

Федеральное государственное автономное образовательное учреждение
высшего образования «Сибирский федеральный университет»

На правах рукописи



Кнорре Анастасия Алексеевна

**ИНТЕГРАЦИОННЫЕ ПОДХОДЫ И МЕТОДЫ ДЕНДРОХРОНОЛОГИИ
В ИЗУЧЕНИИ ДИНАМИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ НАЗЕМНЫХ
ЭКОСИСТЕМ РАЗНОГО ТИПА**

Специальность 1.5.15. – Экология
(биологические науки)

Диссертация на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Научный консультант:
доктор биологических наук, профессор, академик РАН
Ваганов Евгений Александрович

Красноярск-2022

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	6
ГЛАВА 1. ОБЗОР СУЩЕСТВУЮЩИХ МЕТОДОВ ИССЛЕДОВАНИЙ	14
1.1. Введение	14
1.2. Оценка продуктивности и годичной продукции напочвенного покрова	15
1.3. Запасы углерода как производная фитомассы и продуктивности бореальных лесов	19
1.4. Годичная продукция и депонирование углерода в болотных экосистемах	23
1.5. Стабильные изотопы деревьев как индикаторы изменения экологических условий	25
1.6. Фенологические исследования при оценке климатических изменений	27
1.7. Влияние климатических факторов на динамику прироста и фенологию деревьев, продукцию фитоценозов	29
ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	34
2.1. Общая характеристика района исследований	34
2.2. Объекты исследования	35
2.2.1. Лесные экосистемы вдоль широтного трансекта от лесотундры к северной тайге (участки FT-1, FT-2, NT)	35
2.2.2. Лесные экосистемы вдоль высотного трансекта гор Путорана (BAV)	39
2.2.3. Лесоболотная экосистема в мерзлотной зоне Эвенкии (КОСН)	44
2.2.4. Болотная экосистема верхового типа Приенисейской части Средней Сибири (ZOT)	51
2.2.5. Экосистемы северной тайги Эвенкии и лесостепи Хакасии (TUR, КНАК)	53
2.2.6. Трансекты Восточного и Западного Саянов (ST, КНАК)	57
2.3. Методические подходы	59

2.3.1. Методы оценки общей продуктивности лесных экосистем вдоль широтного трансекта	59
2.3.2. Методы оценки продуктивности компонентов растительности вдоль высотного градиента и динамики экотона «лес – тундра»	65
2.3.3. Экспериментально-теоретический метод определения годичной продукции мхов в болотных экосистемах по годичным кольцам деревьев	67
2.3.4. Методы комбинированного подхода для решения вопросов экологической диагностики состояния экосистем (оценки продукции мхов и камбиальной активности лиственницы) мерзлотной зоны после пожаров	70
2.3.5. Метод фракционирования стабильных изотопов в древесных кольцах	72
2.3.6. Методы оценки воздействия климата на погодичную динамику параметров годичных колец и фазы развития хвойных	75
ГЛАВА 3. ПОГОДИЧНАЯ ДИНАМИКА ПРОДУКЦИИ ОСНОВНЫХ КОМПОНЕНТОВ НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА, ОБУСЛОВЛЕННАЯ КЛИМАТОМ (ШИРОТНОЕ НАПРАВЛЕНИЕ)	77
3.1. Введение	77
3.2. Вариабельность радиального прироста деревьев	78
3.3. Изменчивость прироста кустарников (линейного, весового, радиального)	81
3.4. Изменчивость погодичного (линейного и весового) прироста мхов	85
3.5. Соотношение между приростом и первичной продукцией деревьев, кустарников и мхов в северной тайге и лесотундре	89
3.6. Влияние климата на погодичный прирост различных компонентов лесных экосистем	94
3.7. Заключение и выводы по Главе 3	102
ГЛАВА 4. ОЦЕНКА БИОМАССЫ НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА В ГОРАХ ПУТОРАНА С РАСЧЕТОМ СКОРОСТИ НАКОПЛЕНИЯ УГЛЕРОДА (ВЫСОТНЫЙ ТРАНСЕКТ)	108

4.1. Введение	108
4.2. Параметры насаждения	109
4.3. Распределение биомассы вдоль высотного градиента	116
4.4. Заключение и выводы по Главе 4	118
ГЛАВА 5. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ДАННЫХ ДИНАМИКИ РАДИАЛЬНОГО ПРИРОСТА ХВОЙНЫХ ПРИ ОЦЕНКЕ РАЗВИТИЯ ЭКОСИСТЕМ ЗАБОЛОЧЕННЫХ ТЕРРИТОРИЙ	125
5.1. Введение	125
5.2. Оценка скорости торфонакопления и аккумуляирования углерода болотными экосистемами, рассчитанной по древесным кольцам деревьев в условиях средней тайги Приенисейской Сибири	127
5.3. Расчет долгосрочной динамики сезонно-талого слоя (СТС) почв после пожаров в условиях многолетней мерзлоты по древесным кольцам деревьев лиственницы Гмелина	134
5.4. Заключение и выводы по Главе 5	145
ГЛАВА 6. ДАННЫЕ НЕКОТОРЫХ ПАРАМЕТРОВ ГОДИЧНЫХ КОЛЕЦ ЛИСТВЕННОСТИ ПРИ ОЦЕНКЕ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА В КОНТРАСТНЫХ УСЛОВИЯХ СИБИРИ ЗА 150 ЛЕТ	149
6.1. Введение	149
6.2. Реакция параметров годовых колец (TRW , MXD , $\delta^{13}C$ и $\delta^{18}O$) лиственницы сибирской на климат в лесостепных условиях юга Сибири	150
6.2.1. Динамика и взаимосвязь параметров годовых колец	150
6.2.2. Связь TRW , MXD , $\delta^{13}C$ и $\delta^{18}O$ с климатическими переменными	155
6.2.3. Особенности длительных изменений в динамике TRW , MXD , $\delta^{18}O$ и $\delta^{13}C$ лиственницы сибирской в условиях лесостепи	161
6.3. Реакция параметров годовых колец (TRW , $\delta^{13}C$ и $\delta^{18}O$) лиственницы Гмелина после пожаров на климат в условиях мерзлотной зоны севера Сибири	165
6.3.1. Динамика параметров годовых колец лиственницы Гмелина в северной тайге Эвенкии	166

6.3.2. Связь между параметрами годовых колец у деревьев с разными условиями местопроизрастания	170
6.3.3. Климатический отклик в зависимости от условий произрастания	174
6.3.4. Особенности длительных изменений в динамике TRW , $\delta^{18}O$ и $\delta^{13}C$ лиственницы Гмелина в условиях мерзлотной зоны	176
6.4. Заключение и выводы по Главе 6	180
ГЛАВА 7. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ДЛИТЕЛЬНЫХ ДЕНДРО- И ФЕНОРЯДОВ ПРИ ОЦЕНКЕ РЕГИОНАЛЬНЫХ И ГЛОБАЛЬНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ СРЕДЫ	184
7.1. Введение	184
7.2. Климатический отклик древесно-кольцевых серий в зависимости от топографии территории на юге Сибири	186
7.2.1. Реакция радиального прироста хвойных на примере одной лесорастительной зоны	186
7.2.2. Реакция радиального прироста хвойных на примере многозонального высотного трансекта	195
7.3. Использование фенологических рядов наблюдения при оценке влияния климата на биосистемы	201
7.3.1. Динамика некоторых фенологических фаз хвойных в условиях среднегорного пояса отрогов Восточного Саяна	201
7.3.2. Использование фенологических рядов при крупномасштабном анализе влияния климата	210
7.4. Заключение и выводы по Главе 7	217
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	221
ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ВЫВОДЫ	224
СПИСОК ОСНОВНЫХ СОКРАЩЕНИЙ	227
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	229

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность

Функционирование экосистем различных уровней (леса, болота, степи и т. д.) происходит в постоянно меняющихся условиях под воздействием суммы факторов биотической и абиотической природы. Динамика развития значительно зависит как от силы факторов влияния, так и от устойчивости самих экосистем. Быстрое (антропогенное) изменение климата, которое происходит в начале XXI века, тесно связано с устойчивостью и функционированием биосферы (Berdsi, 2011; Malhi et al., 2020). Рост глобальной температуры на 1.5 °C по сравнению с доиндустриальным периодом значительно влияет на природные экосистемы (IPCC, 2018) наряду с иными воздействиями техногенного характера (Siccama et al., 1982; Innes, 1987; Büntgen et al., 2014; Kirduyanov et al., 2020a). Однако такое воздействие неоднородно по силе, направлению и территориальной приуроченности, а взаимодействие с другими факторами давления на экосистемы, включая деградацию, дефаунацию и фрагментацию (Serreze et al., 2000), может привести и приводит к значительному снижению их устойчивости. Именно поэтому необходимо изучение экологической динамики климатических воздействий: для выявления наиболее и наименее устойчивых экосистем в современных меняющихся условиях, для оценки последствий и возможностей систем к адаптации.

Бореальные леса Северного полушария, образующие единый циркумполярный биом, остаются важнейшим углеродным депозитарием планеты (Bradshaw, Warkentin, 2015). Изучение запасов углерода наземных экосистем имеет важное биосферное значение. Наземные экосистемы бореального региона, включая бореальные леса, болотные экосистемы бореальных лесов, тундру, покрывают чуть менее 17 % поверхности суши, но при этом содержат более 30 % всего углерода, присутствующего в наземном биоме (Kasischke, 2000). Современные оценки углеродного пула (Швиденко и др., 2001; Усольцев, 2001; Лесные экосистемы..., 2002; McGuire et al., 2002; Vasander, Kettunen, 2006) свидетельствуют, что именно здесь происходит наибольшее аккумулялирование углерода.

Еще одним фактором влияния на накопление и расход углерода наземных экосистем бореальной зоны являются лесные пожары, не только значительно трансформирующие экосистемы, включая многолетнюю мерзлоту, но и смещающие баланс углерода в системе «сток – источник» на многие десятилетия, в том числе под влиянием климатических изменений (Jonsson, Wardle, 2010; Shvidenko, Schepaschenko, 2013). В связи с этим огромное значение имеют модельные расчеты оценок как накопления, так и потери углерода северными экосистемами (Kelly, 2021).

Однако моделирование процессов невозможно без верификации модельных данных на природном объекте, а изучение и рассмотрение всевозможных вариантов реакции хвойных видов деревьев, представляющих основу лесной экосистемы, на определяющие факторы изменения среды (климат, пожары, техногенное загрязнение и т. п.) дает основу для качественного моделирования и прогностических оценок в дальнейшем.

Цель работы

Целью исследования было выявление особенностей многолетней динамики отдельных характеристик растительных компонентов экосистем (продуктивность, параметры годовых колец, сезонное развитие), отражающих их реакцию на воздействие средообразующих факторов (климат, пожары) вдоль широтного градиента Средней Сибири.

Задачи

1. Определить особенности формирования продукции основных компонентов растительности (деревьев, кустарников, мхов), обусловленные климатическими факторами в условиях лесотундры и северной тайги Средней Сибири (широтный градиент).
2. Дать характеристику изменений структуры и продуктивности лесотундровых экосистем в высотном градиенте с оценкой вклада климатических изменений для условий плато Путорана.

3. Определить скорость и особенности торфонакопления в болотной и лесоболотной экосистемах Средней Сибири, сформированных как на песчаных (средняя тайга), так и на мерзлотных (северная тайга) почвах с помощью методов расчета по годичным кольцам деревьев.
4. Установить закономерности фракционирования стабильных изотопов углерода ($\delta^{13}C$) и кислорода ($\delta^{18}O$) в древесных кольцах лиственницы как индикатора годичной продукции древостоев в крайних по климатическим условиям экосистемах Средней Сибири (северная тайга, лесостепь).
5. Определить степень реакции хвойных видов по данным радиального прироста и датам наступления фенологических фаз на вариации климатических изменений в разных по масштабам экосистемах.

Положения, выносимые на защиту

1. Обоснованы новые методы использования дендрохронологии в оценке годичной и многолетней продуктивности компонентов фитоценозов, а также усовершенствованы приемы анализа их связи с изменениями ведущих климатических факторов.
2. В погодичных изменениях прироста (продукции) мхов и древесных растений северной тайги и лесотундры отмечается значимая отрицательная связь, что свидетельствует об адаптации разных компонентов северных фитоценозов к экстремальным изменениям климатических факторов и эффективном использовании «климатического ресурса» для стабилизации годичной продукции экосистемы. Увеличение продуктивности северных горных экосистем происходит за счет изменения структуры сообществ при продвижении верхней границы леса, но с малой скоростью связывания углерода в фитомассе.
3. В заболоченных экосистемах Средней Сибири возраст произрастающих деревьев позволяет адекватно оценить годичную продукцию мхов. В условиях олиготрофных болот данные годичного прироста сосны являются основой для моделирования баланса накопления биомассы и разложения торфа с достоверными оценками годичного аккумуляирования углерода в торфяной залежи. Особенности радиального прироста лиственницы, произрастающей в

лесоболотных комплексах, сформированных на многолетней мерзлоте в стадии послепожарной сукцессии, позволяют реконструировать скорость восстановления напочвенного покрова и изменения глубины активного (сезонно-талого) слоя почвы с погодичным разрешением.

4. Реакция хвойных видов на изменение климата, отраженная в динамике прироста (ширине годичных колец), физиологической активности (содержании стабильных изотопов $\delta^{13}C$ и $\delta^{18}O$ древесины) и наступлении фенологических фаз начала вегетации, имеет строгую зависимость от условий произрастания. Наблюдаемые тренды изменения климата влияют на разные виды неодинаково, обуславливая пластичность реакции и адаптивную способность видов к меняющимся условиям.

Научная новизна работы

Большая часть работы посвящена нетрадиционным методам исследований в области экологии древесных растений с использованием методов дендрохронологии с охватом всех лесорастительных зон Средней Сибири, от лесостепной на юге до лесотундровой на севере. Показана возможность использования регистрирующих структур разных компонентов растительного покрова лесных экосистем для оценки их ежегодной продукции и временной динамики. Разработаны и апробированы методы оценки ежегодной продукции мхов в условиях болотных экосистем средней тайги и лесоболотных экосистем, сформированных на мерзлотных почвах северной тайги. Впервые показана возможность оценки послепожарной динамики сезонно-талого слоя мерзлоты с использованием данных роста деревьев послепожарной генерации. Проведена оценка скорости накопления углерода в биомассе растений вдоль высотного трансекта в горах Путорана при выраженном продвижении верхней границы леса в условиях регионального потепления климата. Впервые проведены исследования по оценке характера пост пирогенного восстановления экосистем в условиях многолетней мерзлоты на основе данных по стабильным изотопам ($\delta^{13}C$ и $\delta^{18}O$) древесины лиственницы. Для различных топоэкологических условий в масштабах экосистемы и региона показана разница в реакции радиального прироста

хвойных на параметры климата со сменой лимитирующего фактора у одного вида в зависимости от его роста в контрастных условиях лесостепи и высокогорий. Дана оценка перспективности использования феноиндикаторов как на локальном уровне, так и в глобальном масштабе.

