2003; Walther, 2003; Петров и др., 2015).

Согласно анализу рядов метеонаблюдений, среднегодовая температура воздуха в северной части России возросла в период 1965-1995 на различных метеостанциях от 0.4°C до 1.8°C (Павлов, Гравис, 2000). В большинстве случаев наблюдалось увеличение температуры зимнего периода. Согласно докладам первой рабочей группы МГЭИК ООН, зафиксировано увеличение средней температуры поверхности суши и океана на 0,41°C в период с конца XIX по начало XXI века. При этом скорость потепления постоянно растёт (Working group I..., 2013).

В качестве одних из самых значимых последствий потепления указывается деградация вечной мерзлоты и нарушение экологического равновесия. С начала 1970-х годов температура мерзлых грунтов повысилась в центральной Якутии на 1-1.5°С, а в Западной Сибири до 1.0°С. Температура воздуха при этом возросла на 1,0-2,5°С (Павлов, 1997; Анисимов и др, 1999; Анисимов, Лавров, 2004). Глобальный характер этих изменений подтверждает аналогичное потепление на Аляске, где за период 1900-1980 температура верхнего горизонта мерзлых пород возросла на 2-4°С (Lachenbruch, Marshall, 1986; Osterkamp, Romanovsky, 1999), а в последующие два десятилетия (до 2002 года) в среднем поднялась ещё на 3°С (Nelson, 2003). Температура верхнего слоя вечной мерзлоты на северо-западе

Канады увеличилась на 2°C за последние двадцать лет (Majorowicz, Skinner, 1997). На северо-востоке Канады на фоне глобального потепления наблюдалось локальное похолодание. Тем не менее, в данном регионе примерно с 1995 года увеличение температуры верхнего слоя мерзлых пород составило около 2°C (Nelson, 2003), что подтверждает гипотезу о том, что происходящие изменения вызваны глобальным потеплением.

Потепление может стать причиной нарушения экологического равновесия и вытеснения одних биологических видов другими. На севере Средней Сибири лесотундры и тундры могут сохраниться только на Сибирских плоскогорьях, (например, плато Путорана) и на Арктическом побережье. Уже сейчас наблюдается смещение ареала лиственницы в тундру, а также продвижение более чувствительных к условиям роста пород в зону доминирования лиственницы (Kharuk et al., 2005; Kharuk et al., 2006; Kharuk et al., 2007).

Начиная с 1976 года, потепление проходило примерно в три раза быстрее, чем за предшествующее столетие. С 1987 года были зафиксированы десять наиболее теплых лет с начала систематизированных метеорологических наблюдений (WMO, 2002). В последующие декады также предполагается дальнейший быстрый рост температур (Zwiers, 2002). В регионе Средней Сибири зафиксированы максимальные летние и зимние температурные аномалии: 0.5°С и - 2-4°С, соответственно (Ефимова и др., 2004).

Данные реконструкции температуры воздуха по показателям радиального прироста древесных растений демонстрируют факт продолжительных периодов потепления с 950 до 1250 год. В это время температура воздуха в некоторых регионах соответствовала уровню конца XX столетия (Jacoby et al., 1985; Briffa, 2000; Наурзбаев и др., 2001; Шиятов и др., 2002; Наурзбаев и др., 2003; Сидорова и др., 2005).

Ранее подобные климатические эффекты уже происходили в истории Земли. Около 3200, 6500-5000 и 8500-8000 лет назад климат был более теплым и сухим по сравнению с современным. При этом южная граница притундровых лесов располагалась на 4-6° севернее. Климат отличался повышением июльских

температур на 2°C, а январских - на 4°C. Далее северная граница леса переместилась на юг примерно на 2° во время похолоданий 2500-2000 и 4500-4000 лет назад. Расширение на север и северо-восток ельников и лиственничных лесов зафиксировано в последние пятьсот лет (Кошкарова и др.1997; Kharuk et al., 2005; Kharuk et al., 2006; Kharuk et al., 2007).

1.1.2 Воздействие климатических изменений на структуру и динамику лесной растительности

Экотоны полярной и горной лесотундр являются зонами, в которых древесная растительность в наибольшей степени реагирует на изменение климатических условий, в частности, на повышение температуры воздуха (Holtmeier, 2009). Климатические изменения последних десятилетий формируют в высоких широтах более благоприятные для роста древесной растительности условия (IPCC, 2007; Кондратьев, 2002), что, вероятно, может привести к изменению ареала лиственницы (*Larix sibirica*, *L. gmelinii* (Rupr.) Киzen.), к её миграции в зону тундры, а также проникновению в зону доминирования лиственницы других, менее адаптированных к суровым условиям видов (напр. *Pinus sibirica*; Kharuk et.al., 2002). Ранее уже наблюдались изменения ареала лиственницы: так, ранее лиственница доминировала на территории Сибири, однако сейчас в южной её части лиственничники сохранились лишь в горных районах Алтая и Саян, где занимают макросклоны с низким уровнем осадков (Власенко, 2003).

Однако для смещения границы леса параметры климата должны превысить определенное критическое пороговое значение (Suarez et al. 1999; Paulsen et al. 2000). Кроме того, продвижение границы леса может замедляться из-за ограничений плодоношения, сохранности и распространения семян (Норин, 1958). Значительно быстрее возможно возрастание сомкнутости существующих древостоев и редколесий (Holtmeier, 2009). Установлено (Kullman, 2005), что увеличение сомкнутости и продуктивности древостоев на северной границе леса и

в экотоне горной лесотундры встречается чаще, чем возрастание уровня верхней границы леса. Исследования, проведенные в горах Алтае-Саянского региона и на Полярном Урале подтверждают наличие данного явления (Shiyatov, 2003; Kharuk et al, 2008).

Древесная растительность экотона горной лесотундры также реагирует на климатические изменения. Продвижение древесной растительности по градиенту высоты наблюдается в горах Северной Америки (Klasner and Fagre, 2002; Munroe, 2003) и Евразии (Baker and Moseley, 2007; Lenoir et al., 2008). В частности, наблюдается поднятие высотной границы распространения сосны (*Pinus sylvestris* L.) в горах Скандинавии (Kullman, 1979; Kullman, 2005; Kullman, 2007), лиственницы (*Larix sibirica*) в горах Сибири (Кузнецкий Алатау, Алтай, Танну-Ола; Моисеев, 2002; Kharuk et al., 2006; Kharuk et al.2008; Kharuk et al., 2009; Петров и др., 2015), сосны сибирской (*Pinus sibirica*) в горах Западного Саяна (Kharuk et al., 2010) и ели (*Picea obovata* Ledeb.) в горах южного Урала (Моисеев и др., 2004).

Помимо продвижения по градиенту высоты наблюдается также возрастание величины сомкнутости и продуктивности древостоев (Hughes et al, 1999; Sturm et.al., 2001; Grace et al., 2002; Shiyatov, 2003; Харук и др., 2005; Kharuk et. al., 2006, Baker and Moseley, 2007; Shiyatov et al., 2007; Devi et al., 2008; Harsch et al., 2009). Смягчение климата (повышение зимних температур, снижение величины десикации) способствует тому, что стланиковые формы древесной растительности могут трансформироваться в прямостоячие (*Pinus sibirica*, *Larix sibirica*, *Abies sibirica*) (Горчаковский, Шиятов, 1985, Holtmeier, 2009; Kharuk et al., 2009; Петров и др., 2015).

наблюдений, Однако, согласно возрастание сомкнутости ряду И продуктивности древесной растительности не всегда сопровождается eë продвижением по градиенту высоты, как в экотоне горной лесотундры, так и на северной границе распространения (Masek 2001; Klasner and Fagre 2002; Körner, 2005). Вместе с этим отмечается возрастание сомкнутости лесов и переход тундр в редколесье (Kullman, 2005).

В то же время исследования высокогорий Полярного Урала показали экспансию древесной растительности в зону тундр, увеличение сомкнутости редколесий и продуктивности сомкнутых лесов (Шиятов и др., 2005). Анализируя снимки, сделанные в одной местности за период с 1927 по 2000 год, удалось установить продвижение верхней границы леса за последние 30-40 лет на 20-40 м, при этом за век она поднялась в среднем на 60-150 метров (Шиятов, 2009). Стоит отметить, что продвижение древесной растительности по градиенту высоты коррелирует с трендом увеличения температуры в течение последнего столетия. Продвижение вверх по склону зафиксировано для верхней границы редин, редколесий и сомкнутых лесов. Увеличение майских температур на 1,3°С за последние девяносто лет сместило температурную границу леса вверх по градиенту высоты на расстояние около ста метров (Шиятов и др., 2005). В горах Северной Америки получены аналогичные результаты (Luckman and Kavanagh, 2000).

Скорость продвижения верхней границы леса в горах Северного Урала оценивается примерно в 40 метров за 50 лет, вместе с 11% возрастанием сомкнутости древостоев (Капралов и др. 2006). Аналогичные исследования (Шиятов и др., 2007) показывают изменение верхней границы редколесий в горах Северного Урала на расстояние около 26 метров за последние 90 лет, сомкнутых лесов - приблизительно на 35 метров, что соответствует скорости продвижения 3 и 4 метра в год по вертикали. В другом исследовании (Usoltsev et al., 2014) отмечается повышение верхней границы леса с 864 до 960 метров над уровнем моря за последние 100 лет в районе Конжаковско-Серебрянской горной системы, Урал. В том же исследовании отмечается, что даже небольшие климатические изменения способны оказать значительное влияние на количество биомассы как в экотоне горной лесотундры, так и на северной границе распространения лесов.

Обнаружены также изменения в экотоне горной лесотундры Северного Урала за последнее столетие, где вместе с трансформацией стланиковых форм лиственницы в вертикальные происходит заселение древесной растительностью ранее безлесных территорий (Devi et al., 2008). Наблюдается климатически индуцированное увеличение радиального и апикального прироста *Pinus sibirica* и

Larix sibirica в горах Западного Саяна (Kharuk et. al., 2010). Полученные для Западного Саяна данные о продвижении древесной растительности по градиенту высоты оцениваются приблизительно в 70 метров на 1°С (Шушпанов и др., 2015). В горах Северо-Чуйского хребта наблюдается заселение молодых морен лиственницей по мере освобождения территорий ото льда (Бочаров, Тимошок, 2013). Кроме того, на склонах Северо-Чуйского хребта отмечено продвижение подроста лиственницы на 50-100 метров относительно остатков палеодревесины (Тітовнок et al., 2009). Отмечено также более позднее продвижение фактором на сегодняшний день является температура (Timoshok et al., 2009; Timoshok et al., 2014).

Анализ спутниковых данных показал смещение северной границы древостоев с 1973 по 2000 год на территории Средней Сибири от 90 до 300 метров (Kharuk et al., 2006). На территории Аляски на равнинных местообитаниях произошло продвижение леса на север до 2,5 км, а в горах граница леса сместилась на 100 метров за последние 50 лет (Lloyd, 2005). Аналогичное смещение зафиксировано в горах Западной Европы (Lenoir et al., 2008), а продвижение леса на север – в Канаде (Payette et al., 2001).

Исследования в Скандинавских Альпах показывают изменение верхней границы древесной растительности за последнее столетие в среднем на 30-50 метров, при этом максимальное продвижение наблюдалось у пихты на южных склонах и составляло до 165 метров (Kullman, 2001). Повышение температуры воздуха на 1°С способно сместить границы древесных растений вплоть до 165 метров (Kullman, 2004; Капралов и др. 2006; Шиятов и др., 2007; Шушпанов и др., 2015).

Работы, проводимые на территории полуострова Таймыр, плато Анабар и плато Путорана (Харук и др., 2004; Кнорре и др., 2006; Kirdyanov et al., 2012; Kharuk et al., 2013) демонстрируют факт экспансии древесной растительности в тундру, который коррелирует с современным потеплением. Факт экспансии подтверждается возрастом деревьев, растущих на границе с высотной тундрой:

молодые поколения сформировались там в 1930-1940 и 1970-1980 годах. На плато Анабар во время Малого Ледникового Периода зафиксирована смертность деревьев при отсутствии возобновления (Рис. 1; Kharuk et al., 2013).

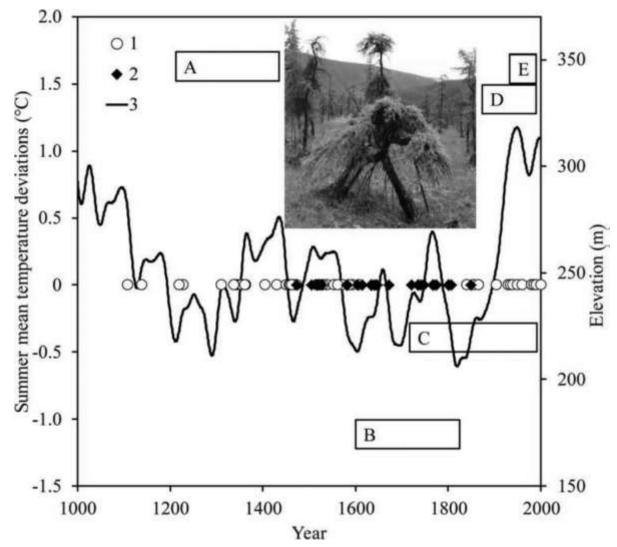


Рис. 1. Высотные границы древесной растительности до, в течение и после Малого Ледникового Периода на плато Анабар; даты появления и отмирания деревьев и колебания летней температуры воздуха для северной бореальной зоны:

1,2 — даты появления и отмирания, соответственно; 3 — реконструированные колебания летней температуры воздуха для северной бореальной зоны, прямоугольниками отмечены высотные границы лесной растительности: А — граница леса до Малого Ледникового Периода, В — граница рефугиума, С — граница смещения, D — текущая граница леса, Е — граница распространения возобновления (Kharuk et al., 2013).

В настоящее время накапливаются данные по воздействию изменений климата на состав и структуру лесных сообществ (напр., Chapin et al., 2000). На фоне современного потепления происходит смещение в зону тундры северной границы распространения лиственничников (Кременецкий и др., 1996; Хантемиров и др., 1999; Kharuk et al., 2006; Харук и др., 2006; Хантемиров и др., 2008; McDonald et al., 2008; Kharuk et al., 2008; Шиятов, 2009; Kharuk et al., 2009), а также проникновение темнохвойных и лиственных видов древесных растений в зону доминирования лиственницы (Кременецкий и др., 1996; Харук и др., 2005; Харук и др., 2005; Kharuk et al., 2005; Kharuk et al., 2006; Kharuk et al., 2007; McDonald et al., 2008,). Вероятное развитие лесного покрова под воздействием потепления климата и при достаточном уровне осадков предполагает возрастание численности берёзы и ели в видовом составе древостоев (Abaimov et al., 2002).

Данные, полученные на Ямале и северном Урале, показали смещение древесной растительности с уровня, на 60-80 метров превышающего ее современную позицию (середина XIII века) в Малый ледниковый период на 60 метров вниз по градиенту высоты. С начала XX века верхняя граница леса начала постепенно смещаться вверх по градиенту высоты (Шиятов, 1967; Шиятов, 1986; Shiyatov, 1995; Хантемиров и др., 1999; Shiyatov, 2003; Маzера, 2005; Хантемиров и др., 2008; Шиятов, 2009;).

Снижение высотного уровня верхней границы леса во время Малого Ледникового Периода отмечено для Якутии (McDonald et al., 2008). При этом в настоящий момент на данных территориях наблюдается продвижение лесной растительности в зону тундры, начавшееся в начале XX века. Продвижение лесной растительности в зону горной тундры в Северной Америке и Скандинавии в начале XX века также коррелирует с зафиксированным инструментально увеличением летних и среднегодовых температур (Payette et al., 1985; Payette et al., 1994; Taylor, 1995; Jacoby et al., 1995; Chapin et al., 1997; Suarez et al., 1999; Jobbágy et al., 2000; Lloyd et al., 2002; Lloyd, 2005).

Показанные выше примеры изменения структуры и динамики сообществ древесных растений в экотоне лес-тундра, а также в экотоне горной лесотундры,

коррелируют с климатическими изменениями, зафиксированными в течение последнего столетия. Данные местообитания являются ценными индикаторными объектами, так как растительность на них чувствительно реагирует на изменения температуры, а дефицит тепла является одним из главных лимитирующих рост факторов. Антропогенное воздействие на данной территории также незначительно, что позволяет отследить климатические сигналы без заметных искажений.

1.2 Воздействие климатических изменений на жизненное состояние древостоев

1.2.1 Масштабы повреждения лесов

Усыхание древостоев наблюдается по всей циркумбореальной зоне, охватывая десятки миллионов гектар (Dobbertin, Rigling, 2006; Bigler et al., 2006; Breda et al., 2006; Landmann et al., 2006; Raffa et al., 2008; Allen et al., 2009). В Северной Америке после продолжительной засухи было зафиксировано усыхание *Pinus edulis* Engelm. на территории более 12000 км², при этом на исследуемых участках наблюдалось до 90% отпада деревьев верхнего яруса (Breshears et al., 2005). Отмечены случаи усыхания хвойных в горах Сьерра Невада (Guarin, Taylor, 2005), а также осины (*Populus tremuloides* Michx.) в западной части Северной Америки (Anderegg, 2012; Hogg et al., 2008; Worrall, 2010).

Большое количество исследований посвящено усыханию древостоев в Европе. Усыхание древостоев, связанное с климатическими факторами зафиксировано на территории Итальянских, Австрийских и Швейцарских Альп (Bigler et al., 2006; Vacchiano, 2012; Schuster, 2013; Levesque, 2013). На данный момент именно регионы Европы и Северной Америки являются наиболее изученными (Allen, 2009). Массовое усыхание ельников отмечено на Украине (Усцкий, 2013), в Литве и Латвии (Архипова, 2013; Василяускас, 2013), в странах восточной и Западной Европы (Allen et al., 2009; Yousefpour et al., 2010; Martínez-Vilalta et al., 2012). Усыхание еловых лесов происходит в Беларуси (Ларинина, 2013; Kharuk et. al., 2015, Сарнацкий, 2012; Сазонов и др., 2013; Харук и др., 2016).

На территории Испании из 190 исследуемых пробных площадей на 80% был зафиксирован поврежденный засухой древостой (Peñuelas, 2001). Массовое усыхание ясеня (*Fraxinus excelsior* L.) в Латвии (площадь ясеневых лесов сократилась в 1,4 раза за последние 12 лет) связывают с патогеном *Hymenoscyphus fraxineus* Baral et al. (Архипова, 2013). В усыхающих сосновых насаждениях Нижнеднепровья также был обнаружен ряд фитопатогенов грибного происхождения (Давиденко, 2013).

В лесах России, согласно данным Федерального агентства лесного хозяйства, в зону риска включены 78 миллионов га леса, большая часть из которых сконцентрирована в южных областях страны, 260 миллионов га оцениваются как зона среднего риска и 338 миллионов га как зона наиболее «здорового» леса (Kobelkov, 2008). Усыхание еловых лесов происходит на севере России (Девятова, 2007; Чупров, 2008; Замолодчиков, 2011; Ефремов и др., 2012). По данным авиационной лесопатологической таксации северной территории европейской части России, лесные массивы, в которых были выявлены еловые древостои с неудовлетворительным санитарным состоянием, занимают территорию площадью 2550 тыс. га (Девятова, 2007).

В дальневосточном регионе высокая смертность была отмечена на обширной территории смешанных еловых (*Picea jezoensis* (Siebold & Zucc.) Carrière) и пихтовых (*Abies nephrolepis* (Trautv. ex Maxim.) Maxim) лесов внутри Сихоте-Алинского хребта. Смертность наблюдалась главным образом среди спелого древостоя возрастом 100-160 лет, в то время как подрост обычно поврежден не был. Усыхание и отмирание елово-пихтовых древостоев, как было рассмотрено, могло быть вызвано «неблагоприятными климатическими факторами с деятельностью грибов в качестве дополнительного фактора». (Манько и др., 1998).

На территории Красноярского края усыхания зафиксированы среди лиственничников северного региона (Машуков, 2014), в черневой тайге гор Кузнецкого Алатау (Кharuk, 2013), Западного и Восточного Саяна (Павлов и др., 2009). Кроме того, отмечается усыхание березовых древостоев в Забайкалье, где повреждения зафиксированы на территории 1250 км² (Kharuk, 2013).

За последние десятилетия количество случаев усыхания древостоев увеличилось в связи с увеличением силы и продолжительности засух (Aitken, 2008). На территории Испании древесные растения центральной и южной части страны пострадали от засухи 1994 года (Peñuelas, 2001). В Сибири усыхание черневой тайги Кузнецкого Алатау значительно усилилось после засушливого периода начала 1990-х (Kharuk, 2013). В этот период также происходило усыхание березняков Забайкалья (Kharuk, 2013) и пихты сибирской на территории Восточного Саяна (Павлов и др., 2009), а также темнохвойных лесов на территории хребта Хамар-Дабан (Воронин и др., 2013; Харук и др., 2016). В Иркутской области площадь усыхающих древостоев сибирской сосны на 2012 год составляла 3,5 тыс. га, в республике Бурятия – 20 тыс. га (Воронин и др., 2013).

На данный момент нет единого мнения по поводу причин усыхания древостоев. Ранее выделялось до 170 рабочих гипотез, преобладающими из которых было воздействие загрязняющих веществ, но в последнее время на первый план были выдвинуты климатические факторы (Павлов и др, 2009). Среди преобладающих версий называются естественный отпад, поражение грибными инфекциями, атаки насекомых, изменения климата и воздействие человека.

1.2.2 Факторы усыхания древостоев и их взаимосвязь

В качестве причин усыхания древостоев чаще всего называются климатические изменения, воздействие грибных инфекций и энтомовредителей. В ряде исследований подчеркивается, что усыхание чаще вызывается совместным действием факторов.

Влияние потепления и водного стресса как факторов усыхания лесов отмечено в ряде публикаций, включая регионы Европы (Испания (Peñuelas et al., 2001), Франция (Breda et al., 2006; Landmann, Dreyer, 2006), Швейцария и Италия (Bigler et al., 2006; Dobbertin, Rigling, 2006)) и Северной Америки (Breshears et al., 2005; Guarin, Taylor, 2005; Anderegg, 2012; Hogg et al., 2008; Worrall, 2010).

Одной из причин влияния климата на устойчивость древостоев может являться дефицит влаги. Водный стресс уменьшает как прирост, так и выработку смолы, понижая сопротивляемость деревьев к атакам энтомовредителей. Кроме того, засухи приводят к уменьшению ассимиляции углерода и роста корней и веток, что снижает устойчивость растений к атакам насекомых и грибных инфекций (Anderegg, 2012; Anderegg, 2013). В дополнение к водному стрессу, влияющему на устойчивость деревьев к насекомым, динамика популяций насекомых подвержена непосредственному влиянию повышающейся температуры (Anderegg et al., 2015; Kolb et al., 2016).

Ряд исследований посвящен синергии засух и воздействия насекомых на усыхание древостоев (Anderegg et al., 2015; Kolb et al., 2016). В частности, разбирается вопрос об основном факторе усыхания. В исследованиях лесов Северной Америки (Anderegg et al., 2015) были обнаружены случаи усыхания как под воздействием исключительно засух или насекомых, так и с различным вкладом обоих факторов. Отмечается непосредственное влияние климата на динамику энтомовредителей. Подчеркивается, численности что оценка вклада вышеназванных факторов важна в случаях, когда: (1) насекомые и древесные растения демонстрируют различный ответ на климатические изменения; (2) взаимодействие между насекомыми и древесными растениями приводят к непрямым изменениям скорости отмирания древостоев; (3) засуха приводит к увеличению численности насекомых, но не вызывает непосредственно усыхание древостоев (Anderegg et al., 2015).

Усыхание Abies sibirica в Сибирском федеральном округе связывают с инвазией уссурийского полиграфа (Polygraphus proximus Blandford). Очаги поражения отмечены в Красноярском крае, Томской и Кемеровской областях и республике Хакасия.

Как показали исследования (Астраханцева, 2013) пихта сибирская оказалась менее устойчивой к грибам-ассоциатам уссурийского полиграфа, чем пихта белокорая, произрастающая в зоне естественного распространения данного насекомого. В ходе эволюции полиграф был тесно связан с комплексом грибов,

хищников и кормовым растением – пихтой белокорой (Abies nephrolepis (Trautv. ex Maxim.) Махіm). На территории Южной Сибири полиграф способен сам формировать себе кормовую базу, а дерево пихты погибает уже через 2-3 года после первого заселения (Баранчиков, 2012). Кроме того, пихта сибирская оказалась также подвержена заражению грибами, например, Grosmannia aoshimae (Ohtaka & Masuya) Masuya & Yamaoka, сопровождающими распространение полиграфа. Насчитывается до 11 видов грибов, распространяющихся вместе с полиграфом (Баранчиков, 2012), при этом в Сибири в ходах полиграфа было обнаружено 5 видов (Пашенова, 2013). Паразиты также не оказывают существенного влияния на численность полиграфа в очагах его распространения на территории Южной Сибири (Баранчиков, 2012).

В Томской области очаги массового размножения полиграфа приурочены к темнохвойным насаждениям разнотравной группы типов леса с различным участием пихты в составе древостоев, разного возраста, полноты и бонитета (Керчев, 2012). В Красноярском крае очаги полиграфа приурочены к пихтарникам разнотравным и разнотравно-зеленомошным с примесью ели, березы и осины, при этом полиграф заселяет разновозрастные деревья и не имеет предпочтений по диаметру ствола (Баранчиков, 2011).

В проведенных исследованиях (Пац, 2013; Пац, 2013; Кривец, 2015) показано, что полиграф оказывает влияние не только на взрослые деревья пихты, но и на подрост. Прямое влияние выражается в заселении крупного подроста после освоения взрослого древостоя (в насаждении с полностью деградированным древостоем полиграфом было атаковано 80% молодых растений с высотой от 1,0 м) (Пац, 2013).

Косвенное влияние выражается в изменении среды обитания, при котором нарушаются условия естественного возобновления пихты. Снижение густоты крон способствует разрастанию травяного покрова и увеличению освещенности, что негативно сказывается на подросте пихты и замедляет его развитие (Пац, 2013).

Проведенная датировка с применением дендрохронологических методов позволила выяснить приблизительное время проникновения полиграфа на

территорию Красноярского края: начало 1990-х и начало 2000-х (Демидко, 2013, 2014). На сегодняшний день полиграф уссурийский является одним из наиболее агрессивных видов ксилофагов пихты наряду с пихтовым усачом (*Monochamus urussovi* Fischer von Waldheim) (Баранчиков, 2012).

Усыхание кедровников Прибайкалья также сопровождается воздействием стволовых вредителей (пихтовый усач *Monocham usurussovi*), гравёр байкальский (*Pityogenes conjunctus*) (Обзор..., 2010). Кроме того, важным фактором усыхания темнохвойных лесов Прибайкалья является обострение хронического течения бактериальных болезней хвойных (Воронин и др., 2013).

Другой важной причиной усыхания древостоев называют грибные инфекции (Oliva et al., 2014; Павлов, 2015; Kolb et al., 2016). При этом отмечается нелинейность связи между изменениями абиотических факторов и активностью паразитических грибов (Kolb et al., 2016). В частности, при увеличении засушливости климата отмечается снижение устойчивости древесных растений к поражению грибными инфекциями. В то же время, снижение увлажненности негативно влияет непосредственно на некоторые виды грибных патогенов (Klopfenstein et al., 2009). В других исследованиях (Jactel et al., 2012) отмечается, что с увеличением засушливости тяжесть поражения грибными инфекциями определяется также первичным или вторичным статусом патогена, поражаемым органом растения и интенсивностью засухи. Предполагается (Oliva et al., 2014), что виды-некротрофы, получающие питательные вещества из мертвых клеток, будут ускорять отмирание деревьев под воздействием засух (в частности за счет снижения водопроводимости ксилемы и флоэмного транспорта), в то время как биотрофы, получающие питательные вещества от живых клеток, будут угнетаться, так как их жизненное состояние напрямую зависит от состояния питания растенияхозяина.

Усыхание древостоев *Abies sibirica* и *Pinus sibirica* в горах Восточного и Западного Саян, Кузнецкого Алатау и Сихотэ-Алиня, связанное с грибными инфекциями (*A. Mellea s.l.*, *H. Annosum s.l.*), имеет куртинный характер и приурочено к эдафическим аномалиям, благоприятным для патогенов и

снижающим устойчивость древесных растений (Павлов, 2009; Павлов, 2015). На данных территориях площадь отдельных очагов измеряется от 0,1 до 30 га, возраст погибших деревьев — от 50 до 260 лет (Павлов, 2015). В частности, усыхания наблюдаются на высотах до 1000 метров (лимит по эффективной температуре развития патогенов) на склонах южной экспозиции с неглубоким корнеобитаемым слоем почвы (15-15 см), при этом на вершинах сопок с быстро пересыхающим корнеобитаемым слоем, а также на глубоких почвах очагов усыхания обнаружено не было (Павлов, 2009). Кроме эдафических и орографических характеристик, на распространение грибных инфекций влияют также уровень рН почвы, густота и возраст древостоя (Павлов, 2015).

Также утверждается, что высокая физиологическая чувствительность к изменению температуры и параметров увлажнения способствуют тому, что малейшие климатические изменения могут в значительной мере способствовать распространению и увеличению численности многих корневых патогенов. Кроме того, значительный репродуктивный потенциал, высокая подвижность и короткие жизненные циклы позволяют корневым патогенам использовать малейшие улучшения условий их существования (Павлов, 2008; Павлов, 2009; Павлов, 2010). При этом усыхание деревьев, растущих на хорошо увлажненных мощных почвах низин, не наблюдается. Утверждается, что «... в настоящее время процессы изменения климата, идущие на южных территориях бореальных лесов, более благоприятны для жизнедеятельности вредителей и болезней, чем для древесных ценозов» (Павлов, 2009).

Среди причин распространения грибковых инфекций выделяют: рубку деревьев, способствующую распространению корневой губки; антропогенное воздействие на естественные маршруты перемещения грунтовых вод; рост ветровой нагрузки на леса, содействующий развитию раневых гнилей; потепление климата; техногенное загрязнение, способствующее снижению устойчивости хвойных лесов (Павлов, 2008; Павлов, 2009; Павлов, 2010; Павлов, 2015).

Таким образом, ухудшение жизненного состояния древостоев под воздействием водного стресса и периодических засух индуцирует массовое

распространение грибных инфекций и дендрофильных насекомых; в то же время, изменения климата также могут способствовать массовому размножению насекомых и распространению корневых патогенов (Kharuk et al., 2004; Anderegg, 2012; Anderegg et al., 2015; Fettig et al. 2013; Павлов, 2015).