Обоснованность и достоверность результатов исследования

Работа выполнена на фактическом материале, собранном в различных природно-климатических условиях, охватывающих практически все зоны Средней Сибири. В ходе выполнения всех стадий исследовательской работы использованы современные как традиционные, так и уникальные методические подходы при сборе, обработке и анализе данных. Работа выполнялась в научных центрах РАН и за рубежом с использованием современных зарекомендовавших себя методик, а также новых апробированных подходов. Основные результаты исследований опубликованы в ведущих научных специализированных российских и международных журналах, при обязательном рецензировании и критическом рассмотрении специалистами в данной области исследований. Также материалы исследований представлены на международных симпозиумах и конференциях, всероссийских совещаниях и тематических конференциях.

Теоретическая и практическая значимость

Использование новых подходов при оценке годичной продукции растительных компонентов экосистем методически упрощает возможность широкомасштабных наземных исследований продукционных процессов наземных экосистем с одновременным анализом влияния климатических изменений. Получение новых древесно-кольцевых хронологий является частью дендроклиматического мониторинга на обширных территориях бореального пояса и позволяет выявить новые направления исследований, в том числе по оценке перспективности территорий и видов, используемых для реконструкции климата прошлого. Предложены новые методики расчетов торфонакопления в условиях олиготрофных болот и после пожарной динамики сезонно-талого слоя в условиях мерзлотной зоны с использованием дендрохронологического подхода. Показана перспективность

использования данных по стабильным изотопам ($\delta^{13}C$ и $\delta^{18}O$) древесины лиственницы при оценке реакции экосистемы на климатические изменения в условиях без воздействия пожаров (юг) и в условиях после пожарной сукцессии (мерзлотная зона). Показана перспективность использования феноиндикаторов для оценки реакции хвойных на климатические изменения последних десятилетий и их адаптации к современным условиям. В целом, полученные результаты стали частью международной сети наблюдений за фенологией и продуктивностью растений высоких широт и высотных трансект в горных условиях.

Личный вклад автора

В работе представлены результаты многолетних работ автора (1999 – 2020 гг.) по разносторонним исследованиям динамики экосистем с применением дендрохронологических методов. Сбор материала проводился благодаря участию автора в комплексных экспедициях Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН вдоль Енисейского меридиана, исследованиях, проводимых в рамках собственных проектов РФФИ, а также проектов РФФИ, INTAS, CRDF, SCOPES (руководитель – д.б.н. А.В. Кирдянов). Полевой материал полностью собран автором самостоятельно, либо при непосредственном участии. Все измерения ширины годичных колец, их изотопного состава, прямые и расчетные данные по продуктивности, датировки дендрохронологического материала, а также анализ данных и интерпретация полученных результатов выполнены автором в большей степени самостоятельно, либо при личном участии.

Апробация работы

Основные положения и результаты исследований были представлены и обсуждались на 9 всероссийских конференциях и совещаниях: «Реакция растений на глобальные и региональные изменения природной среды» (Иркутск, 2000); «Экология Сибири, Дальнего Востока и Арктики (ESFEA–2001)» (Томск, 2001); Научная школа «Болота и биосфера» (Томск, 2002); «Дендрохронология: достижения и перспективы» (Красноярск, 2003); Вторая международная научная конференция по ботаническому ресурсоведению (Санкт-Петербург, 2005); «Новые методы в

дендрэкологии» (Иркутск, 2007); «Эколого-географические аспекты лесообразовательного процесса» (Красноярск, 2002, 2009); «Рус-Дендро» (Екатеринбург, 2011).

Также основные результаты представлены в том числе с приглашенными докладами на 11 международных конференциях: Tree Rings and People (Switzerland, Davos, 2001); Disturbance and Its effects on Global Warming (Japan, Sapporo, 2003); Challenges in the climate sciences (France, Blois, 2004); PAGES 2nd Open Science Meeting (China, Beijing, 2005); Climate change and their impact on boreal and temperate forests (Russia, Ekaterinburg, 2006); The seminar on climatic and environmental changes (Russia, Krasnoyarsk, 2009); EGU General Assembly (Austria, Vienna, 2009); 90th Annual Meeting of the American Meteorological Society. Weather, Climate, and Society: New Demands on Science and Services (USA, Atlanta, Georgia, 2010); 8th International Conference on Dendrochronology (Finland, Rovaniemi, 2010); IBFRA conference Boreal Forests in a Changing World: Challenges and Needs for Actions (Russia, Krasnoyarsk, 2011); Dendrosymposium 2012 TRACE: Tree Rings in Archaeology, Climatology and Ecology (Germany, Potsdam and Eberswalde, 2012).

Публикации

По теме диссертации опубликовано 39 научных работ, из которых 37 представлены статьями, опубликованными в изданиях, рекомендованных ВАК для докторских диссертаций. Две работы представляют собой главы в коллективных монографиях.

Структура и объем диссертации

Диссертация состоит из введения, 7 глав, заключения, основных результатов и выводов, списка сокращений и списка литературы. Текст работы изложен на 273 страницах, иллюстрирован 33 таблицами и 66 рисунками. Список использованной литературы содержит 447 источников, включая 277 работ на иностранных языках.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность своему научному руководителю и консультанту, академику, д.б.н. Е.А. Ваганову за веру, терпение и бесценные рекомендации на протяжении всей научной деятельности; д.б.н. А.В. Кирдянову за совместные исследования и высокий научный профессионализм; коллегам ИЛ СО РАН и СФУ за поддержку, ценные советы и совместные работы: к.б.н. А.В. Шашкину, д.б.н. В.Е. Беньковой, д.ф.-м.н. В.В. Шишову, д.б.н. М.М. Наурзбаеву, д.б.н. О.В. Чураковой (Сидоровой), д.б.н. М.В. Фонти, д.б.н. П.П. Силкину, к.б.н. Д.В. Овчинникову, д.б.н. В.С. Мыглану, И.В. Егерю, д.б.н. Н.И. Кириченко; коллегам, участвующим в сборе обширного полевого материала и написании совместных научных публикаций: к.б.н. А.С. Прокушкину, к.б.н. Л.В. Карпенко, д.б.н. И.Д. Гродницкой; к.б.н. И.В. Тихоновой, к.б.н. А.В. Климченко, С.В. Титову; коллегам из Института им. Пауля Шеррера PSI, Виллиген, Швейцария: д-ру Р. Зигвольфу и д-ру М. Заурреру (Dr. R. T. Siegwolf, Dr. M. Saurrer) за совместные исследования в области стабильных изотопов древесины; сотрудникам научного отдела нацпарка «Красноярские Столбы» за сохранение традиций многолетних исследований.

ГЛАВА 1. ОБЗОР СУЩЕСТВУЮЩИХ МЕТОДОВ ИССЛЕДОВАНИЙ

1.1. Введение

Динамические процессы экосистемного уровня затрагивают все его компоненты, включая растительность, почвы, животный мир, микроклимат и пр., поэтому вопросы временных изменений, всех составляющих экосистемы очень важны, особенно в долгосрочной перспективе. Такие изменения могут отражать как антропогенное или иное экзогенное воздействие, так и естественную долгосрочную динамику, которую испытывает система (Fath, Müller, 2010). Следовательно, крайне необходимо проведение долгосрочных экологических исследований, направленных на оценку многолетней динамики и векторов изменений, происходящих в отдельной экосистеме. При этом набор и разнообразие экосистемных типов должны быть достаточными для целостной оценки происходящих изменений на уровне биомов и выше.

Большинство процессов (биологических, гидрологических и иных) внутри одной экосистемы связаны и варьируют в ограниченных пределах. Незначительные воздействия извне остаются малозначимыми для экосистемы в целом из-за саморегулирующего ее свойства, однако сильные экзогенные воздействия различного уровня могут выводить систему за пределы ее внутренних и внешних экологических порогов, что представляет сложность прогнозирования ее реакции (а также моделирования) на климатические изменения (Burkett et al., 2005).

Современное изменение климата (IPCC, 2018) воздействует сразу на все системы, меняя структуру биоразнообразия во всем мире (Pecl et al., 2017), фенологию (Parmesan et al., 2003; Thackeray et al., 2010; Roslin et al., 2021), продуктивность различных экосистем и отдельных их компонентов (Базилевич, 1993; Shaver et al., 2000; Швиденко и др., 2000, 2001; Chapin et al., 2005; Solomon, 2007a), состояние многолетней мерзлоты как важного элемента биогеоценозов в районах высоких северных широт (McGuire et al., 2002; Pokrovsky et al., 2005). Поэтому использование различных методов исследований для оценки динамических процессов в разнообразных экосистемах бореальных лесов крайне важно, особенно в современных быстро меняющихся условиях.

1.2. Оценка продуктивности и годичной продукции напочвенного покрова

Продуктивностью напочвенного покрова в лесных экосистемах считается общая *фитомасса*, которая характеризуется массой особей одного вида, группы видов или растительного сообщества в целом на единицу поверхности или объема местообитания. Она выражается в массе вещества (сырого или сухого), а также углерода или азота (грамм на квадратный или кубический метр). *Годичная продукция* – параметр, характеризующий количество органического вещества, сформированного за календарный год как во всей надземной, так и в подземной части растительного сообщества.

При оценке фитомассы важна достаточно дробная дифференциация на фракции, соответствующие степени их участия в процессах энерго- и массо-энергетического обмена.

Древостой. Расчет фитомассы (и годичной продукции) древостоя складывается из оценки масс составляющих ее фракций: стволовой древесины, кроны дерева и корневой системы (Молчанов, Смирнов, 1967; Базилевич и др., 1978). Существует ряд сводок о биологической продуктивности лесных сообществ, основой которых являются данные по фитомассе и годичной продукции, полученные на пробных площадях и при маршрутных исследованиях (Родин, Базилевич, 1965; Уткин, 1975; Базилевич и др., 1986; Базилевич, 1993 и др.). Однако, как отмечается некоторыми авторами (Углерод в экосистемах..., 1994), данные сводки не обеспечивают полной информацией по запасам фитомассы крупных лесных регионов.

Существует ряд методик для расчета массы древесины (по объему, по площади поперечного сечения и др.). Наиболее часто используется расчет массы древесины по ее объему, для чего необходимо иметь, по крайней мере, два показателя – это объем (рассчитывается с учетом фракции коры) и плотность древесины. Плотностные показатели для древесины и коры значительно варьируют в зависимости от породы, возраста, места произрастания и даже места отбора пробы по высоте и диаметру дерева (Закревский, 1970; Исаева, 1970, 1975; Алексеев, Рахманов, 1973; Полубояринов, 1973, 1976, и др.).

При расчетах массы кроны, как правило, используют прямые измерения массы модельных деревьев с учетом фракции ветвей (живых и отмерших) и фракции листьев (хвои). Значения массы кроны, так же, как и стволовой древесины, зависят от возраста (Онучин, Борисов, 1984; Габеев, 1990; Стаканов, 1990, и др.), состава древостоя, эдафических условий (Углерод в экосистемах..., 1994).

Исследования по массе корней наиболее трудоемки (Поликарпов, 1962; Горбатенко, 1971; Семечкина, 1978; Габеев, 1990, и др.); они демонстрируют, что данный показатель может составлять от 20 до 92 % от массы древесины ствола в зависимости от района произрастания. Во многих сообществах древесных растений он мало изменяется в зависимости от возраста дерева.

Подлесок. Для определения возрастной структуры кустарников, как и деревьев, применяется метод подсчета годичных колец отдельных особей, который широко применялся для различных местообитаний (Molisch, 1929), в том числе арктических и высокогорных районов (Kanngiesser, 1913; Beauverd, Kanngiesser, 1915; Kanngiesser, 1917; Kanngiesser, 1934; Хантемиров и др., 1999; Шиятов, Хантемиров, 2000). Однако, в отличие от деревьев, у кустарников одновременно функционируют скелетные оси сразу нескольких поколений (Серебряков и др., 1954). В связи с этим подсчет годичных колец дает возможность оценки возраста лишь отдельно взятого побега (собственный возраст), но не куста в целом (общий возраст).

Определение фитомассы и годичной продукции кустарниковой растительности производится по методике, принятой для древесного яруса. Так же выбираются модельные образцы, измеряется вес сырого вещества с разделением на фракции.

Травяно-кустарничковый ярус и мохово-лишайниковый покров. Как правило, для учета фитомассы используются общепринятые методики (Левина, 1962; Ремезов и др., 1963; Родин, Базилевич, 1965) для типичного в районе исследований биогеоценоза, выявленного предварительно при рекогносцировочных обследованиях. Существует два основных подхода к оценке фитомассы: первый – это закладывание трансекта (обычно 5 м длиной и 1 м шириной) с учетом мозаичности и микрокомплексности; второй – это метод случайной выборки с

использованием рамки определенной площади (например, 20 × 25 см), когда количество повторностей зависит от разнообразия покрова (но не менее 5). При сложной структуре фитоценоза повторности распределяются в соответствии с выделенными микроассоциациями.

Для учета фитомассы напочвенного покрова производится срез живой части всех растений, которые затем учитываются либо по видам, либо по ярусам (травяно-кустарничковый, мохово-лишайниковый) в зависимости от цели исследования.

Существенное число работ относится к определению продуктивности различных видов травяных сообществ. Наиболее часто применяемым является метод непосредственного взвешивания надземной массы покрова в нескольких повторностях (Clements, 1905; Алехин, 1910; Ильинский, 1934; Крейер, 1915; West et al., 1920; Regel, 1921; Шенников, Баратынская, 1923; Tansley, Chipp, 1926; Ильинский, Посельская, 1929; Frolik, Keim, 1933; Hanson, 1934; Pechanec, Pickford, 1937; Шенников, 1938; Weaver, Clements, 1938; Быков, 1957; Ярошенко, 1961; Марков, 1962). О продуктивности всего сообщества, видов и даже их соотношении можно судить по средним значениям полученных данных.

С целью учета годичной продукции для всех видов отбираются листья и побеги лишь текущего года. Трудность заключается в оценке годичной продукции мхов и лишайников. Для лишайников в большинстве случаев она определяется с использованием морфологического метода (на примере кустистых видов рода *Cladonia* – по числу колен на главной ветви подеция) по методике В.И. Левиной (Левина, 1962). Определением годичной продукции мхов занимался ряд авторов (Сукачев, 1926; Кац и др., 1936; Корчагин, 1960 и др.; Костина, 2013; Mironov et al., 2020), однако такие исследования касаются сравнительно небольшого числа видов (*Polytrichum strictum* Sm., *P. juniperinum* Hedw., *Dicranum undulatum* Br., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Br. Et Sch., *Sphagnum fuscum* (Schimp.) Klinggr., *S. angustifolium* C. Jens., *S. rubellum* Wils., *S. riparium* Angstr., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. и др.).

Величина годичной продукции мхов не является постоянной, а зависит от множества факторов – видовой принадлежности, условий местообитания, климатических условий и т. д. По данным вышеуказанных авторов, величина годичного прироста различных видов рода *Sphagnum* значительно отличается. При

рассмотрении прироста одного вида отмечается разница в продукции мха в зависимости от условий увлажнения (гряды, мочажина) и количества осадков вегетационного периода (Грабовик, 2002). У зеленых мхов также, по наблюдениям А.А. Корчагина (Корчагин, 1960), отмечаются различия в величине годичной продукции в зависимости от положения в микрорельефе.

Также ранее широко применялись методы определения величины годичного прироста мхов по приросту других растений, растущих в непосредственной близости к ним (Weber, 1902). Например, для торфяных болот в литературе представлены методы определения возраста мхов по приросту травянистых растений. Рядом авторов (Сукачев, 1906; Юрьев, 1910, 1925, 1926, 1927; Бегак, 1928; Кац и др., 1936) еще в начале XX века были выполнены работы с использованием росянки (*Drosera rotundifolia* L., *D. anglica* Huds., *D. intermedia* Hayne). Суть метода заключалась в следующем: ежегодно весной у росянки на поверхности мохового покрова развивается розетка листьев и новый цветочный побег. Вследствие вертикального нарастания мохового покрова в летне-осенний период к концу осени розетка листьев росянки оказывается погруженной в моховую дернину на глубину ее прироста за этот период. Следующей весной растение формирует новый побег из почки, расположенной между старыми листьями розетки, а достигая в период вегетации поверхности мохового покрова, дает новую розетку листьев. Таким образом, росянка, преодолевая зарастание моховым покровом и вытягивая свое корневище, является линейным индикатором прироста мха: расстояние между двумя розетками росянки равно величине годичного прироста того вида мха, в толще которого она растет (Корчагин, 1960).

Существует также возможность применения и других травянистых многолетних растений (*Eriophorum vaginatum* L., *Trichophorum (Scirpus) caespitosum* (L.) Hartm., *Polygonum bistorta* L., *Molinia caerulea* Mch., *Carex lasiocarpa* Ehrh. и др.) для определения годичного прироста как торфяных, так и гипновых (зеленомошных) сообществ, надолго сохраняющих их в торфе болот, описанных еще в начале прошлого века (Weber, 1902; Тюремнов, 1949).

1.3. Запасы углерода как производная фитомассы и продуктивности бореальных лесов

Бореальная зона России, в которой сосредоточены значительные запасы фитомассы живых растений, их остатков разной степени деструкции, гумуса и торфов, является важным депозитарием углерода в целом. Болотные экосистемы остаются одним из основных депозитариев органического углерода, обеспечивая постоянный и долговременный его сток (Ефремов и др., 1994; Вомперский и др., 1999). В свою очередь запасы углерода и его депонирование в лесных экосистемах значительно зависят от продуктивности лесов, их состояния и возрастной структуры (Исаев, Коровин, 1999).

Для оценки состояния и динамики живого напочвенного покрова, а также изменений, возникающих в результате воздействия различных по природе факторов (в том числе антропогенных), требуется использование новых и нетрадиционных подходов.

Непрерывное изучение запасов углерода наземных экосистем имеет важное биосферное значение. Современные оценки (Лесные экосистемы..., 2002; Швиденко, Щепашенко, 2014; Usoltzev et al., 2014) свидетельствуют, что наибольшее аккумулялирование углерода происходит в наземных экосистемах, расположенных в более высоких северных широтах, в том числе в бореальных лесах.

Для расчетов запасов углерода и его флуктуации в фитомассе бореальных лесов, как правило, используются два подхода. *Учетный подход* основывается на использовании комбинации наземных исследований (статистически достоверное определение показателей древостоев) и результатов интерпретации аэро- и космических снимков с использованием ручных и автоматизированных методов их анализа. При использовании *картографических подходов* территория подразделяется на определенное число экологических районов, каждому из которых соответствует среднее значение запасов углерода, полученное за счет усреднения результатов лесных обследований или на основании данных, собранных на лесных опытных участках (Базилевич, 1993; Уткин и др., 1994).

Наиболее надежным источником информации о запасе и динамике углерода в растительной биомассе бореальных лесов России может служить база данных Государственного учета лесного фонда (ГУЛ), которая обновляется периодически и закреплена законодательно (ст. 67 ФЗ № 199 от 29.12.2004). С использованием данного подхода запасы лесов России изучаются периодически на всей территории страны. Данные, полученные с различной степенью детальности, ранее были обобщены А.С. Исаевым с соавторами (Исаев и др., 1993). На сегодняшний день они существуют частично в открытом доступе, в виде реестра набора открытых данных на платформе правительственного ресурса <http://data.gov.ru>.

Основой для оценки запасов углерода служат материалы лесоустройства, полученные наземными методами с привлечением цветных аэрофото- и космических снимков и с применением GIS-технологий. Более детальные лесоустроительные работы проведены лишь на половине территории России. В северных и северо-восточных регионах лесоинвентаризация на площади 340 млн га проведена упрощенным фотостатистическим методом, основанным на ручном дешифрировании цветных спутниковых фотографий. Согласно данным Рослесхоза по состоянию на 2021 год, более 140 млн га лесов не имеют полных и актуальных данных о состоянии лесного фонда.

Большинством исследователей именно данные ГУЛ используются для количественной характеристики пула биомассы бореальных лесов России. Обобщение информации о фитомассе и годичной продукции насаждений с материалами инвентаризации, получаемой при государственных учетах лесов, остается наиболее простым и доступным способом расчета запаса углерода на региональном, федеральном, зональном и биомном уровнях. При проведении расчетов используется метод конверсии (метод Ph/M), где Ph (т/га) – фитомасса, а M ($m^3 \text{ га}^{-1}$) – запас стволовой древесины. По данной методике в целом определены запасы углерода в фитомассе лесного фонда России (Исаев и др., 1993, 1995; Isaev et al., 1995; Алексеев, Бердси, 1994). Применять ГУЛ более дифференцированно позволяет географическое распределение Ph/M , использование которого формулирует выборки конверсионных коэффициентов отдельно для ландшафтных зон, провинций, экорегионов, а при обособленности ареалов – и для отдельных видов

лесообразующих пород. Аналогичный принцип используется для определения запасов углерода на локальном и региональном уровнях, где вместо материалов ГУЛ привлекаются материалы лесоустройства, представленные характеристиками насаждений отдельных таксационных выделов. В дальнейшем расчеты ведутся с использованием конверсионных коэффициентов (Макаревский, 1991), в том числе с корректировкой по возрасту (Замолодчиков и др., 1998). На локальном уровне с целью оценки запасов углерода на основании данных таксации пробных площадей используются аллометрические уравнения для отдельных пород (Уткин и др., 1997а; Hamburg et al., 1997). Также по запасу стволовой древесины рассчитывают специальные величины с целью определения индексов листовой поверхности (LAI) через среднюю для древесных пород листовую поверхность (SLA) и конверсионные коэффициенты для хвой и лиственных (Уткин и др., 1997б).

Для бореальных лесов России наиболее надежно охарактеризованы запасы фитомассы и рассмотрены вопросы углеродного бюджета в целом (Федоров и др., 2011; Замолодчиков и др., 2013, 2017; Швиденко, Щепашенко, 2014; Филипчук и др., 2016, 2017, и др.).

Количество углерода, которое хранится в фитомассе лесной растительности России по состоянию на 1988 год, было оценено в 39.8 Гт, из которых 34.4 Гт сосредоточено в собственно лесах и 5.4 Гт содержится в растительных покровах другого типа (Исаев и др., 1993). По уточненным оценкам с использованием данных государственного учета лесов 1993 года, запасы углерода в фитомассе лесной растительности составляют 34.4 Гт, в том числе собственно в лесах – 31.4 Гт. Запасы углерода в фитомассе лесов России, по оценкам других авторов, варьируют от 28.0 Гт (Алексеев, Бердси, 1994) до 33.0 Гт (Lakida et al., 1997; Shepashenko et al., 1998). Замолодчиков Д.Г. с соавторами (Замолодчиков и др., 2018) приводят показатели суммарных запасов углерода на покрытых лесом землях России по состоянию на 01.01.2015 по данным Государственного лесного реестра и архивным материалам государственных учетов лесного фонда, рассчитанным по федеральным округам (ФО) России за 1988–2015 гг. – они составили 123.77 ± 18.93 Гт С.

Полученные оценки запасов углерода в фитомассе насаждений основных лесообразующих пород и возрастных групп позволяют количественно оценить динамику его накопления в лесной растительности.

Размеры годовичного депонирования углерода, установленные по изменению запасов стволовой древесины в возрастной динамике насаждений, составляют 240 Мт С год⁻¹, из которых 93 % приходится на покрытые лесом земли. По данным разных авторов, размеры годовичного депонирования оцениваются величиной 245 Мт С год⁻¹ (Shvidenko et al., 1997), а нетто-сток лесов бывшего СССР составляет от 416 Мт С год⁻¹ (Sedjo, 1992) до 485 Мт С год⁻¹ (Kolchugina, Vinson, 1993). По данным Замолодчикова с соавторами (Замолодчиков и др., 2018), динамика потоков углерода за 1988–2015 гг. характеризуется как относительно постоянная величина в среднем для территории России, с разностью для федеральных округов (ФО) между максимальным и минимальным значением поглощения от 5.9 % (Приволжский ФО) до 20 % (Сибирский ФО), что соответствует в среднем ~ 40 Мт С год⁻¹ и ~ 130 Мт С год⁻¹ поглощения углерода соответственно.

Однако современных данных, удовлетворяющих поставленным задачам, крайне мало, особенно для обширных северных территорий. Как в России, так и в Канаде крайне мало данных инвентаризации (Houghton, 2005). А исследования по распределению биомассы между различными компонентами лесных экосистем (деревья, кустарники, почвенный покров), а также между компонентами биомассы (стебель, ветки, листья, корни) очень ограничены, что затрудняет количественную оценку современных тенденций в секвестировании углерода и продуктивности бореальных экосистем (Lapenis et al., 2005; Knorre et al., 2006; Prokushkin et al., 2006).

Таким образом, материалы учета лесного фонда обеспечивают определение пула С в фитомассе растительности и размеров его годовичного депонирования. Эти характеристики можно использовать далее и для расчетов длительного аккумуляирования С в растениях.

Настоящий подход (лесоучетный) ориентирован как первооснова на материалы учета лесного фонда. Также используется альтернативный картографический подход, когда из баз данных определяются средние значения характеристик для территориальных контуров почв, растительности, ландшафтов и др., а также

площади тех же контуров. Оценка запасов фитомассы, углерода в почве, продукции или каких-либо других характеристик достигается перемножением данных величин (Olson et al., 1983; Базилевич, 1993).

1.4. Годичная продукция и депонирование углерода в болотных экосистемах

К болотным экосистемам применимы те же программы и методики биогеоценологического изучения растительных сообществ, что и к лесным экосистемам. Существенные различия касаются процессов обмена веществ и энергии в болотных экосистемах, что связано с особым состоянием среды и требует дополнений в программно-методическую часть исследований.

К специфическим особенностям данного вида экосистем относятся: 1) периодическое (постоянное или длительное) перенасыщение влагой корнеобитаемого горизонта почвы; 2) превалирование гидрофильной растительности в нижних ярусах; 3) болотный тип почвообразования, который характеризуется, как правило, накоплением торфа.

Занимая значительную (~8 %) часть территории России, болотные экосистемы играют важную роль в кругообороте основных биогенных элементов (Алексеев, Бердси, 1994; Вомперский и др., 1999, 2011). Они являются одними из основных типов экосистем с точки зрения длительного депонирования углерода из атмосферы (Ефремов и др., 1994; Vompersky et al., 1996; Вомперский и др., 1999; Швиденко и др., 2001). Депонирование углерода в торфяной залежи с годовым разрешением можно количественно измерить, если известны скорости прироста мха и скорости разложения в слоях разного возраста (Clymo, 1984; Clymo et al., 1998; Turunen et al., 2002; Кнорре и др., 2003). Получение таких данных достаточно трудоемко, исходя из необходимости многолетних измерений, выполняемых в болотных экосистемах различных природно-климатических зон (Global peat resources, 1996; Болота Западной Сибири, 1976; Базилевич, 1993; Okland, Ohlson, 1998). Для этой цели применяются различные методы определения годичного прироста сфагновых мхов. Так, метод Т.В. Малышевой (Малышева, 1970) основан на изменении активности

дыхательного фермента пероксидазы в анаэробных условиях. Более простыми являются методы «перевязок» (Бегак, 1927) и «индивидуальных меток» (Косых, 1999). По данным этих авторов, величина прироста за один вегетационный период колеблется от 5–30 мм до 25–150 мм в зависимости от условий произрастания сфагнома (гряда, мочажина). Однако использование указанных методик достаточно трудоемко и растянуто во времени.

Наиболее часто применяемым показателем, определяющим запасы атмосферного углерода, аккумулированного в фитомассе, на сегодняшний день выступает нетто-первичная продукция (*NPP – net primary production*). Данный параметр широко используется для определения углеродного бюджета наземных экосистем. Достаточно полная информация по оценке биологической продуктивности и углеродного бюджета приводится различными авторами (Базилевич, 1993; Швиденко и др., 2000, 2001; Laperis et al., 2005) для всей территории России. Однако данные работы при определении нетто-первичной продукции и скорости накопления собственно торфяных залежей преимущественно основываются на уже имеющихся базах данных (архивы, статистические данные, опубликованные результаты, легенды карт и др.) с учетом их возраста, датированного по содержанию природного радиоизотопа углерода (C^{14}) (Васильев, 2000; Глебов и др., 2000; Коломыцев и др., 2000).