ГЛАВА 2. ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1 Характеристика исследуемой территории

2.1.1 Физико-географическое и климатическое описание районов исследований в пределах Алтае-Саянской горной страны

Исследуемые территории находятся в пределах Алтае-Саянской горной страны. Полевые исследования проводились в экотоне горной лесотундры Алтая, Кузнецкого Алатау (восточный макросклон) и Западного Саяна, а также в лесном поясе Кузнецкого Алатау и Восточного Саяна. Следуя С.Г. Шиятову (Shiyatov et al., 2007), под «этоконом» понимается переходная зона между верхним пределом произрастания возобновления и границей сомкнутых древостоев (сомкнутость >0,3).

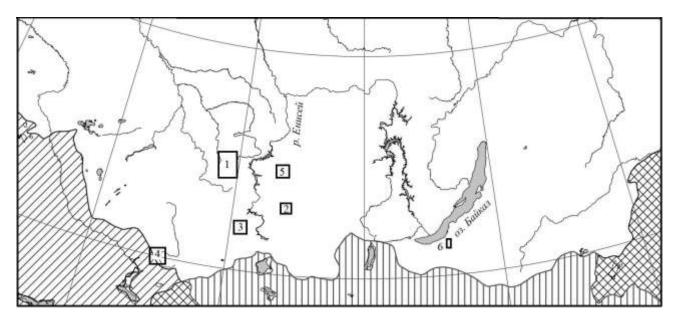


Рис. 2. Карта районов исследования: 1 — Кузнецкий Алатау, 2 и 3 — Западный Саян, 4 — Алтай, 5 — Восточный Саян, 6 — Хамар-Дабан.

Алтае-Саянская горная страна располагается в центре Азии и занимает западную часть гор Южной Сибири. В страну входят горные системы и межгорные котловины – Алтай, Кузнецкий Алатау, Салаирский кряж, Восточно-Тувинское

нагорье, Западный и Восточный Саяны, Минусинская, Кузнецкая, Тувинская и другие котловины.

Кузнецкий Алатау представляет собой низко-средневысокое нагорье в системе Алтае-Саянской горной области на юге Западной Сибири, протяжённостью около 300 км с юга на север и шириной до 150 км.

Горы сложены известняками, кварцитами, кремнистыми и глинистыми сланцами протерозоя и нижнего палеозоя, прорванными многочисленными интрузиями габбро, диоритов, гранитов, сиенитов и др. Современный рельеф создан в неоген-антропогеновое время в результате поднятия и расчленения разновозрастных поверхностей выравнивания (Михайлов, 1961).

Тепловой режим пояса верхней пихтово-кедровой и особенно черневой тайги имеет некоторые особенности. Плотный и высокоствольный древостой лесов представляет собой значительную преграду на пути ветровых потоков, а густой покров тайги и таёжного высокотравья, затеняя почву, прикрытую рыхлым слоем лесной подстилки, значительно снижает расход тепла на физическое испарение влаги с её поверхности (Буко, 1999).

Почвы горной тайги практически никогда не пересыхают. Все это создаёт условия для весьма глубокого проникновения продуктов почвообразования по всему почвенному профилю (Буко, 1999; Ильиных, 1970).

Поясное распределение растительности (рис. 3) на Кузнецком Алатау следующее: гольцово-тундрово-луговой, таёжно-лесной (расчленённый, в свою очередь, на подпояса — верхний, пихтово-кедровой тайги, и нижний — черневой тайги) и пояс осиново-берёзовых лесов предгорий. Границы поясов здесь весьма условны и часто нарушаются инверсиями климата и эдафическими факторами (Назимова и др., 1981). В лесном поясе Кузнецкого Алатау господствующей древесной породой является пихта сибирская (на высоте 1000-1100 м средняя высота пихты - 10 м). Сопутствует ей, а на участках с хорошим дренажём преобладает сосна сибирская. По долинам рек встречается ель сибирская, образующая насаждения в благоприятных для её роста условиях. В нижней части

лесного пояса большие площади занимают лиственные породы - берёзы и осина, особенно в местах вырубок и гарей (Васильченко и др., 2000).

Климат района определяется его положением в центре Азии. На протяжении всего года здесь преобладает континентальный воздух умеренных широт (Поликарпов и др., 1986). Во время холодного периода на территорию приходит западный отрог Азиатского антициклона (Шпинь, 1980). В тропосфере при этом наиболее чётко выражена западная циркуляция, а в приземных слоях наблюдаются устойчивые юго-западные ветры. Как следствие в горах происходит значительное перераспределение снега и его концентрация на северных, северо-восточных и восточных склонах гор. Преобладающее направление ветра – западное с некоторой йонжо составляющей. Нередко отмечаются северные ветры. Летние циркуляционные процессы протекают медленнее. Циклоны в отличие от зимы и переходных сезонов имеют меньшую глубину и ветры не столь сильны (Демиденко, 1999).

Температуры воздуха в июне и августе почти одинаковы. Самый жаркий месяц - июль (среднесуточная температура в долинах — около 20°C, в горах — от 12 до 14°C). Снежный покров образуется в конце октября и исчезает в середине мая. Глубина его в среднем поясе гор достигает 3,5 м (Васильченко и др., 2000).

В субальпийском поясе Кузнецкого Алатау заложены три пробные площади на восточном макросклоне: две - южнее и севернее поселка Приисковый, одна — западнее поселка Коммунар. В лесном поясе заложены четыре пробные площади: три в бассейне реки Черный Июс, одна — севернее посёлка Белогорск.

Хребты Западного Саяна вытянуты преимущественно в широтном направлении. На южной и северной границе Западного Саяна преобладает низкогорный рельеф с плоскими и невысокими сопками, редкими смешанными лесами и большими остепнёнными участками.

Климат Западного Саяна в целом континентальный с продолжительной холодной зимой и сравнительно коротким летом, максимум осадков выпадает в летнее время. Высотная биоклиматическая поясность и региональные различия

создают условия для формирования разных типов поясности на его северном и южном макросклонах.

В Западном Саяне присутствуют черневые низкогорья. Средняя высота над уровнем моря от 300 до 1000 м, относительная 200–300 м. Климат черневых низкогорий относительно мягкий: среднегодовые температуры колеблются от +1 до -1. Средняя температура января -18 °C, июля - +16 °C. Количество осадков равно 1000-800 мм (Сухова, Табакаева, 2008).

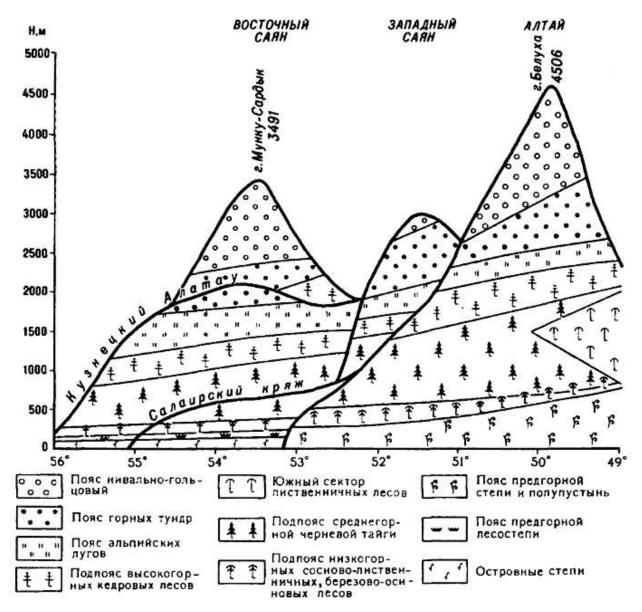


Рис. 3. Схема высотной поясности Алтайско-Саянской страны (Раковская, 2001)

Леса влажных районов среднегорья преимущественно представлены темнохвойной тайгой, которая занимает высоты от 800-900 до 1900 м. Средние температуры января на высоте 1000-1400 метров составляют от -20 до -25 °C, в котловинах до -30 °C. Средние температуры июля достигают 10-12 °C, в котловинах до 20 °C. Осадков около 400 мм в год в котловинах и на южных склонах, до 1200 мм в северных предгорьях и на северных склонах (Словарь..., 2006). Благоприятные условия увлажнения и мощный снежный покров предохраняют почву от промерзания и способствуют значительной интенсивности процессов химического выветривания. Характерными признаками темнохвойнотаёжного среднегорья являются меньшие амплитуды суточных и сезонных температур, умеренное количество тепла, усиленный ветер западного направления, Леса высокий уровень атмосферного увлажнения. сформированы преимущественно сосной сибирской и пихтой. Почвы в основном бурые лесные оподзоленные. Спектр высотной поясности представлен: черневым осиновопихтово-кедровым поясом (400–900 м); горно-таёжным поясом (900-1300 м); подгольцовым редколесьем из пихты и кедра (1300–1600 м) (Сухова, Табакаева, 2008).

Максимальная среднемесячная температура наблюдается в июле и составляет 12,5 °C, в том же месяце зафиксировано наибольшее среднемесячное количество осадков — 180 мм. Минимальная среднемесячная температура наблюдается в январе и составляет — 18,6 °C.

Пробная площадь на территории Западного Саяна закладывалась на границе республик Хакасия и Тува в районе Сотого перевала. Вторая пробная площадь была заложена в природном парке Ергаки в окрестностях Каменного города.

Восточный Саян образом сложен главным гнейсами, слюдистокарбонатными И кристаллическими сланцами, мраморами, кварцитами, амфиболитами. Межгорные терригенно-угленосными впадины заполнены толщами.

Климат Восточного Саяна резко-континентальный, с холодной и продолжительной зимой, коротким и прохладным летом. Средние температуры

января на высотах от 900 до 1300 м варьируются от -17 до -25 °C, средние температуры июля — от 12 до 14 °C.

Количество осадков во многом определяется расположением склонов. Сумма осадков в восточных и юго-восточных районах составляет около 300 мм в год; в западных и юго-западных — до 800 мм в год; в северных предгорьях выпадает около 400 мм в год.

Более половины территории Восточного Саяна представлено горнотаёжными ландшафтами, значительную часть горной страны составляют высокогорные ландшафты. Леса горно-таёжного пояса представлены темнохвойными елово-пихтовыми и светлохвойными лиственнично-кедровыми древостоями. Кустарниковая и мохово-лишайниковая каменистая горная тундра встречается выше 1500—2000 м. В западной части горной страны можно встретить субальпийские кустарники и луга. Также распространены каменистые осыпи и курумы (Раковская, 2001).

В среднегорном поясе Восточного Саяна заложены 8 пробных площадей на высотах 650-900 метров в бассейне реки Сисим.

Алтай в большей степени, чем Саяны и Тувинское нагорье, подвержен влиянию западных воздушных масс и расположен дальше от центра азиатского антициклона. Климат Алтая мягче и менее континентален (амплитуда годовых температур меньше) (Раковская, 2001).

Исследуемый участок в регионе южного Алтая расположен на высоте 2200 м в окрестностях Красной горы. На участке древесная растительность экотона горной лесотундры сформирована преимущественно кедром с примесью лиственницы и ели.

2.1.2 Физико-географическое и климатическое описание районов исследований в пределах хребта Хамар-Дабан

Для сравнения реакции темнохвойных древостоев на изменения климата анализировался также радиальный прирост деревьев *Pinus sibirica*,

произрастающих в зонах усыхания темнохвойной тайги хребта Хамар-Дабан (рис. 2).

Хамар-Дабан — сложенный раннепротерозойскими комплексами хребет, располагающийся к югу от Байкала, протяженностью более чем 350 км в широтном направлении и шириной в 50—60 км.

Склоны Хамар-Дабана, примыкающие к юго-западному берегу Байкала, являются самым влажным местом в Прибайкалье (около 1200 мм осадков в год) (Сороковикова и др, 2001) и отличаются богатой растительностью. Климат северной части Хамар-Дабана — байкальский, умеренный и влажный, с осадками до 1300 мм в год; в высокогорных районах — 2000 мм и более. Среднемесячная температура воздуха на северном макросклоне Хамар-Дабана составляет в июле 14-18 °С; средняя температура января составляет минус 16 — 18 С° (Синюкович, Чумакова, 2009). Среднегодовая температура воздуха в горах (метеостанция Хамар-Дабан) составляет —3.4 °С, а на побережье около 0°С (Латышева и др., 2009). Годовая сумма осадков на метеостанции «Кабанск» (460 м над у.м.) 350 мм в год, метеостанции «Хамар-Дабан» (1442 м над у.м.) 1450 мм. Южный макросклон характеризуется резко континентальным климатом.

Растительность хребта Хамар-Дабан имеет выраженную высотную поясность. На высотах до 1500-1600 м преобладают пихтово-кедровые древостои. Верхняя граница леса сформирована сосной кедровой. Растительность подгольцового пояса (до 1700 м) представлена пихтово-кедровым редколесьем, кустарниками и субальпийскими лугами. Выше располагается горная тундра.

На территории хребта Хамар-Дабан заложено 6 пробных площадей на высотах от 700 до 1000 метров, где преобладают пихтово-кедровые древостои. Исследования выполнялись по трансекте, ориентированной по градиенту высоты; начало трансекты соответствовало границе сомкнутых темнохвойных древостоев в долине р. Мысовка, конец — границе сомкнутых темнохвойных древостоев на южном склоне Хамар-Дабана.

2.2 Методы исследований

2.2.1 Наземные исследования в экотоне горной лесотундры

В ходе наземных обследований в экотоне горной лесотундры в горах Западного Саяна, Кузнецкого Алатау и горах Алтая производилась закладка площадок согласно «высотно-градиентной» методике (Шиятов, 1986; Санников и др., 2004).

Экотон верхней границы древесной растительности включает несколько категорий верхних пределов древесной растительности (Горчаковский, Шиятов, 1985).

- 1. Верхняя граница отдельных деревьев линия, соединяющая самые верхние точки произрастания отдельных деревьев (стволовой, кустовой или стланиковой формы роста).
- 2. Верхняя граница групп деревьев (редин) линия, соединяющая самые верхние местонахождения отдельных деревьев или их небольших групп, а также подрост и виды, характерные для нижних ярусов лесных фитоценозов.
- 3. Верхняя граница островных мелколесий (редколесий) линия контакта между самыми верхними лесными фитоценозами и примыкающими к ним нелесными. Лесными признаются участки растительности, где выражен древесный ярус, высота деревьев превышает высоту кустарникового яруса в 2-3 раза, сомкнутость крон деревьев 0,1 и более, а средний диаметр участков не менее чем в 5 раз превышает среднюю высоту древесного яруса.
- 4. Верхняя граница сплошных лесов расположена ниже границы островных мелколесий, где лесные фитоценозы обычно смыкаются, образуя более или менее сплошные массивы

На склоне закладывались трансекты от верхней границы произрастания деревьев до границы сомкнутого леса (рис. 4). Учет возобновления производился на учетных площадках (УП) размер которых варьировал в зависимости от густоты возобновления от 3х3 до 10х10 м (при трехкратной повторности); подсчитывали общее количество возобновления (высотой до 2.5 м), определяли возраст каждого

деревца, оценивали его благонадежность (благонадежный и не благонадёжный; к благонадежному относится подрост с прогрессирующим апикальным приростом).

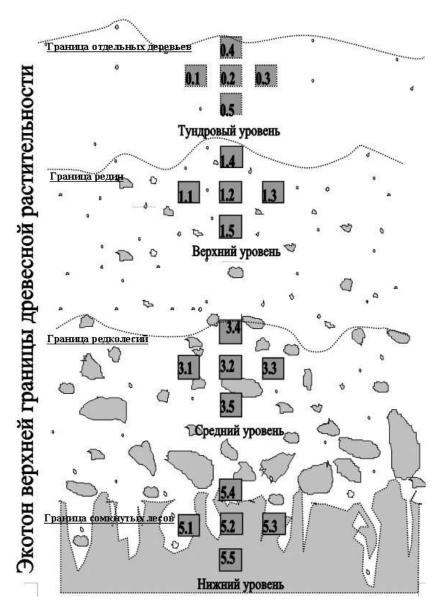


Рис. 4. Общая схема закладки профиля (Шиятов, 1986)

Координаты центра каждой УП фиксировались прибором GPS с точностью +/-15 м. На каждой УП описывали тип леса, рельеф, видовой состав древостоя, средние диаметр и высоту деревьев, экзогенные воздействия (пожары, рубки), кустарниковый ярус, мертвый и живой напочвенный покров, тип почвы.

2.2.2 Наземные исследования в зонах усыхания темнохвойной тайги

В ходе наземных обследований производилась закладка круговых перечетных площадок постоянного радиуса (ПП) радиусом 9.8 метра (Инструкция ..., 1995). Координаты центра каждой ПП фиксировались прибором GPS с точностью +/-15 м.

На каждой ПП описывали тип леса, топографические характеристики рельефа (направление, крутизна, выпуклость/вогнутость склона, высота над у.м.), видовой состав и количество деревьев, средние диаметр и высоту деревьев, экзогенные воздействия (пожары, рубки), кустарниковый ярус, мертвый и живой напочвенный покров, тип почвы; подсчитывали общее количество возобновления (высотой до 2.5 м), определяли возраст каждого деревца, оценивали его благонадежность по внешнему виду.

На площадках определялось жизненное состояние деревьев. Отмечалось также поражение грибными фитопатогенами, а также признаки заселения насекомыми.

2.2.3 Сбор, подготовка и измерение ширины годичных колец образцов древесины

Образцы для дендрохронологического анализа отбирались в виде кернов или спилов. В зоне усыхания темнохвойной тайги в пределах ПП деревья для взятия образцов отбирались в случайном порядке на территории ~0.5га, относительно уровня моря образцы отбирались на высоте +/-10 метров от точки фиксации координат ПП.

Образцы для дендрохронологического анализа брались на высоте груди (~1.3 м) приростным буравом, либо выпиливались мотопилой по всему диаметру дерева.

В экотоне горной лесотундры образцы отбирались по всей длине трансекты в достаточном для построения древесно-кольцевой хронологии количестве (минимум 15-20 образцов).

Для взятия образца в виде керна используется таксационный бур (рис. 5). Бур располагают перпендикулярно продольной оси ствола дерева и производят бурение, после чего экстрактором извлекают керновый карандаш. Керн упаковывается в специальные тубы, диаметр которых на 2-3 мм превышает диаметр образцов, подписывается порода дерева, дата и место сбора.

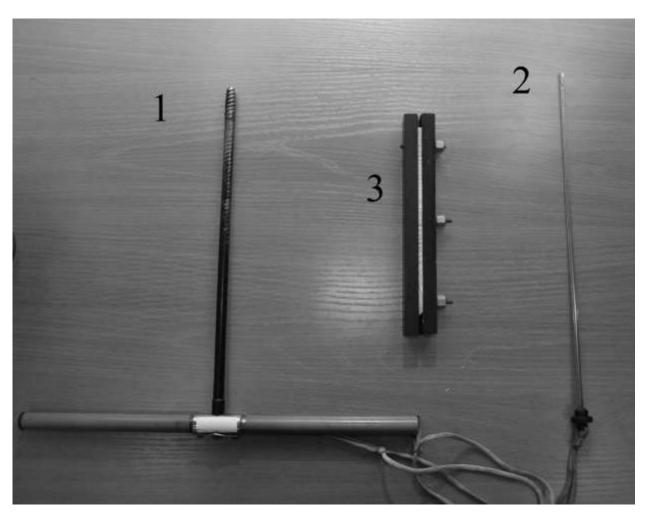


Рис. 5. Дендрохронологический бурав: 1 — трубка бурава, 2 — экстрактор, 3 — керн, закреплённый в тисках.

Обработка и подготовка материала производится в лабораторных условиях. Керн наклеивается на деревянную подложку, смачивается водой или глицерином. Подрезка осуществляется с помощью скальпеля, при этом лезвие располагается под наименьшим углом относительно керна, и снимается слой за слоем. После подрезки керн контрастируется. Для повышения контрастности границ между клетками и годичными кольцами можно использовать такие способы, как смачивание поверхности образца водой, масляными жидкостями или втиранием порошка. Основным использованным методом являлось втирание контрастирующего порошка, который забивается в клеточные поры и позволяет лучше дифференцировать годичные кольца.

Для построения хронологий у каждого керна измеряется ширина годичных колец с помощью специализированного оборудования. Аппарат состоит из стереомикроскопа, осветительной системы, компьютера и станции по измерению ширины годичных колец LinTab 3 фирмы Rinntech (Rinn, 1996). В результате измерений в программе TSAPDOS строится график, где по оси абсцисс откладываются годы, а по оси ординат – ширина годичных колец с точностью 0,01 мм. После измерения всех образцов получают несколько серий, которые затем перекрёстно датируют.

Метод перекрёстной датировки основан на использовании неповторимого во времени рисунка годичных колец древесины. Перекрёстная датировка — это сравнение рисунков колец у различных деревьев и выбор точного места, где найдено соответствие в характере изменчивости показателей радиального прироста между рассматриваемыми образцами (Шиятов, 1973; Fritts, 1976; Holmes, 1983; Schweingruber, 1996). Этот метод позволяет выявлять нарушения синхронности в пределах отдельных временных интервалов и выявить точное положение ложных и выпавших колец. В настоящее время для проведения абсолютных и относительных датировок широко используются специальные компьютерные программы. Для визуальной оценки выпавших колец удобно использовать программу TSAP, которая позволяет оперировать с графиками прироста годичных колец (Шиятов и др., 2000).

Количество выпавших или ложных колец, а также качество измерений и перекрестной датировки определяется полуавтоматическим способом с помощью программы СОFECHA (Holmes, 1983). Исследуемые ряды ширины годичных колец разбиваются на перекрывающиеся сегменты. Длина сегмента по умолчанию составляет 50 лет, а шаг перекрытия – 25 лет, данные параметры можно изменять в

настройках программы. В процессе проверки качества перекрестной датировки определяется коэффициент корреляции между сегментом и усредненной хронологией, после чего происходит смещение сегмента на один год вперед или назад, и процедура повторяется. Результатом работы программы является ряд межсериальных коэффициентов корреляции для каждого сегмента. Анализ этих рядов позволяет определить наличие ложного или отсутствие того или иного годичного кольца.

2.2.4 Построение древесно-кольцевых хронологий

Широко известно, что в параметрах годичных колец помимо сигналов, отражающих влияние климатических переменных на радиальный прирост деревьев, содержатся сигналы неклиматической природы. Такими сигналами являются физиологические тренды, связанные с возрастными изменениями, отражение почвенных условий, конкурентных взаимоотношений и различных катастрофических факторов. Для значительного снижения или устранения подобных сигналов в дендрохронологии применяется процедура стандартизации, которая также преобразует временные ряды ширины годичных колец к временным рядам безразмерных индексов со средним 1.0 и относительно постоянной дисперсией (Douglass, 1919; Fritts, 1976).

Преобразование исходных рядов измерений выполняется по формуле (1):

$$I_t = \frac{R_t}{G_t} \ (1)$$

где I_t - нормированная ширина (индекс) годичного кольца, образованного в t-й календарный год; R_t – абсолютное значение ширины годичного кольца (мм); G_t – соответствующее значение на кривой временного тренда (мм).

Стандартизация абсолютной погодичной изменчивости радиального прироста деревьев есть решение статистической модели (2) с учетом того, что

изменчивость прироста обусловлена не климатическими и климатическими факторами:

$$R_t = A_t + C_t + \delta D_{1t} + \delta D_{2t} + E_t$$
, (2)

где R_t — ширина кольца в год t; A_t — возрастной тренд в ряду ширины годичных колец; C_t — климатическая компонента; δD_{1t} — отклонения в росте, обусловленные эндогенными факторами; δD_{2t} — отклонения в росте, обусловленные экзогенными факторами неклиматической природы (пожары, насекомые и др.); E_t — изменчивость, не учтенная перечисленными выше компонентами; δ — множитель, учитывающий действие эндо- и экзогенных факторов на данном интервале времени (0 или 1).

Изменение G_t во времени или от возраста дерева можно представить функцией (3) от перечисленных факторов, за исключением климатической компоненты:

$$G_t = f_t(A_t, \delta D_{1t}, \delta D_{2t})$$
(3)

Корректно подобранная функция G_t превращает нестационарные ряды абсолютных хронологий в стационарные ряды индексов прироста, где математическое ожидание и дисперсия постоянны, и к таким хронологиям можно применять полный спектр методов статистики случайных стационарных процессов (Fritts, 1976; Мазепа, 1982; Cook, Kairiukstis, 1990; Schweingruber, 1996; Шиятов, 2000).

Для проведения процедуры стандартизации используется ряд специализированных программ. В наших исследованиях стандартизация осуществлялась в программе ARSTAN. Данный программный продукт имеет ряд настраиваемых опций, в том числе выбор функции для устранения возрастного тренда. Программа выполняет трансформацию исходных абсолютных рядов в безразмерные индексы ширины годичных колец. В данной работе тренд G_t устранялся для каждого отдельного дерева с помощью функции линейной регрессии или отрицательной экспоненты. Индексированные хронологии ширины годичных колец содержат в себе помимо климатических сигналов особенности

экологических процессов каждой пробной площади и особенности развития древостоя. Данный факт позволяет решать с помощью древесно-кольцевых хронологий целый ряд задач дендроэкологии.

Для получения индексированных обобщенных древесно-кольцевых хронологий конкретной пробной площади индексы прироста отдельных деревьев в пределах пробной площади усреднялись.

древесно-кольцевые Широко известно, хронологии обладают что определенной инерционностью или автокорреляцией, вызванной физиологическими причинами (Fritts, 1976; Meko, 1981; Monserud, 1986). Чаще всего такую составляющую моделируют авторегрессионным (AR) процессом, разработанным в теории временных рядов (Cook, Holmes, 1986). Индивидуальные стандартизированные хронологии моделировались процессом AR в программе ARSTAN (Holmes et. al., 1983). В результате получали так называемые «остаточные» (residual) хронологии, В которых сведена до минимума автокорреляционная составляющая.

2.2.5 Функции отклика древесно-кольцевых хронологий на воздействие климатических факторов

Степень изменчивости годичного прироста, обусловленную климатическими изменениями, принято оценивать, используя эмпирический подход, а именно построение и анализ функций отклика нормированной ширины годичных колец (индексов) на влияние климатических факторов. Для построения функций отклика принято использовать два подхода (Fritts, 1976; Cook et al., 1990):

- анализ парных корреляций между параметрами радиального прироста (шириной или индексами ширины годичных колец) и климатическими переменными;
 - уравнения множественной регрессии (4):

$$x = \sum_{i} \alpha_i y_i$$
, (4)

где x— нормированная ширина годичного кольца, y_i — климатические переменные, α_i — коэффициенты, характеризующие связь радиального роста дерева с изменением погодных условий.

Для проведения дендроклиматического анализа в качестве переменных климата часто выступают среднемесячные значения температуры воздуха и месячных осадков (Fritts, 1976; Cook, Kairiukstis, 1990). Чаще анализируются данные за гидрологический год, т.е. сентябрь предшествующего года — август текущего. Кроме показателей температуры и осадков в дендроклиматическом анализе могут использоваться параметры продолжительности солнечного сияния и облачности (Zong Shan Li et. al., 2012), атмосферного увлажнения (упругость водяного пара, относительная влажность, дефицит водяного пара), а также аридности климата. Одним из широко используемых показателей аридности климата является индекс сухости SPEI. SPEI представляет меру интенсивности и длительности засухи (Vicente-Serrano et al., 2010). SPEI определяется как разность (D_i) между величинами осадков (P_i) и потенциальной эвапотранспирации (PET_i), где i — период времени (5):

$$D_i = P_i - PET_i$$
. (5)

РЕТ (мм) вычисляется по формуле (6):

$$PET=16\times K\times (10\times T\times I^{-1})^m, (6)$$

Где T— средняя месячная температура в °C; I—индекс потока тепла, m — коэффициент, зависящий от I, K— корректирующий коэффициент, вычисляемый как функция широты и времени года, учитывающий продолжительность солнечного сияния в течение дня. Данные SPEI получены с сайта http://sac.csic.es/spei; пространственное разрешение $-0.5^{\circ} \times 0.5^{\circ}$.

В работе также использовались данные влажности «корнеобитаемого слоя» (0-100 см, рассчитанные на основе непосредственных данных количества осадков с учётом условий земной поверхности) (Global Modeling..., 2015). Они представлены данными MERRA-2 с пространственным разрешением $0.5^{\circ} \times 0.625^{\circ}$ за период с 1980 года.

ГЛАВА 3. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ХРОНОЛОГИЙ PINUS SIBIRICA, LARIX SIBIRICA, ABIES SIBIRICA И BETULA TORTUOSA ЭКОТОНА ГОРНОЙ ЛЕСОТУНДРЫ АЛТАЕ-САЯНСКОГО РЕГИОНА

Для проведения сравнительного анализа было построено 12 хронологий для четырёх модельных древесных пород. Все построенные хронологии являются обобщенными хронологиями первого порядка (Ваганов и др., 1996).

Хронологии представлены тремя видами хвойных деревьев и одним видом лиственных: Larix sibirica, Abies sibirica, Pinus sibirica и Betula tortuosa

Хронологии были получены с шести участков, расположенных в экотоне горной лесотундры (переходная зона между верхним пределом произрастания возобновления и границей сомкнутых древостоев (Shiyatov et al., 2007)) Алтае-Саянского региона (рис. 7): три участка (1-3) располагались в экотоне горной лесотундры Кузнецкого Алатау (южнее и севернее поселка Приисковый и западнее поселка Коммунар), два участка - в экотоне горной лесотундры Западного Саяна (4,5; на границе республик Хакасия и Тува в районе Сотого перевала и в природном парке Ергаки - в окрестностях Каменного города), один участок - в экотоне горной лесотундры южного Алтая («Красная гора», 6). Пробные площади располагались в диапазоне высот от 1300 до 2200 м.н.у.м.

На участке 1 (Кузнецкий Алатау) экотон горной лесотундры сформирован древесными растениями всех изучаемых видов. На участках 2 и 3 практически не встречается лиственница. На участке 2 пихта формирует верхнюю границу леса (рис. 6).

В экотоне горной лесотундры на участке 4 (Западный Саян) произрастает преимущественно сибирская сосна, лиственница встречается единично, чаще в виде молодых растений вокруг единичного плодоносящего перестойного дерева. На участке 5 на верхний предел распространения выходит только сибирская сосна.