Среди болотных экосистем выделяются лесоболотные комплексы мерзлотной зоны. Так, для территории Центральной Эвенкии характерно их формирование на гидроморфных почвах, приуроченных в основном к речным долинам и замкнутым понижениям, вследствие избыточного увлажнения за счет скоплений поверхностной воды, фильтрация которой в почву из-за позднего оттаивания почв происходит постепенно и более длительное время (Пьявченко, 1963а). В таких условиях Н.В. Мелентьева (Мелентьева, 1980) относит к торфяной почве наиболее активные верхние слои торфяной залежи, сформированные выше среднего многолетнего уровня почвенно-грунтовых вод. Также для заболоченных почв характерно развитие мощного мохово-лишайникового покрова, который способствует медленному оттаиванию деятельного слоя почвы, а уровень залегания многолетней мерзлоты сильно зависит от микрорельефа поверхности (бугор или западина), ориентации

склонов бугра, количества выпадающих осадков (Прокушкин и др., 2008). Как правило, мерзлота обнаруживается сразу под мощными моховыми подушками, а низкие температуры почвы, сохраняющиеся в течение всего летнего периода, способствуют замедлению биологических процессов. Основным фактором, влияющим на формирование экосистем мерзлотной зоны, являются пожары, которые определяют структуру древостоев, их возобновление, мощность напочвенного покрова и в целом продуктивность экосистем (Abaimov et al., 2000).

Оценка депонирования углерода заболоченными лесами северной тайги, как правило, ограничивается расчетами продуктивности древесного яруса (Швиденко и др., 2000; Усольцев, 2002), тогда как процессам накопления органического вещества в фитомассе и некромассе мхов уделяется гораздо меньше внимания (Прокушкин и др., 2006;), хотя доля таких сообществ в данных экосистемах значительна (Алексеев, Бердси, 1994; Boreal Peatland Ecosystems, 2006; Churchill, 2011).

1.5. Стабильные изотопы деревьев как индикаторы изменения экологических условий

Исследования в области стабильных изотопов насчитывают уже более 50 лет и все чаще применяются в биогеохимии и экологии (Flanagan et al., 2005; Unkovich et al., 2001; Dawson et al., 2002; Fry, 2006, и др.).

Фундаментальным принципом изотопных исследований стало утверждение, что в любой многофазной системе происходит предпочтительное фракционирование изотопов, при этом одна фаза предпочтительно включает тяжелый (или легкий) изотоп по сравнению с другими сосуществующими фазами (Sharp, 2017). З.Д. Шарпом довольно подробно описаны как исторические моменты первых научных исследований в области стабильных изотопов начала прошлого века, так и вопросы терминологии, методологии и основных направлений исследований их геохимии.

В основе использования данных по соотношению стабильных изотопов, в нашем случае кислорода и углерода, в растениях лежит принцип фракционирования

химических элементов с разными массами (^{12}C и ^{13}C , ^{16}O и ^{18}O) в процессе фотосинтеза (Цикл Кальвина для растений типа C-3).

Общее уравнение получаемых изотопных данных имеет следующий вид:

$$\delta^n X_{\text{образец}} = [(R_{\text{образец}}/R_{\text{стандарт}}) - 1] \times 1000, \text{‰},$$

где X – это элемент (кислород или углерод), n – номер тяжелого изотопа, R – молярное соотношение тяжелого и легкого изотопов элемента. Стандартом для $\delta^{13}\text{C}$ принят VPDB (Pee Dee Belemnite) и для $\delta^{18}\text{O}$ – VSMOW (Vienna Standard Mean Ocean Water).

Использование стабильных изотопов (C , O и N) в исследованиях экосистем и климата стало дополнительным хорошо зарекомендовавшим себя инструментом при выявлении реакции растений на изменения окружающей среды, а также расширении возможностей понимания взаимодействия климата и растений в прошлом и настоящем (Borella et al., 1998; Saurer, 2004; McCarroll et al., 2004; Pelz et al., 2005; Körner et al., 2005; Gagen et al., 2007; Sidorova et al., 2008). Известно, что включение в биосинтез органического вещества основных элементов (углерода, кислорода и азота) и соотношение между их «легкими» и «тяжелыми» фракциями отражают условия окружающей среды (Farquhar, Lloyd, 1993; Dawson, Siegwolf, 2007; Leavitt et al., 2008). Данные о естественном изотопном составе оказались приемлемыми в том числе и для реконструкции климата (McCarroll, Loader, 2004; Welker et al., 2005; Gagen et al., 2007). Большинство таких исследований первоначально развивались на протяженных территориях Америки (Leavitt, Long, 1986; Barber et al., 2004; Leavitt et al., 1986, 2008), Африки и Европы (Gagen et al., 2004; McCarroll et al., 2004; Treydte et al., 2007). В северной и центральной части Евразии изотопные исследования не так обширны (Arneeth et al., 2002; Saurer et al., 2002; Kagawa et al., 2003; Kirdyanov et al., 2008; Sidorova et al., 2009, 2010; Knorre et al., 2010; Kirdyanov et al., 2020б; Voltas et al., 2020). В основном они проведены для северных экосистем, включая зону многолетней мерзлоты, где температурный режим является основным ограничивающим фактором роста годовых колец. Помимо использования

стабильных изотопов годовых колец для реконструкции температуры северных регионов, все большее число исследователей применяли данные по изотопному составу для реконструкции условий увлажнения окружающей среды (Barbour et al., 2002; Adams, Kolb, 2004; Gagen et al., 2004). Большая часть данных обобщена в объединенных проектах по изотопным данным (в т. ч. ISONET).

1.6. Фенологические исследования при оценке климатических изменений

Наиболее полную информацию о реакции видов на климатические изменения можно получить из данных о динамике периодических явлений в жизни растений и животных, отраженных в фенологических наблюдениях, а также по дендрохронологическим данным, фиксирующим как погодичную, так и внутрисезонную динамику радиального прироста деревьев.

Феноклиматология как наука, отражающая интегральное влияние климата на растительный и животный мир, в последние годы незаслуженно утратила свои позиции, хотя именно она может стать основой для долгосрочного прогнозирования состояния природных комплексов.

При оценке климатических изменений наиболее важную дополнительную и наглядную информацию о данном процессе дают фенологические показатели, которые подвержены наибольшей изменчивости, например, такие, как явления начала весны (этапы разрушения устойчивого снежного покрова, начало вегетации). Именно весенний период года характеризуется значительным повышением температур воздуха в последние десятилетия (Schwartz et al., 2006; Solomon et al., 2007a; Knorre et al., 2010). Одновременно с этим начальные даты весеннего снеготаяния стали характеризоваться более ранними сроками (на 5-7 дней) для всей евразийской территории в период с 1988 по 2002 год (Smith et al., 2004). Такая динамика приводит к смещению сроков начала сезона роста, однако без существенных изменений общей продолжительности вегетационного периода.

Использование спутниковых данных для оценки фенологических характеристик весны показывает сдвиг на более ранние даты (8 ± 3 дня) начала развертывания листвы (Myneni et al., 1997) для всей территории северных широт с 1982 по 1991 год и на 6 дней для лесных экосистем Евразии за период 1981–1999

годов (Zhou et al., 2001). Несколько уточненные данные для евразийской территории приводит Н. Дельбарт с соавторами (Delbart et al., 2008). По натурным исследованиям за период с 1959 по 1996 год, смещение периода начала вегетации в среднем составило 6.3 дня. Используя модельные, натурные и спутниковые данные, авторы проанализировали фенологические изменения в таежной зоне Евразии и показали, что существующие тренды смещения периода начала вегетации вплоть до 1990-х годов отличались по степени значимости как территориально (различны для Западной и Центральной Сибири), так и повременно (значимы для разных периодов). Начиная же с 1990-х годов даты начала вегетации в более ранние периоды стали фиксироваться практически повсеместно по сравнению с серединой XIX века.

История феноклиматических (биоклиматических) изысканий довольно богата. Она основана как на данных фенологических исследований, проводимых на особо охраняемых природных территориях (ООПТ) в рамках ведения «Летописи природы», так и на созданной в начале 60-х годов прошлого столетия добровольной фенологической сети. Так, например, только в Красноярском крае насчитывалось 24 пункта наблюдений, фиксирующих характеристики семи лесорастительных зон, представленных в регионе (Буторина и др., 1975). По результатам данных исследований было проведено биоклиматическое районирование территории на зональном уровне (Буторина, 1979).

В целом для Алтае-Саянского экорегиона наблюдается корреляция между климатическими изменениями и сроками фенологических явлений. К примеру, даты начала зацветания черемухи хорошо соотносятся с отмеченными в российской части региона температурными колебаниями, характеризующими похолодание в периоды с 1915 по 1925 год и с 1945 по 1960 год и существенное потепление с середины 1960-х годов по настоящее время. Также отмечаются региональные различия в скорости наступления феноявлений. Так, на Алтае и в северо-западной части экорегиона смещение сроков цветения черемухи на более раннее время происходило со скоростью ~ 1 день / 10 лет, а в более теплой Минусинской котловине такие смещения практически не наблюдались (Климатические паспорта..., 2001). Необходимо отметить, что происходит смещение фенологических фаз именно весеннего периода, когда между фенологическими и климатическими явлениями

отмечается более тесная корреляционная связь (0.8–0.9) (Буторина, Крутовская, 1972). Сроки же наступления летних и осенних явлений практически не изменились, а в некоторых случаях стали фиксироваться позже.

Анализ динамики климатических переменных показывает значительные изменения в ходе среднегодовых и среднемноголетних температур воздуха с положительным трендом (Андреева, 2005; Гончарова, Кнорре, 2018). Одновременно с потеплением отмечается увеличение числа безморозных дней. Наряду с этим среднегодовое количество атмосферных осадков остается практически неизменным (Кнорре и др., 2021).

За последние 10 лет произведен ряд региональных (Овчинникова и др., 2011) и крупномасштабных (Ovaskainen et al., 2020; Delgado et al., 2020; Roslin et al., 2021) оценок влияния климатических изменений на сроки наступления первых весенних событий у разных групп живых организмов (растения, птицы, млекопитающие и прочие). Анализ огромного массива данных, собранных в существенно различных климатических, лесорастительных и иных зонах континента, стал возможен лишь при использовании аналитических и модельных методов с применением современного статистического подхода при обработке массивов (Hijmans et al., 2019; Hershbach et al., 2020).

1.7. Влияние климатических факторов на динамику прироста и фенологию деревьев, продукцию фитоценозов

Климат является основным фактором, определяющим функционирование экосистем. Наиболее значимыми параметрами климата, влияющими на рост и развитие растительности, включая продуктивность, являются инсоляция, температура и влажность (абсолютная и относительная). Выделяются разные типы климата в зависимости от величины рассматриваемой территориальной единицы: макроклимат (региональный), мезоклимат (местный) и микроклимат (эоклимат). В отдельно взятом фитоценозе каждый из выделенных типов климата оказывает влияние на различные его структурные компоненты.

Длительные изменения условий среды (более 100 лет), в том числе и климатические, в природных экосистемах можно рассматривать лишь по косвенным источникам. Одним из наиболее показательных в этом отношении объектов является структура годичных колец деревьев, регистрирующая изменения параметров климата с годичным (сезонным) разрешением. Преимущества использования древесных колец для анализа реакции растительности на климатические изменения описаны в большей части научных работ начиная еще с середины прошлого века (Fritts, 1976; Шиятов, 1986; Schweingruber, 1988, 1996; Ваганов и др., 1996).

На ростовые процессы, а следовательно, и на годичную продукцию (и общую продуктивность) влияние оказывают преимущественно два фактора – температурный режим вегетационного периода и количество доступной влаги (осадки, почвенное увлажнение). Данные факторы рассматриваются разными исследователями как по отдельности, так и в совокупности (Битвинскас, 1974; Ловелиус, 1979; Ваганов и др., 1985, 1996; Шиятов, 1986; Schweingruber, 1988, 1996).

Наиболее сильное воздействие температуры отдельных месяцев на формирование годичной продукции стволовой древесины деревьев, выраженной в структурных элементах годичных колец, фиксируется на пределах распространения древесной растительности, где этот фактор считается лимитирующим (Шиятов, 1986; Ваганов и др., 1994, 1996; Briffa et al., 1990; D'Arrigo et al., 1992; Ойдупаа и др., 2004). Так, в высокоширотных и высокогорных регионах дефицит температуры вегетационного периода приводит к сокращению его длительности.

Климатические изменения, которые особо существенно проявляются в последние 100 лет, привели к повышению средней температуры земной поверхности к началу третьего тысячелетия в среднем на $\sim 0.56\text{--}0.92$ °C и ~ 0.13 °C (IPCC, 2007). В Северном полушарии последние несколько десятилетий, по данным некоторых авторов (Briffa et al., 2001; Mann et al., 2008), стали наиболее теплыми по сравнению с предыдущим более чем 1000-летним периодом. Климатическое потепление отразилось на многих параметрах функционирования экосистем, включая фенологию растений (Myneni et al., 1997; Keyser et al., 2000), ареалы и распределение видов (Grabherr et al., 1994; Dobbertin et al., 2005), а также состав и динамику сообществ (Bugmann, Pfister, 2000; Walther et al., 2002). Наибольшее число температурных

аномалий за последние 100 лет отмечалось в арктических и альпийских районах, которые уже традиционно считаются наиболее чувствительными к глобальному потеплению (Korner, 1999; Becker, Bugmann, 2001).

Широко распространенное продвижение древесной и кустарниковой растительности на север и в горы, обусловленное глобальным потеплением, может оказывать значительное влияние на процессы теплообмена между поверхностью лесотундры, уменьшая ее альбедо, и атмосферой. Это, в свою очередь, вызывает продвижение границы леса в тундру одновременно с увеличением продуктивности, а следовательно, и чистого углерода на больших территориях в ответ на потепление атмосферы (Charin et al., 2000, 2005). По данным дистанционного зондирования, чистая первичная продукция в северных высоких широтах значительно возросла в период 1980–1990 гг., однако после 2000 года наблюдается некоторое снижение данного показателя (Myneni et al., 1997; Bunn et al., 2007). Такие неоднозначные данные требуют прямых полевых длительных исследований для оценки временных тенденций.

Ответная реакция лесных экосистем на изменение климата с целью получения более полной картины должна рассматриваться на различных уровнях. Так, для отдельных деревьев такая реакция наблюдается в приросте (линейном, радиальном, хвой и т. д.) и имеет достаточно быстрый отклик (сезон, год). Для древостоя в целом отклик на изменения условий внешней среды запаздывает на несколько лет или несколько десятков лет, что связано с неоднородностью в структуре древостоя, наличием внутривидовой и межвидовой конкуренции. Изменение климата также сказывается на продуктивности лесных экосистем как прямым, так и косвенным образом, например, под влиянием пожаров путем ускорения и изменения хода естественных сукцессий (Fosberg, 1989; Street, 1989; Sedjo, 1991; Safronov, Volokitina, 2010). Изменение физических параметров среды (температура, суммарное испарение, количество влаги и др.) способствует увеличению восприимчивости древостоя к повреждениям энтомофагами (Winget, 1987; Pollard, 1989; Harrington, 1989; Пальникова и др., 2002, и др.). Отмечается существенное влияние климатических изменений на биогеохимические процессы, в частности, такие, как изменение потоков и запасов углерода в лесных и болотных экосистемах (Уткин, 1995; Van

Cleve et al., 1981; Pastor, Post, 1986; D'Arrigo et al., 1987; Dai, Fung, 1993; Oechel et al., 1994; Timokhina et al., 2015; Prokushkin et al., 2020). В целом, по данным ряда исследований и прогнозов, длительное повышение температур воздуха неизменно должно повлечь за собой изменение продуктивности таежных экосистем северных регионов.

Однако проведенные вдоль Енисейского меридиана исследования роста и структуры годичных колец хвойных показали существенные различия в ответной реакции деревьев на климатические изменения (Кирдянов, 1999; Кнорре, 2003; Vaganov, Kirilyanov, 2010; Кирдянов, 2017). Так, анализ корреляционных связей древесно-кольцевых хронологий, полученных для притундровых лесов и северной тайги, показал более тесную связь с изменениями температуры, чем с изменением хронологий средней тайги, что свидетельствует об уменьшении лимитирующего влияния температуры на изменчивость прироста деревьев. С продвижением на юг прямое влияние температуры – основного фактора, значительно влияющего на рост годичных колец хвойных и синхронизирующего прирост деревьев на севере Средней Сибири, – ослабевает. Наряду с этим возрастает косвенное влияние осадков, особенно зимних, и увеличивается роль условий конкретного места произрастания деревьев. Климатические функции отклика свидетельствуют о значительном влиянии на процесс продукции древесины условий первой половины сезона (Кирдянов, 1999; Kirilyanov et al., 2003; Knorre et al., 2006).

Дендрохронологическими исследованиями, проведенными в южных регионах Сибири, где на первичную продуктивность лесных экосистем в основном влияет колебание режима увлажнения, выявлена тесная связь прироста деревьев с осадками (Андреев, 2001; Магда, 2003; Kostyakova et al., 2017; Белокопытова и др., 2018). Одновременно с этим выявлено отрицательное влияние на радиальный прирост деревьев раннелетних температур, что объясняется ускорением процессов иссушения почвы при их высоких значениях (Knorre et al., 2010).

В некоторых регионах отмечается возрастающее влияние климатических изменений на пространственную изменчивость роста древесных видов, отраженную в увеличении когерентности радиального прироста деревьев в XXI веке на больших территориях (~1000 км) и прослеженную в моделях роста хвойных лесов Евразии

(Shestakova et al., 2016). Такая тенденция обусловлена совокупным воздействием потепления климата и увеличения интенсивности экстремальных явлений через усиление синхронности прироста за счет более раннего начала формирования древесины и более сильного воздействия межгодовых колебаний температуры вегетационного периода на рост.

В целом же прослеживается пространственная неоднородность влияния климатических изменений на рост и развитие как экосистем, так и отдельных их компонентов (Roslin et al., 2021), что в очередной раз доказывает необходимость достаточно подробных исследований на максимально больших территориях Северного полушария.

ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Общая характеристика района исследований

Исследования проводились в разные годы (1999–2018) на площадях (Рисунок 2.1), входящих в сеть постоянных пробных площадей (ППП) комплексных исследований по Енисейскому трансекту IGBP (северная тайга, средняя тайга – **Hant-pro, NT-pro, Surg-pro**); на участках, внесенных в сеть мониторинга по продвижению верхней границы леса по проекту INTAS (лесотундра – **Bav-pro**); на постоянных пробных площадях по оценке послепожарной динамики древостоев Эвенкийского ОЭП Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН (северная тайга – **Tur-bog**); на мониторинговых участках по оценке обменных потоков углерода в локальных экосистемах Средне-Енисейского ОЭП Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН (средняя тайга – **Zot-bog**); на временных площадях, созданных в рамках проекта по оценке фракционирования стабильных изотопов в древесных кольцах SCOPES (**Tur-iso, Khak-iso**); на временных и постоянных пробных площадях государственного заповедника «Столбы» (преобразованного в национальный парк «Красноярские Столбы» с декабря 2019 года) (Восточный Саян) и участках высотного трансекта юга Хакасии (Западный Саян) по оценке реакции древесных видов на климатические изменения с использованием длительных рядов (**St-Ing, Khak-Ing**).

Район исследований охватывает практически все разнообразие лесорастительных условий бореальной зоны Центральной Сибири вдоль широтного профиля, простирающегося от 54 до 70 градуса северной широты. Большая часть района относится к так называемому Енисейскому меридиональному трансекту (Лесные экосистемы..., 2002), комплексное изучение лесных экосистем которого проводилось в рамках международной программы IGBP-NES и затронуло широкий спектр вопросов, включающих водно-энергетический обмен в экосистемах, особенности лесообразовательного процесса и восстановительной динамики лесов, особенности углеродного цикла и многие другие.

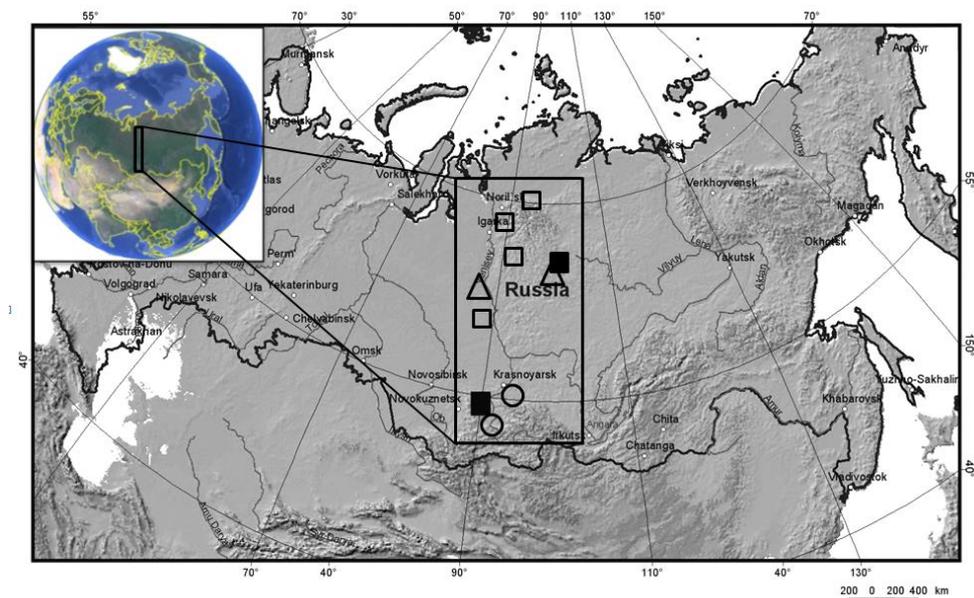


Рисунок 2.1. Карта-схема расположения участков исследования. Условные обозначения: участки по оценке продуктивности и динамике прироста древесины в лесных (**pro** – квадраты открытые), лесоболотных и болотных (**bog** – треугольники открытые) экосистемах; по оценке изотопного состава древесины (**iso** – квадраты черные); по длительным рядам (**lng** – круги открытые)

2.2. Объекты исследования

2.2.1. Лесные экосистемы вдоль широтного трансекта от лесотундры к северной тайге (участки FT-1, FT-2, NT)

Объектами исследования послужили ППП, заложенные в рамках Международной геосферно-биосферной программы (IGBP) на севере Центральной Сибири (Рисунок 2.2). Два из исследованных участков, FT-1 и FT-2, расположены в зоне лесотундры в нижнем течении р. Хантайки ($68^{\circ}20'$ с. ш., $87^{\circ}50'$ в. д.), а участок NT в подзоне северной тайги – в нижнем течении р. Нижняя Тунгуска ($65^{\circ}41'$ с. ш., $89^{\circ}37'$ в. д.) (Плешиков, 2002). Климат региона континентальный. Среднегодовая температура в лесотундре составляет -8.7°C , а в северной тайге повышается до -5.7°C (по данным метеостанций Дудинка и Туруханск). Годовое количество осадков в среднем – 463 мм в районе лесотундры и ~ 500 мм в северной тайге (Рисунок 2.2).

Участок FT-1 характеризует высокую надпойменную террасу, репрезентативную для данного района. FT-2 характеризует условия с низким уровнем дренажа на равнинах. Участок NT в северной тайге представляет собой типичные условия для этой зоны с условиями дренажа, сопоставимыми с FT-1. Основные характеристики исследуемых сайтов представлены в Таблице 2.1.

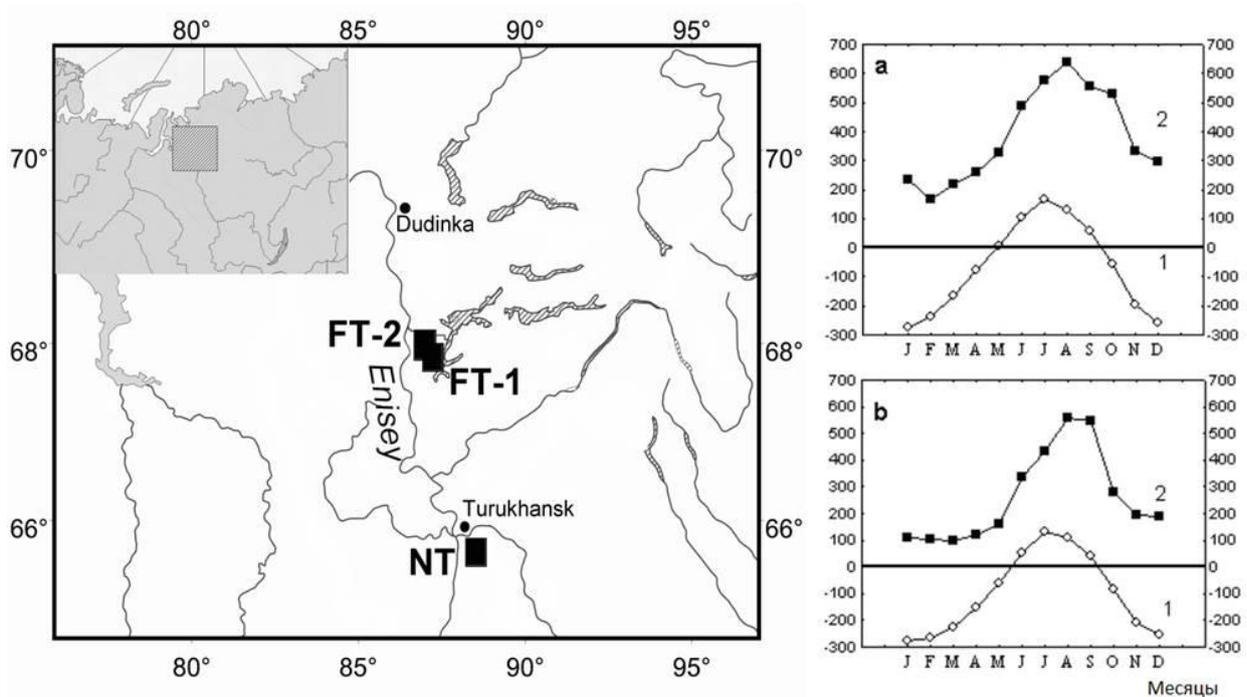


Рисунок 2.2. Карта-схема расположения участков исследования (слева) в лесотундре (FT-1, FT-2) и северной тайге (NT). Климатограммы для исследуемых участков: средние значения (*10) температур (1) и осадков (2) по данным метеостанций, а – Туруханск (1906–1999), b – Дудинка (1892–1990)

На всех участках количественно оценивались годовые приросты доминантов для каждого компонента растительности лесных экосистем: деревьев, кустарников, мхов. В исследованных древостоях в древесном ярусе преобладают лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.) и ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.) в условиях лесотундры, в северной тайге наиболее представлена лиственница. Подлесок преимущественно состоит из душейки кустарниковой (*Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar) и нескольких видов ивы (*Salix* sp.). В данном исследовании представлены данные по *Salix jensseensis* (Fr. Schmidt) B. Floder – широко

распространенному вдоль всего трансекта IGBP виду, что также важно с точки зрения интерпретации распределения биомассы в подлеске лесных экосистем этой территории. Характеристика погодичного прироста мхов дана по оценке прироста *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. в B.S.G., вида с хорошо выраженным и достаточно легко определяемым годовым приростом (Гарибова и др., 1978).

Таблица 2.1. Характеристика участков исследования

Участок	Плотность древостоя число/га	Средние D/H деревьев см/м	Наземная фитомасса*			Наземная NPP т га ⁻¹ год ⁻¹	Сезонно- талый слой см
			деревь- ев кг/м ²	кустар- ников кг/м ²	мхов и лишай- ников кг/м ²		
FT-1	(434)	23/14	3.16	0.18	0.36	2.3	40–60
FT-2	(667)	13.8/9.7	1.91	0.13	0.53	2.0	40–60
NT	(401)	21.7/14.7	4.08	0.28	0.72	4.5	> 60

* *Примечание.* Наземная биомасса (Ведрова и др., 2002) и NPP (Плешиков и др., 2002) представлены суммарно для всех видов из каждого компонента растительности в данных экосистемах.

Ниже представлены подробные геоботанические описания, подтверждающие вклад каждого из выбранных для анализа элементов растительности в общий вклад по запасам фитомассы.

Видовые названия сосудистых растений приводятся по С.К. Черепанову (Черепанов, 1995), сфагновых мхов и листостебельных мхов по Л.И. Савич-Любицкой и З.Н. Смирновой (Савич-Любицкая, Смирнова, 1968, 1970).

FT-1. Площадь участка – 0.5 га, расположен на высокой незатопляемой надпойменной террасе р. Хантайки, в 10 км от устья. Тип леса – лиственнично-еловый кустарничково-зеленомошный, влажного местообитания, типичный для данного региона. Древостой двухъярусный, с преобладанием ели и лиственницы в

I ярусе (6Е4Л). Во II ярусе доминирует ель с примесью березы (8Е2Б). Древорост разреженный, сомкнутость (С) – 0.1–0.3; класс бонитета – V; высота до 17 м; возраст – до 360 лет (перестойный) (Алексеев, 1989). Подрост редкий, хвойные виды усыхают, в составе подроста на первое место выходит береза (8Б2Е + Л). В составе подлеска на всей площади доминирует *Duschekia fruticosa*, в пойменной части – *Salix* spp. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают багульник (*Ledum palustre* L.), черника (*Vaccinium myrtillus* L.), брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.), голубика (*Vaccinium uliginosum* L.) с примесью хвощей (*Equisetum sylvaticum* L.) и плаунов (*Lycopodium annotinum* L.). Моховой покров (С = 1) представлен зелеными мхами, среди которых доминируют *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., реже *Aulacomnium* spp. (Schwaegr.), на микроповышениях – *Polytrichum commune* (Hedw.). Мощность мохового покрова (ММП_{ср.}) в среднем составляет 6.7 см. В лишайниковом покрове (С = 0.3–0.4) преобладают кустистые лишайники.