На участке 6 (Алтай) древесная растительность экотона горной лесотундры сформирована преимущественно сибирской сосной с примесью лиственницы и ели.



Рис. 6. Форма произрастания пихты на участке 2 (Кузнецкий Алатау)

Для участка 1 были построены хронологии по образцам пихты, сибирской сосны и лиственницы. Наибольшая выборка получена для лиственницы (57 образцов), для сибирской сосны выборка составила 20 образцов, для пихты — 15. Кроме того была составлена хронология по образцам березы — 24 образца. В общей сложности было измерено 116 образцов.

На участке 2 были составлены хронологии по образцам пихты и сибирской сосны, при этом хронология по образцам сибирской сосны носит вспомогательный характер из-за недостаточной выборки (всего 6 образцов), в то время как выборка образцов пихты составляет 16 образцов. Всего для данной пробной площади было измерено 22 образца.

Для участка 3 были составлены хронологии по образцам сибирской сосны и пихты, а также березы. Выборка деревьев сибирской сосны составила 34 образца, пихты -27, березы -40.

На 4, 5 и 6 участках произрастали только деревья сибирской сосны. На участке 4 выборка составила 70 образцов, на участке 5 – 42 образца, на участке 6 – 52 образца.

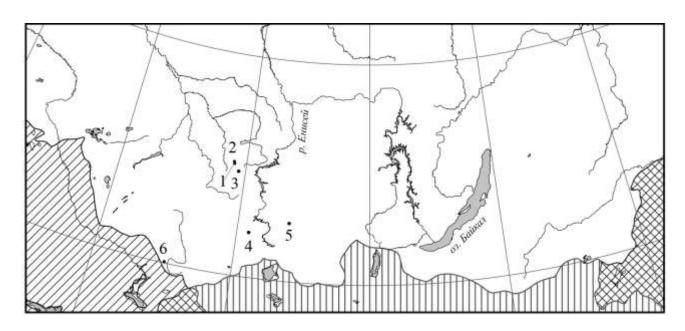


Рис. 7. Карта района исследований с указанием положения пробных участков.

В общей сложности было проанализировано 57 образцов лиственницы, 224 образца сибирской сосны, 58 образцов пихты, а также 64 образца березы. Общая выборка составила 403 образца и около 50000 измеренных колец.

3.1 Общий анализ усредненных хронологий

Для общего сравнения были выбраны усредненные хронологии, которые в последующем обрабатывались 5-летней скользящей средней для усиления низкочастотной динамики. Процедура детрендирования не проводилась в связи с тем, что на верхнем пределе произрастания возрастной тренд выражен значительно слабее, нежели чем в сомкнутых древостоях. На первое место здесь выходят климатические факторы, в частности температура окружающего воздуха (Holtmeier, 2009).

Кроме того, процедура детрендирования элиминирует не только возрастной тренд, но и большую часть низко- и среднечастотных климатических сигналов. Таким образом, информация, заключенная в них, остаётся без внимания, а акцент анализа смещается в сторону высокочастотной изменчивости (Melvin, Briffa, 2008).

Анализ индивидуальных хронологий, а также сравнение усредненных хронологий разных возрастных групп (рис. 20-22) показал значительную синхронность реагирования на изменения внешней среды.

Сравнительный анализ проводился для отрезков хронологий с 1940 по последний год хронологии. В дальнейшем эти отрезки будут использоваться для проведения дендроклиматического анализа, так как именно с начала 1940-х начинается период достоверных и однородных метеорологических рядов.

Как общий показатель тенденций роста проводилась оценка изменения среднего абсолютного радиального прироста деревьев за период 1990-2010, когда результат воздействия климатических изменений достаточно выражен, относительно среднего прироста за период 1950-1970, то есть до начала периода потепления.

3.1.1 Общий анализ прироста древесных растений экотона горной лесотундры Кузнецкого Алатау

Все хвойные деревья с участка 1 увеличивают прирост за последние десятилетия (рис. 8). За период с 1990 по 2010 гг. по сравнению с аналогичным периодом 1950 - 1970 гг. прирост сибирской сосны увеличился на ~40%, лиственницы на ~35%. Пихта увеличила прирост на 60%.

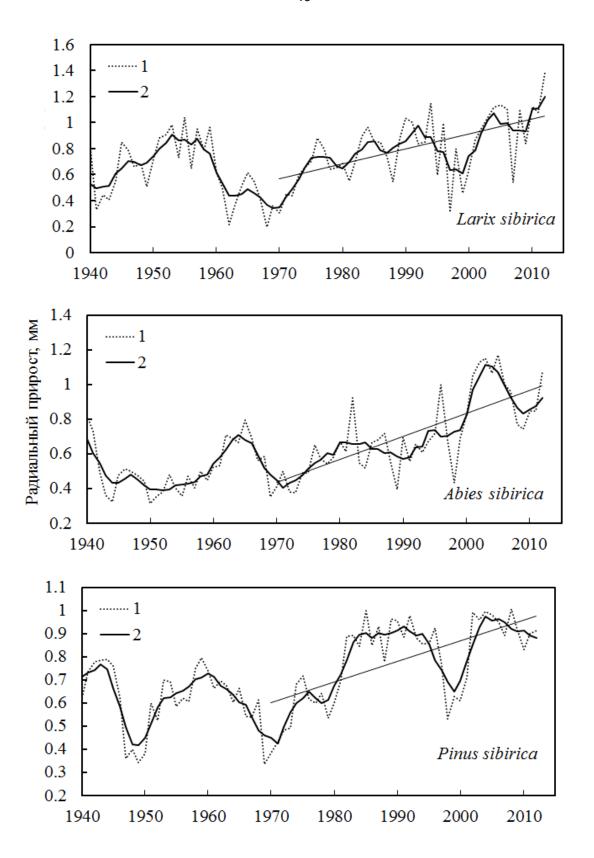


Рис. 8. Усредненные абсолютные древесно-кольцевые хронологии (ДКХ), составленные по образцам хвойных видов деревьев экотона горной лесотундры Кузнецкого Алатау (Участок 1): 1 – усредненная ДКХ (мм), 2 – усредненная ДКХ, обработанная 5-летней скользящей средней.

У всех деревьев наблюдается синхронный спад прироста в начале 1970-х. Для деревьев лиственницы данный спад привел к абсолютному минимуму прироста за исследуемый период. В дальнейшем присутствует тренд на увеличение прироста.

Деревья пихты в 1970-х возвращаются к уровню прироста 1950-х после некоторого ускорения прироста в 1960-х. В дальнейшем также наблюдается тренд возрастания прироста с сильным ускорением в 2000-х

У деревьев сибирской сосны проявляются два минимума прироста – в начале 1950-х и 1970-х. В эти периоды падение прироста составляет до 50% относительно предыдущих (начало 1940-х и начало 1960-х). Далее наблюдается резкое возрастание прироста вплоть до начала 1980-х, когда, за некоторым исключением (конец 1990-х), максимумы прироста стабилизируются на уровне, примерно на ~40% превышающем максимумы прироста за период 1940-1980.

В отличие от хвойных, деревья березы практически не увеличивают средний прирост (лишь $\sim 10\%$, рис. 9).

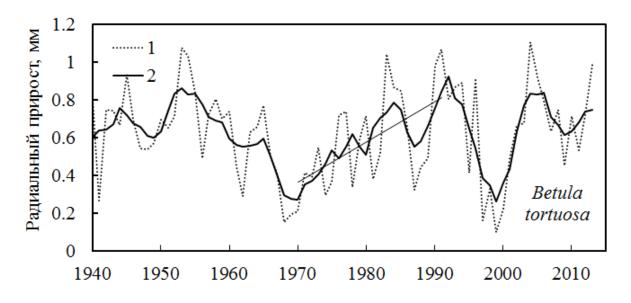


Рис. 9. Усредненная абсолютная ДКХ, составленная по образцам березы экотона горной лесотундры Кузнецкого Алатау (Участок 1): 1 — усредненная ДКХ (мм), 2 — усредненная ДКХ, обработанная 5-летней скользящей средней.

Постепенный спад прироста деревьев берёзы наблюдался с начала 1950-х до начала 1970-х, когда прирост достигает локального минимума. В последующем

деревья демонстрируют тренд на восстановление прироста вплоть до начала 1990-х. В конце 1990-х зафиксирован абсолютный минимум прироста с последующим восстановлением до уровня начала 1990-х. В данный период также наблюдались локальные минимумы прироста у хвойных деревьев, сильнее проявившиеся у деревьев сибирской сосны и слабее — у деревьев пихты. В целом у деревьев березы за исследованный период максимумы прироста остаются на одном уровне.

На участке 2 за последние десятилетия, как и на участке 1, наблюдаются тренды на увеличение прироста (рис. 10). Однако на данном участке амплитуда колебаний прироста выше, чем на участке 1. Для пихты она составляет 2,15 мм (против 0,85мм на первом участке), а для сибирской сосны – 1 мм (против 0,7мм на первом участке).

У деревьев пихты положительный тренд прироста появляется в начале 1970-х с сильным ускорением в конце 1990-х. Стоит отметить, что условия произрастания на данном участке для пихты более суровые, чем на участке 1. Пихта формирует здесь верхнюю границу леса и регулярно подвергается влиянию снеговой абразии, о чем свидетельствует ее форма (рис. 6). В то же время в период потепления (1970-2012) прирост значительно увеличивается - 2.15±0.18мм против 0.85±0.07мм на участке 1. Абсолютный минимум отмечен в начале 1970-х. За период с 1990 по 2010 гг. по сравнению с периодом 1950 - 1970 гг. прирост пихты увеличился на ~210%.

Для деревьев сибирской сосны динамика прироста в общих чертах аналогична деревьям с участка 1: минимумы в начале 1950-х и начале 1970-х, но менее выраженные на общем фоне, локальный минимум в начале 1960-х, возрастание прироста с начала 1970-х, локальный спад прироста в начале 2000-х. Средние значения прироста также сопоставимы: 0.60±0.05мм против 0.62±0.06мм на участке 1 за период 1940-1969, 0.79±0.05мм против 0.83±0.08мм на участке 1 за период 1970-2012. Однако прирост на участке 2 за последний период обладает большей изменчивостью: стандартное отклонение 0,26 против 0,18 на участке 1. За период с 1990 по 2010 гг. по сравнению с периодом 1950 - 1970 гг. прирост сибиркой сосны увеличился на ~55%.

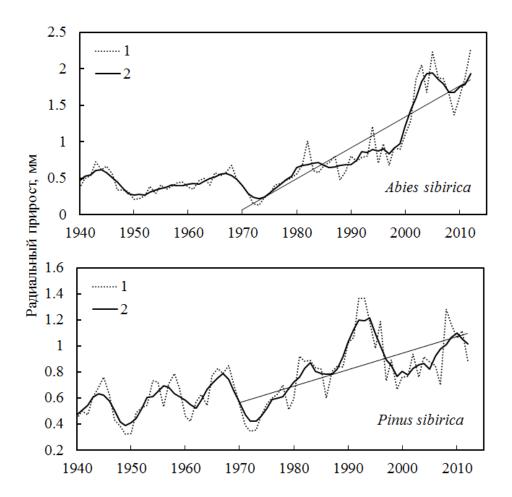


Рис. 10. Усредненные абсолютные ДКХ, составленные по образцам хвойных видов деревьев экотона горной лесотундры Кузнецкого Алатау (Участок 2): 1 — усредненная ДКХ (мм), 2 — усредненная ДКХ, обработанная 5-летней скользящей средней.

Участок 3 характеризуется наиболее благоприятными топографическими условиями из всех пробных площадей Кузнецкого Алатау. При этом за период потепления прирост значительно увеличивает лишь сосна сибирская (~45%; рис. 11).

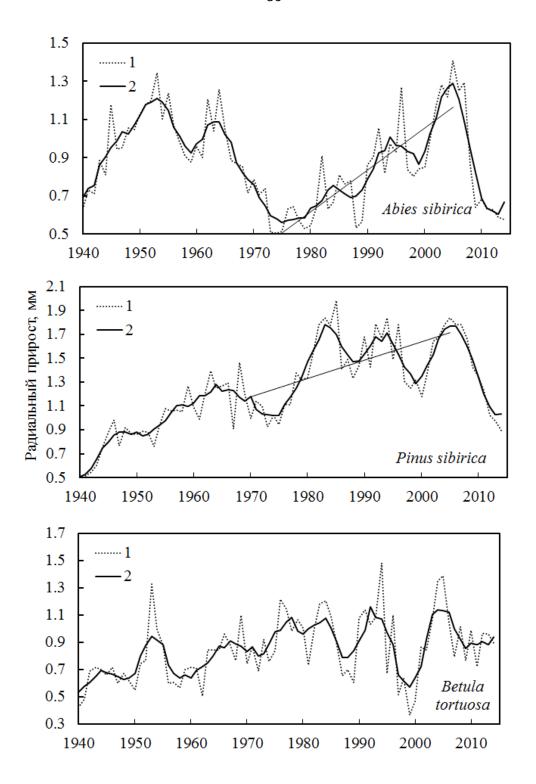


Рис. 11. Усредненные абсолютные ДКХ, составленные по образцам древесных видов деревьев экотона горной лесотундры Кузнецкого Алатау (Участок 3): 1 — усредненная ДКХ (мм), 2 — усредненная ДКХ, обработанная 5-летней скользящей средней.

Прирост пихты практически не изменяется, несмотря на сильное падение к началу 1970-х (рис. 11). Как и у сибирской сосны на участке 2, наблюдается локальный минимум в середине 1960-х. После 1970 года наблюдается тренд на восстановление прироста с ускорением в начале 2000-х. Однако темпы прироста во второй половине 2000-х резко падают до уровня прироста начала 1970-х. Стоит отметить, что максимумы значений прироста за периоды до и после 1970-1980 находятся приблизительно на одном уровне ~1,4мм. В период восстановления прироста наблюдаются локальные минимумы в конце 1980-х и конце 1990-х.

Динамика прироста деревьев сибирской сосны на участке 3 (рис. 11) схожа с таковой на участке 1. Но, в отличие от участка 1, сибирская сосна на участке 3 увеличивает прирост до 1970 года. Далее, как и на первом участке, наблюдается спад и локальный минимум, с середины 1970-х темпы прироста ускоряются и в начале 1980-х стабилизируются по показателям максимальных значений. Как и у пихты, наблюдаются локальные минимумы в конце 1980-х и конце 1990-х. Уровень прироста во второй половине 2000-х также падает до уровня прироста начала 1970-х.

Абсолютный минимум прироста березы наблюдается конце 1990-х (рис. 11), как и на участке 1. При этом заметного спада прироста в начале 1970-х нет. До середины 1990-х присутствует тренд на увеличение прироста.

3.1.2 Общий анализ прироста древесных растений экотона горной лесотундры Западного Саяна

Деревья сибирской сосны на участке 4 (Западный Саян, рис. 12) до 1970 года повторяют динамику прироста деревьев сибирской сосны с участков 1 и 2 с локальными минимумами в начале 1950-х и 1970-х. Абсолютный минимум наблюдается в 1988 году.

После 1970 года динамика прироста более схожа с деревьями пихты с тех же участков. Наблюдается характерное возрастание прироста с середины 1970-х с

замедлением к середине 1980-х и резким ускорением в конце 1990-х. С 2002 года интенсивность прироста падает.

За период с 1990 по 2010 гг. по сравнению с периодом 1950 - 1970 гг. прирост увеличился на \sim 35%.

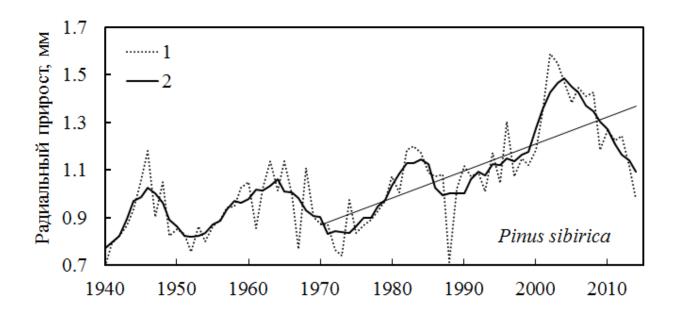


Рис. 12. Усредненная абсолютная ДКХ, составленная по образцам сосны сибирской экотона горной лесотундры Западного Саяна (Участок 4): 1 — усредненная ДКХ (мм), 2 — усредненная ДКХ, обработанная 5-летней скользящей средней.

Динамика прироста сибирской сосны с участка 5 (Западный Саян, рис. 13) отличается от таковой с других пробных площадей. Здесь наиболее выражен спад в конце 1980-х. В то же время наблюдаемых на других участках значительных спадов прироста в начале 1950-х и 1970-х не выявлено. Как и на участке 4 выражен локальный минимум 1988 года и спад прироста после 2002 года, последовавший за ускорением прироста конца 1990-х.

За исследуемый период наблюдается тренд на постепенное увеличение прироста, что, несмотря на спад середины 1980-х—середины 1990-х, обеспечивает более высокие средние показатели прироста за последние десятилетия. За период с

1990 по 2010 гг. по сравнению с периодом 1950 - 1970 гг. прирост увеличился на ~65%.

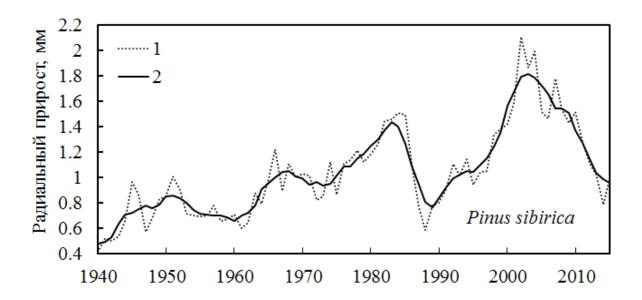


Рис. 13. Усредненная абсолютная ДКХ, составленная по образцам сосны сибирской экотона горной лесотундры Западного Саяна (Участок 5): 1 — усредненная ДКХ (мм), 2 — усредненная ДКХ, обработанная 5-летней скользящей средней.

3.1.3 Общий анализ прироста древесных растений экотона горной лесотундры южного Алтая

Прирост сибирской сосны на участке 6 («Красная гора», Алтай) схож с динамикой прироста пихты на участке 2 (Кузнецкий Алатау). Возрастание скорости прироста началось с середины 1970-х с локальным пиком в 1983 году и ускорением прироста в начале 2000-х (рис. 14). В то же время наблюдается характерный для деревьев сибирской сосны с других пробных площадей спад в начале 1950-х.

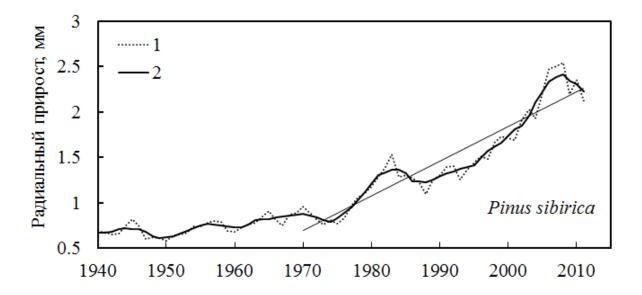


Рис. 14. Усредненная абсолютная ДКХ, составленная по образцам сосны сибирской экотона горной лесотундры Красной горы (Алтай, Участок 6): 1 — усредненная ДКХ (мм), 2 — усредненная ДКХ, обработанная 5-летней скользящей средней.

Как и у пихты на участке 2, хронология сибирской сосны на участке 6 характеризуется большой амплитудой прироста — 1,95 мм, хотя и несколько уступает пихте (2,15 мм). За период потепления (с 1970 года) средний прирост составил 1,48±0.15мм против 0,73±0.03мм за период, предшествующий потеплению (1940-1969), а за период с 1990 по 2010 гг. по сравнению с предшествующим аналогичным периодом (1950 - 1970 гг.) прирост увеличился на ~140%.

3.2 Сравнительный анализ хронологий исследуемых видов по всем ПП в пределах Алтае-Саянской горной страны

Для оценки синхронности колебаний прироста использовались коэффициенты корреляции между усредненными хронологиями (УХ) и усредненными хронологиями, обработанными 5-летней скользящей средней (УХСС). В среднем коэффициент корреляции между УХСС выше на 0,05, чем между УХ (таблица 1).

Наименьшей синхронностью с остальными хронологиями обладают деревья пихты с участка 3 и деревья березы с участка 1 (Кузнецкий Алатау). Средние коэффициенты корреляции с другими хронологиями (в дальнейшем будут приводиться коэффициенты корреляции для УХ) для них составляют 0,17 и 0,28 соответственно. Также это единственные хронологии, у которых коэффициенты корреляции между УХСС ниже, чем между УХ (в среднем на 0,03).

Хронология березы с участка 1 имеет значимые коэффициенты корреляции с хронологиями сибирской сосны и лиственницы с участка 1, березы с участка 3. Максимальные корреляции зафиксированы именно с хронологиями лиственницы и березы, что, возможно, связано со схожим воздействием факторов внешней среды на листопадные виды на территории двух участков. Аналогичная ситуация наблюдается и для хронологий лиственницы с участка 1 и березы с участка 3, когда коэффициенты корреляции относительно высокие (хотя и не всегда максимальные) именно с листопадными видами.

Средний коэффициент корреляции между хронологиями сибирской сосны составляет 0,66. Минимальные коэффициенты корреляции наблюдаются между хронологией с участка 4 и хронологиями с участков 1 и 2 (0,42 и 0,45 соответственно). Наибольшая синхронность зафиксирована между хронологиями на участках 4, 5 и 6. Средний коэффициент корреляции между ними составляет 0,81.

Деревья пихты с участков 1 и 2 показывают довольно сильную синхронность хронологий (коэффициент корреляции 0,83). При этом корреляции с хронологией пихты 3 участка низкие и не достигают уровня значимости (в среднем 0,25).

На участке 1 максимальный коэффициент корреляции зафиксирован между хронологиями лиственницы и березы (0,67), а наименьший – между хронологиями берёзы и пихты (0,12). Далее идут хронологии пихты и сибирской сосны (0,59), лиственницы и сибирской сосны (0,54), березы и сибирской сосны (0,42), Таким образом, хронологии можно сгруппировать по признаку листопадности – листопадные лиственница и береза, вечнозеленые пихта и сибирская сосна. При этом лиственница, в отличие от березы, сохраняет высокие коэффициенты корреляции с другими хвойными.

Группа вечнозеленых хвойных на участке 2 также показывает высокую синхронность прироста — коэффициент корреляции между хронологиями сибирской сосны и пихты 0,58.

На участке 3 наибольший коэффициент корреляции наблюдается между хронологиями сибирской сосны и березы (0,53), при этом коэффициенты корреляции хронологий обоих видов с хронологией пихты не пересекают уровень значимости (0,16 с сибирской сосной и 0,1 с березой). Важно отметить, что на данной пробной площади верхний ярус составляют деревья сибирской сосны и берёзы, деревья пихты располагаются под их пологом.

Таблица 1 Матрица коэффициентов корреляции между УХ (нижний левый угол), а также УХСС (верхний правый угол): полужирным шрифтом выделены значимые коэффициенты при уровне p<0.01.

	L. sibirica	P. sibirica	A. sibirica	B. tortuosa	P. sibirica	A. sibirica	P. sibirica	A. sibirica	B. tortuosa	P. sibirica	P. sibirica	P. sibirica (6)
L sibining (1)	z			0.69								
L. sibirica (1)	0.54	0.68	0.48		0.59	0.65	0.46	0.19	0.47	0.55	0.47	0.63
P. sibirica (1)	0.54		0.69	0.52	0.78	0.71	0.67	0.03	0.43	0.68	0.47	0.73
A. sibirica (1)	0.38	0.59		0.11	0.61	0.92	0.64	0.17	0.39	0.91	0.81	0.87
B. tortuosa (1)	0.67	0.42	0.13		0.31	0.23	0.15	0.38	0.38	0.18	-0.02	0.12
P. sibirica (2)	0.49	0.70	0.44	0.27		0.68	0.75	0.01	0.51	0.66	0.51	0.74
A. sibirica (2)	0.54	0.65	0.83	0.18	0.58		0.56	0.20	0.37	0.91	0.78	0.95
P. sibirica (3)	0.37	0.62	0.54	0.18	0.68	0.54		0.06	0.67	0.72	0.73	0.74
A. sibirica (3)	0.18	0.11	0.26	0.33	0.04	0.24	0.16		-0.07	0.28	0.08	0.08
B. tortuosa (3)	0.52	0.35	0.29	0.59	0.41	0.32	0.53	0.10		0.40	0.58	0.45
P. sibirica (4)	0.48	0.64	0.78	0.21	0.57	0.85	0.71	0.32	0.34		0.86	0.90
P. sibirica (5)	0.38	0.42	0.65	0.07	0.46	0.71	0.70	0.13	0.44	0.80		0.85
P. sibirica (6)	0.47	0.64	0.73	0.08	0.65	0.91	0.71	0.11	0.30	0.82	0.80	

3.3 Сравнение статистических параметров исследуемых хронологий

В пределах вида *Pinus sibirica* наибольшая средняя ширина годичного кольца (ШГК) отмечена на участке 3 (таблица 2). Наибольшие коэффициент вариации и стандартное отклонение среди хронологий сибирской сосны зафиксированы на участке 6. Деревья на данном участке, как было показано выше, также характеризуются наибольшей амплитудой прироста среди хронологий сибирской сосны (1,95 мм) за счет ускорения прироста в период потепления климата (с 1970 года). Постепенное ускорение прироста также отразилось в низком коэффициенте чувствительности и, соответственно, в высоком коэффициенте автокорреляции 1-го порядка.

Таблица 2 Характеристики усредненных абсолютных ДКХ за период с 1940 года.

	Период	Средняя ШГК	Коэф. вар.	Станд. отклон.	Автокорр.	Чувств.
L. sibirica (1)	1940-2012	0.74	35	0.26	0.55	0.28
P. sibirica (1)	1940-2012	0.72	25	0.18	0.83	0.12
A. sibirica (1)	1940-2012	0.63	35	0.22	0.79	0.18
B. tortuosa (1)	1940-2013	0.62	40	0.25	0.46	0.36
P. sibirica (2)	1940-2012	0.73	34	0.25	0.79	0.17
A. sibirica (2)	1940-2012	0.75	71	0.53	0.93	0.21
P. sibirica (3)	1940-2014	1.24	29	0.36	0.86	0.12
A. sibirica (3)	1940-2014	0.88	27	0.24	0.77	0.13
B. tortuosa (3)	1940-2014	0.85	28	0.24	0.50	0.21
P. sibirica (4)	1940-2014	1.04	20	0.20	0.77	0.10
P. sibirica (5)	1940-2015	1.04	35	0.36	0.87	0.14
P. sibirica (6)	1940-2011	1.16	46	0.54	0.98	0.07

Хронология пихты на участке 2 характеризуется схожими показателями стандартного отклонения и коэффициента автокорреляции 1-го порядка, при этом коэффициент вариации выше. Также коэффициент чувствительности для данной хронологии пересекает отметку 0,2, более высокие коэффициенты чувствительности характерны только для группы листопадных видов (0,21 – 0,36). Кроме того, для них характерны наименьшие значения автокорреляции 1-го порядка (0,46 – 0,55).

3.4 Изменения в темпах прироста и динамики верхней границы леса деревьев экотона горной лесотундры за последнее столетие

В экотоне горной лесотундры наблюдаются различия показателей прироста за первые годы жизни дерева в зависимости от времени появления. На примере местообитаний с наиболее многочисленными выборками и продолжительными хронологиями (лиственница на участке 1, сибирская сосна на участках 3, 4 и 6) было отмечено, что с начала XX века средний прирост за первые 50 лет жизни дерева начал постепенно возрастать (рис. 15). При этом сохранилась группа «медленнорастущих» деревьев.

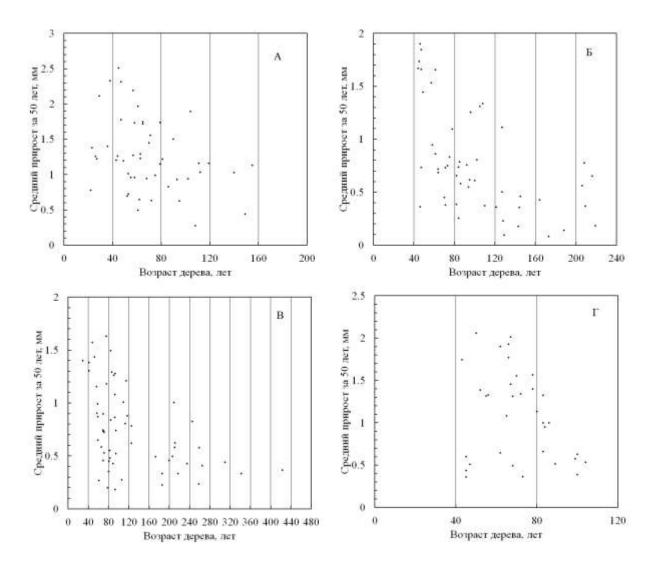


Рис. 15. Зависимость показателей прироста в первые пятьдесят лет жизни дерева от возраста дерева: A, Б, Γ – *Pinus sibirica*, B – *Larix sibirica* (A – участок 4, Б – участок 6, В – участок 1, Γ – участок 3)

Для деревьев лиственницы на участке 1 пороговым значением при переходе от когорты «медленнорастущих» к «быстрорастущим» является средний прирост за первые 50 лет жизни более ~1 мм. Аналогичные показатели для деревьев сибирской сосны с участков 3, 4 и 6 составляют приблизительно 1 мм, 1,5 мм и 1 мм соответственно. Стоит отметить, что на участке 4 деревья старше 200 лет не рассматриваются ввиду активного воздействия стволовых гнилей, уничтоживших данные по приросту за первые годы жизни. На участке 3 не отмечено живых деревьев сибирской сосны старше 120 лет, но присутствуют остатки древесины, количество годичных

колец в которых достигает 300 и более, однако датировать их посредством перекрестной датировки не удалось.

Популяция лиственницы на участке 1 представлена двумя когортами: «рефугиумной», сформировавшейся в малый ледниковый период (МЛП; А~230 л), и относительно молодой (А~80л) популяцией, сформировавшейся после окончания малого ледникового периода (~1850 г.). Деревья VII-VIII классов возраста на данном местообитании отмечены не были. Деревья в первой когорте представлены криволесьем с поврежденными либо усохшими вершинами, тогда как во второй преобладают прямоствольные формы. В данной выборке для части модельных деревьев были зафиксированы координаты и высота произрастания над уровнем моря (рис. 16).

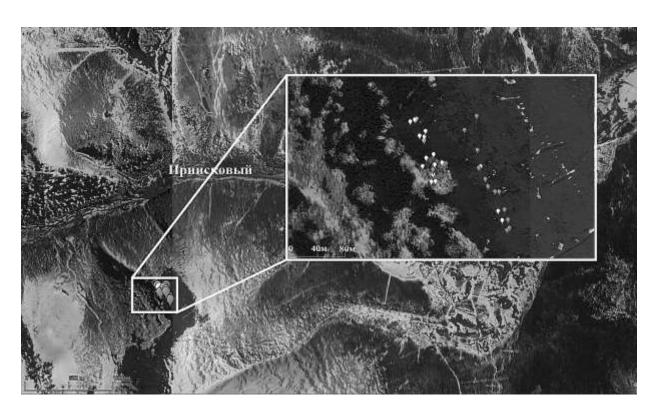


Рис. 16. Расположение «рефугиумных» (белые метки) и «средневозрастных» (серые метки) деревьев на участке 1.

Было установлено уменьшение возраста лиственницы с высотой над уровнем моря, что отображает динамику её продвижения по градиенту высоты с потеплением климата (рис. 17A). В когорте молодых деревьев выделяются

«быстро-» и «медленнорастущие» индивидуумы; последние локализовались преимущественно на верхней границе произрастания, а также в наименее защищенных от ветра элементах рельефа. Динамика прироста этих деревьев была близка к таковой для «рефугиумных» деревьев (рис. 17Б). Скорость продвижения лиственницы, рассчитанная по возрасту лиственницы в зоне рефугиума и на верхней границе её произрастания, оценивается в 1м/10лет.

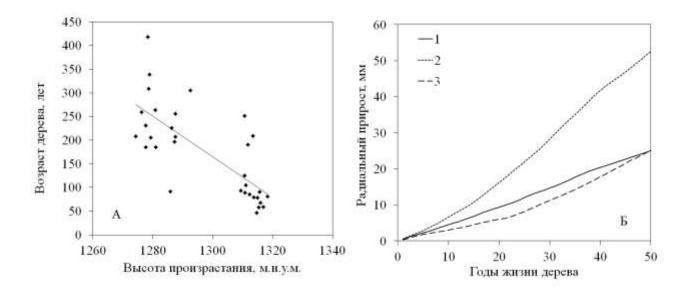


Рис. 17. А. Зависимость возраста лиственницы от высоты произрастания. Б. Интегральные кривые роста лиственницы: 1 — «старовозрастные» (A>200 л) деревья, 2 — «быстрорастущие» и (3) «медленнорастущие» деревья (A~80 лет): участок 1.

Средний прирост когорты «старовозрастных» деревьев за первые 50 лет жизни составляет 0.48 ± 0.09 мм, «медленнорастущих» - 0.62 ± 0.09 мм, «быстрорастущих» - 1.31 ± 0.09 мм.

Продвижение по градиенту высоты также зафиксировано нами для деревьев сибирской сосны на участке 5. Её продвижение на данном участке происходит «волнами» по градиенту высоты 1630-1640 м.н.у.м. (рис. 18).

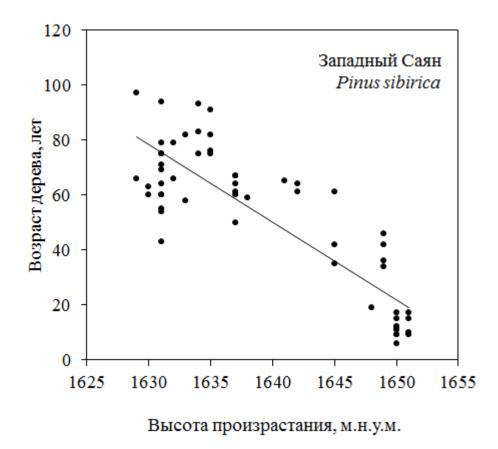


Рис. 18. Зависимость возраста сибирской сосны от высоты произрастания, участок 5.

Средняя скорость продвижения сибирской сосны по градиенту высоты, вычисленная по возрасту модельных деревьев и их высоте произрастания над уровнем моря, составляет 2м/10 лет.

Выборки деревьев сибирской сосны, полученные с участков 4 и 6, также были разделены на когорты «старовозрастных», «медленнорастущих» и «быстрорастущих» (рис. 19). Граница возраста для «старовозрастных» деревьев определялась временем появления деревьев со средним приростом за первые 50 лет жизни выше порогового значения. Для участка 4 она составляет около 100 лет, для участка 6 – около 120 лет.

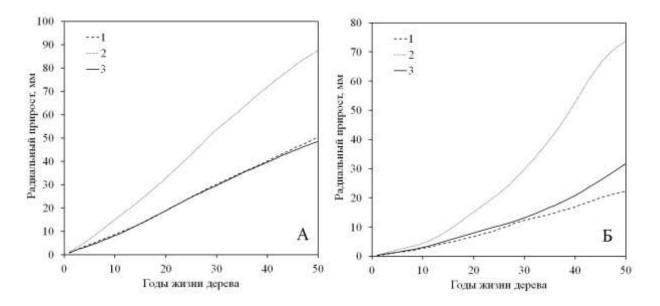


Рис. 19. Интегральные кривые роста сибирской сосны: 1 — «старовозрастные» (Участок 4 - А \sim 120 лет; участок 6 - А \sim 160 лет) деревья, 2 — «быстрорастущие» и (3) «медленнорастущие» деревья (Участок 4 - А \sim 60 лет; участок 6 - А \sim 70 лет): А - участок 4, Б — участок 6.

Как и у лиственницы на участке 1, когорты «медленнорастущих» и «старовозрастных» деревьев имеют схожие динамики прироста за первые 50 лет жизни. Средний прирост когорты «старовозрастных» деревьев на участке 4 за первые 50 лет жизни составляет $1,0\pm0,3$ мм, «медленнорастущих» - $1,0\pm0,1$ мм, «быстрорастущих» - $1,9\pm0,2$ мм. На участке 6 аналогичные показатели зафиксированы на отметках $0,45\pm0,15$ мм, $0,63\pm0,08$ мм и $1,54\pm0,14$ мм, соответственно.

3.5 Сравнительный анализ динамики прироста «молодых» и «старовозрастных» деревьев экотона горной лесотундры

Для оценки изменений условий произрастания древесной растительности в экотоне горной лесотундры Алтае-Саянской горной страны был проведен анализ динамики изменения прироста за последние два столетия. В целях более корректной интерпретации полученных результатов выборки были разделены на деревья, появившиеся в течение малого ледникового периода, и деревья, сформировавшиеся после его окончания. Для анализа динамики прироста использовались хронологии, составленные более чем по 50 деревьям. Таковыми явились хронология лиственницы с участка 1 (57 образцов), хронологии сибирской сосны с участков 4 (70 образцов) и 6 (52 τογο, образца). Кроме на основе возрастной структуры выборки приблизительно оценивалось количество деревьев, появившихся определенные периоды во время и после Малого Ледникового Периода, что может являться косвенным показателем изменения условий окружающей среды.

На участке 1 наблюдается выпадение из выборки деревьев VII-VIII классов возраста (рис. 20). Хронология «старовозрастных» деревьев, представленных IX классом возраста и старше, на данном отрезке (1840-1890) демонстрирует общий тренд убывания прироста за счет уменьшения минимумов прироста, при этом пики прироста остаются на относительно стабильном уровне.

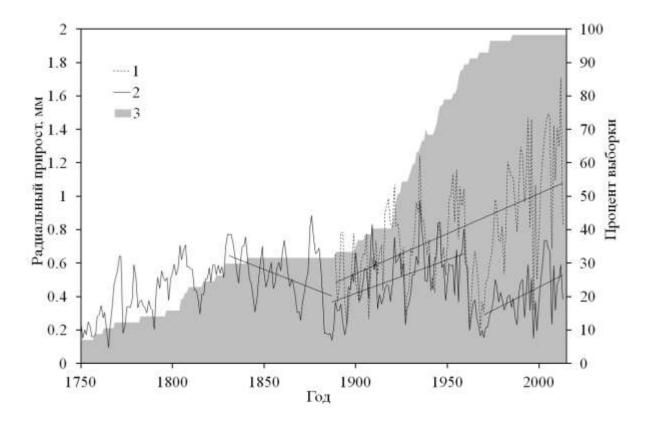


Рис. 20. Сравнение динамики прироста и численности лиственницы на участке 1: 1 – усредненная хронология когорты «молодых» деревьев, 2 – усредненная хронология когорты «старовозрастных» деревьев, 3 – динамика численности модельных деревьев.

Последующее возрастание численности начинается лишь в последнем десятилетии XIX века, что сопровождается положительными трендами прироста как у группы вновь сформировавшихся деревьев, так и у группы рефугиума. Кроме того, начиная с 1920 года усиливается возрастание численности лиственницы. В дальнейшем после спада начала 1970-х группа «молодых» деревьев значительно увеличила прирост, в то время как группа «старовозрастных» деревьев не смогла восстановить его до уровня пиков первой половины XX века. Несмотря на это в данный период у обеих групп наблюдается синхронность погодичной изменчивости и трендов радиального прироста.

У деревьев сибирской сосны с участка 4 (рис. 21) отрицательный тренд радиального прироста зафиксирован вплоть до конца малого ледникового

периода (~1850). Проследить динамику численности до начала XIX века не представляется возможным из-за сильного повреждения деревьев стволовыми гнилями, но все поврежденные образцы имеют возраст более 180-200 лет. В период с 1800 по 1850 увеличения численности деревьев зафиксировано не было. Таким образом, из выборки практически выпадают деревья IV-V классов возраста, что соответствует последним 50 годам малого ледникового периода. С начала XX века идет постепенное возрастание численности, сопровождающееся положительными трендами радиального прироста. После спада начала 1970-х когорта «молодых» деревьев увеличивает свой прирост. Когорта «старовозрастных» деревьев восстанавливает синхронность трендов с молодыми лишь после 1988 года.

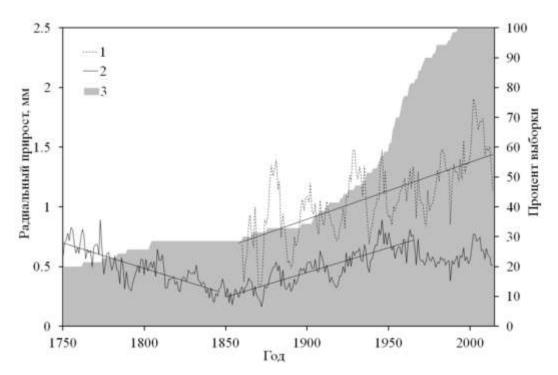


Рис. 21. Сравнение динамики прироста и численности сибирской сосны на участке 4: 1 — усредненная хронология когорты «молодых» деревьев, 2 — усредненная хронология когорты «старовозрастных» деревьев, 3 — динамика численности модельных деревьев.

В увеличении численности сибирской сосны на участке 6 не выявлено ярко выраженных провалов (рис. 22). Тем не менее, наблюдается некоторое

замедление возобновления до окончания малого ледникового периода, сопровождающееся определенной стабильностью радиального прироста. С начала XX века зафиксирован экспоненциальный рост радиального прироста, усилившийся после наступления периода потепления (после 1970 года). Строго выделить когорты «молодых» и «старовозрастных» деревьев на данном участке затруднительно, поэтому границей разделения когорт был выбран период, после которого увеличение численности происходит болееменее равномерно, что соответствует началу XX века. Как и на предыдущих участках, наблюдается синхронность погодичной изменчивости и трендов прироста, при этом значимой разницы между средним радиальным приростом двух групп не зафиксировано: 0,99±0,12 мм для когорты «молодых» деревьев и 0,83±0,07 мм для когорты «старовозрастных».

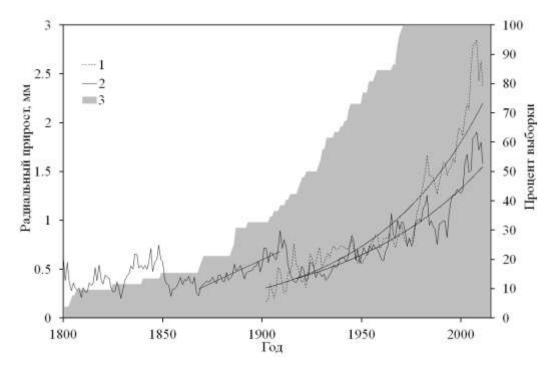


Рис. 22. Сравнение динамики прироста и численности сибирской сосны на участке 6: 1 — усредненная хронология когорты «молодых» деревьев, 2 — усредненная хронология когорты «старовозрастных» деревьев, 3 — динамика численности модельных деревьев.

3.6 Обсуждение результатов

Увеличение радиального прироста зафиксировано практически для всех исследуемых видов древесных растений, исключая хронологию пихты на участке 3. В последнем случае деревья пихты произрастают в относительно благоприятных условиях, находясь под прикрытием верхнего яруса, сформированного из березы и сибирской сосны.

Учитывая, что возрастание прироста у деревьев березы за последние десятилетия является минимальным среди представленных видов, можно предположить, что этот вид является менее требовательным к определенным условиям своего местообитания ПО сравнению cостальными представленными видами древесной растительности. Тем менее, наблюдается достаточно высокий уровень скоррелированности между хронологиями, составленными по деревьям с различных участков (0,59). Обработка хронологий 5-летней скользящей средней понижает уровень корреляции (0,38), что нехарактерно для хвойных видов и, возможно, большее влияние местных факторов, нежели климатических изменений. Наблюдающаяся скоррелированность хронологий хвойных (за некоторым исключением) скорее говорит об обратном: прослеживается определенный общий сигнал, характерный для большой территории. Ранее высокая скоррелированность показателей прироста была зафиксирована между хронологиями хвойных (лиственница и сосна сибирская) на территории Центрального Алтая, Западного Саяна и югозападной части Тувы (Овчинников, Мыглан, 2015), в которых также нашли отражение тренды изменчивости температурного режима всего Северного Полушария.

Сходство хронологий лиственницы и березы на участке 1, возможно, объясняется листопадностью, характерной для обоих видов. Коме того, данные виды являются наиболее морозостойкими из представленных.

Климатические изменения способствовали продвижению хвойных по градиенту высоты, а также выживанию подроста в последние десятилетия; этот эффект описан и других частей Алтае-Саянского региона (Kharuk et al., 2010). Оценка скорости продвижения проведена для лиственницы на участке 1 и сибирской сосны на участке 5 и составляет 1 и 2 м/10лет, соответственно. Возрастное распределение лиственницы указывает на то, что её продвижение по градиенту высоты началось ~150 лет тому назад, с потеплением после малого ледникового периода. Важная роль в этом процессе принадлежала «старовозрастным» («рефугиумным») деревьям как источникам семян; вблизи этих деревьев создавались также более благоприятные условия (защита от десикации, накопление снега) для формирования возобновления. Скорость продвижения лиственницы, рассчитанная по возрасту лиственницы в зоне рефугиума и на верхней границе её произрастания, оценивается в 1м/10лет. В сравнении с другими породами на участке 1 лиственница максимально продвинулась по градиенту высоты; за ней следуют сибирская сосна и пихта. Учитывая синхронность погодичной изменчивости и долгосрочных трендов, а также небольшую разницу в радиальном прироста «молодых» деревьев и деревьев рефугиума (за период с 1890 по 1950 0.51 ± 0.04 мм и 0.65 ± 0.05 мм соответственно), можно предположить, что наблюдается улучшение условий роста лиственницы на данном участке на протяжении последнего столетия. Несмотря на то, что для анализа используются усредненные хронологии, объяснить увеличение прироста за счет влияния возрастных трендов нельзя, так как оно синхронно проявляется у деревьев разных возрастных групп.

Оценки скорости продвижения лиственницы в горах Кузнецкого Алатау ранее проводились П. А. Моисеевым для больших высот (до 1600 м.н.у.м.) и составляет до 5м/10лет (Моисеев, 2002). На участке 4 оценка скорости продвижения по данным дистанционного зондирования проведена А.С. Шушпановым (Шушпанов, 2015) и составляла 1 м/год. Проведенная в той же работе оценка связи расселения относительно изменения температуры показала, что при повышении среднегодовой температуры на 1°С верхняя

граница леса смещается примерно на 70 м вверх по градиенту высоты. Расселение подроста выше границы леса и её продвижение по градиенту высоты на 30-80 м в течение последних 60-80 лет было отмечено уже в 1980-х годах (Gorchakowsky, Shiyatov, 1978; Шиятов, 1983; Daly, Shankman, 1985; Payette, Filion, 1985). В горах Южной Сибири также неоднократно наблюдалось продвижение верхней границы леса, оцениваемое от 0,6 до 2 м/год (Кharuk et al., 2010). Продвижение верхней границы леса по градиенту высоты связывают преимущественно с потеплением климата (Моисеев, 2002; Klasner and Fagre, 2002; Munroe, 2003; Baker and Moseley, 2007; Kullman, 2007; Kharuk et al., 2006, 2008, 2009; Lenoir et al., 2008).

В начале XX века среди деревьев лиственницы, произрастающих на участке 1, а также деревьев сибирской сосны на участках 4 и 6, выделяются В группы «быстрорастущих» деревьев. среднем прирост когорты «быстрорастущих» деревьев за первые 50 лет жизни в 2-3 раза выше, чем у когорты «медленнорастущих». Для территории Кузнецкого Алатау подобный феномен зафиксирован в высокогорных лиственничниках П.А. Моисеевым (Моисеев, 2002). При этом не было обнаружено связи между структурой напочвенного покрова под деревьями разных когорт. П.А. Моисеевым и др. были выдвинуты две гипотезы, объясняющие это явление. Одна из них связывает появление когорты «медленнорастущих» деревьев с появлением всходов этих деревьев в неблагоприятный начальный период, в связи с чем они сохранили относительно медленные темпы роста на протяжении жизни и обеспечили себе лучшую выживаемость (по данным П.А. Моисеева, 90% деревьев старше 300 лет относятся именно к группе медленнорастущих, в общей выборке их не более 30%). Вторая гипотеза основывается на предположении о генетической предрасположенности к быстрому или медленному росту.

По нашим наблюдениям, быстрорастущие деревья лиственницы на участке 1 на стадии подроста располагались преимущественно в защищенных от ветра элементах микрорельефа. Широко известно, что на пределе

произрастания выживание подроста сильно зависит от микротопографиии рельефа: подрост встречается исключительно на подветренных, защищенных от ветра элементах рельефа (Kharuk et al., 2010). Учитывая время появления когорты «быстрорастущих» деревьев, можно предположить, что улучшение температурного режима вкупе с благоприятными микротопографическими условиями явилось причинами появления данной когорты. Данные по положительному влиянию повышения температуры на количество подроста и продвижение его по градиенту высоты также подтверждают эту гипотезу (Kharuk et al., 2010). Аналогичные явления зафиксированы и для деревьев сибирской сосны с участков 4 и 6.

Кроме расселения подроста вверх по градиенту высоты наблюдается также возрастание его численности с начала XX века после периода стагнации конца Малого Ледникового Периода (МЛП, приблизительно 1850-е). Отсутствие возобновления зафиксировано также для экотона горной лесотундры Южной Сибири (рис. 23; Kharuk et al., 2010), а также на северной границе распространения лиственничников (Kharuk et al., 2013). Во всех случаях период отсутствия возобновления совпадает с периодом похолодания, а появление нового поколения начинается вместе с повышением температуры.

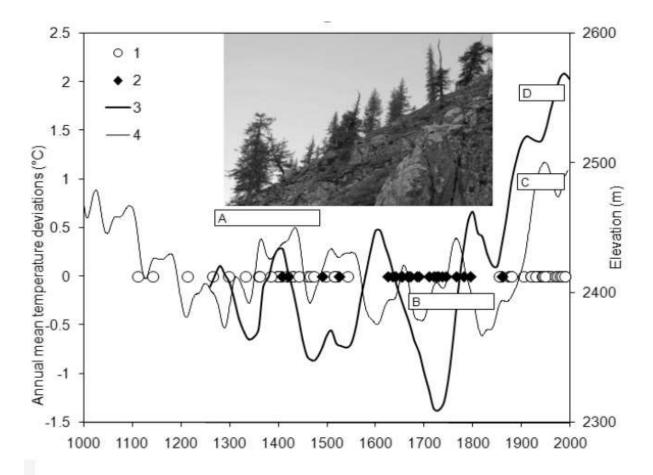


Рис. 23. Высотные границы древесной растительности до, в течение и после Малого Ледникового Периода в горах Южной Сибири; даты появления и отмирания деревьев и колебания летней температуры воздуха для северной бореальной зоны: 1,2 — даты появления и отмирания, соответственно; 3 — реконструированные колебания летней температуры воздуха для северной бореальной зоны, 4 - реконструированные колебания летней температуры воздуха для территории Южной Сибири. Прямоугольниками отмечены высотные границы лесной растительности: А — граница леса до Малого Ледникового Периода, В — граница рефугиума, С — граница смещения, D — текущая граница леса, Е — граница распространения возобновления (Kharuk et. al., 2010).

Выводы по главе

- 1. Выполнен анализ хронологий радиального прироста пихты, сибирской сосны, лиственницы и березы, произрастающих в экотоне горной лесотундры Алтае-Саянской горной страны (6 ПП). У всех исследуемых видов наблюдается возрастание радиального прироста в течение последних десятилетий (на 10-210%).
- 2. Синхронность динамики прироста у лиственницы, пихты и сибирской сосны указывает на наличие общего сигнала климатической природы (средний коэффициент корреляции r=0,62).
- 3. На верхней границе леса выделяется когорта «быстрорастущих» деревьев, появившаяся после окончания Малого Ледникового Периода, а также возрастает численность древесных растений.
- 4. Наблюдается продвижение древесной растительности по градиенту высоты (лиственницы в горах Кузнецкого Алатау, сосны сибирской в горах Западного Саяна), начавшееся в начале XX века; скорость продвижения оценивается в 1-2 м/10лет.

ГЛАВА 4. ДЕНДРОКЛИМАТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ХРОНОЛОГИЙ ИССЛЕДУЕМЫХ ВИДОВ В ЭКОТОНЕ ГОРНОЙ ЛЕСОТУНДРЫ АЛТАЕ-САЯНСКОГО РЕГИОНА

Для проведения дендроклиматического анализа хронологий экотона горной лесотундры ряды климатических переменных были получены с ближайших к пробным площадям метеостанций. Таковыми являются: метеостанция Ненастная (Кузнецкий Алатау, индекс ВМО 29752) для участков 1-3, метеостанция Оленья Речка (Западный Саян, индекс ВМО 29974) для участка 5, метеостанция Кара-Тюрек (Алтай, индекс ВМО 36442) для участка 6 (Булыгина и др., 2014; Булыгина и др., 2015; Булыгина и др., 2014; Апасова и др., 2015). В достаточном радиусе от участка 4 нет метеостанций, поэтому для дендроклиматического анализа прироста сибирской сосны на данном участке использовались данные, полученные по гридам (KNMI, 2016).

Дендроклиматический анализ проводился по таким параметрам, как температура, осадки и продолжительность солнечного сияния. Для участка 4 продолжительность солнечного сияния (ПСС) была заменена на показатель облачности, выраженный в процентах. Использовались среднемесячные показатели климатических параметров, анализ проводился за гидрологический год (сентябрь предыдущего года – август текущего года).

4.1 Анализ трендов температуры и осадков во второй половине XX века на исследуемой территории

По данным метеостанций с начала 1970-х годов наблюдается заметный тренд на увеличение среднегодовой температуры воздуха (рис. 24). Среднегодовая температура воздуха по данным станции Ненастная возросла с -2.6 ± 0.5 °C (период 1950-1970) до -1.5 ± 0.3 °C (период 1990-2010).

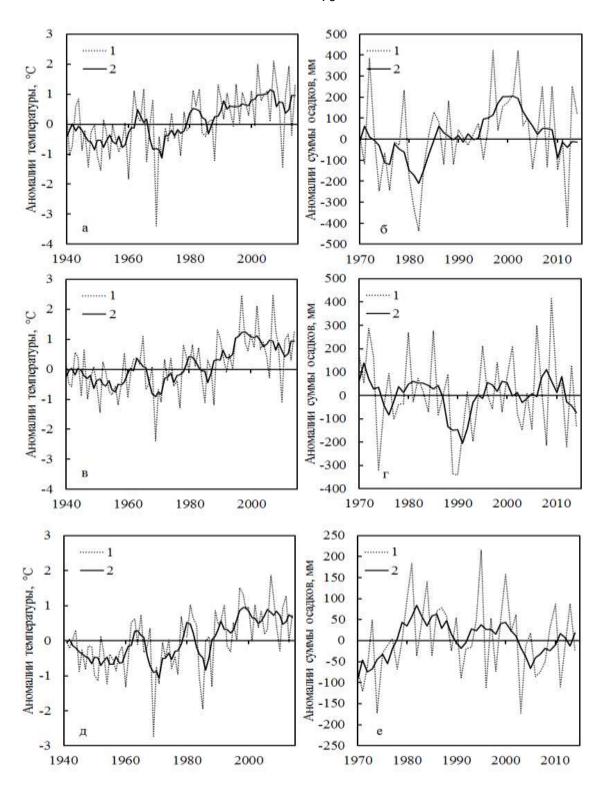


Рис. 24. Климатические параметры исследуемых территорий: а, в, д — температура; б, г, е — осадки; а, б — метеостанция Ненастная (Кузнецкий Алатау); в, г — метеостанция Оленья речка (Западный Саян); д, е — метеостанция Кара-Тюрек (Алтай); 1 — непосредственные данные метеостанции, 2 — данные, обработанные 5-летней скользящей средней.

Сравнение средних температур за аналогичные периоды на других метеостанциях также показало рост температуры воздуха: с $-3,6\pm0,5^{\circ}$ С в период с 1950 по 1970 годы до $-2,4\pm0,4^{\circ}$ С в период 1990-2010 на метеостанции Оленья речка, а также с $-6,0\pm0,3^{\circ}$ С в период с 1950 по 1970 годы до $-4,9\pm0,3^{\circ}$ С в период 1990-2010 на метеостанции Кара-Тюрек. По данным всех метеостанций 1969 год отмечен как самый холодный (среднегодовая температура на станциях Ненастная и Оленья речка $-5,6^{\circ}$ С, на станции Кара-Тюрек $-8,3^{\circ}$ С).

На всех метеостанциях зафиксирован стабильный переход аномалий среднегодовых температур в область положительных значений после середины 1980-х.

Кроме того, наблюдается высокая синхронность изменений температуры исследуемых участков: коэффициент корреляции 0,88-0,89. Осадки аналогичной синхронности не проявляют. Общих трендов изменения осадков также не выявлено.

4.2 Анализ связи усредненных хронологий с температурой воздуха

Динамика изменения показателей среднегодовой температуры и прироста, обработанных 5-летней скользящей средней для устранения влияния информационного шума, довольно схожа. В частности, наблюдаются синхронные пики (например, начало 1960-х и 1980-х) и спады (например, начало 1970-х и конец 1980-х). Кроме того, наблюдаются синхронные тренды на увеличение прироста и среднегодовой температуры воздуха с начала 1970-х.

Стоит также обратить внимание на то, что хронологии на участках, разделенных достаточно большим расстоянием (до 600 км по прямой) и различными элементами рельефа, проявляют достаточно высокий уровень синхронности, как было показано выше. Это может свидетельствовать о влиянии общего фактора внешней среды. Таковым фактором может являться

температура воздуха, также проявляющая общую динамику на достаточно большой территории. Остальные климатические параметры такой синхронности не проявляют.

В данном контексте применение к данным 5-летней скользящей средней целесообразно с точки зрения выделения общих сигналов для большой территории безотносительно колебаний, вызванных локальными условиями.

Таблица 3

Коэффициенты корреляции между усредненными хронологиями и среднегодовой температурой (данные обработаны 5-летней скользящей средней), а также частные коэффициенты корреляции между усредненными хронологиями и средней температурой холодного (ноябрь-март) и теплого (май-август) периода, полужирным шрифтом выделены значимые коэффициенты корреляции, p<0,05.

	Среднегодовая температура	Температура холодного периода	Температура теплого периода
L. sibirica (1)	0.51	0.27	0.24
P. sibirica (1)	0.78	0.76	0.18
A. sibirica (1)	0.86	0.50	0.53
B. tortuosa (1)	0.23	0.20	0.05
P. sibirica (2)	0.74	0.57	0.33
A. sibirica (2)	0.79	0.34	0.52
P. sibirica (3)	0.70	0.70	0.26
A. sibirica (3)	0.10	-0.27	0.54
B. tortuosa (3)	0.40	0.41	0.11
P. sibirica (4)	0.53	0.40	0.24
P. sibirica (5)	0.51	0.55	0.50
P. sibirica (6)	0.73	0.32	0.52

Практически на всех пробных площадях и для всех видов наблюдаются значимые при p<0,01 коэффициенты корреляции со среднегодовой температурой (таблица 3).

Исключение составляют лишь хронологии березы на участке 1 (r=0,23) и пихты на участке 3 (r=0,10). Самый низкий из значимых коэффициентов корреляции проявился для березы на участке 3 (r=0,40, p<0,01). Для остальных хронологий коэффициент корреляции между данными прироста и температуры, обработанными 5-летней скользящей средней, не опускается ниже 0,5.

Наиболее нечувствительными к воздействию температуры оказались деревья группы листопадных видов (r=0,23...0,51, p<0,01). Деревья сибирской сосны на участках 4 и 5 также показывают относительно низкие коэффициенты корреляции со среднегодовой температурой (r=0,53 и r=0,51, соответственно, p<0,01). Наибольший коэффициент корреляции прироста со среднегодовой температурой наблюдается у пихты на участке 1 (r=0,86, p<0,01).

Для более детального анализа использовались суммы температур теплого (май-август) и холодного (ноябрь-март) периодов (рис. 25). Выбор периодов обусловлен наличием стабильно отрицательных среднемесячных температур для холодного периода и стабильно положительных для теплого. Расчеты производились для гидрологического года (сентябрь-август).

На деревья сибирской сосны преимущественно оказывают влияние температуры холодного периода, о чем свидетельствуют частные коэффициенты корреляции. Для деревьев сибирской сосны с участка 1 данный показатель составляет 0,76 для суммы температур холодного периода. В обратном случае коэффициент корреляции составляет 0,18 и значимым не является. Во всех остальных случаях оба коэффициента корреляции являются значимыми, при этом корреляция с суммой температур теплого периода является несколько выше (на 0,44...0,05, Таблица 3). Исключением является

сибирская сосна на участке 6, где температуры теплого периода оказывают более существенное влияние.