FT-2. Площадь участка – 0.4 га, избыточно увлажненный, с сильно бугристым нанорельефом и слабым уклоном (5°). Тип леса – лиственнично-еловый кустарничково-моховой. Древорост двухъярусный: в I ярусе – 6Е4Л, средняя высота 12–15 м, во II ярусе – 8Е2Л, средняя высота 8–10 м. Подрост ели (10Е + Л) угнетенный. Подлесок из *Duschekia fruticosa*, *Betula nana* L., *Salix recurvigemmis* A. Skvorts., *S. jensseensis* (Fr. Schmidt) R. Floder., *S. glauca* L.

Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса с выраженной синузильностью (С = 80), зависящей от рельефа. Преобладают сфагновые синузии, меньше мохово-лишайниковых и кустарничково-зеленомошных. Ярус представлен: *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum nigrum* L., *Ledum palustre*, *Equisetum sylvaticum* L., *Rubus chamaemorus* L., *Orthilia secunda* (L.) House, *Veratrum lobelianum* Bernh., *Lycopodium annotinum* L., *Myosotis palustris* (L.) L., *Saxifraga* sp. L., *Rumex acetosa* L., *Vaccinium vitis-idaea*. Моховой покров (С = 0.7–0.8) сформирован преимущественно несколькими видами рода *Sphagnum* (Hedw.), *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*. ММП_{ср.} > 10 см. Лишайниковый покров (С = 0.2–0.3) представлен несколькими видами рода *Cladonia*.

NT. Площадь – 1 га, расположен на склоне северо-западной экспозиции со значительным уклоном, 15–20°. Нанорельеф – слабобугристый. Тип леса – лиственничник с кедром и березой кустарничково-хвощово-зеленомошный. Древостой – двухъярусный ($C = 0.5–0.6$): I ярус – 10Л, II ярус – 5К5Б. Подлесок хорошо развит. Представлен *Duschekia fruticosa*, *Rosa acicularis* Lindl., *Salix sp.* L. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса ~ 90 % площади. Видовой состав представлен: *Equisetum sylvaticum*, *Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre*, *Lycopodium annotinum*, *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Rubus arcticus* L., *Pyrola media* Sw., *Linnaea borealis* L., некоторыми видами злаков. Моховой покров ($C = 0.9–1.0$). ММП_{ср.} = 8 см. На большей части площади *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi*. Редко *Aulacomnium*, *Sphagnum* приурочены к влажным местам обитания на вогнутых элементах рельефа, образуя кочки.

2.2.2. Лесные экосистемы вдоль высотного трансекта гор Путорана (BAV)

Исследования изменений структуры леса, включая биоразнообразие и биомассу в экотоне лесотундры, проведены в удаленных и ненарушенных экосистемах гор Путорана (Средняя Сибирь), на склоне юго-западной экспозиции в долине р. Большой Авам (70°29' с. ш., 92°50' в. д.) (Рисунок 2.3). Район входит в субарктический климатический пояс с суровым континентальным климатом. Среднегодовая температура воздуха -11.6 °С. Среднегодовое количество осадков 260 мм, более 50 % приходится на теплый период. Большая часть осадков идет на сток, который практически полностью осуществляется в весенне-летний период. Зимний сезон отмечен дефицитом осадков, что обусловлено преобладанием полей высокого арктического давления, перераспределением циклонических путей в более южном от рассматриваемой территории направлении (Адаменко, 1985). Величина годового испарения колеблется в пределах 50–100 мм.

Горы Путорана относятся к наиболее высокой северо-западной части Среднесибирского плоскогорья. Границы плоскогорья совпадают с границами древней Сибирской платформы. Местность характеризуется широким распространением траптовых и лавовых плато и останцовых гор со столовыми

вершинами самых разных форм и размеров. По морфологической структуре горы Путорана являются пластовыми плато, но вследствие глубоких, густых ниспадающих расчленений приобрели облик гор (Кушев, Леонов, 1964).

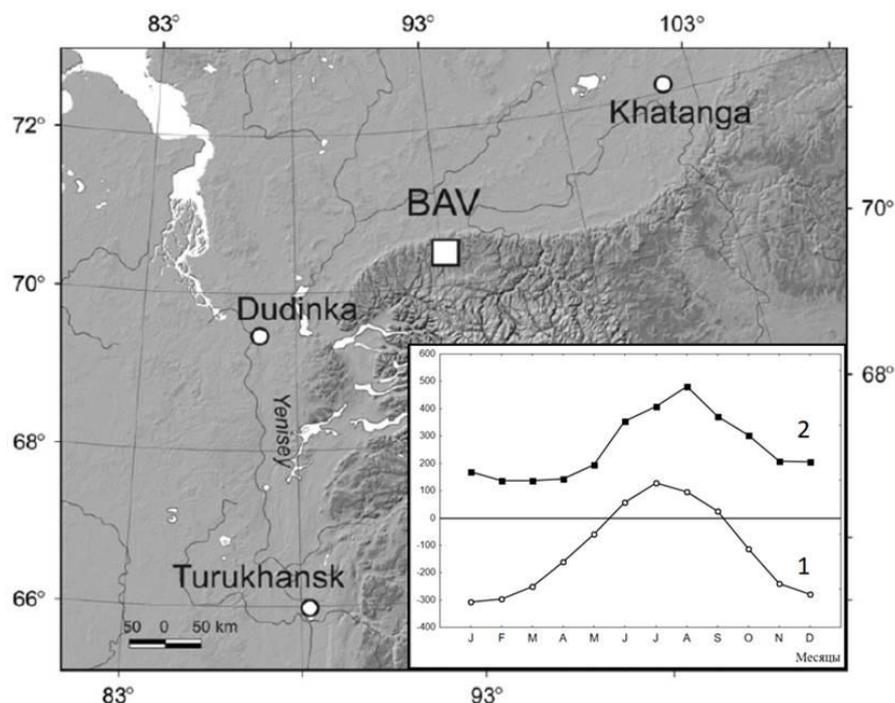


Рисунок 2.3. Карта-схема расположения участка BAV и климатограмма для исследуемого района: среднегодовой ход температуры воздуха (1) и осадков (2) по данным метеостанции Волочанка (данные *10)

BAV. На склоне юго-западной экспозиции в долине р. Большой Авам ($70^{\circ}29'$ с. ш., $92^{\circ}50'$ – $93^{\circ}00'$ в. д.) был заложен высотный профиль протяженностью более 1 км, с уклонами в среднем по склону 15 – 17° , меньшим в нижней и более крутым в верхней его части (Рисунок 2.4). Для профиля, как и для всего склона в целом, характерны выходы крупных курумов, занимающие до 50 % площади. Характеристика почвенного горизонта вдоль профиля достаточно однородная. Генезис почв определен как делювиальные суглинки (от легких до тяжелых) на отложениях криогенного выветривания с полным отсутствием признаков оглеения и оподзоливания. Педокриотурбаций и тиксотропности нет, за исключением среднего высотного уровня, где почвенные разрезы полностью заполнялись водой. Общая

мощность почв на профиле от 11 до 52 см, ниже – минеральная мерзлая толща. Глубина проникновения корней растений не более 25 см. Типичны тундровые подбуры и буроземы.



Рисунок 2.4. Высотный профиль в долине реки Б. Авам (горы Путорана) с перепадом абсолютных высот от 170 до 390 м н. у. м.

Лиственница Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) является единственной лесообразующей породой данного региона. Видовой состав подлеска, представленного преимущественно ольхой кустарниковой, несколькими видами ив и берзкой карликовой, а также полный видовой состав всей напочвенной растительности указаны в Приложении. Профиль заложен с учетом полного охвата лесотундрового экотона с явно выраженной верхней границей леса термического типа (продвижение древесной растительности выше по склону ограничено недостатком тепла).

Вдоль профиля были выделены четыре высотных уровня, представляющих характерную для данных условий смену основных типов леса. Наиболее продуктивные (до IV класса бонитета, с сомкнутостью крон до 0.5) пойменные леса в нижней части профиля (170 м н. у. м.) приурочены к островным конусам выноса речных отложений и представлены лиственничниками зеленомошными с хорошо развитым кустарниковым ярусом из березки карликовой. Средняя часть коренного склона сформирована лиственничными редколесьями, среди которых было сделано разграничение между верхней границей редины (360 м н. у. м.) и верхней границей сомкнутых лесов (280 м н. у. м.). В нижней и средней части склонов доминируют ерниковые голубично-лишайниково-зеленомошные лиственничные редины с подлеском из душекии и ивы. Производные этого типа леса преобладают, занимая около 50 % лесов в долине реки Большой Авам. В верхней части склона (390 м н. у. м.) происходит переход типов растительности от лиственничной редины кустарничко-вейниково-зеленомошной к высокогорной каменистой тундре разнотравно-дриадовой с мелкими стланиковыми формами лиственницы. Основные типы растительности и их приуроченность к ландшафтным комплексам представлены в Таблице 2.2.

Таблица 2.2. Ландшафтные комплексы в долине р. Б. Авам, выделенные вдоль высотного профиля ВАУ

Ландшафтные комплексы растительности	Абс. высота, м	Фоновые уклоны	Мезоформы рельефа	Типы фитоценозов
Кустарниковые комплексы речной поймы	168–170	2–3	Пойма среднего высотного уровня Надпойменные террасы	Пойменный участок ольхово-ивняковый разнотравно-злаковый Лиственничник ерниковый голубично-лишайниково-зеленомошный с подлеском из ольховника и ивы

Кустарниково- лесные комплексы коренных склонов	170–260	5–8 10–15	Горные шлейфы (выровненные и выпуклые формы коренного склона)	Лиственничник ерниковый кустарничково- зеленомошный с подлеском из ольховника и ивы
Лесные комплексы коренных склонов	260–380	15–17	Коренной склон среднего высотного орографического уровня	Лиственничник шикшево- лишайниково- зеленомошный Лиственничная редина мелкотравно-зеленомошная Лиственничная редина осоково-зеленомошная с подлеском из ольховника и ивы Лиственничная редина кустарничково-вейниково- зеленомошная
Тундровые комплексы вершин плато	380–400	15–17	Коренной склон высокого орографического уровня (выпуклые каменистые поверхности верхней части склона – привершинной)	Горная каменистая разнотравно-дриадовая тундра

Разнообразие растительности, микроусловий, условий увлажнения определяет различия почвенной характеристики профиля. Описание трех почвенных разрезов (выполнено к.б.н. Т.В. Пономаревой) для трех уровней дает полное представление о смене условий произрастания от поймы к верхней границе леса.

Уровень CF – глубина залегания ММП около 26–27 см. Характер льдистости – минеральная мерзлая толща, имеющая криогенную трещиноватость в виде затеков в

нижней части горизонта В. Общая мощность профиля 25–26 см до минеральной мерзлой почвы. Генезис – делювиальные легкие суглинки, сформированные в результате криогенного выветривания. Тиксотропность сильная. Педокриотурбаций не обнаружено. Процессы оглеения и оподзоливания отсутствуют. Тип почвы – бурозем.

Уровень OF (разреженный древостой) – общая мощность профиля 31 см. Влажность всего почвенного профиля умеренная. Глубина проникновения корней 8 см. Признаков оглеения и оподзоливания не обнаружено. Педокриотурбаций и тиксотропности нет. Минеральной мерзлой почвы не обнаружено. Практически во всех горизонтах встречается щебнистый курумный материал. Предполагаемый генезис – делювиальные суглинки на отложениях криогенного выветривания. Тип почвы – подбур тундровый.

Уровень TL (граница леса) – общая мощность профиля 52 см. Тиксотропность высокая, разрез практически сразу же заливает водой. Дренажные условия нормальные. Процессов оглеения и оподзоливания не обнаружено. Педокриотурбаций не обнаружено. Представлен средними суглинками, при высыхании плотный, слитой, сцементированный. Предполагаемый генезис – делювиальные средние и тяжелые суглинки на отложениях криогенного выветривания. Тип почвы – криозем (бурозем).

2.2.3. Лесоболотная экосистема в мерзлотной зоне Эвенкии (КОСН)

КОСН. Участок расположен на первой надпойменной террасе р. Кочечум (Рисунок 2.5), крупного правого притока р. Нижней Тунгуски, в 5 км на северо-запад от п. Тура в Центральной Эвенкии (64°19' с. ш., 100°14' в. д., 147 м н. у. м).

Среднее количество годовых осадков составляет 357 мм, а вегетационный период обычно ограничивается ~ 70–90 днями с конца мая по начало сентября (Брюханова и др., 2013; Shishov et al., 2016).

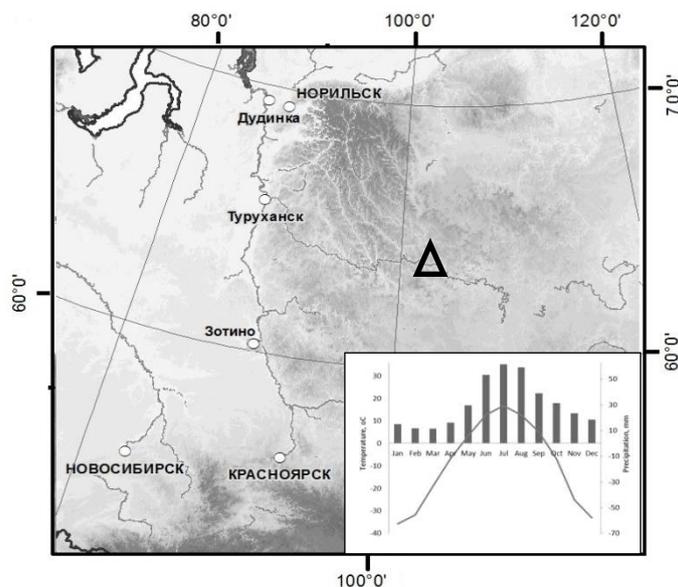


Рисунок 2.5. Карта-схема расположения участка КОСН и климатограмма для исследуемого района: среднегодовой ход температуры воздуха (1) и осадков (2) по данным метеостанции Тура

Фитоценоз представлен заболоченным лиственничником кустарничково-мохово-лишайниковым*. Деревесный ярус высотой 2.5–4.0 м. Микрорельеф плоскобугристо-западинный, преобладают моховые, преимущественно из *Sphagnum fuscum* (Schmp.) Klinggr., бугры, на долю которых приходится 50 % поверхности, высотой 80–100 см. Более низкие лишайниково-моховые бугры занимают до 30 % площади, высотой 30–40 см.

Межбугровые западины (ниже поверхности на 10–15 см) узкие и сухие, с произрастающими на них гипновыми мхами и лишайниками. Мощность деятельного слоя торфяных почв варьирует от 22 до 54 см, ниже залегает мерзлота (Рисунок 2.6).