Прирост пихты на участке 1 примерно одинаково связан с суммами температур как теплого, так и холодного периода. На участках 2 и 3 прирост пихты определяется преимущественно суммой температур теплого периода.

На прирост березы на участке 1 суммы температур не влияют.

Прирост лиственницы на участке 1 примерно равно связан как с суммами температур холодного, так и теплого периодов.

Прирост березы на участке 3 определяется преимущественно суммой температур холодного периода.

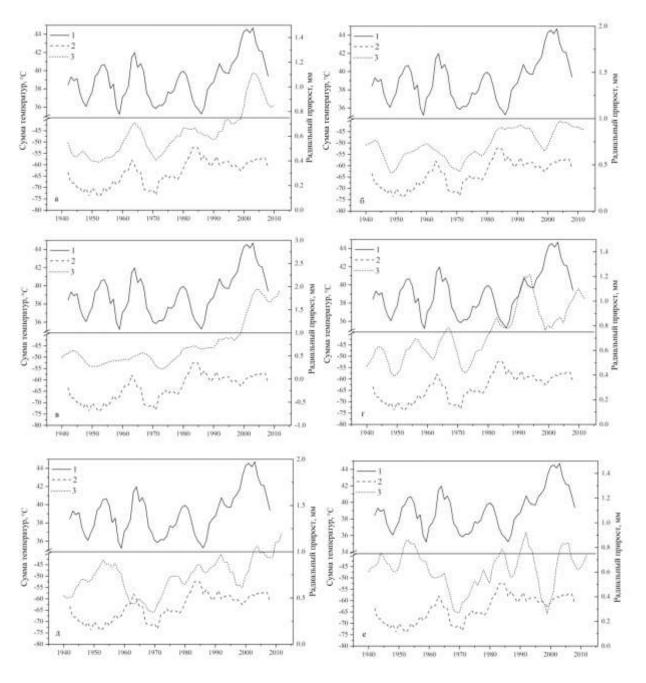


Рис. 25. Сравнение усредненных хронологий с климатическими факторами: *Abies sibirica* (а — участок №1, в — участок № 2), *Pinus sibirica* (б — участок №1, г — участок №2), *Larix sibirica* (д — участок №1), *Betula tortuosa* (е — участок №1). 1 — сумма температур теплого периода, 2 — сумма температур холодного периода, 3 — хронология.

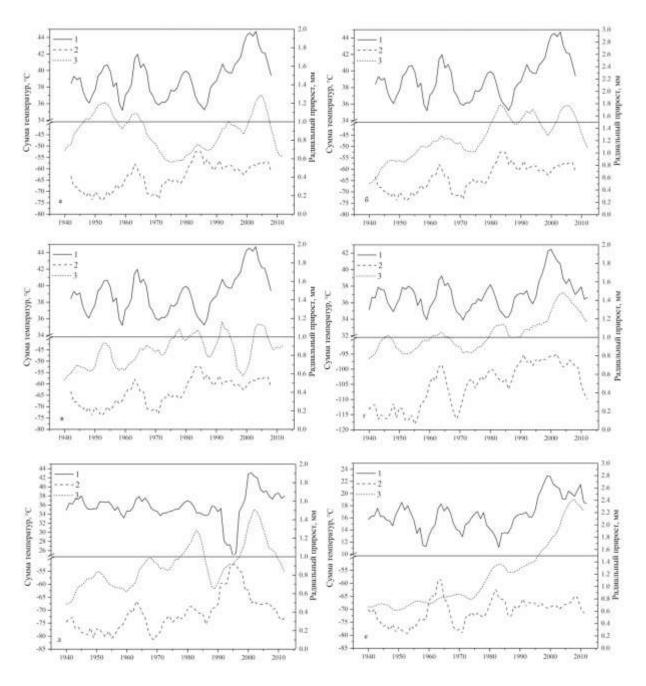


Рис. 25 (продолжение). Сравнение усредненных хронологий с климатическими факторами: *Abies sibirica* (а — участок №3), *Pinus sibirica* (б — участок №3, г — участок №4, д — участок №5, е — участок №6), *Betula tortuosa* (в — участок №3). 1 — сумма температур теплого периода, 2 — сумма температур холодного периода, 3 — хронология.

4.3 Анализ связи остаточных хронологий с температурой воздуха

Связь остаточных хронологий со среднемесячной температурой в различной форме проявилась практически на всех площадях (рис. 26). Также наблюдается схожая реакция отдельных видов на разных местообитаниях.

Деревья пихты на участках 1-3 показывает высокий значимый при p<0,05 уровень корреляции с температурой мая (0,29-0,39). Кроме того, наблюдается значимая при p<0,01 корреляция между усредненными хронологиями и продолжительностью периода со среднесуточной температурой выше +5°C на участках 1 и 2 (0,41 и 0,46 соответственно), а также с продолжительностью периода со среднесуточной температурой выше +10°C на участке 3 (0,29).

Для пихты участка 2, условия произрастания на котором отличаются от остальных (пихта формирует верхнюю границу леса), наблюдается положительная корреляция с температурой всего вегетационного периода. Наиболее сильная значимая при p<0,05 корреляция наблюдается с температурой июня (0,33). Корреляция с температурой июля также носит положительный знак, но уже не пересекает уровень значимости p<0,05, к августу корреляция постепенно затухает.

Стабильные положительные коэффициенты корреляции наблюдаются между среднемесячными температурами холодного периода и остаточными хронологиями сибирской сосны на участках 1-3. При этом уровень значимости p<0,05 пересекают лишь коэффициенты корреляции между хронологиями и среднемесячными температурами декабря для участков 1 и 3, а на участке 2 хоть и является высокой относительно других коэффициентов, уровня значимости p<0,05 не пересекает. Тем не менее, хронологии участков 1 и 3 имеют значимые при p<0,05 коэффициенты корреляции со средней температурой холодного периода. Для участка 1 корреляция со средней температурой ноября-марта составляет 0,39, а корреляция для участка 3 со средней температурой ноября-февраля – 0,34. Хронология сибирской сосны на

участке 1 положительно коррелирует со среднемесячной температурой мая (r=0,28), что также характерно и для пихты на данном участке. Кроме того, как и у пихты, наблюдается связь усредненной хронологии сибирской сосны с продолжительностью периода со среднесуточной температурой выше +5°C (0,36).

На участке 3 проявился значимый при p<0,05 отрицательный коэффициент корреляции со среднемесячной температурой апреля. Аналогичная отрицательная связь со среднемесячными температурами апреля проявилась для деревьев березы и лиственницы. Кроме того, у деревьев березы и лиственницы проявилась сильная (0,30-0,47) связь со среднемесячной температурой июня.

Остаточная хронология сибирской сосны на участке 5 имеет высокие относительно остальных месяцев положительные связи со среднемесячными температурами января, февраля, мая и июня, что согласуется с другими участками. Но только в июне коэффициент пересекает уровень значимости p<0,05 (0,24). При этом коэффициент корреляции хронологии со средней температурой января-февраля становится значимым при p<0,05 (0,25).

На участке 6 наблюдаются значимые при p<0,05 корреляции прироста сибирской сосны и температуры в июне и июле.

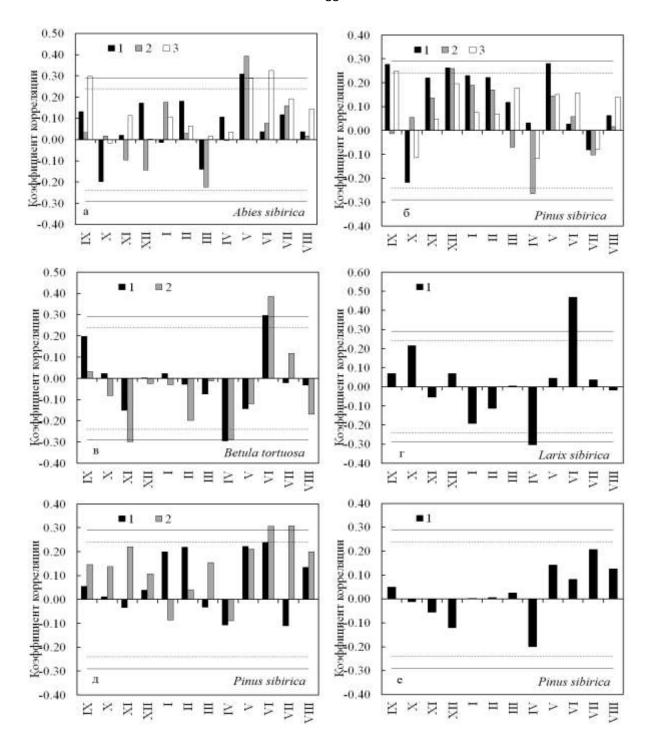


Рис. 26. Коэффициенты корреляции остаточных хронологий и температуры воздуха: а – *Abies sibirica* (1 – участок №1, 2 – участок №3, 3 – участок №2), б – *Pinus sibirica* (1 – участок №1, 2 – участок №3, 3 – участок №2), в – *Betula tortuosa* (1 – участок №1, 2 – участок №3), г – *Larix sibirica* (участок 1), д - *Pinus sibirica* (1 – участок №5, 2 – участок №6), е - *Pinus sibirica* (участок №4); прямая линия – уровень значимости р<0,01; пунктирная линия - уровень значимости р<0,05.

4.4 Анализ связи остаточных хронологий с суммой осадков

Значимых при p<0,05 коэффициентов корреляции между суммой осадков за месяц и остаточными хронологиями пихты не выявлено (рис. 27). Тем не менее, на участках 2 и 3 наблюдается значимая при p<0,05 отрицательная связь остаточных хронологий пихты и суммой осадков ноябрядекабря (-0,31 и -0,30 соответственно). Кроме того на участке 2 наблюдается отрицательная значимая при p<0,05 связь между хронологией пихты и суммой осадков мая-июня (-0,33), а на участке 1 – суммой осадков апреля-мая (-0,31).

Остаточные хронологии, составленные по образцам сибирской сосны с участков 1-3, отрицательно коррелируют с осадками холодного периода. Коэффициент корреляции составляет -0,48 для суммы осадков ноября-декабря на участке 1. На участке 2 корреляция наблюдается с суммой осадков ноября-января (-0,41). Самая сильная отрицательная связь на участке 3 наблюдается с суммой осадков ноября (-0,48).

Прирост деревьев сибирской сосны на участке 1 отрицательно связан с майскими осадками (-0,45). На участке 2 отрицательная связь фиксируется между хронологией сибирской сосны и суммой май-июньских осадков (-0,32). Лиственница на участке 1 также показывает отрицательную связь с суммой осадков мая-июня (-0,33).

На площадях 1-3 проявляется положительная связь остаточных хронологий сибирской сосны с осадками июля, тем не менее, значимый при p<0,05 коэффициент корреляции зафиксирован только для участка 3 (0,32).

На участке 5 положительная значимая при p<0,01 корреляция наблюдается между остаточной хронологией сибирской сосны и суммой осадков января-марта (0,45). Отрицательные корреляции с осадками мая и июня хоть и являются относительно сильными, но не пересекают уровня значимости.

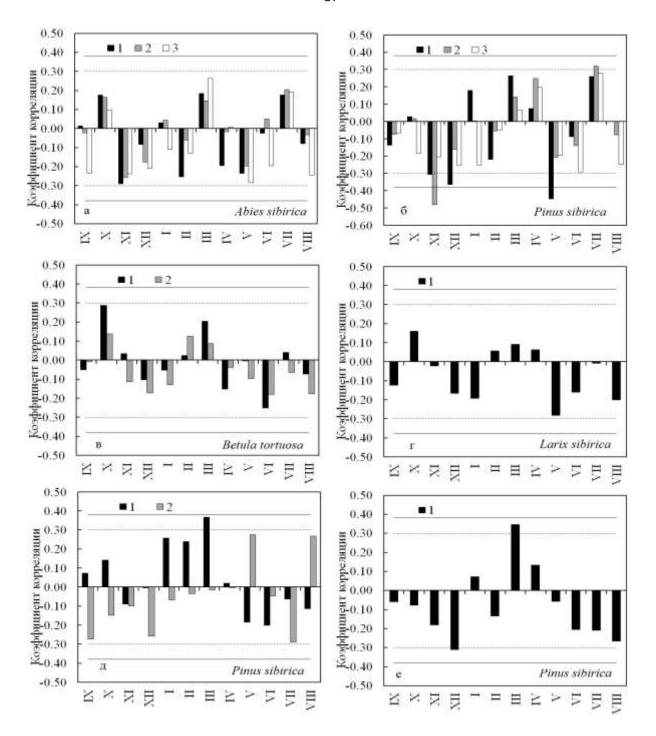


Рис. 27. Коэффициенты корреляции остаточных хронологий и суммы осадков: а – *Abies sibirica* (1 – участок №1, 2 – участок №3, 3 – участок №2), б – *Pinus sibirica* (1 – участок №1, 2 – участок №3, 3 – участок №2), в – *Betula tortuosa* (1 – участок №1, 2 – участок №3), г – *Larix sibirica* (участок 1), д - *Pinus sibirica* (1 – участок №5, 2 – участок №6), е - *Pinus sibirica* (участок №4); прямая линия – уровень значимости р<0,01; пунктирная линия - уровень значимости р<0,05.

На участке 4 значимые при p<0,05 отрицательные коэффициенты корреляции проявились между остаточной хронологией сибирской сосны и

суммой осадков декабря (-0,31) и июня-августа (-0,35), а положительные — с осадками марта (0,35).

4.5 Анализ связи остаточных хронологий с продолжительностью солнечного сияния

Положительная связь проявилась между остаточными хронологиями пихты на участках 1-3 и продолжительностью солнечного сияния (ПСС) февраля (рис. 28). При этом на участке 3 коэффициент (0,27) подходит к границе значимости p<0,05, но не пересекает ее. На участках 1 и 2 коэффициенты пересекают уровень значимости p<0,01: 0,42 и 0,37 соответственно.

Для остаточных хронологий пихты наблюдаются положительные значимые при p<0,05 (для участков 2 и 3 - при p<0,01) корреляции с ПСС мая: 0,34 для участка 1, 0,39 для участка 2 и 0,37 для участка 3. На участке 2 также зафиксирована связь с ПСС июня (0,40 при p<0,01).

Аналогично наблюдаются корреляции остаточных хронологий сибирской сосны с ПСС мая (участок 1, r=0.56, p<0.01; участок 2, r=0.31, p<0.05; участок 3, r=0.30, p<0.05) и июня (участок 2, r=0.32, p<0.05).

Остаточные хронологии лиственницы на участке 1 и березы на участке 3 положительно коррелируют с ПСС июня: r=0,30, p<0,05 и r=0,31, p<0,05, соответственно.

Остаточные хронологии сибирской сосны на участке 5 отрицательно коррелируют с ПСС февраля (r=-0,31, p<0,05) и марта (r=-0,35, p<0,05), а также положительно с суммой ПСС мая-июня (r=0,35, p<0,05). На участке 6 наблюдается положительная корреляция между остаточной хронологией сибирской сосны и ПСС июня (r=0,33, p<0,05).

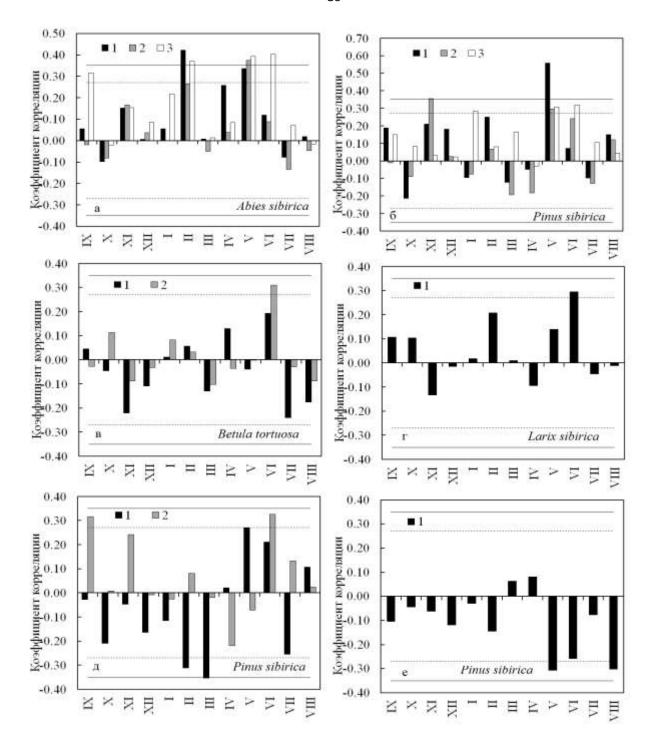


Рис. 28. Коэффициенты корреляции остаточных хронологий и продолжительности солнечного сияния: а – Abies sibirica (1 – участок №1, 2 – участок №2, 3 – участок №2), б – Pinus sibirica (1 – участок №1, 2 – участок №3, 3 – участок №2), в – Betula tortuosa (1 – участок №1, 2 – участок №3), г – Larix sibirica (участок 1), д - Pinus sibirica (1 – участок №5, 2 – участок №6), е – Pinus sibirica (участок №4); прямая линия – уровень значимости р<0,01; пунктирная линия – уровень значимости р<0,05.

На участке 4 вместо показателя ПСС использовался показатель средней облачности, выраженный в процентах. Наблюдается отрицательная корреляция между остаточной хронологией сибирской сосны и облачностью мая (r=0,31, p<0,05), августа (r=0,30, p<0,05). Связь между облачностью июня также отрицательная и относительно высокая, но не пересекает уровень значимости p<0,05.

4.6 Обсуждение результатов

Экотон горной лесотундры является классическим полигоном для оценки влияния температуры на прирост древесных видов (Шиятов, 1986; Schweingruber, 1996; Holtmeier, 2009). Согласно Гольтмейеру на верхней границе леса основными климатическими факторами, влияющими на прирост древесной растительности, являются снежный покров, дефицит тепла и ветровая нагрузка (Holtmeier, 2009).

Чувствительность радиального прироста деревьев к температуре проявилась в высоких коэффициентах корреляции между усредненными хронологиями и среднегодовой температурой воздуха (до 0,86). При этом самое сильное влияние температура оказывает на прирост деревьев пихты и сибирской сосны — 0,51...0,86 (за исключением пихты на участке 3, не выходящей там в верхний ярус). Береза и лиственница, видимо, являются более морозостойкими видами, и температура не оказывает на их прирост такого же сильного влияния (коэффициенты корреляции 0,23...0,51).

На прирост сибирской сосны большее влияние оказывает температура холодного, нежели теплого периода (коэффициенты частной корреляции на 0,05-0,44 выше, чем с температурой теплого периода). Снижение зимних температур способствует увеличению величины десикации: известно, что низкие температуры в синергизме с ветром влекут повреждение и отмирание хвои и апикального прироста, ведут к формированию стланиковых форм (Holtmeier, 2009).

Стоит отметить, что в последние десятилетия наблюдается возрастание температуры холодного периода. Уже в 1980-е сумма среднемесячных температур холодного периода была на 7°С выше уровня многолетней средней. В этот период чувствительность к температурам холодного периода снижается. Повышение зимних температур также способствует снижению уровня снеговой абразии, что вкупе с уменьшением зимней десикации создает предпосылки трансформации стланиковых форм растительности в прямоствольные (Holtmeier, 2009).

На участке 6 деревья сибирской сосны сильнее реагируют на изменения летних температур. Данный участок находится выше остальных над уровнем моря, и возможно, дефицит тепла на протяжении вегетационного периода там проявляется сильнее. Ранее в литературе также отмечено наибольшее влияние температур мая-июля на прирост лиственницы на верхней границе леса Северо-Чуйского хребта (Бочаров, Тимошок, 2013).

Прирост пихты определяется либо равно температурами холодного и теплого периодов (участок 1), либо преимущественно теплым периодом (участки 2 и 3). Наблюдается также связь прироста пихты и продолжительности вегетационного периода. Можно предположить, что пихта испытывает дефицит тепла на протяжении вегетационного периода.

Прирост лиственницы и березы положительно коррелирует с температурой июня и отрицательно с температурой апреля. Аналогичная связь с температурой апреля зафиксирована для деревьев сибирской сосны на участке 3. Отрицательные, но не значимые коэффициенты корреляции с температурой апреля наблюдались также на других пробных площадях. Возможным объяснением в данном случае может являться так называемое явление провокации. Ранее негативное влияние весенних оттепелей было показано для лесов Прибайкалья с помощью метода кондуктометрии (Краснобаев, Воронин, 2009), при этом значения электропроводимости прикамбиального слоя во время оттепелей приближались к уровню физиологической активности вегетирующего дерева. Как было показано,

воздействие весенних оттепелей происходит на метаболитическом уровне, а причиной для его возникновения служит чередование температур воздуха выше 0°С и ниже -12 °С (Краснобаев, Воронин, 2009; Краснобаев, Воронин, 2011). Данное явление также наблюдалось в лиственничниках Прибайкалья (Глызин, 1993).

Осадки (чаще в твердом состоянии) преимущественно угнетают прирост древесной растительности в экотоне горной лесотундры. Отрицательные корреляции наблюдаются с зимними осадками (преимущественно ноябрядекабря, исключение составляет сибирская сосна на участке 5, где наблюдается положительная корреляция прироста и зимних осадков), а также осадками начала сезона вегетации (май-июнь). Большое количество зимних наступление увеличивает время схода снега замедляет осадков И вегетационного периода. Осадки начала вегетационного периода также часто выпадают в твердом виде. При этом снижается температура почвы и приповерхностного слоя воздуха, ингибируя радиальный прирост деревьев в условиях дефицита тепла. Аналогичная связь была выявлена у деревьев лиственницы на верхней границе леса Северо-Чуйского хребта, где отрицательное влияние на прирост оказывают осадки июня (Бочаров, Тимошок, 2013).

Продолжительность солнечного сияния также может оказывать влияние на прирост древесной растительности в экотонах горной лесотундры. Ранее другие исследователи отмечали положительное влияние продолжительности солнечного сияния и отрицательное влияние высокой облачности январямарта на прирост пихты в горах Китая (Zong Shan Li et. al., 2012). В указанной выше работе было сделано предположение, что зимний температурный стресс, вызванный низким поступлением солнечной радиации, является одним из главных факторов, регулирующих прирост в экотоне горной лесотундры. Аналогично, наблюдаемые положительные коэффициенты корреляции между приростом пихты и ПСС февраля подтверждают данную версию. Кроме того, для многих хронологий наблюдается положительная связь между ПСС начала

сезона вегетации (май-июнь) и радиальным приростом. Для березы и лиственницы связь проявилась только для ПСС июня, что вероятнее всего связано с формированием хвои текущего сезона вегетации, в то время как вечнозеленые деревья (сибирская сосна и пихта) начинают фотосинтез при наступлении благоприятных условий.

Выводы по главе

- 1. Основным фактором, лимитирующим радиальный прирост деревьев сибирской сосны, пихты, лиственницы и березы в экотоне горной лесотундры, является дефицит тепла.
- 2. Наблюдающийся у пихты, лиственницы и сибирской сосны тренд увеличения прироста коррелирует с изменениями температуры как «теплого» (май-август, r=0,24...0,54, p<0,05), так и «холодного» (ноябрь-март, r=0,27...0,76, p<0,05) периодов, а также среднегодовой температуры (r=0,51...0,86, p<0,05).
- 3. Осадки холодного периода и начала сезона вегетации оказывают преимущественно отрицательное влияние (r=-0,31...-0,48, p<0,05) на радиальный прирост деревьев экотона горной лесотундры.
- 4. Между продолжительностью солнечного сияния и радиальным приростом деревьев наблюдается преимущественно положительная связь в начале периода вегетации (r=0,27...0,56, p<0,05).

ГЛАВА 5. АНАЛИЗ ХРОНОЛОГИЙ ЗОН УСЫХАНИЯ ТЕМНОХВОЙНОЙ ТАЙГИ КУЗНЕЦКОГО АЛАТАУ, ВОСТОЧНОГО САЯНА И ХРЕБТА ХАМАР-ДАБАН

Исследуемые территории расположены в лесном поясе гор Кузнецкого Алатау, Восточного Саяна и Хамар-Дабана на высотах 600-1000 метров над уровнем моря (рис. 29).

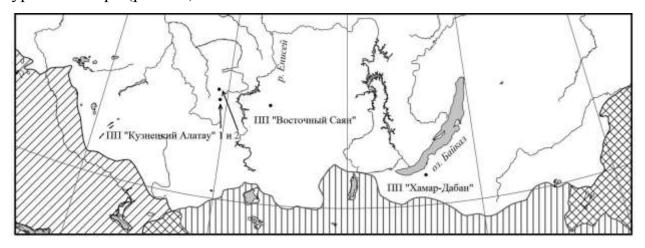


Рис. 29. Схема расположения пробных площадей

На всех исследуемых территориях зафиксированы факты усыхания темнохвойной тайги. однако климатический аспект практически рассматривался. Чаще в качестве основных причин усыхания назывались корневые гнили и бактерии (Павлов и др., 2008; Обзор..., 2010; Воронин и др., 2013) и насекомые-вредители (Замолодчиков, 2011). При этом «в горах Алтая, Саян и Забайкалья находятся основные, исходные типы кедровников. Низкогорный (черневой) пояс Алтае-Саянской горной провинции с осадками более 800 мм представляет собой область экологического оптимума и сосредоточения наиболее ценного генофонда (сосны сибирской)» (Усольцев, 2011), дендроклиматический анализ факторов значит темнохвойной тайги для данного региона особенно актуален. Для анализа были построены стандартизированные древесно-кольцевые хронологии,

являющиеся обобщенными хронологиями второго порядка (Ваганов и др., 1996).

Для проведения исследований использовались преимущественно метеоданные, рассчитанные по гридам (KNMI, 2016) для ячеек 0.5°X0.5°. Исключение составляют данные, полученные для хребта Хамар-Дабан с одноименной метеостанции.

5.1 Анализ хронологий *Pinus sibirica* зоны усыхания горной темнохвойной тайги Кузнецкого Алатау

Анализу подвергся 71 образец древесины сосны сибирской с первого участка Кузнецкого Алатау, образцы собирались на трех пробных площадях. Общая выборка разделялась согласно тенденциям прироста за последние полтора десятилетия. В когорту «усыхающих» вошли 42 образца, когорта «выживших» составила 29 образцов. Таким образом, «усыхающие» деревья составили 59% деревьев выборки.

Деление на две когорты произошло в начале 2000-х годов после серии повторяющихся засух последнего десятилетия XX века (рис. 30). У когорты «усыхающих» наблюдается снижение прироста с 1998 года. Стоит отметить, что в 1998 году наблюдалась сильная засуха. При этом когорта «выживших» показывает спад прироста после 1998 года, но восстанавливает его в начале 2000-х. Таким образом, можно предположить, что именно засуха 1998 года выявила наиболее чувствительные к увлажнению деревья.

С начала 1970-х до 1990-х наблюдается тренд на увеличение прироста, что согласуется с данными, полученными на верхней границе леса.

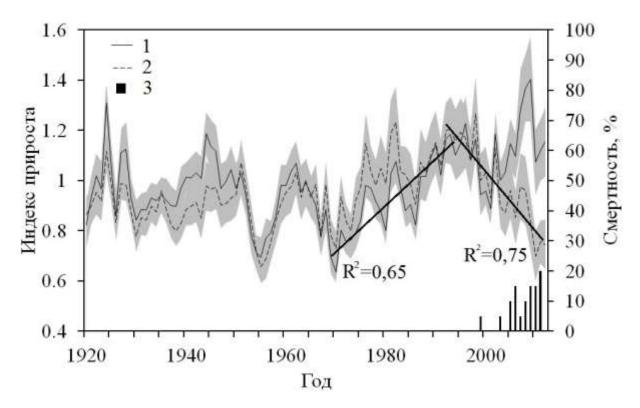


Рис. 30. Стандартизированная древесно-кольцевая хронология для «выживших» (1) и «усыхающих» (2) деревьев *Pinus sibirica*, (серый фон – доверительный интервал, р < 0.05), черные столбцы (3) — процент мертвых деревьев, усохших в соответствующий год. Тренды значимы при p<0.01.

Корреляция между индексами прироста и климатическими параметрами проявилась только для хронологии когорты «усыхающих» (рис. 31). При этом коэффициенты корреляции становятся значимыми только в конце 1990-х (большей частью после 1999 года). В когорте «выживших» значимых корреляций после засухи 1998 года не проявляется. Также не обнаружено значимых корреляций между радиальным приростом и показателями температуры и осадков. Преимущественно связь проявилась между упругостью водяного пара текущего и предыдущего сезона вегетации (майавгуст) и холодного периода (январь-февраль), а также индексом SPEI предыдущего сезона вегетации (май-август).

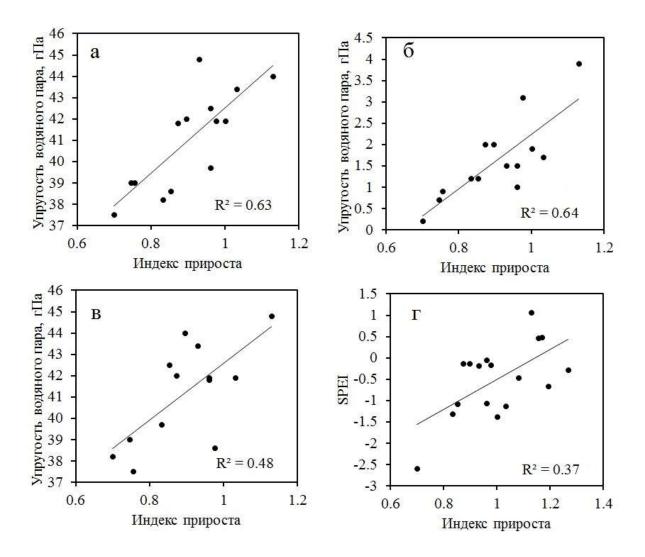


Рис. 31. Связь между индексом прироста когорты «усыхающих» деревьев и климатическими переменными текущего (а,б) и предыдущего (в,г) года: а — упругость водяного пара (май-август, 1999-2012), б — упругость водяного пара (январь-февраль, 1999-2012), в — упругость водяного пара (май-август, 2000-2012), SPEI (май-август, 1994-2009). Тренды значимы при р<0.01.