Деревесный ярус представлен лиственницей высотой 2.5–4.0 м, средний диаметр которой равен 5–6 см. Подрост лиственницы и березы немногочисленный. Кустарниковый ярус образован ольховником и несколькими видами ив. Растительность крупных бугров бедна в видовом отношении. В первом ярусе высотой

* Геоботаническое описание выполнено к.б.н. Л.В. Карпенко.

60–70 см растут береза кустарничковая, багульник. У основания бугров встречаются голубика и осока (*Carex globularis*). Второй ярус высотой 8–10 см образуют морошка, мирт болотный, хвощ. В третьем, высотой 5 см, редко растет брусника и обильно – клюква болотная. Низкие лишайниково-моховые бугры сухие, плотные, большей частью образованы гипновыми мхами *Pleurozium schreberi* и *Polytrichum commune*. На склонах бугров в примеси растет *Sph. angustifolium*.

Растительный покров представлен также тремя ярусами. В первом, высотой 50 см, растут березка карликовая, багульник и мирт болотный. Во втором ярусе (высота 15 см) редко встречается осока (*Carex globularis*), а третий образуют морошка и клюква. Как отмечалось ранее, западины вытянутой формы, преимущественно сухие. На их поверхности редко растут багульник и осока (*Carex* sp.). По краям западин встречается мирт болотный, реже морошка и брусника. Моховой покров образован гипновыми мхами *Pleurozium schreberi*, *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*. Лишайники покрывают поверхность западин на 20–30 %.

На пробной площади был заложен трансект длиной 50 м, на котором фиксировались: элементы микрорельефа (моховые бугры или западины), степень увлажнения поверхности моховых подушек, мощность живого напочвенного покрова, видовое разнообразие растений, их обилие по Друде, проективное покрытие (у мхов и лишайников), температура и влажность почвы, уровень залегания мерзлоты (Рисунок 2.6).

Структура и плотность напочвенного покрова определяют залегание многолетних мерзлотных грунтов на данном участке, практически полностью повторяя рельеф поверхности (Рисунок 2.7).

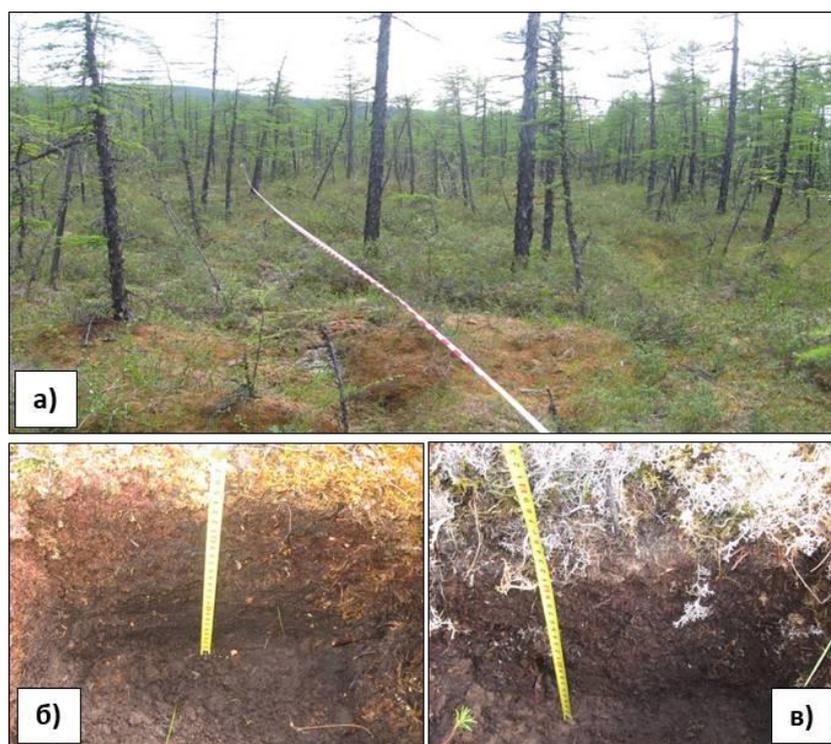


Рисунок 2.6. Вид профиля заболоченного участка, вдоль которого отбирались пробы торфа для определения его структуры и истории послепожарной сукцессии (а). Примеры структуры напочвенного покрова и торфяных разрезов на буграх (б) и в западинах (в) (фото А.А. Кнорре)

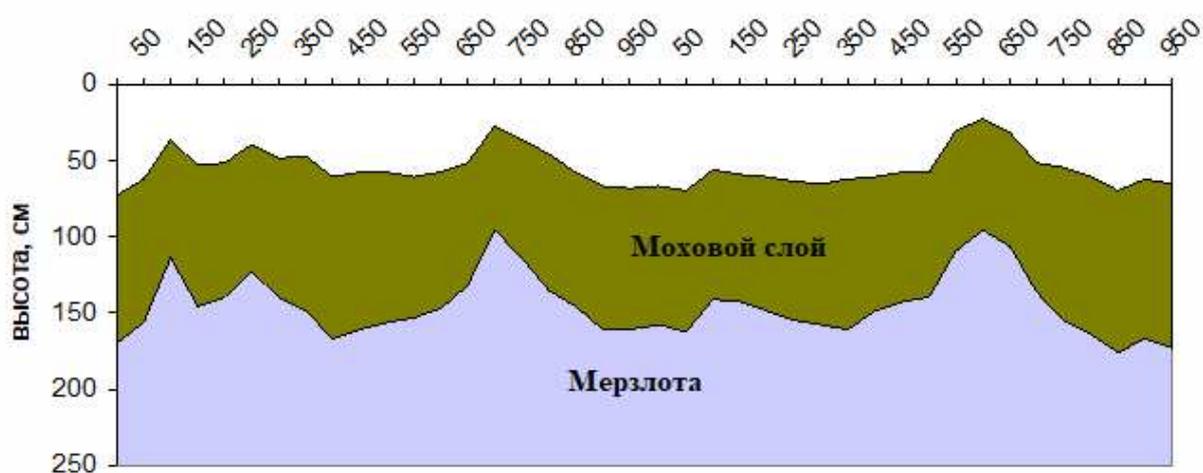


Рисунок 2.7. Рельеф напочвенного покрова и мерзлотного горизонта при промерах через каждые 50 см 20-метрового профиля исследуемого участка от нивелира

Из приведенного ниже описания ботанического состава (Таблица 2.3) видно, что на 4 из 8 описанных разрезов в нижней части горизонтов встречаются кора и древесина лиственницы, что подтверждает наличие на данной площади в прошлом пожара.

Таблица 2.3. Ботанический состав торфа бугров и микрозападин вдоль заложенного трансекта (определен Л.В. Карпенко, по: Н.И. Пьявченко, 1963а)

№ пп	Глубина отбора образца, см	Ботанический состав растений-торфообразователей, %	Степень разложения, %	Вид торфа
1	0–5	<i>Pleurozium schreberi</i> – 90, <i>Tomenthypnum nitens</i> – 10	–	Гипновый
	5–10	<i>Sph. fuscum</i> , <i>Sph. magellanicum</i> – 60, <i>Pleurozium schreberi</i> – 10, <i>Tomenthypnum nitens</i> – 20, <i>Aulacomnium palustre</i> – 10	5	
	10–15	<i>Pleurozium schreberi</i> – 40, <i>Tomenthypnum nitens</i> – 40, <i>Aulacomnium palustre</i> – 10, <i>Sph. fuscum</i> – 10	10–15	Гипновый
	15–20	<i>Sph. magellanicum</i> – 90, хвощ – 10	15–20	Медиум
	20–25	Хвощ – 30, <i>Sph. magellanicum</i> – 30, кора и древесина лиственницы – 40	25–30	Лиственничный
	25–30	Хвощ – 10, <i>Sph. fuscum</i> , <i>Sph. magellanicum</i> – 10, гипновые мхи – 10, кора и древесина лиственницы – 70		Лиственничный
2	0–5	<i>Sph. fuscum</i> – 100		Сфагновый очес
	5–10	<i>Sph. fuscum</i> – 100		Фускум
	10–15	<i>Sph. fuscum</i> – 100		Фускум
	15–20	<i>Sph. fuscum</i> – 100		Фускум
	20–25	<i>Sph. fuscum</i> – 100		Фускум
	25–30	<i>Sph. fuscum</i> – 60, <i>Sph. contortum</i> – 40, <i>Aulacomnium palustre</i> – ед.		Сфагновый
3	0–5	<i>Aulacomnium turgidum</i> – 60, <i>Polytrichum commune</i> – 40		Очес

	5–10	Корешки кустарничков – 15, пушица – ед., кора ивы – 10, кора и древесина лиственницы – 75		Лиственничный
	10–15	Кора и древесина лиственницы – 80, кора ивы – 10, корешки кустарничков – 10	30–35	Лиственничный
	15–20	Кора и древесина лиственницы – 90, корешки кустарничков – 10	30–35	Лиственничный
	20–25	Кора и древесина лиственницы – 90, корешки кустарничков – 10	30–35	Лиственничный
	25–30	Кора и древесина лиственницы – 70, корешки кустарничков – 30	30–35	Лиственничный
	30–35	Кора и древесина лиственницы – 100	35–40	Лиственничный
	35–40	Кора и древесина лиственницы – 80, кора ивы – 10, корешки кустарничков – 10	35–40	Лиственничный
4	0–5	<i>Sphagnum rubellum</i> – 90, <i>Polytrichum commune</i> – 10.	5	Сфагновый очес
	5–10	<i>Sphagnum rubellum</i> – 80, <i>Polytrichum commune</i> – 10, <i>Tomenthypnum nitens</i> – 10	5	Сфагновый
	10–15	<i>Sphagnum rubellum</i> – 70, <i>Polytrichum commune</i> – 10, <i>Tomenthypnum nitens</i> – 10, корешки кустарничков – 10	10	Сфагновый
	15–20	<i>Sphagnum rubellum</i> – 80, <i>Polytrichum commune</i> – 5, <i>Tomenthypnum nitens</i> – 5, корешки кустарничков – 10	10	Сфагновый
	20–25	<i>Sphagnum rubellum</i> – 60, <i>Polytrichum commune</i> – 5, <i>Tomenthypnum nitens</i> – 5, корешки кустарничков – 10, пушица – 10, кора и древесина – 10	15–20	Древесно-сфагновый
	25–30	Кора и древесина лиственницы – 70, хвощ – 15, <i>Sphagnum rubellum</i> – 10, гипновые мхи – 5	25–30	Лиственничный
5	0–5	<i>Dicranum bergeri</i> – 80, <i>Pleurozium schreberi</i> – 20.	5	Очес
	5–10	<i>Sph. contortum</i> – 60, <i>Dicranum bergeri</i> – 10, <i>Pleurozium schreberi</i> – 20, <i>Aulacomnium turgidum</i> – 10	5–10	Сфагновый
	10–15	<i>Sph. contortum</i> – 70, <i>Dicranum bergeri</i> – 10,	10–15	Сфагновый

		<i>Pleurozium schreberi</i> – 20		
	15–20	<i>Sph. contortum</i> – 80, <i>Pleurozium schreberi</i> – 20	20	Сфагновый
	20–25	<i>Sph. contortum</i> – 40, <i>Pleurozium schreberi</i> – 30, хвощ – 10, кора ивы – 10, кора лиственницы – 10	20–25	Древесно-сфагновый
6	0–5	<i>Pleurozium schreberi</i> – 70, <i>Aulacomnium turgidum</i> – 20, <i>Sph. angustifolium</i> – 10, все сильно переплетено печеночником	–	Гипновый
	5–10	<i>Sph. angustifolium</i> – 80, <i>Aulacomnium turgidum</i> – 20, много печеночника	5	Сфагновый
	10–15	<i>Aulacomnium turgidum</i> – 90, <i>Sph. magellanicum</i> – 5, кора ивы – 5, пушица – ед., хвощ – ед., кора сосны – ед.	15–20	Гипновый
	15–20	Суглинок с остатками хвоща, зеленых мхов, коры ивы		
7	0–5	<i>Sph. fuscum</i> – 100		Фускум
	5–10	<i>Sph. fuscum</i> – 100		Фускум
	10–15	<i>Sph. fuscum</i> – 100, кора кустарничков – ед.		Фускум
	15–20	<i>Sph. fuscum</i> – 100		Фускум
	20–25	<i>Sph. fuscum</i> – 100, сильно переплетен печеночником. Пушица – ед.		Фускум
	25–30	<i>Aulacomnium turgidum</i> – 70, <i>Sph. fuscum</i> – 10, <i>Sph. contortum</i> – 10, хвощ – 10	30	Гипновый
8	0–5	<i>Pleurozium schreberi</i> – 100	–	Очес
	5–10	<i>Pleurozium schreberi</i> – 100 (стебли и мало листьев)	10	Гипновый
	10–15	Кора сосны – 20, кора и древесина лиственницы – 30, хвощ – 10, пушица – 10, <i>Sph. fuscum</i> – 10, стебли гипновых мхов – 10, неопределенные остатки – 10	30–35	Древесный
	15–20	Кора сосны – 30, кора и древесина лиственницы – 50, хвощ – 10, <i>Sph. fuscum</i> – 10, гипновые мхи – ед.	40	Древесный
9	Придонный слой суглинка	Остатки коры и древесины лиственницы, <i>Pleurozium schreberi</i> , хвоща, пушицы	–	ОМО

2.2.4. Болотная экосистема верхового типа Приенисейской части Средней Сибири (ZOT)

Болота представлены гетеротрофными комплексами с олиготрофными и мезотрофными грядами и буграми и евтрофными мочажинами. Исследуемая территория относится к среднетаежной подзоне Приенисейской части Западной Сибири (Рисунок 2.8). Участок расположен в районе Средне-Енисейского опорного экспедиционного пункта в 50 км от п. Зотино (60°45' с. ш., 89°23' в. д.).

Исследованная территория, согласно схеме почвенно-геоботанического районирования (Горожанкина, 1993), относится к Сым-Дубческому среднетаежному кедрово-сосновому району. В болотоведческом отношении данная территория относится к району выпуклых верховых болот (Пьявченко, 1963б).

Растительный покров образован сильно обводненными болотными массивами и озерами, с чередованием островов сосновых и темнохвойных лесов. В долине реки Хойбы, где проводились исследования, болота и заболоченные леса занимают около 70–80 % площади. Здесь господствуют грядово-озерные и грядово-мочажинно-озерковые комплексы.