На втором участке в горах Кузнецкого Алатау было собрано 20 образцов древесины сибирской сосны. К сожалению, количество образцов не позволяет провести разделение на две когорты (рис. 32). При этом стоит отметить, что в начале 2000 годов возрастают значения среднеквадратичного отклонения, что может являться косвенным признаком наличия двух когорт, разделенных по реакции на возрастание засушливости климата. Предположительно разделение началось, как и на первом участке, в конце 1990-х. Тем не менее,

наблюдается отрицательный тренд радиального прироста после 1993 года, последовавший за положительным трендом прироста (1950-е – начало 1990-х).

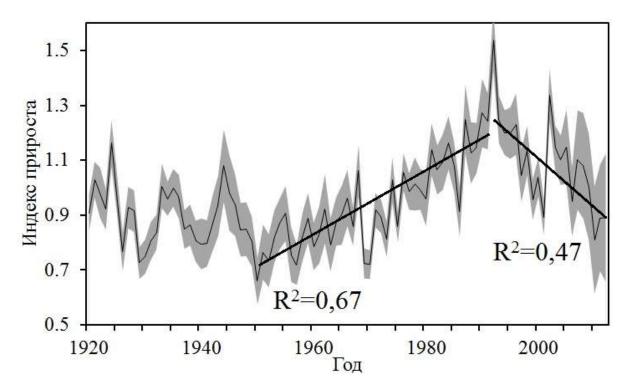


Рис. 32. Стандартизированная древесно-кольцевая хронология для деревьев $Pinus\ sibirica$, (серый фон — доверительный интервал, р < 0.05). Тренды значимы при p<0.01.

Спектр климатических параметров, коррелирующих с приростом, аналогичен первому участку (рис. 33). Увеличение коэффициентов корреляции наблюдается с 1993 года, то есть с момента появления отрицательного тренда прироста.

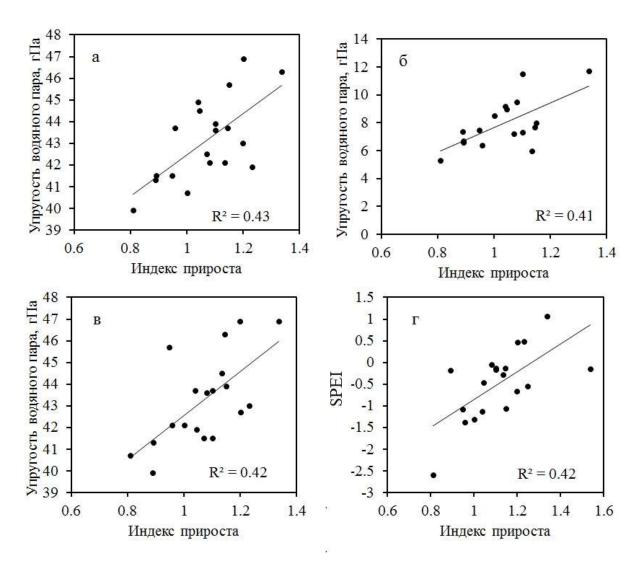


Рис. 33. Связь между индексом прироста когорты «усохших» деревьев и климатическими переменными текущего (а,б) и предыдущего (в,г)года: а – упругость водяного пара (май-август, 1994-2013), б – упругость водяного пара (ноябрь-март, 1997-2013), в – упругость водяного пара (май-август, 1993-2013), SPEI (май-август, 1993-2009). Тренды значимы при р<0.01.

5.2 Анализ хронологий Abies sibirica зоны усыхания темнохвойной тайги гор Восточного Саяна

Для анализа использовались образцы древесины 108 деревьев пихты, собранные на 6 пробных площадях. 18 образцов были получены с деревьев подроста. Выборка взрослых деревьев была разделена на когорты «выживших» и «усыхающих» согласно тенденциям прироста за последние

полтора десятилетия (рис. 34). В когорту «выживших» вошли 70 деревьев, в когорту «усыхающих» - 20. Таким образом, процент усохших деревьев составил 22%.

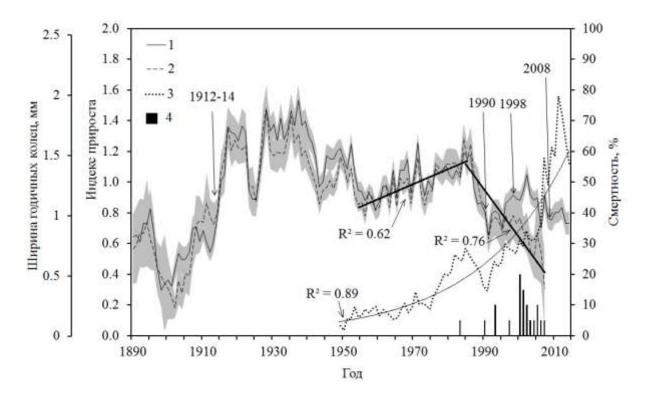


Рис. 34. Стандартизированная древесно-кольцевая хронология для «выживших» (1) и «усыхающих» (2) деревьев *Abies sibirica*, (серый фон – доверительный интервал, р < 0.05), 3 – прирост подроста, мм, 4 – процент мертвых деревьев, усохших в соответствующий год. Стрелки указывают на даты основных засух. Тренды значимы при р<0.01.

Спад радиального прироста зафиксирован в середине 1980-х. Впоследствии прирост уже не восстанавливается до уровня периода, предшествовавшего спаду. Хронологии «выживших» и «усыхающих» когорт деревьев расходятся после засухи 1998 года. Впоследствии когорта «усыхающих» деревьев отмирает в начале XXI века, в то время как когорта «выживших» увеличивает прирост.

Радиальный прирост подроста в течение 1990-2010-х увеличивается, что предположительно связывается со снижением конкурентоспособности верхнего полога. В то же время, находясь под защитой деревьев верхнего яруса, подрост в меньшей мере испытывает негативное влияние засух.

Аналогично деревья верхнего полога, находясь в стадии подроста в начале XX века, испытывали угнетение от доминировавшего тогда древостоя, что отразилось на приросте: независимо от возраста деревьев наблюдается синхронное относительно резкое увеличение прироста в начале XX века.

Наблюдается значимая связь между определенными климатическими параметрами и индексами радиального прироста в течение последних десятилетий (рис. 35-36). Для обеих когорт зафиксированы значимые положительные корреляции со средним SPEI мая-августа предыдущего года и средней относительной влажностью мая-июня предыдущего года, а также положительная связь со средней упругостью водяного пара мая-августа и отрицательная связь с количеством морозных дней в мае-июне. Стоит отметить, что возрастание SPEI указывает на уменьшение засушливости. Корреляции с показателями температуры и осадков незначимы для обеих когорт.

Стоит отметить, что индексы прироста «усыхающих» деревьев не коррелируют с климатическими параметрами после 2000 года, в то время как когорта «выживших» сохраняет связь с климатом. В то же время, в когорте «усыхающих» значимые корреляции с климатическими параметрами проявляются на несколько лет раньше по сравнению с когортой «выживших».

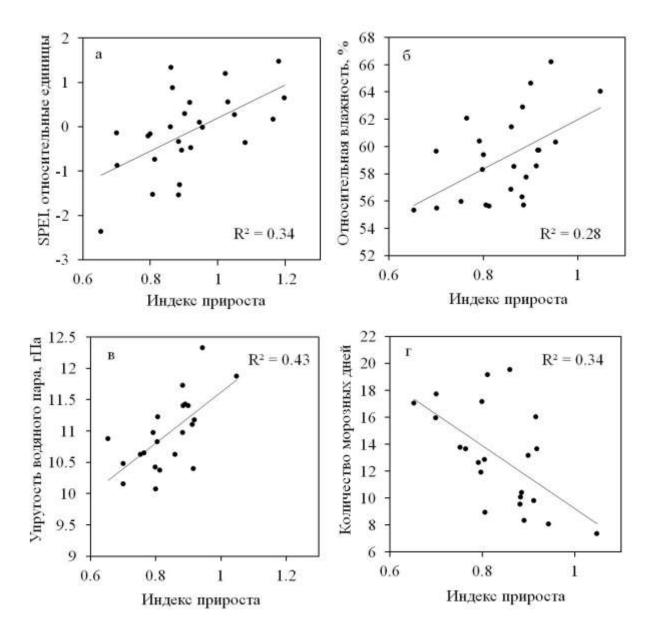


Рис. 35. Связь между индексом прироста когорты «выживших» деревьев и климатическими переменными предыдущего (а,б) и текущего (в,г) года: а – SPEI (май-август, 1981-2006), б – относительная влажность (май-август, 1987-2010), в – упругость водяного пара (май-август, 1990-2011), г – количество морозных дней (май-август, 1990-2011). Тренды значимы при р<0.01.

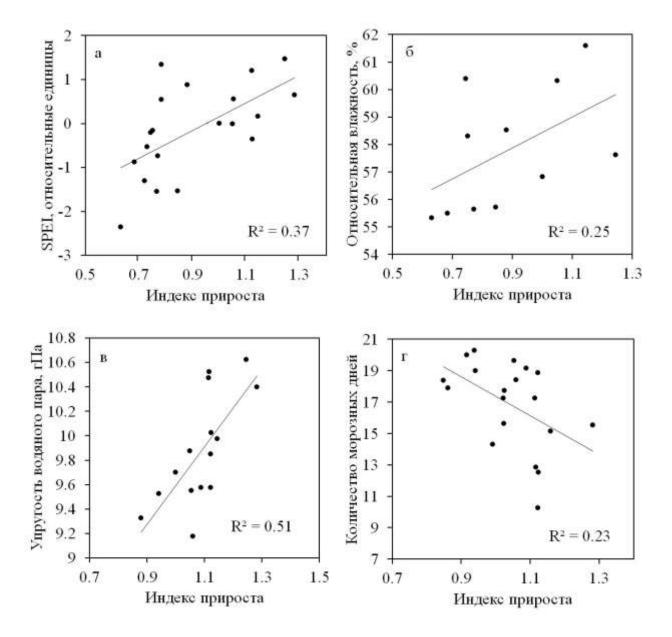


Рис. 36. Связь между индексом прироста когорты «усохших» деревьев и климатическими переменными предыдущего (а,б) и текущего (в,г) года: а – SPEI (май-август, 1981-2000), б – относительная влажность (май-август, 1985-1995), в – упругость водяного пара (май-август, 1975-1989), г – количество морозных дней (май-август, 1966-1984). Тренды значимы при р<0.06.

Кроме того, наблюдается синхронное возрастание коэффициентов корреляции между индексами радиального прироста и показателями SPEI мая-

августа предыдущего года и автокорреляцией первого порядка хронологии (рис. 37).

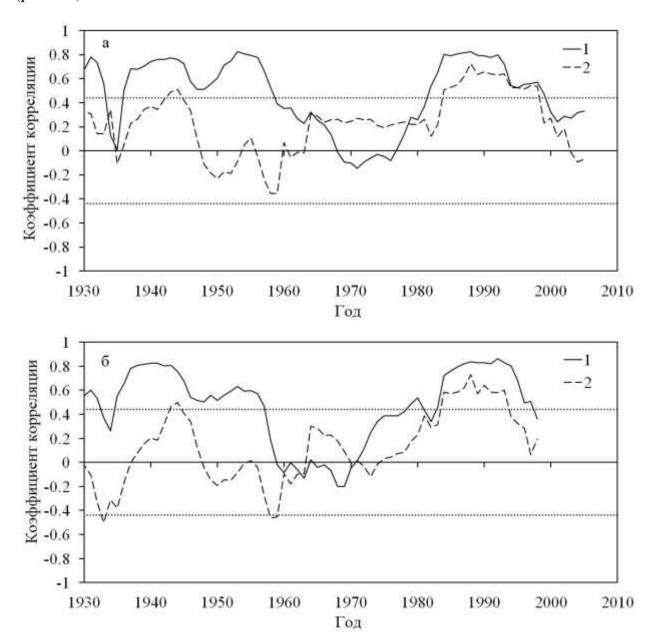


Рис. 37. «Скользящие» коэффициенты корреляции (окно скольжения 15 лет): а – когорта «выживших» деревьев, б – когорта «усохших» деревьев; 1 – автокорреляция 1-го порядка стандартизированной хронологии, 2 – корреляция стандартизированной хронологии и SPEI мая-августа предыдущего года.

На исследованных деревьях отмечены следы жизнедеятельности фитопатогенов, в частности *Monochamus urussovi* Fisch и *Heterobasidion annosum*.

5.3 Анализ хронологий *Pinus sibirica* зоны усыхания темнохвойной тайги хребта Хамар-Дабан

Для сравнения реакции темнохвойных древостоев на изменения климата проанализирован радиальный прирост Pinus деревьев произрастающих в зонах усыхания темнохвойной тайги хребта Хамар-Дабан. В анализе использовались образцы 180 деревьев сибирской сосны, собранные на шести пробных площадях. Видимые повреждения были отмечены на пяти из них. На контрольной площади, несмотря на отсутствие видимых повреждений, наблюдался спад прироста в последнее пятилетие. Синхронный для обеих когорт спад прироста фиксируется с середины 1980-х, далее после засухи 2003 года, сильно повлиявшей на прирост, происходит разделение на «выжившие» и «усыхающие» деревья (рис. 38). При этом первая когорта восстанавливает прирост до уровня 1980-х, после чего опять наблюдается спад радиального прироста.

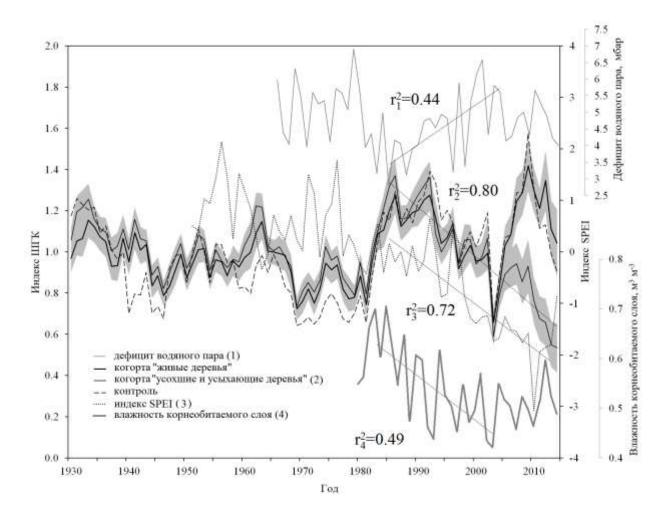


Рис. 38. Динамика древесно-кольцевых хронологий *Pinus sibirica*, SPEI, дефицита водяного пара и влажности корнеобитаемой зоны. Тренды значимы при p<0.01.

Когорту «выживших» составляют 69 деревьев, в когорту «усыхающих» входят 83 дерева. Таким образом, процент «усыхающих» составляет 55%. На контрольной площади было отобрано 28 образцов.

Усыхающие и усохшие деревья проявляют повышенную чувствительность к изменениям климатических переменных (рис. 39). Индекс прироста сибирской сосны и SPEI июня тесно связаны корреляционной зависимостью (r=0.89, рис. 39г). Корреляционная связь индекса прироста с температурой июня ниже (r=-0.64) и носит отрицательный характер; именно в июне, как следует из климатограммы, наблюдается максимум засушливости (минимум SPEI, рис. 41). Примечательна связь радиального прироста и

количества осадков июля предыдущего года (r=0.46, рис. 39б). Радиальный прирост «усыхающих» деревьев значимо коррелирует с влажностью корнеобитаемой зоны (r=0.62, рис. 40б) и дефицитом водяного пара (r=-0.57, рис. 39в). Значимые корреляции наблюдаются также с аналогичными показателями почвенного увлажнения июля предыдущего года (r=0.76; рис. 40а).

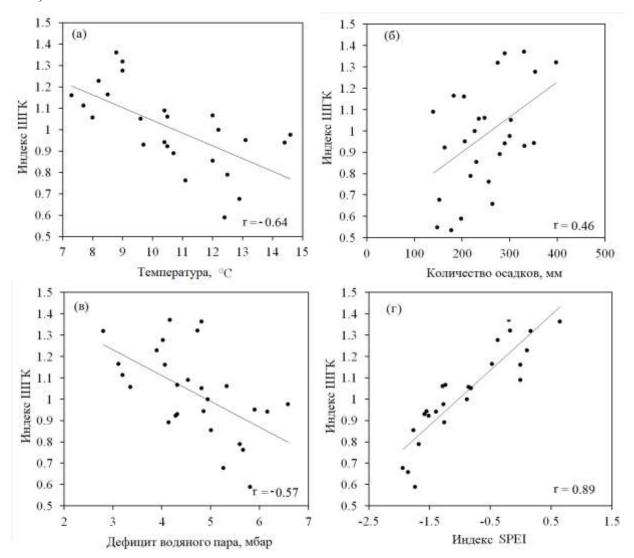


Рис. 39. Корреляции между ШГК усохших и усыхающих деревьев *Pinus sibirica* (N=83) и (а) температурой воздуха (июнь текущего года), (б) количеством осадков (июль предыдущего года), (в) дефицитом водяного пара (июнь текущего года) и (г) SPEI (май-август текущего года). Тренды значимы при p<0.01.

Стоит отметить, что период, когда зафиксировано увеличение уровня коэффициента корреляции с температурой и SPEI июня, соответствует периоду, в котором проявляется отрицательный тренд радиального прироста (рис. 38). Значимых корреляций между индексом прироста деревьев когорты «выживших» или контрольной площади и климатическим параметрами не выявлено.

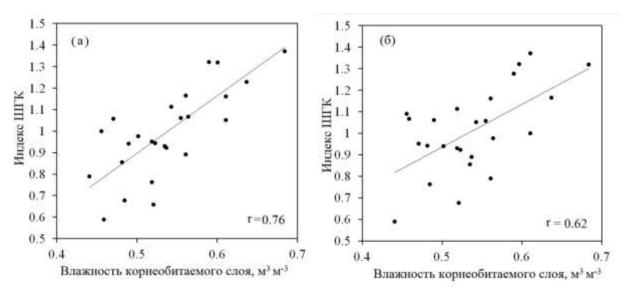


Рис. 40. Корреляции между ШГК деревьев *Pinus sibirica* и влажностью почвы: (а, б) - ШГК усохших и усыхающих деревьев vs влажность корнеобитаемого слоя (а - июль предыдущего года, б - июль текущего года). Тренды значимы при p<0.01.

Наряду с климатическими и антропогенными факторами, кедровые и пихтовые древостои Хамар-Дабана подвержены биотическим воздействиям: на всех пробных площадях (исключая контроль, где повреждений не наблюдались, хотя и происходило снижение величины радиального прироста в последнее пятилетие) усыхающие и погибшие деревья были заселены, либо отработаны стволовыми вредителями (пихтовый усач *Monochamus urussovi* Fischer, гравёр байкальский *Pityogenes conjunctus* (Rtt)). Наряду с воздействием стволовых вредителей, древостои подвергались атакам сибирского шелкопряда (*Dendrolimus superans sibiricus* Tscetv.); отмечались

также бактериальные заболевания и повреждения корневыми фитопатогенами (Обзор..., 2010; Воронин и др., 2013).

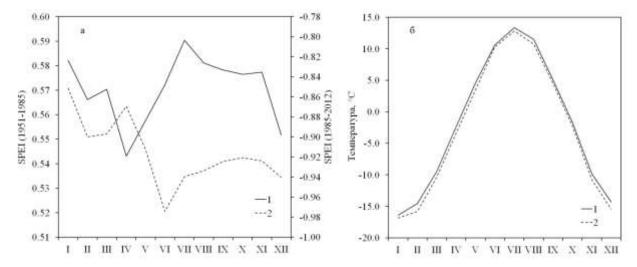


Рис. 41. Параметры индекса SPEI (а) и температуры (б) июня за период 1985-2014 (2) и аналогичный предшествующий период (1).

5.4 Обсуждение результатов

Явление усыхания темнохвойных лесов зафиксировано практически по всей циркумбореальной зоне (Aitken et al., 2008; Allen et al., 2009; Worrall et al., 2010; Anderegg et al., 2013). Среди вероятных причин усыхания хвойных древостоев рассматриваются корневые гнили и бактерии (Raffa et al., 2008; Павлов и др., 2008; Обзор..., 2010; Воронин и др., 2013), насекомые-вредители (Logan et al., 2003; Замолодчиков, 2011), возрастание засушливости климата (Манько и др., 1998; Kharuk et al., 2013а, б).

Для всех исследуемых зон показана связь радиального прироста сибирской сосны и пихты и условий увлажнения. Установлено, что практически для всех исследуемых площадей возрастание корреляции с параметрами увлажнения совпадает с началом снижения прироста. Для когорт «усыхающих» деревьев данный тренд проявился значительно сильнее, как и связь с засушливостью климата. Часто снижение радиального прироста синхронизировано со снижением показателей SPEI, что также укладывается в

гипотезу о негативном влиянии усиления засушливости климата на прирост. Снижение прироста после усиления частоты и силы засух отмечено в частности для осины на территории США (Hogg et al., 2008). Возрастание чувствительности к климатическим факторам, предшествующее отмиранию, также зафиксировано другими авторами (McDowell et al., 2008).

Практически на всех исследуемых участках наблюдается разделение выборки на две группы, одна из которых значительно снижает прирост после повторяющихся засух и проявляет более сильную связь климатическими показателями, в то время как другая группа, временно снижая прирост в период засух, впоследствии его восстанавливает. Для сибирской сосны, произрастающей на Кузнецком Алатау, и пихты, растущей на Восточном Саяне, разделение вероятнее всего связано с повторяющимися засухами 1990-х годов, так как именно в конце 1990-х наблюдается значимое разделение траекторий хронологий «выживших» и «усыхающих» деревьев. Для сибирской сосны, растущей на склонах Хамар-Дабана, точкой разделения можно назвать 2003 год, сопровождающийся сильной засухой и, как следствие, сильным снижением прироста. Возможно, это связано как с уменьшением конкуренции со стороны отпавших деревьев, так и с более высоким уровнем устойчивости к неблагоприятным факторам группы «выживших». Тем не менее, группа «выживших» часто также показывает тренд на снижение радиального прироста после ускорения. Стоит также отметить, что до периода разделения значимой разницы в траекториях хронологий не наблюдалось. Например, коэффициент корреляции между хронологиями усыхающих и выживших деревьев Хамар-Дабана за период разделения (2004-2014) составляет 0,17, в то время как коэффициент корреляции за предшествующий аналогичный период (1993-2003) составляет 0,93 (данный коэффициент устойчиво сохраняется на всём протяжении хронологии от 1890 до 2003 года).

Следует отметить, что подрост как сибирской сосны, так и пихты в целом жизнеспособен. Сохранность подроста можно объяснить защитой

верхним пологом от избыточной эвапотранспирации. В других исследованиях (Манько и др., 1998) также отмечается сохранность подроста при усыхании верхнего полога. Кроме того, водный стресс снижается за счет меньшего по сравнению с взрослыми деревьями индекса листовой поверхности (Rautiainen et al. 2012). Высокий индекс листовой поверхности пихты и сибирской сосны, как одна из главных составляющих водного баланса растений, также может быть одной из причин повышенной чувствительности этих видов к атмосферному увлажнению в период засух. Древостои, состоящие из пихты и сибирской сосны, имеют индекс листовой поверхности 12-18, в то время как засухоустойчивых листовой поверхности индекс видов лиственницы) колеблется в пределах 5-11 (Уткин, 1975). В связи с высоким индексом листовой поверхности деревья сибирской сосны и пихты особо остро реагируют на возникновение атмосферных засух, что выражается в достаточно сильной связи с показателями упругости водяного пара и SPEI.

Для пихты на Восточном Саяне по данным анализа хронологии удалось выделить событие, когда деревья испытывали снижение прироста с последующим его ускорением в начале XX века. Похожая ситуация зафиксирована для прироста подроста после серии повторяющихся засух конца XX столетия. Снижение прироста в начале XX века соответствует историческим записям о сильной засухе 1912-14 годов (Кириллов, Щербаков, 1961). В подтверждение данной гипотезы говорит то, что ускорение прироста наблюдалось синхронно у всех деревьев вне зависимости от возраста, а для самых старых образцов фиксируется период угнетения в начале жизни длительностью до 60 лет, оканчивающийся в начале XX века. Выживший во время засухи начала XX века подрост сформировал древостои, которые подверглись воздействию засух уже в начале XXI века. Можно предположить, что усыхание пихты, связанное с засухой с последующим восстановлением древостоев за счет выжившего подроста, является периодическим процессом. Учитывая климатические сценарии, ожидается увеличение частоты и силы засух в будущем (Stocker et al. 2013), сокращение времени между засухами

может оказать сильное негативное воздействие на возобновление пихтовых древостоев.

Влияние климатических параметров прошлого года на прирост пихты Восточного Саяна и сибирской сосны Кузнецкого Алатау заслуживает отдельного внимания. Воздействие условий роста прошлого года известно, хотя в большинстве случаев больший вклад оказывают условия текущего года. Например, при исследовании вида *Fagus sylvatica* L. было обнаружено, что условия предыдущего сезона вегетации примерно на 20% определяют прирост текущего года (Skomarkova et al., 2006). Согласно другим исследованиям, прирост *Larix gmelinii* (Rupr.) Киzen. до 43% определяется фотоассимилятами предыдущего года (Kagawa et al., 2006; Kagawa et al. 2006). Таким образом, полученные данные согласуются с результатами других наблюдений.

Наблюдаемая связь прироста пихты на Восточном Саяне с заморозками начала сезона вегетации, возможно, объясняется повреждением апикальных побегов, вызывая таким образом снижение прироста.

Чувствительность деревьев сибирской сосны на Кузнецком Алатау к упругости водяного пара января-февраля, возможно, объясняется возникновением явления десикации и физиологической засухи на фоне снижения атмосферного увлажнения.

Связь прироста сибирской сосны, растущей на склонах хребта Хамар-Дабан с параметрами температуры июня, видимо, объясняется наблюдаемыми именно в июне засухами. Стоит заметить, что время появления июньских засух совпадает с началом периода повышенной чувствительности радиального прироста сибирской сосны также и к показателям увлажнения.

Гипотезу о влиянии возрастания засушливости на прирост подтверждают также данные дистанционного зондирования. По данным С. Т. Им, площадь усыхающих древостоев пихты на Восточном Саяне значительно возрастала после засух 1990, 1998 и 2008 годов. На всех исследуемых участках наблюдается одинаковое распределение усыхающих древостоев по элементам рельефа и азимуту. Усыхающие древостои располагаются преимущественно

на крутых (13°-17°) склонах южной экспозиции и выпуклых элементах рельефа. Проведенный С.Т. Им анализ количества поступающей солнечной радиации показал, что данные элементы рельефа получают до 20% больше солнечной радиации во время вегетационного периода. Усыхание сибирской сосны не зафиксировано на высотах выше 900 м.н.у.м. на Кузнецком Алатау и выше 1000 м.н.у.м. на хребте Хамар-Дабан. При этом с увеличением высоты над уровнем моря улучшаются и условия атмосферного увлажнения, что способствует росту сибирской сосны, которую также называют иногда «деревом туманов». Кроме того, на исследованных пробных площадях темнохвойная тайга произрастает на маломощных хорошо дренированных почвах, что также увеличивает риск возникновения водного стресса. В сочетании с топографическими условиями (крутые склоны преимущественно южной экспозиции, выпуклые элементы рельефа) на данных площадях риск возникновения водного стресса у деревьев максимален. Связь усыхания древостоев с элементами рельефа зафиксирована также в ряде других исследований (Allen and Breshears 1998; Powers et al. 1999; Lausch et al. 2013).

Практически все «усыхающие» деревья имели признаки поражения насекомыми или грибными фитопатогенами. Деревья сибирской сосны на хребте Хамар-Дабан поражены бактериальной водянкой хвойных. Ранее отмечалось (Воронин и др., 2013), что обострение хронического течения бактериальных заболеваний хвойных происходит на фоне климатических изменений (уменьшение атмосферного увлажнения), а также под влиянием антропогенной нагрузки. На втором исследованном участке Кузнецкого Алатау в большом количестве встречаются грибы рода Armillaria. При этом широко известен факт, что именно ослабленные деревья являются основной мишенью для заселения фитопатогенами (Kharuk et al., 2004; Fettig et al. 2013). Ряд исследований связывает усыхание определенных хвойных лесов в России (на исследуемой территории в частности) с возросшей активностью корневой губки (Heterobasidion annosum), распространению которой способствовало ухудшение жизненного состояния древостоев на фоне засух (Павлов и др.,

2008; Чупров, 2008; Павлов, 2015). Размножение короедов в ослабленных древостоях наблюдалось и других зонах усыхания темнохвойных Сибири и ельников Европейской части России (Чупров, 2008; Замолодчиков, 2011; Ефремов и др., 2012). В Беларуси усыхание ельников сопровождалось массовым размножением короедов и грибных заболеваний (Сазонов и др., 2013; Сарнацкий, 2012). В окрестностях Красноярска в зоне инвазии уссурийского полиграфа (Polygraphus proximus) отмечено, что насекомые в первую очередь атакуют ослабленные деревья с пониженными показателями радиального прироста. Аналогичные явления описаны в ослабленных хвойных лесах Европы и Северной Америки (Logan et al., 2003; Raffa et al., 2008; Worrall et al., 2010). Всё вышеописанное согласуется с концепцией множественных механизмов воздействия засухи на древостои (ухудшение проводящей системы и эмболия, воздействия работы насекомых фитопатогенов грибной и микробиологической природы) (McDowell et al. 2008; McDowell 2011; Anderegg et al. 2012; Choat et al. 2012; Fettig et al. 2013).

Стоит заметить, что рассматриваемые древостои не являются перестойными: средний возраст рассматриваемых деревьев сибирской сосны на Кузнецком Алатау составляет 150 лет, деревьев пихты на Восточном Саяне 100 лет, сибирской сосны на хребте Хамар-Дабан – 130 лет.

Рассмотренное явление усыхания темнохвойной тайги является частью более широкого феномена усыхания темнохвойных лесов европейской части России, Сибири и Дальнего Востока. Учитывая климатические сценарии, с течением времени частота и сила засух будут возрастать (Aitken et al. 2008; Sterl et al. 2008; Andregg et al. 2013; Stocker et al. 2013), что может повлечь сильное перераспределение древесной растительности (Aitken et al. 2008).

Выводы по главе

- 1. В исследованных зонах усыхания темнохвойной тайги выделяется когорта ослабленных деревьев, прирост которой значимо коррелирует с ухудшением условий увлажнения. Когорта более устойчивых деревьев подобной связи не проявляет.
- 2. Прирост усыхающих деревьев связан с индексом сухости SPEI (r=0,61...0,89) и упругостью водяного пара (r=0,64...0,80), а также влажностью корнеобитаемого слоя (сибирская сосна на хр. Хамар-Дабан, r=0,76...0,62).
- 3. Повышение чувствительности радиального прироста деревьев к условиям увлажнения проявляется в последние десятилетия и совпадает с периодом увеличения аридности климата, что указывает на водный стресс как первопричину усыхания деревьев. Синергизм климатических и биотических воздействий повлёк усыхание кедровых древостоев.

ВЫВОДЫ

- 1. В экотоне горной лесотундры Алтае-Саянского региона происходит увеличение радиального прироста *Pinus sibirica* (35-140%), *Larix sibirica* (35%), *Abies sibirica* (60-210%), коррелирующее с потеплением, начавшимся в 1970-х гг., а также наблюдается продвижение верхней границы леса и возрастание численности древесных растений. Скорость продвижения лиственницы в экотоне горной лесотундры Кузнецкого Алатау оценивается величиной 1м/10 лет, продвижение сосны сибирской кедровой в лесотундре Западного Саяна составляет 2м/10лет.
- 2. На прирост древесных растений в экотоне горной лесотундры Алтае-Саянского региона оказывают положительное влияние температуры холодного (ноябрь-март, r=0,27...0,76) и тёплого (май-август r=0,24...0,54) периодов, а также продолжительность солнечного сияния в начале периода вегетации (r=0,27...0,56); осадки оказывают преимущественно отрицательное влияние на радиальный прирост (r=-0,30...-0,45).
- 3. Радиальный прирост усыхающих деревьев *Pinus sibirica* темнохвойной тайги Кузнецкого Алатау, а также Abies sibirica Восточного Саяна коррелирует с показателями атмосферного увлажнения (упругость водяного пара – r=0.64...0.80; SPEI – r=0.65...0.61). Радиальный прирост усыхающих деревьев Pinus sibirica, произрастающих на хребте Хамар-Дабан, коррелирует с показателями атмосферного увлажнения (дефицит водяного пара -r=-0.57; SPEI -r=0.89) и влажности корнеобитаемого слоя (r=0,76...0,62). Усыхание темнохвойных древостоев обусловлено синергизмом эколого-климатических факторов (водный стресс, возрастание аридности климата, периодические засухи) и биотических воздействий фитопатогены, (стволовые вредители, корневые бактериальные заболевания).

Список использованных источников

- Анисимов, О.А. Глобальное потепление и таяние вечной мерзлоты: оценка рисков для производственных объектов ТЭК. / О.А. Анисимов, С.А. Лавров // Технологии ТЭК. 2004. №3. С. 78-83.
- Анисимов, О.А. Прогнозные сценарии эволюции криолитозоны при глобальных изменениях климата в XXI веке. / О.А. Анисимов, Ф.Э. Нельсон, А.В. Павлов // Криосфера Земли. 1999. № 4. С. 15-25.
- Апасова, Е.Г. Описание массива данных суммарной за месяц продолжительности солнечного сияния на станциях России / Е.Г. Апасова, Л.К. Клещенко // Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2015621446
- 4. Архипова, Н.Г. Усыхание ясеня в Латвии: *Hymenoscyphus pseudoalbidus* / Н. Архипова, Т. Гайтниекс, М. Лайвиньш // VII Чтения памяти О. А. Катаева. Вредители и болезни древесных растений России. Материалы международной конференции. Санкт-Петербург, 25-27 ноября 2013 г. 2013. С. 5.
- 5. Архипова, Н.Г. Проблема усыхания елей (*Picea abies* (L.) Karst.) в Латвии / Н.Г. Архипова // Проблемы усыхания еловых насаждений: Мат-лы междун. науч.- практ. семинара, Минск: ООО «КолорПоинт», 2013. 2013. С. 11.
- 6. Астраханцева, Н.В. Некрозы, вызванные грибом *Grosmannia aoshimae* в лубе пихт сибирской и белокорой: гистологический аспект / Н.В. Астраханцева, Ю.Н. Баранчиков, Д.А. Демидко, Н.В. Пашенова, В.М. Петько, Г.И. Юрченко // VII Чтения памяти О. А. Катаева. Вредители и болезни древесных растений России. Материалы международной конференции. Санкт-Петербург, 25-27 ноября 2013 г. 2013. С. 6-7.
- 7. Баранчиков, Ю.Н. В погоне за полиграфом уссурийским *Polygraphus proximus* Blandf. / Ю.Н. Баранчиков, С.А. Кривец, В.М. Петько, И.А. Керчев, А.С. Мизеева, В.А. Анисимов // Экология Южной Сибири и

- сопредельных территорий. Абакан: Изд-во ГОУ ВПО «Хакасский гос. унтим. Н.Ф. Катанова». 2011. Т. 1, №. 15. С. 52–54.
- 8. Баранчиков, Ю.Н. Факторы динамики численности популяций уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera, Scolytidae) на фронтах его инвазийного наступления / Ю.Н. Баранчиков, Н.В. Пашенова, В.М. Петько // Интерэкспо Гео-Сибирь. 2012. Т.4. С. 99-103.
- 9. Баранчиков, Ю.Н. Коэволюционные аспекты инвазийности лесных дендрофильных насекомых (Текст) / Ю.Н. Баранчиков // Известия Санкт-Петербургской государственной лесотехнической академии. 2010. № 192. С. 30-39.
- Бочаров, А.Ю. Возрастная структура и радиальный рост лиственницы на молодых моренах Северо-Чуйского хребта / А.Ю. Бочаров, Е.Е. Тимошок // Интерэкспо Гео-Сибирь. 2013. Т.3, №4. С. 60-64.
- 11. Буко, Т.Е. Почвы. / Т.Е. Буко // Заповедник "Кузнецкий Алатау" / Издательский дом "Азия", Кемерово. 1999. С. 58-61.
- Булыгина, О.Н. Описание массива данных среднемесячной температуры воздуха на станциях России / О.Н. Булыгина, В.Н. Разуваев, Л.Т. Трофименко, Н.В. Швец // Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2014621485
- Булыгина, О.Н. Описание массива данных месячных сумм осадков на станциях России / О.Н. Булыгина, В.Н. Разуваев, Н.Н. Коршунова, Н.В. Швец //Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2015620394
- 14. Булыгина, О.Н. Описание массива данных среднемесячного парциального давления водяного пара на станциях России / О.Н. Булыгина, В.Н. Разуваев, Н.В. Швець, В.Н. Кузнецова // Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2014620694

- 15. Ваганов, Е.А. Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике. / Е.А. Ваганов, С.Г. Шиятов, В.С. Мазепа // Новосибирск: Наука. 1996. 245 с.
- Васильченко, А.А. Заповедник «Кузнецкий Алатау». Заповедники России. Заповедники Сибири. II. / А.А. Васильченко (и др.) М., Логата. 2000. С. 110-121
- 17. Василяускас, В. Усыхания ельников в Литве и главные их причины / В. Василяускас // Проблемы усыхания еловых насаждений: Мат-лымеждун. науч.- практ. семинара, Минск: ООО «КолорПоинт». 2013. С. 16-21.
- Власенко, В.И. Структура и динамика лесной растительности заповедных территорий Алтае-Саянской горной страны / В.И. Власенко // М. МСОП. 2003. 484 с.
- Воронин, В.И. Бактериальное повреждение кедровых лесов Прибайкалья
 / В.И. Воронин, Т.Н. Морозова, Д.Ю. Ставников, И.А. Нечесов, В.А. Осколков, В.А. Буяшуев, Ю.З. Михайлов, Я.В. Говорин, А.Д. Середкин, М.А. Шуварков // Лесное хозяйство, №2. 2013. С. 39-41.
- Глызин, А.В. Изменчивость радиального прироста лиственницы сибирской в высокогорьях Прибайкалья / А.В. Глызин // Лесоведение. М.: Наука. 1993.- №6. С. 20-26.
- 21. Горчаковский, П. Л. Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. / П. Л. Горчаковский, С. Г. Шиятов // М.: Наука. 1985. 209 с.
- 22. Девятова, Н.В. Определение масштабов усыхания хвойных лесов Европейского Севера России по данным спутниковых наблюдений / Н.В. Девятова, Д.В. Ершов, Н.И. Лямцев, Б.С. Денисов // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2007. Т.2, №4. С. 204-211
- Демиденко, Н.В. Рельеф и гидрография. Климат. / Н.В. Ддемиденко // Заповедник "Кузнецкий Алатау" / Издательский дом "Азия". Кемерово. 1999. С. 47-57.

- 24. Демидко, Д. А. Радиальный прирост ствола как предиктор гибели деревьев пихты сибирской в очаге размножения уссурийского полиграфа / Д. А. Демидко, А. В. Лаптев, В. М. Петько, Н. С. Бабичев, Ю. Н. Баранчиков // Лесные биогеоценозы бореальной зоны: география, структура, функции, динамика: Материалы Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 70-летию создания Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, 16—19 сентября 2014 г. / ред. коллегия: Ю.Н.Баранчиков (и др.); Сиб. отд-ние Рос. акад. наук, Ин-т леса им. В.Н. Сукачева СО РАН. Новосибирск: Изд-во СО РАН. 2014. С. 677-679.
- 25. Демидко, Д.А. Датировка появления *Polygraphus proximus* в Томской области и Красноярском крае / Д.А. Демидко // VII Чтения памяти О. А. Катаева. Вредители и болезни древесных растений России. Материалы международной конференции. Санкт-Петербург, 25-27 ноября 2013 г. 2013. С. 55.
- 26. Давиденко, Е.В. О причинах усыхания сосновых насаждений юга Украины / Е.В. Давиденко // VII Чтения памяти О. А. Катаева. Вредители и болезни древесных растений России. Материалы международной конференции. Санкт-Петербург, 25-27 ноября 2013 г. 2013. С. 26.
- Ефимова, Н.А. О сопоставлении изменений климата в 1981–2000 гг. с палеоаналогами глобального потепления / Н.А. Ефимова, Е.Л. Жильцова, Н.А. Лемешко, Л.А. Строкина // Метеорология и гидрология. 2004. № 8. С. 18-23.
- 28. Ефремов, Д. Ф. Профилактика и меры предупреждения лесных пожаров в системе лесоуправления Российской Федерации. / Д. Ф. Ефремов, А. С. Захаренков, М. А. Копейкин и др. // Под ред. Е. П. Кузьмичева. М.: Всемирный банк. 2012. 104 с.
- 29. Замолодчиков, Д.Г. Оценка климатогенных изменений разнообразия древесных пород по данным учетов лесного фонда / Д.Г. Замолодчиков // Успехи совр. биол. 2011. Т.131, №4. С. 382-392.

- 30. Ильиных, Н.И. Почвы Кузнецкого Алатау. / Н.И. Ильиных // Красноярск.- 1970. 165 с.
- 31. Инструкция по проведению лесоустройства в лесном фонде России. М.: ВНИИЦлесресурс. 1995. 174 с.
- 32. Капралов, Д.С. Изменения в составе, структуре и высотном положении мелколесий на верхнем пределе их произрастания в горах Северного Урала. / Д.С. Капралов, С.Г. Шиятов, П.А. Моисеев, В.В. Фомин // Экология. 2006. №6. С. 403-409.
- 33. Керчев, И.А. Очаги массового размножения уссурийского полиграфа в пихтовых лесах Томской области / Керчев И.А., Кривец С.А. // Интерэкспо ГЕО-Сибирь-2012. 2012. Т. 4. С. 67-72.
- 34. Кириллов, М.В. Красноярский край: природное и экономико-географическое районирование / М.В. Кириллов, Ю.А. Щербаков // Красноярск. 1962. 404 с.
- 35. Кнорре, А.А. Изменчивость видового разнообразия и надземной биомассы вдоль высотного трансекта северо-западной оконечности плато Путорана / А.А. Кнорре, А.В. Кирдянов, Е.В. Федотова, М.М. Наурзбаев // География и природные ресурсы. − 2006. − № 3. − С. 75-81.
- 36. Кондратьев, К.Я. Изменения глобального климата: Реальность, предположения и вымыслы / К.Я. Кондратьев // Исследования Земли из Космоса. 2002. №1. С. 1-21.
- 37. Кошкарова, В.Л. Пространственно-временная динамика лесной растительности субарктики средней Сибири за последние 9 тысяч лет / В.Л. Кошкарова, Е.А. Ваганов, А.Д. Кошкаров // ДАН, Т. 355, №5. 1997. С. 712-715.
- 38. Краснобаев, В.А. Аномальные оттепели как одна из причин повреждений кроны молодых хвойных деревьев в южном Прибайкалье / В.А. Краснобаев, В.И. Воронин // География и природные ресурсы. 2011. № 2. С. 75-78.

- 39. Краснобаев, В.А. Экологический мониторинг: использование метода кондуктометрии для оценки сезонных изменений физиологического состояния древесных растений / В.А. Краснобаев, В.И. Воронин // Инженерная экология. 2009.- №6.- С.53-62.
- 40. Кременецкий, К.В. Об изменении северной границы ареалов некоторых видов деревьев и кустарников в голоцене / К.В. Кременецкий, К.М. МакДональд, Р.О. Галабала // Бот. Ж. 1996. Т. 81, №4. С. 10-25.
- 41. Кривец, С. А. Трансформация таёжных экосистем в очаге инвазии полиграфа уссурийского *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) в Западной Сибири / С.А. Кривец, Э.М. Бисирова, И.А. Керчев, Е.Н. Пац, Н.А. Чернова // Российский журнал биологических инвазий. 2015. №1. С. 41-63.
- 42. Ларинина, Ю.А. Особенности структуры популяции короеда-типографа в очагах усыхания ели / Ларинина Ю.А., Блинцов А.И., Кухта В.Н. // VII Чтения памяти О. А. Катаева. Вредители и болезни древесных растений России. Материалы международной конференции. Санкт-Петербург, 25-27 ноября 2013 г. 2013. С. 27-28.
- 43. Латышева, И. В. Современные особенности гидрометеорологического режима южного побережья оз. Байкал. / И. В. Латышева, В. Н. Синюкович, Е. В. Чумакова // Известия Иркутского государственного университета, серия «Науки о Земле». 2009. Т.2, №2. С. 117-133.
- 44. Мазепа, В.С. Метод расчета индексов годичного прироста обобщенного дендроклиматического ряда / В.С. Мазепа // Экология. – 1982. – №3. – С. 21-28.
- 45. Манько, Ю.И. Мониторинг усыхания пихтово-еловых лесов в Центральном Сихотэ-Алине / Ю.И. Манько, Г.А. Гладкова, Г.Н. Бутовец, Норихиза Камибаяси // Лесоведение. - 1998. - №1. - С. 3-16.
- 46. Машуков, Д. А. Влияние климатических факторов на радиальный рост на разных уровнях высоты ствола лиственницы Гмелина на склонах разной экспозиции (Центральная Эвенкия) / Д. А. Машуков, А. В. Бенькова //

- Лесные биогеоценозы бореальной зоны: география, структура, функции, динамика: Материалы Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 70-летию создания Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, 16—19 сентября 2014 г. / ред. коллегия: Ю.Н.Баранчиков (и др.); Сиб. отд-ние Рос. акад. наук, Инт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН. Новосибирск: Изд-во СО РАН. 2014. С. 147-150.
- 47. Михайлов, Н.И. Горы Южной Сибири. / Н.И. Михайлов // М., 1961. 239 с.
- 48. Моисеев, П.А. Влияние изменений климата на радиальный прирост и формирование возрастной структуры высокогорных лиственничников Кузнецкого Алатау / П.А. Моисеев // Экология. 2002. №1. С.10-17
- 49. Моисеев, П.А. Влияние изменений климата на формирование поколений ели сибирской в подгольцовых древостоях Южного Урала / П.А. Моисеев, М. Ван дер Меер, А. Риглинг, И.И. Шевченко // Экология. − 2004. № 3. С. 1–9.
- Назимова, Д.И. Высотная поясность и климат в горах Южной Сибири. / Д.И. Назимова, Н.И. Молокова, К.К. Джансеитов // География и природ, ресурсы. – 1981. - №2. – С. 68-78.
- 51. Наурзбаев, М.М. Изменчивость приземной температуры воздуха на севере Евразии по данным тысячелетних древесно-кольцевых хронологий / М.М. Наурзбаев, Е.А. Ваганов, О.В. Сидорова // Криосфера Земли. 2003. Т. 7, № 2. С. 84-91.
- 52. Наурзбаев, М.М. История климата позднего голоцена на востоке Таймыра по данным свехдлинной древесно-кольцевой хронологии / М.М. Наурзбаев, О.В. Сидорова, Е.А. Ваганов // Археология, этнография и антропология Евразии. 2001. Т.7, № 3. С. 17-25.
- 53. Норин, Б.Н. К познанию семенного и вегетативного возобновления древесных пород в лесотундре / Б.Н. Норин // Растительность Крайнего Севера и ее освоение. Д. 1958. № 3. С. 154-244.

- 54. Обзор санитарного и лесопатологического состояния лесов Республики Бурятия в 2009 г. и прогноз лесопатологической ситуации на 2010 г. // Улан- Удэ: Фил. ФГУ «Рослесозащита» «Центр защиты леса Республики Бурятия». 2010. С. 102-105.
- 55. Овчинников, Д.В. Длительные циклические изменения радиального прироста хвойных Алтае-Саянской горной страны в позднем голоцене / Д.В. Овчинников, В.С. Мыглан // Международный научно-исследовательский журнал. 2015. Т. 42, №11-6. С. 79-82
- Павлов, А.В. Вечная мерзлота и современный климат / А.В. Павлов, Г.Ф. Гравис // Природа. 2000. №4. С. 10-18.
- 57. Павлов, А.В. Мерзлотно-климатический мониторинг России: методология, результаты наблюдений, прогноз / А.В. Павлов // Криосфера Земли. 1997. № 1. С. 47-58.
- 58. Павлов, И.Н. Закономерности образования очагов *Heterobasidion annosum* (*Fr.*) *Bref. s. str*. в географических культурах сосны обыкновенной (Минусинская котловина) / И.Н. Павлов, К. Корхонен, П.В. Губарев, В.Л. Черепнин, О.А. Барабанова, А.Г. Миронов, А.А. Агеев // Хвойные бореальной зоны. 2008. Т.25, №. 1-2. С. 28-36.
- 59. Павлов, И.Н. Основная причина массового усыхания пихтово-кедровых лесов в горах Восточного Саяна корневые патогены / И.Н. Павлов, О.А. Барабанова, А.А. Агеев, А.С. Шкуренко, С.С. Кулаков, Д.В. Шпенглер, П.В. Губарев // Хвойные бореальной зоны. 2009. –Т. 26, № 1. С. 33-41.
- 60. Павлов, И.Н. К вопросу образования очагов куртинного усыхания сосны обыкновенной на старопахотных землях (роль корневой губки, эдафических факторов и изменения климата) / И.Н. Павлов, О.А. Барабанова, С.С. Кулаков, Т.Ю. Юшкова, А.А. Агеев, Н.В Пашенова, П.А. Тарасов, В.В. Шевцов, Т.Н. Иванова // Хвойные бореальной зоны. 2010. —Т. 27, № 3-4. —С. 263-272.

- 61. Павлов, И.Н. Биотические и абиотические факторы усыхания хвойных лесов Сибири и Дальнего Востока / И.Н. Павлов // Сибирский экологический журнал. 2015. №4. С. 537–554.
- 62. Пац, Е.Н. Влияние уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) на подрост пихты сибирской в очагах инвазии в Томской области / Е.Н. Пац // VII Чтения памяти О. А. Катаева. Вредители и болезни древесных растений России. Материалы международной конференции. Санкт-Петербург, 25-27 ноября 2013 г. 2013. С. 72.
- 63. Пац, Е.Н. Изменение жизненности подроста в ходе инвазии уссурийского полиграфа в пихтовые леса Томской области / Е.Н. Пац, Н.А. Чернова // Интерэкспо ГЕО-Сибирь-2013. 2013. Т.3, №4. С. 55-59.
- 64. Пашенова, Н.В. Аттрактивность фитопатогенного гриба *Grosmannia aoshimae* для жуков его инвазийного переносчика уссурийского полиграфа / Н.В. Пашенова, В.М. Петько, Ю.Н. Баранчиков // Интерэкспо ГЕО-Сибирь-2013. 2013. Т.3, №4. С. 102-106.
- 65. Петров, И.А. Реакция хвойных экотона альпийской лесотундры Кузнецкого Алатау на изменение климата / И.А. Петров, В.И. Харук, М.Л. Двинская, С.Т. Им. // Сиб. экол. журн. −2015. в. № 4. С. 518–527 (Petrov, I. A. Reaction of coniferous trees in the Kuznetsk Alatau alpine forest tundra ecotone to climate change / I. A. Petrov, V. I. Kharuk, M. L. Dvinskaya, S. T. Im // Contemporary Problems of Ecology. −2015. Vol. 8. N 4. P. 423–430)
- 66. Поликарпов, Н.П. Климат и горные леса Южной Сибири. / Н.П. Поликарпов, Н.М. Чебакова, Д.И. Назимова // Новосибирск, Наука, 1986. 125 с.
- 67. Раковская, Э.М. Физическая география России. Часть 2 // Э.М. Раковская, М.И. Давыдова / Учеб. для студ. В 2 ч. М.: Гуманит. изд. центр ВЛАДОС. 2001. 304 с.
- 68. Сазонов, А. А. Проблема массового усыхания ельников Беларуси и пути ее решения / А. А. Сазонов, В. Н. Кухта, А. И. Блинцов и др. // Лесное и

- охотничье хозяйство: научный, производственно-практический журнал для работников лесной отрасли. Минск. 2013. №7. С. 10–15.
- 69. Санников, С.Н. Естественное лесовозобновление в Западной Сибири (эколого-географический очерк) / С.Н. Санников, Н.С. Санникова, И.В. Петрова // Екатеринбург: УрО РАН. 2004. 197 с.
- 70. Сарнацкий, В.В. Зонально-типологические закономерности периодического массового усыхания ельников Беларуси / В.В. Сарнацкий // Труды БГТУ. Лесное хозяйство. 2012. С. 274-276.
- 71. Сидорова, О.В. Реконструкции температуры воздуха за последние 2000 лет по данным годичных колец лиственницы востока Таймыра и северовостока Якутии / О.В. Сидорова, М.М. Наурзбаев // Сибирский экологический журнал. 2005. №1. С. 51–60.
- 72. Синюкович, В.Н. Современные особенности гидрометеорологического режима южного побережья оз. Байкал / В. Н. Синюкович, Е. В. Чумакова // Известия Иркутского государственного университета. 2009. Т. 2, № 2. С. 117-133.
- 73. Словарь современных географических названий. / Под общей редакцией акад. В. М. Котлякова // Екатеринбург: У-Фактория, 2006.
- 74. Сороковикова, Л. М. Особенности гидрохимического режима рек бассейна Южного Байкала в условиях повышенного увлажнения / Л. М. Сороковикова, В.И. Синюкович, И.В. Коровякова, Н.В. Башенхаева, Л.П. Голобокова, М.П. Чубаров // География и природные ресурсы: журнал. 2001. Т. 4. С. 54-59.
- 75. Сухова, М.Г. Климатические условия формирования лесных геокомплексов гор Южной Сибири / М.Г. Сухова, Е.В. Табакаева // Биоразнообразие, проблемы экологии Горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее. По материалам Международной конференции. Часть 2. 22-26 сентября 2008, г. Горно-Алтайск. Горно-Алтайск: РИО ГАГУ. 2008. 361 с.

- 76. Усольцев, В.А. Об экологии и географии кедра сибирского / В.А. Усольцев, В.В. Крудышев // Актуальные проблемы лесного комплекса. 2011. №28. С. 147-153.
- 77. Усцкий, И.М. Особенности усыхания ельников в Украине / И.М. Усцкий // Проблемы усыхания еловых насаждений: Мат-лымеждун. науч. практ. семинара Минск: ООО «КолорПоинт». 2013. С. 12-15.
- 78. Уткин, А.И. Биологическая продуктивность лесов (методы изучения и результаты) / А.И. Уткин // Итоги науки и техники. Сер. «Лесоведение и лесоводство». М.: 1975. Т. 1 С. 9 190
- 79. Хантемиров, Р.М. Основные этапы развития древесной растительности на Ямале в голоцене / Р.М. Хантемиров, С.Г. Шиятов // Экология. 1999. №3. С. 163-169.
- 80. Хантемиров, Р.М. Изменения климата и формирование возрастных поколений лиственницы на полярной границе леса на Ямале / Р.М. Хантемиров, А.Ю. Сурков, Л.А. Горланова // Экология. 2008. №5. С. 323-328.
- 81. Харук, В.И. Временная динамика лиственницы в экотоне лесотундры / В.И. Харук, С.Т. Им, К. Дж. Рэнсон, М.М. Наурзбаев // ДАН. 2004. Т. 398, № 3. С. 1-5.
- 82. Харук, В.И. Проникновение вечнозеленых хвойных деревьев в зону доминирования лиственницы и климатические тренды / В.И. Харук, М.Л. Двинская, К. Дж. Рэнсон, С.Т. Им // Экология. 2005. № 3. С.186-192.
- 83. Харук, В.И. Проникновение вечнозеленых хвойных деревьев в зону доминирования лиственницы и климатические тренды / В.И. Харук, М.Л. Двинская, К. Дж. Рэнсон, С.Т. Им // Экология. 2005. № 3. С. 186-193.
- 84. Харук, В.И. Лиственничники лесотундры и климатические тренды / В.И. Харук, К. Дж. Рэнсон, С.Т. Им, М.М. Наурзбаев // Экология. 2006. №5. С. 323-331.
- 85. Чупров, Н.П. К проблеме усыхания ельников в лесах Европейского Севера России / Н.П. Чупров // Лесное хозяйство. 2008. №1. С.24-26.

- 86. Шиятов, С.Г. Колебания климата и возрастная структура древостоев лиственничных редколесий в горах Полярного Урала. Растительность лесотундры и пути ее освоения / С.Г. Шиятов // Л.: Наука. 1967. С. 271–278.
- 87. Шиятов, С.Г. Дендрохронология, ее принципы и методы / С.Г. Шиятов // Записки Свердловского отделения Всесоюзного ботанического общества.

 1973. № 6. С.53-81.
- 88. Шиятов, С.Г. Опыт использования старых фотоснимков для изучения смен лесной растительности на верхнем пределе ее произрастания / С.Г. Шиятов // Флористические и геоботанические исследования на Урале. Свердловск, 1983. С. 76-109.
- 89. Шиятов, С.Г. Дендрохронология верхней границы леса на Урале / С.Г. Шиятов // М.: Наука, 1986. 136 с.
- 90. Шиятов, С.Г. Методы дендрохронологии. Часть І. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации: учебно-методическое пособие. / С.Г. Шиятов, Е.А. Ваганов, А.В. Кирдянов, В.Б. Круглов, В.С. Мазепа, М.М. Наурзбаев, Р.М. Хантемиров // Красноярск: КрасГУ. 2000. 80 с.
- 91. Шиятов, С.Г. Тысячелетняя реконструкция температуры лета на полярном Урале: данные древесных колец можжевельника сибирского и лиственницы сибирской / С. Г. Шиятов // Археология, этнография и антропология Евразии. 2002. № 1(9). С. 2-5.
- 92. Шиятов, С. Г. Пространственно-временная динамика лесотундровых сообществ на Полярном Урале / С. Г. Шиятов, М. М. Терентьев, В. В. Фомин // Экология. 2005. № 2. С. 83-90.
- 93. Шиятов, С.Г. Вертикальный и горизонтальный сдвиги верхней границы редколесий и сомкнутых лесов в XX столетии на полярном Урале / С.Г. Шиятов, М.М. Терентьев, В.В. Фомин, Н.Е. Циммерманн // Экология. − 2007. №4. С. 243-248.

- 94. Шиятов, С.Г. Динамика древесной и кустарниковой растительности в горах полярного Урала под влиянием современных изменений климата / С.Г. Шиятов // Екатеринбург: УрО РАН, 2009. 216 с.
- 95. Шпинь, П.С. Оледенение Кузнецкого Алатау. / П.С. Шпинь // М., 1980. 84 с.
- 96. Шушпанов, А. С., Петров И. А., Харук В. И. Динамика древостоев в экотоне альпийской лесотундры Западного Саяна / А. С. Шушпанов, И. А. Петров, В. И. Харук // Региональные проблемы дистанционного зондирования Земли: материалы II Междунар. науч. конференция, 22–25 сентября 2015, г. Красноярск / науч. ред. Е. А. Ваганов; отв. ред. М. В. Носков. –2015. С. 354
- 97. Abaimov, A.P. Long-term investigations of larch forest in criolitic zone of Siberia: brief history, recent results and possible changes under global warming / A.P. Abaimov, O.A. Zyryanova, S.G. Prokushkin // Eurasian J. of Forest research. − 2002. − Vol. 5, № 2. P. 95-106.
- 98. Aitken, S.N. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations / S.N. Aitken, S. Yeaman, J.A. Holliday, T. Wang, S. Curtis-McLane // Evol. Appl. 2008. Vol. 1, № 1. P. 95–111.
- 99. Allen, C.D. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests / C.D. Allen, A.K. Macalady, H. Chenchouni, D. Bachelet, N. McDowell, M. Vennetier, T. Kitzberger, A. Rigling, D.D. Breshears, E.H. Hogg, P. Gonzalez, R. Fensham, Z. Zhang, J. Castro, N. Demidova, J.H. Lim, G. Allard, S.W. Running, A. Semerci, N. Cobb // Forest Ecology and Management. 2009. Vol. 259.N 4. P. 660-684.
- 100. Allen, C.G. Drought-induced shift of a forest-woodland ecotone: rapid landscape response to climate variation. / C.G. Allen, D.D. Breshears // Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 1998. № 95. P. 14839–14842
- 101. Anderegg, W.R.L. Complex aspen forest carbon and root dynamics during drought. / W.R.L Anderegg // Clim. Change. 2012. № 111. P. 983–991.

- 102. Andregg, L.D.L. Tree Physiology review: Not all droughts are created equal: translating metheorological drought into woody plant mortality / L.D.L. Andregg, W.R.L. Andregg, J.A. Berry // Tree Physiol. 2013. Vol. 33, № 7. P. 701–712.
- 103. Anderegg, W.R.L. Tree mortality from drought, insects, and their interactions in a changing climate / W.R.L. Anderegg, J.A. Hicke, R.A. Fisher et al., // New Phytol. 2015. N 208. P. 674–683.
- 104. Baker, B. B. Advancing treeline and retreating glaciers: implications for conservation in Yunnan, P. R. China. / B.B. Baker, R.K. Moseley // Arctic, Antarctic and Alpine Research. 2007. Vol. 39, N 2. P. 200–209.
- 105. Beniston, M. Climatic change in mountain regions: a review of possible impacts. / M. Beniston //Climatic Change. 2003. N 59. P. 5- 31.
- 106. Bigler, C. Drought as an Inciting Mortality Factor in Scots Pine Stands of the Valais, Switzerland / C. Bigler, O.U. Braker, H. Bugmann, M. Dobbertin, A. Rigling // Ecosystems. 2006. N 9. P. 330–343
- 107. Breda, N. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences / N. Breda, R. Huc, A. Granier, E. Dreyer // Ann. For. Sci. 2006. N 63. P. 625–644.
- 108. Breshears, D.D. Regional vegetation die-off in response to global-change-type drought / D.D. Breshears, N.S. Cobb, P.M. Rich, K.P. Price, C.D. Allen, R.G. Balice, W.H. Romme, J.H. Kastens, M.L. Floyd, J. Belnap, J.J. Anderson, O.B. Myers, C.W. Meyer // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2005. Vol. 102, N 42. P. 15144–15148.
- 109. Briffa, K. R. Annual climate variability in the Holocene: interpreting the message of ancient trees / K. R. Briffa // Quaternary Science Reviews. 2000.
 Vol. 19. P. 87-105.
- 110. Chapin, F. S. Time lags and novel ecosystems in response to transient climatic change in arctic Alaska / F. S. Chapin, A. M. Starfield // Climatic Change. 1997. Vol. 35. P. 449–461.

- 111. Chapin, F.S. Arctic and boreal ecosystems of western North America as components of the climate system / F.S. Chapin, A.D. Mcguire, J. Randerson, S.R. Pielke, D. Baldocchi, S.E. Hobbie, N. Roulet, W. Eugster, E. Kasischke, E.B. Rastetter, S.A. Zimov, S.W. Running // Global Change Biology. 2000. Vol. 6 (Suppl. 1). P. 211-223.
- 112. Choat, B., Global convergence in the vulnerability of forests to drought / B. Choat, S. Jansen, T.J. Brodribb, H. Cochard, S. Delzon, R. Bhaskar, S.J. Bucci, T.S. Field, S.M. Gleason, U.G. Hacke, A.L. Jacobsen, F. Lens, H. Maherali, J. Martínez-Vilalta, S. Mayr, M. Mencuccini, P.J. Mitchell, A. Nardini, J. Pittermann, R.B. Pratt, J.S. Sperry, M. Westoby, I.J. Wright, A.E. Zanne // Nature. 2012. N 491. P. 752–755
- 113. Cook, E.R. Chronology development, statistical analysis, Guide for computer program ARSTAN / E.R. Cook, R.L. Holmes // Laboratory of Tree Ring Research, the University of Arizona. 1986. P. 50-65.
- 114. Cook, E. Methods of Dendrochronology: Applications in the Environmental Sciences / Eds. E.R. Cook, L.A. Kairiukstis. // IIASA. Dordrecht; Boston; London: Kluwer Acad. Pub. 1990. 394 p.
- 115. Daly, C. Seedling establishment by conifers above tree limit on Niwot Ridge, Front Range, Colorado, U.S.A. / C. Daly, D. Shankman // Arctic and Alpine Research. -1985. №17. P. 389-400.
- 116. Devi, N. Expanding forests and changing growth forms of Siberian larch at the polar Urals treeline during the 20th century / N. Devi, F. Hagedorn, P. Moiseev, H. Bugmann, S. Shiyatov, V. Mazepa, A. Rigling // Global Change Biology. 2008. N 14. P. 1581–1591
- 117. Dobbertin, M. Pine mistletoe (*Viscum album ssp. austriacum*) contributes to Scots pine (*Pinus sylvestris*) mortality in the Rhone valley of Switzerland / M. Dobbertin, A. Rigling // For. Pathol. 2006. N 36. P. 309–322.
- 118. Douglass, A.E. Climatic cycles and tree growth. A study of the annual rings of trees in relation to climate and solar activity / A.E. Douglass // Washington: Carnegie Inst. 1919. Vol. 1. 127 p.

- 119. Fettig, C.J. Changing climates, changing forests: A western North American perspective. / C.J. Fettig, M.L. Reid, B.J. Bentz, S. Sevanto, D.L. Spittlehouse,
 T. Wang // J. Forestry. 2013. Vol. 111, N 3. P. 214–228.
- 120. Fritts, H.C. Tree-rings and climate / H.C. Fritts // London; New York; San Francisco: Acad. Press. 1976. 576 p.
- 121. Global Office Modeling and Assimilation (GMAO), MERRA-2 tavgM_2d_lnd_Nx: 2d, Monthly mean, Time-Averaged, Single-Level, Assimilation, Land Surface Diagnostics, version 5.12.4, 2015. Greenbelt, MD, USA: Goddard Space Flight Center Distributed Active Archive Center (GSFC User DAAC), Accessed Enter Data Access Date at doi:10.5067/8S35XF81C28F.
- 122. Gorchakowsky, P.L. The upper forest limit in the mountains of the boreal zone of the USSR / P.L. Gorchakowsky, S.G. Shiyatov // Arct. Alp. Res. 1978.- №10. P. 349-363.
- 123. Grabherr, G. Climate effect on mountain plants. / G. Grabherr, M.G.H. Pauli // Nature. 1994, 369: 448.
- 124. Grace, J. Impacts of climate change on the tree line. / J. Grace, F. Berninger, L. Nagy // Annals of Botany. 2002. N 90. P. 537–544.
- 125. Guarin, A. Drought triggered tree mortality in mixed conifer forests in Yosemite National Park, California, USA / A. Guarin, A.H. Taylor // Forest Ecology and Management. 2005. N 218. P. 229–244
- 126. Harsch, M. Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming // M. Harsch, P. Hulme, M. McGlone, R. Duncan / Ecology Letters. 2009. Vol. 12, N 1. P. 1040–1049.
- 127. Hogg, E.H. Impacts of a regional drought on the productivity, dieback, and biomass of western Canadian aspen forests / E.H. Hogg, J.P. Brandt, M. Michaellian // Can. J. For. Res. 2008. N 38. P. 1373–1384.
- 128. Holmes, R.L. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurment / R.L. Holmes // Tree-Ring Bulletin. 1983. Vol. 44. P. 69-75.

- 129. Holtmeier, F. K. Mountain Timberlines: Ecology, Patchiness, and Dynamics. / F.K. Holtmeier // Netherlands: Kluwer Academic Publishers. 2009. 438 p.
- 130. Hughes, M.K. Twentieth-century summer-warmth in northern Yakutia in a 600-year context / M.K. Hughes, E.A. Vaganov, S.G. Shiyatov, R. Touchan, G. Funkhouser // Holocene. 1999. Vol. 9, N 5. P. 603-608
- 131. IPCC, 2007: Climate Change 2007: Synthesis Report. Valencia, Spain. (http://www.ipcc.ch/pdf/assessment-report/ar4/syr/ar4_syr_spm.pdf). Last accessed on 14 December 2009.
- 132. Jacoby, G. C. Reconstructed summer degree days in central Alaska and northwestern Canada since 1524 / G. C. Jacoby, E. R. Cook, L. D. Ulan // Quaternary Research. 1985. Vol.23. P. 18–26.
- 133. Jacoby, G. Tree ring width and density evidence of climatic and potential forest change in Alaska / G. Jacoby, R. D'Arrigo // Global Biogeochemical Cycles. 1995. Vol. 9. P. 227–234.
- 134. Jactel, H. Drought effects on damage by forest insects and pathogens: a meta-analysis / H. Jactel, J. Petit, M.-L. Desperez-Loustau et al. // Glob. Change Biol. 2012. Vol. 18. P. 267–276.
- 135. Jobbágy, E.G. Global controls of forest line elevation in the northern and southern hemispheres / E.G. Jobbágy, R. B. Jackson // Global Ecology & Biogeography. 2000. Vol. 9. P. 253–268.
- 136. Kagawa, A. 13CO2 pulse-labeling of photoassimilates reveals carbon allocation within and between tree rings / A. Kagawa, A. Sugimoto, T.C. Maximov // Plant Cell Environ. 2006. Vol. 29. P.1571–1584
- 137. Kagawa, A. Seasonal course of translocation, storage and remobilization of 13C pulse-labeled photoassimilate in naturally growing *Larix gmelinii* saplings. / A. Kagawa, A. Sugimoto, T.C. Maximov // New Phytol. 2006. Vol. 171. P. 793–804
- 138. Kharuk, V.I. Proceedings of an International Symposium "Improvement of Larch (*Larix sp.*) for better growth, stem form and wood quality" / V.I. Kharuk,

- K.J. Ranson, V. Tret'yakova, E.A. Shashkin. 2002. France. (Ed. L.E. Paques). P. 289-295.
- 139. Kharuk, V.I. NOAA/AVHRR satellite detection of Siberian silkmoth outbreaks in eastern Siberia / V.I. Kharuk, K.J. Ranson, A.G. Kozuhovskaya, Y.P. Kondakov, I.A. Pestunov // Int. J. Remote Sens. – 2004. – Vol. 25, N 24. – P. 5543–5555.
- 140. Kharuk, V.I. Expansion of evergreen conifers to the larch-dominated zone and climatic trends / V.I. Kharuk, M.L. Dvinskaya, K.J. Ranson, S.T. Im // Russian Journal Of Ecology. 2005. Vol. 36, N 3. P. 164-170
- 141. Kharuk, V.I. Forest-tundra larch forests and climatic tends / V.I. Kharuk, K.J. Ranson, S.T. Im, M.L. Dvinskaya // Russian Journal of Ecology. 2006. Vol. 37, N 5. P. 291–298.
- 142. Kharuk, V.I. Evidence of evergreen conifer invasion into larch dominated forests during recent decades in Central Siberia / V.I. Kharuk, K.J. Ranson, // Eurasian Journal of Forest Research. 2007. Vol. 10, N 2. P. 163-171.
- 143. Kharuk, V.I. Tree vegetation of the forest-tundra ecotone in the Western Sayan Mountains and climatic trends / V. I. Kharuk, M. L. Dvinskaya, S. T. Im, K. J. Ranson // Russian Journal of Ecology. 2008. Vol. 39, N 1. P. 8–13.
- 144. Kharuk, V. I. *Pinus sibirica* and *Larix sibirica* response to climate change in Southern Siberian alpine forest-tundra ecotone / V. I. Kharuk, K. J. Ranson, S. T. Im, M. L. Dvinskaya // Scandinavian Journal of Forest Research. 2009. Vol. 24, N 2. P. 130–39.
- 145. Kharuk, V. I. Climate-induced mountain treeline evolution in southern Siberia / V.I. Kharuk, S.T. Im, M.L. Dvinskaya, K. J. Ranson / Scandinavian Journal of Forest Research. 2010. Vol. 25, N 5. P. 446–454.
- 146. Kharuk, V.I. Forest-tundra ecotone response to climate change in the Western Sayan mountains, Siberia / V.I. Kharuk, S.T. Im, M.L. Dvinskaya // Scandinavian Journal of Forest Research. 2010. Vol.3. P. 224-233.

- 147. Kharuk, V.I. Siberian pine decline and mortality in southern siberian mountains / V.I. Kharuk, S.T. Im, P.A. Oskorbin, I.A. Petrov, K.J. Ranson // Forest Ecology and Management. 2013. Vol. 310. P. 312–332.
- 148. Kharuk, V.I. Tree-Line Structure and Dynamics at the Northern Limit of the Larch Forest: Anabar Plateau, Siberia, Russia / V.I. Kharuk, K.J. Ranson, S.T. Im, P.A. Oskorbin, M.L. Dvinskaya, D.V. Ovchinnikov // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. 2013. Vol.45, N 4. P. 526-537.
- 149. Kharuk, V.I. Climate induced birch mortality in trans-Baikal lake region, Siberia / V.I. Kharuk, K.J. Ranson, P.A. Oskorbin, S.T. Im, M.L. Dvinskaya // For. Ecol. Manage. 2013. Vol. 289. P. 385–392.
- 150. Kharuk, V.I. Climate-induced mortality of spruce stands in Belarus/ V.I. Kharuk, S.T. Im, M.L. Dvinskaya, A.S. Golukov, K.J. Ranson // Environmental Research Letters. 2015. Vol.10, N 12. doi:10.1088/1748-9326/10/12/125006
- 151. Kharuk, V.I. Decline of spruce (*Picea abies*) in forests of Belarus/ V.I. Kharuk, S.T. Im, M.L. Dvinskaya // Russian Journal of Ecology. 2016. Vol.47, N 3. P. 241-248
- 152. Kirdyanov, A.V. 20th century tree-line advance and vegetation changes along an altitudinal transect in the Putorana Mountains, northern Siberia // A.V. Kirdyanov, A.A. Knorre, E.V. Fedotova, M.M. Naurzbaev, F. Hagedorn, A. Rigling, E.A. Vaganov, P.A. Moiseev // Boreas. 2012. T. 41. Vol. 1. P. 56-67.
- 153. Klasner, F.L. A half centuryof change in alpine treeline patterns at Glacier National Park, Montana, U.S.A. / F.L. Klasner, D.B. Fagre // Arctic, Antarctic and Alpine Research. 2002. Vol. 34. P. 49–56.
- 154. Klopfenstein, N.B. Approaches to predicting potential impacts of climate change on forest disease: an example with *Armillaria* root disease. / N.B. Klopfenstein, M.-S. Kim, J.W. Hanna et al. // U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Research Paper RMRS-RP-76, Fort Collins, Colorado. 2009.
- 155. KNMI Climate Explorer http://climexp.knmi.nl/start.cgi 2016

- and temperate forests and minimization of its consequences with purpose of integration with the international plans of actions in connection with climate change. Oral presentation at: International Conference "Adaptation of Forests and Forest Management to Changing Climate with Emphasis on Forest Health: A Review of Science, Policies, and Practices"/ M. Kobelkov // FAO/IUFRO, Umea, Sweden, 25–28 August 2008.
- 157. Kolb, T.E. Observed and anticipated impacts of drought on forests insects and diseases in the United States / T.E. Kolb, C.J. Fettig, M.P. Ayres, B.J. Bentz, J.A. Hicke, R. Mathiasen, J.E. Stewart, A.S. Weed.// Forest Ecology and Management, early online, http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2016.04.051. 2016.
- 158. Körner, C. The green cover of mountains in a changing environment / C.
 Körner // In: U. M. Huber et al (eds.), Advances in global change research.
 Global Change and Mountain Regions, 23. Dordrecht, Springer. 2005. P.
 367-375
- 159. Kullman, L. Change and stability in the altitude of the birch tree-limit in the southern Swidish Scandes 1915 -1975 / L. Kullman // Acta Phytogeogr. Suec. 1979. Vol. 65. P. 1-21.
- 160. Kullman, L. 20th Century Climate Warming and Tree-limit Rise in the Southern Scandes of Sweden / L. Kullman // Ambio. 2001. Vol. 30, No. 2. P. 72-80.
- 161. Kullman, L. Wind-conditioned 20th century decline of birch tree line vegetation in the Swedish Scandes. / L. Kullman //Arctic. – 2004. – Vol. 58. – P. 286–294.
- 162. Kullman, L. Pinus sylvestris tree line dynamics during the past millennium a population study in west-central Sweden. / L. Kullman // Annals Botany Fennici. 2005. P. 95-106.

- 163. Kullman, L. Treeline population monitoring of *Pinus sylvestris* in the Swedish Scandes, 1973–2005: implications for treeline theory and climate change ecology / L. Kullman // Journal of Ecology. 2007. Vol. 95. P. 41–52.
- 164. Lachenbruch, A.H. Changing climate: geothermal evidence from permafrost in the Alaskan arctic. / A.H. Lachenbruch, B.V. Marshall // Science. 1986. p. 689-696.
- 165. Landmann, G. Special Issue: Impacts of drought and heat on forest. Synthesis of available knowledge, with emphasis on the 2003 event in Europe / G. Landmann, E. Dreyer (Eds.) // Ann. For. Sci. 2006. Vol. 63, N 6. P. 567–652.
- 166. Lausch, A. Spatio-temporal infestation patterns of *Ips typographus* (L.) in the Bavarian Forest National Park, Germany / A. Lausch, M. Heurich, L. Fahse // Ecological Indicators. 2013. Vol. 31. P. 73–81
- 167. Lenoir, J. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century / J. Lenoir, J.C. Gegout, P.A. Marquet, P. de Ruffray, H. Brisse // Science. 2008. Vol. 320, N 5884. P. 1768–1771.
- 168. Lévesque, M. Drought response of five conifers along an ecological gradient in Central Europe: A multiproxy dendroecological analysis/ M. Lévesque // PHD thesis ETH Zürich. 2013. 133 p.
- 169. Lloyd, A.H. Responses of the circumpolar boreal forest to 20th century climate variability. / A.H. Lloyd, A.G. Bunn // Environ. Res. Lett. 2007. Vol. 2, N 4, 045013. http://dx.doi.org/ 10:1088/1748-9326/2/4/045013.
- 170. Lloyd, A.H. Ecological histories from Alaskan tree line provide insight into future change. / A.H. Lloyd // Ecology. 2005. Vol. 86. P. 1687–1695.
- 171. Lloyd, A.H. Spatial and temporal variability in the growth and climate response of treeline trees in Alaska / A.H. Lloyd, C.L. Fastie // Climatic change. 2002. Vol. 52. P. 481-509.
- 172. Logan, J. A. Assessing the impacts of global warming on forest pest dynamics / J.A. Logan, J. Re'gnie're, J.A. Powell // Frontiers in Ecology and Environment. 2003. Vol. 1. P. 130-137.

- 173. Luckman, B.H. Impact of climate fluctuations on mountain environments in the Canadian Rockies / B.H. Luckman, T. Kavanagh // Ambio. 2000. Vol. 29. P. 371–380.
- 174. Lucht, W. Terrestrial vegetation redistribution and carbon balance under climate change. / W. Lucht, S. Schaphoff, T. Erbrecht, U. Heyder, W. Cramer // Carbon Balance Manage. 2006. Vol. 1, N 6. http://dx.doi.org/10.1186/1750-0680-1-6.
- 175. Majorowicz, J.A. Anomalous ground warming versus surface air warming in the Canadian Prairie provinces / J.A. Majorowicz, W.R. Skinner // Climatic Change. 1997. № 4. P. 485-500.
- 176. Martínez-Vilalta, J. Drought-induced forest decline: causes, scope and implications / J. Martínez-Vilalta, F. Lloret, D.D. Breshears // Biology Letters.
 2012. Vol. 8, N 5. P. 689-691.
- 177. Masek, J.G. Stability of boreal forest stands during recent climate change: evidence from Landsat satellite imagery / J.G. Masek // Journal of Biogeography. 2001. Vol. 28. P. 967–976.
- 178. Mazepa, V.S. Stand density in the last millennium at the upper timberline ecotone in the Polar Ural Mountains / V.S. Mazepa // Canadian Journal of Forest Research. 2005. Vol. 35. P. 2082–2091.
- 179. McDonald, G.M. Climate change and the northern Russian treeline zone / G.M. McDonald, K.V. Kremenetski, D.W. Beilman // Phil. Trans. R. Soc. B. 2008. Vol. 363. P. 2285–2299.
- 180. McDowell, N. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? / N. McDowell, W.T. Pockman, C.D. Allen, D.D. Breshears, N. Cobb, T. Kolb, J. Plaut, J. Sperry, A. West, D.G. Williams, E.A. Yepez // New Phytol. 2008. Vol. 178. P. 719–739
- 181. McDowell, N.G. Mechanisms Linking Drought, Hydraulics, Carbon Metabolism, and Vegetation Mortality / N.G. McDowell // Plant Physiol. 2011. Vol. 155. P. 1051–1059

- 182. Meko, D.M. Applications of Box-Jenkins method of time-series analysis to the reconstruction of drought from tree-rings: Ph.D. Dissertation, Tucson, The University of Arizona. Tucson, 1983. 149 p.
- 183. Melvin, T.M., Briffa K.R. A "signal-free" approach to dendroclimatic standardization / T.M. Melvin, K.R. Briffa // Dendrochronologia. Volume 26, Issue 2, 1 October 2008. P. 71–86
- 184. Monserud, R.A. Time-series analysis of tree-rings chronologies / R.A. Monserud // Forest Science. 1983. -Vol. 32. P. 349-372.
- 185. Munroe, J. S. Estimates of Little Ace Age climate inferred through historical rephotography, Northern Uinta Mountains, USA / J. S. Munroe // Arctic, Antarctic and Alpine research. 2003. Vol. 35, N 4. P. 489–498.
- 186. Nelson, F.E. (Un)frozen in time... / F.E. Nelson // Science. 2003. № 299. P. 1673-1675.
- 187. Oliva, J. The effect of fungal pathogens on the water and carbon economy of trees: implications for drought-induced mortality / J. Oliva, J. Stenlid, J. Martinez-Vilalta // New Phytol. 2014. Vol. 203. P. 1028–1035.
- 188. Osterkamp, T.E. Evidence for warming and thawing of discontinuous permafrost in Alaska / T.E. Osterkamp, V.E. Romanovsky // Permafrost and Periglacial Processes. 1999. № 10. P. 17-37.
- 189. Paulsen, J. Tree growth near tree line: abrupt or gradual reduction with altitude?

 / J. Paulsen, U.M. Weber, C. Körner // Arctic, Antarctic and Alpine Research.

 2000. Vol. 32. P. 14–20.
- 190. Payette, S. White spruce expansion at the tree line and recent climatic change / S. Payette, L. Filion // Can. J. Forest Res. 1985. № 15. P.241-251.
- 191. Payette, S. Late Holocene Deforestation and Tree Regeneration in the Forest-Tundra of Quebec / S. Payette, R. Gagnon // Nature. 1985. Vol. 313. P. 570–572.
- 192. Payette, S. The arctic tree line as a record of past and recent climatic changes / S. Payette, C. Lavoie // Environmental Rev. 1994. Vol. 2. P. 78-90.

- 193. Payette, S. The subarctic forest-tundra: the structure of a biome in a changing climate / S. Payette, M. Fortin, I. Gamache // BioScience. 2001. Vol. 51, N 9. P. 709-718.
- 194. Peñuelas, J. Severe drought effects on Mediterranean woody flora in Spain / Peñuelas J., Lloret F., Montoya R. // For. Sci. 2001. Vol. 47. P. 214–218.
- 195. Powers, J.S. Plant-pest interactions in time and space: a Douglas-fir bark beetle outbreak as a case study. / J.S. Powers, P. Sollins, M.E. Harmon, J.A. Jones // Landscape Ecol. 1999. Vol. 14. P. 105–120
- 196. Raffa, K.F. Cross-scale drivers of natural disturbances prone to anthropogenic amplification: the dynamics of bark beetle eruptions. / K.F. Raffa, B.H. Aukema, B.J. Bentz, A.L. Carroll, J.A. Hicke, M.G. Turner, W.H. Romme // Bioscience. 2008. Vol. 58. P. 501–517.
- 197. Rautiainen, M. Seasonal changes in canopy leaf area index and MODIS vegetation products for a boreal forest site in central Finland. / M. Rautiainen, J. Heiskanen, L. Korhonen // Boreal Env. Res. 2012. Vol. 17. P. 72–84
- 198. Rinn, F. Tsap V 3.6. Reference manual: computer program for tree-ring analysis and presentation. / F. Rinn // Heidelberg, Germany, 1996.
- 199. Schuster, R. Drought sensitivity of three co-occurring conifers within a dry inner Alpine environment. / R. Schuster, W. Oberhuber // Trees (Berl West). 2013. Vol. 27, N 1. P. 61–69.
- 200. Schweingruber, F.H. Tree Rings and Environment. Dendroecology / F.H. Schweingruber // Birmensdorf; WSL/FNP: Bern, Stuttgart, Vienna Haupt Publ., 1996. 609 pp.
- 201. Shiyatov, S.G. Reconstruction of climate and the upper timberline dynamics since AD 745 by tree-ring data in the Polar Ural Mountains / S.G. Shiyatov // Intern. conf. on past, present and future climate: Proc. of the SILMU conf. held in Helsinki, Finland 22-25 Aug. 1995. Helsinki. 1995. P. 144-147.
- 202. Shiyatov, S.G. Rates of change in the upper treeline ecotone in the Polar Ural Mountains. / S.G. Shiyatov // PAGES News. 2003. Vol.11, No 1. P. 8-10.

- 203. Shiyatov, S. G. Altitudinal and horizontal shifts of the upper boundaries of open and closed forests in the Polar Urals in the 20th century. /S.G. Shiyatov, M.M. Terent'ev, V.V. Fomin, N.E. Zimmermann, // Russian Journal of Ecology. 2007. Vol. 4, N 38. P. 223–227.
- 204. Scholze, M. A climate-change risk analysis for world ecosystems. / M. A. Scholze, W. Knorr, N.W. Arnell, I. Prentice // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2006. Vol. 103. P. 13116–13120.
- 205. Skomarkova, M.V. Inter-annual and seasonal variability of radial growth, wood density and carbon isotope ratios 13C/12C in tree rings of beech (*Fagus sylvatica*) growing in Germany and Italy. / M.V. Skomarkova, E.A. Vaganov, M. Mund, A. Knohl, P. Linke, A. Boerner, E.-D. Schulze // Trees. 2006. Vol. 20, N 5. P. 571–586
- 206. Sterl, A. When can we expect extremely high surface temperatures? / A. Sterl,
 C. Severijns, H. Dijkstra, W. Hazeleger, G.J. van Oldenborgh, M. van den Broeke, G. Burgers, B. van den Hurk, P.J. van Leeuwen, P. van Velthoven // Geophysical Res. Lett. 2008. Vol. 35, N 14. P. 14703.
- 207. Stocker, T.F. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. / T.F. Stocker, D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex, P.M. Midgley (eds) // Cambridge and New York: Cambridge University Press. 2013. http://www.climatechange2013.org. http://www.ipcc.ch. Accessed 22 Apr 2014
- 208. Sturm, M. Climate change-Increasing shrub abundance in the Arctic. / M. Sturm, C. Racine, K. Tape // Nature. 2001. Vol. 411. P. 445-459.
- 209. Suarez, F. Expansion of forest stands into tundra in the Noatak National Preserve, northwest Alaska. / F. Suarez, D. Binkley, M.W. Kaye // Ecoscience. 1999. Vol. 6. P. 465–470.
- 210. Taylor, A.H. Forest expansion and climate change in the Mountain Hemlock (*Tsuga mertensiana*) zone, Lassen Volcanic National Park, California, U.S.A /

- A.H. Taylor // Arctic and Alpine Research. 1995. Vol. 27, No 3. P. 207-216.
- 211. Timoshok, E. E., Filimonova, E. O., Propastilova, O. Yu. Structure and formation of conifer stands in the upper timberline ecotone on the North Chuya Ridge, Central Altai. / E. E. Timoshok, E. O. Filimonova, O. Yu. Propastilova // Russian Journal of Ecology. 2009. Vol. 40, N 3. P. 172-179.
- 212. Timoshok, E. E., Timoshok, E. N., Skorokhodov, S. N. Ecology of Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) and Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.) in the Altai mountain glacial basins / E. E. Timoshok, E. N. Timoshok, S. N. Skorokhodov // Russian Journal of Ecology. 2014. Vol. 45, N 3. P. 194-200.
- 213. Usoltsev, V.A. Aboveground biomass carbon in the Alpine and Arctic treeline ecotones in the Ural Region / V.A. Usoltsev, Z. Somogyi, V.P. Chasovskikh, Y.V. Noritsina // Environment and Natural Resources Research. 2014. Vol. 4, N 4. P. 1-15.
- 214. Vacchiano, G. Evidences of drought stress as a predisposing factor to Scots pine decline in Valle d'Aosta (Italy). / G. Vacchiano, M. Garbarino, E.B. Mondino, R. Motta // European Journal of Forest Research. 2012. Vol. 131, N 4. P. 989-1000.
- 215. Vicente-Serrano, S.M. A Multiscalar Drought Index Sensitive to Global Warming. The Standardized Precipitation Evapotranspiration Index / S.M. Vicente-Serrano, S. Beguería, J.I. López-Moreno // Journal of Climate. 2010. Vol. 23. P. 1696-1718.
- 216. Walther, G-R. Plants in a warmer world Perspectives in Plant Ecology / G-R. Walther // Evolution and Systematic. 2003. Vol. 6. P. 169–185.
- 217. WMO (World Meteorological Organization) WMO Statementon the Statusof the Global Climate in 2002. // WMO Press Release No. 684, WMO, 2002, Geneva.
- 218. Working group I contribution to the IPCC fifth assessment report climate change 2013: the physical science basis. Chapter 10: Detection and Attribution

- of Climate Change: from Global to Regional // Ed. by Judit Bartholy (Hungary), Robert Vautard (France), Tetsuzo Yasunari (Japan) Cambridge, UK: Cambridge University, 2013. 132 p.
- 219. Worrall, J.J. Effects and etiology of sudden aspen decline in southwestern Colorado, USA. / J.J. Worrall, S.B. Marchetti, L. Egeland, R.A. Mask, T. Eager, B. Howell // For. Ecol. Manage. 2010. Vol. 260, N 5. P. 638–648.
- 220. Yousefpour, R. Evaluating the Suitability of Management Strategies of Pure Norway Spruce Forests in the Black Forest Area of Southwest Germany for Adaptation to or Mitigation of Climate Change / R. Yousefpour, M. Hanewinkel, G. Le Moguédec // Environmental Management. 2010. Vol. 45, N 2. P. 387.
- 221. Zong Shan Li. Anomalous temperature—growth response of *Abies faxoniana* to sustained freezing stress along elevational gradients in China's Western Sichuan Province / Zong Shan Li, Guo Hua Liu, Bo Jie Fu, Chan Juan Hu, Shu Zheng Luo, Xing Liang Liu, Fei He // Trees. 2012. Vol. 26, N 4. P. 1373-1388
- 222. Zwiers, F.W. The 20-year forecast. / F.W. Zwiers // Nature. 2002. Vol. 416. P. 690–691.