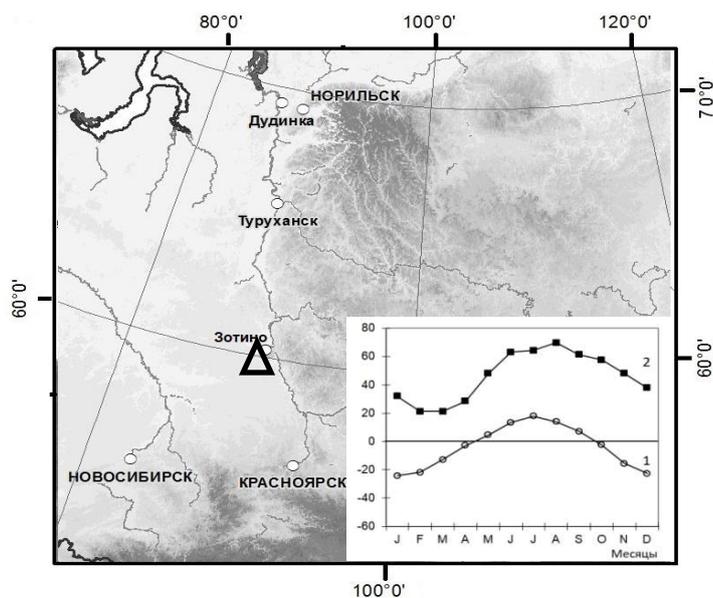


Рисунок 2.8. Карта-схема расположения участка ZOT и климатограмма для исследуемого района: среднегодовой ход температуры воздуха (1) и осадков (2) по данным метеостанции Бор

ZOT. Болото атмосферного питания*. Основной фитоценоз на грядах представлен сосново-кустарничково-сфагновым (сосновый рям) сообществом, в мочажинах доминирует травяно-сфагновый (Рисунок 2.9).



Рисунок 2.9. Вид верхового болота в районе исследования с сосновыми рядами (фото А.А. Кнорре)

Микрорельеф сформирован плотными сфагновыми грядами и буграми (высотой 70–90 см) и обводненными мочажинами. Гряды, занимающие 40 % поверхности болота, образуют ячеистую сеть, которая ориентирована длинными сторонами перпендикулярно стоку. Поперечники гряд составляют 3–5 м, длина – 30–100 м. Сильно обводненные мочажины занимают 60 % площади болота и имеют различный размер и конфигурацию.

Древесный ярус угнетен и сосредоточен, как правило, на сфагновых грядах и бугорках. Он состоит из сосны формы *litwinowii* и *uliginosa* с незначительной примесью кедра. Состав древостоя 10С + К, сомкнутость крон 0.1. Минимальная высота деревьев 70–80 см, максимальная – 3.5 м. Встречается много засохших деревьев сосны. Обилен подрост сосны и реже – кедра.

Видовой состав травяно-кустарничкового покрова на грядах представлен следующими доминантами: мирт болотный (*Chamaedaphne calyculata* Moench.), багульник (*Ledum palustre* L.), подбел белолистник (*Andromeda polifolia* L.). Также

* Геоботаническое описание выполнено к.б.н. Л.В. Карпенко.

произрастают такие виды, как клюква (*Oxycoccus quadripetalus* L.), морошка (*Rubus chamaemorus* L.), росянка круглолистная (*Drosera rotundifolia* L.). Единично на грядах встречаются кочки из пушицы влагалищной (*Eriophorum vaginatum* L.). В моховом покрове гряд доминирует *Sphagnum fuscum*, в значительно меньшей степени произрастает *Sph. magellanicum* Brid. с примесью на высоких вершинах гряд лишайника *Cladonia alpestris*. Вкрапления зеленых мхов *Pleurozium schreberi* Mott. и *Polytrichum strictum* Brid. отмечаются среди сфагнового покрова лишь на отдельных буграх.

В мочажинах, имеющих характер сплавин, травяной ярус редкий и образован осоками: топяной (*Carex limosa* L.), плетевидной (*C. chordorrhiza* Ehrh.), малоцветковой (*C. pauciflora* Lightf.), встречаются подбел и пушица стройная (*Eriophorum gracile* Koch.). Их обилие редкое. Для обводненной части мочажин характерны виды шейхцерия (*Scheuchzeria palustris* L.), вахта (*Menyanthes trifoliata* L.) и хвощ болотный (*Equisetum palustre* L.).

Рыхлый моховой ковер на 100 % покрывает поверхность мочажин и образован следующими мхами: *Sphagnum jensenii* H. Lindb., *Sph. cuspidatum* Ehrh., *Sph. majus* (Russ.) C. Jens., *Sph. balticum* (Russ.) C. Jens.

2.2.5. Экосистемы северной тайги Эвенкии и лесостепи Хакасии (TUR, КНАК)

Выбраны два контрастных региона произрастания деревьев рода *Larix* в северной тайге (с лимитированным для радиального прироста температурным фактором TUR) и в лесостепи (с определяющим радиальный прирост деревьев фактором почвенной влаги КНАК). Однако из-за значимого влияния на рост деревьев многолетней мерзлоты в районе северной тайги и периодически возникающих пожаров в данном регионе дополнительно сравнивались два участка произрастания с разными датами пожаров и разными условиями увлажнения.

TUR. Исследовали ширину годичного кольца (TRW) и хронологию стабильного изотопа ($\delta^{13}C$ и $\delta^{18}O$) *Larix gmelinii* на двух участках с изначально разными условиями (влажным MS и сухим LS), характеризующимися разной

историей пожаров (пожары 1852 г. на влажных и 1896 г. на сухих участках соответственно).

Исследования проводились в зоне вечной мерзлоты в районе Эвенкии на севере Средней Сибири. Климат резко континентальный. По данным метеостанции Тура, среднегодовая температура за период 1936–2010 гг. составила $-8.8\text{ }^{\circ}\text{C}$. Среднемесячная температура июля $+16.7\text{ }^{\circ}\text{C}$ (максимальная $+19.9\text{ }^{\circ}\text{C}$). Январь – самый холодный месяц со средней температурой $-35.8\text{ }^{\circ}\text{C}$, но абсолютный минимум приходится на февраль ($-46.2\text{ }^{\circ}\text{C}$). Среднегодовое количество осадков – 370 мм. За вегетационный период (июнь – август) выпадает около 47 % годовых осадков (Рисунок 2.10).

Исследуемый район относится к северной тайге (Геоботаническая карта, 1954). Основная порода хвойных деревьев, произрастающих в зоне вечной мерзлоты, – лиственница Гмелина (*Larix gmelinii* Rupr.), вид, имеющий очень широкий диапазон выживания с низким порогом экстремальных температур. Так, по данным А.П. Абаимова с соавт. (Абаимов и др., 1997), абсолютная разница температур в течение года может составлять более $90\text{ }^{\circ}\text{C}$, от высоких значений в июле ($+35\text{ }^{\circ}\text{C}$) до очень низких, наблюдаемых в феврале ($-67\text{ }^{\circ}\text{C}$) (Lydolph, 1977).

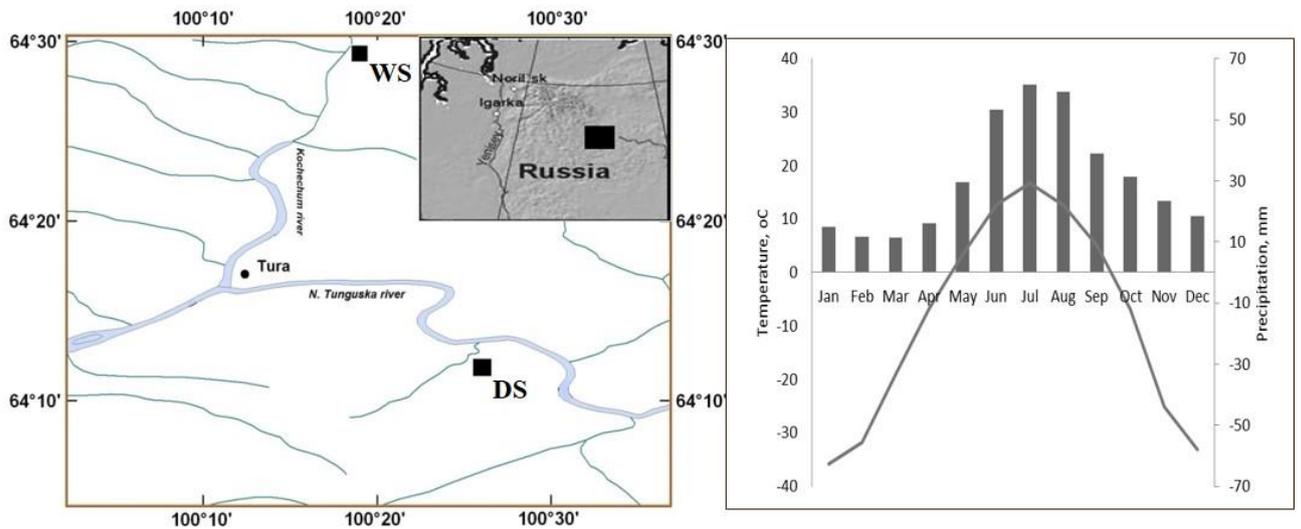


Рисунок 2.10. Карта-схема расположения участков сравнения изотопного состава лиственницы на мерзлотных почвах Эвенкии и климатограмма района исследования с показателями средней температуры воздуха (линия) и осадков (столбцы) по данным метеостанции Тура (1936–2010)

Изучаемые древостои формировались на равнинных участках, которые образовались на глубоких речных отложениях (вторая и третья надпойменные речные террасы). Почва в таких условиях представляет собой Typic Haploturbel (USDA Keys to Soil Taxonomy, 1998) с небольшой толщиной органического слоя (10–20 см). Глубина сезонно-талого слоя почв достигает максимума в сентябре и варьирует от 0.2 до 0.9 м в зависимости от микрорельефа, формирующегося вследствие криотурбационных процессов. Глубина корневой системы деревьев в западинах ограничена органическим слоем, причем верхний минеральный слой почвы переувлажнен ($\geq 100\%$ v/v) и имеет очень низкую температуру (на X см $< 1\text{ }^{\circ}\text{C}$). Глубина укоренения на буграх достигает 40 см, при этом 80 % корней находятся в органическом слое, а верхние 10 см – в минеральной почве; в июле они высыхают (20 % v/v).

Два исследованных участка имеют очень контрастные экологические условия с точки зрения топографических характеристик (высокая и низкая речные террасы), состава наземной растительности, толщины активного слоя почвы и истории пожаров (количество и годы пожаров). Сокращенные названия этих двух участков – **WS** (участок во влажных условиях с преобладанием зеленомошного напочвенного покрова) и **DS** (участок в засушливых условиях с преобладанием лишайников и кустарниковых растений в почвенном покрове).

WS – многоярусная растительность представлена в древостое лиственницей Гмелина. Средняя высота древостоя 15–17 м, ДВН = 18 см, плотность древостоя 0.4 м³/га. В напочвенном покрове в составе травяно-кустарничковой растительности доминируют *Ledum palustre* L., *Vaccinium vitis-idaea* L. – не более 20 % в общем составе. В мохово-лишайниковом покрове доминируют гипновые и сфагновые мхи (90 %), лишайниковый покров составляет не более 10 % площади. Средняя величина сезонно-талого слоя на конец июля по результатам 100 измерений составила 41 см.

DS – древостой представлен лиственницей Гмелина с подлеском из карликовой березки (*Betula rotundifolia*, *B. nana*) и ольхой кустарниковой (*Duschekia fruticosa*). Средняя высота древостоя 16–18 м, ДВН = 16 см, плотность древостоя 0.3 м³/га. Напочвенный покров преимущественно состоит из *Vaccinium uliginosum* и *V. vitis-idaea*, лишайников (несколько видов родов *Cladonia* и *Cetraria*) и небольшого

включения зеленых мхов (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* и др.). Средняя величина сезонно-талого слоя на конец июля по результатам 100 измерений составила 62 см.

КНАК. Исследования проводились в лесостепной зоне (Хакасия – 54°24′ с. ш., 89°57′ в. д.) на юге Средней Сибири. Климат резко континентальный. По данным метеостанции Ширы, среднегодовая температура за период 1966–2000 гг. составляет 1.2 °С. Среднемесячная температура составляет -14.1 °С в зимний период (декабрь – февраль) и +16.3 °С летом (июнь – август). Среднегодовое количество осадков за период 1936–2000 гг. – 300 мм, большая их часть (около 70 %) выпадает в летний период (Рисунок 2.11).

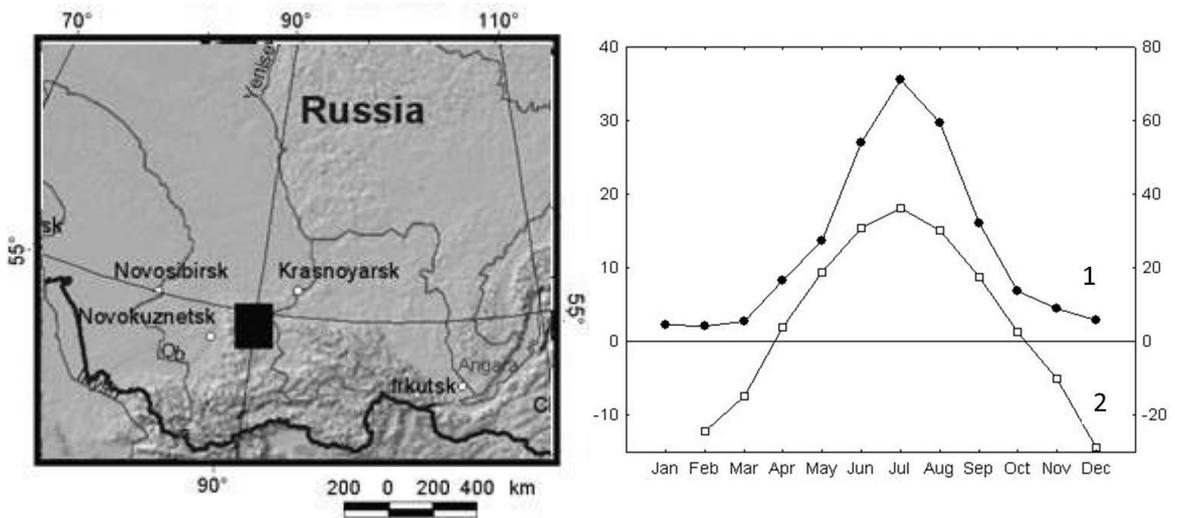


Рисунок 2.11. Карта-схема расположения участка КНАК и климатограмма района исследования с показателями средней температуры воздуха (линия) и осадков (столбцы) по данным метеостанции Ширы (1966–2000)

Для исследуемого района, как и лесостепной зоны в целом, характерно доминирование в древостоях лиственницы сибирской (*Larix sibirica*). Данный вид формирует как монодоминантные, так и смешанные насаждения с сосной (*Pinus sylvestris*) и березой (*Betula* sp.). Дендрохронологический материал отбирали в разреженном лиственничном насаждении (расстояние между деревьями 10–30 м), сформированном на песчано-щебеночных почвах. Напочвенная растительность

исследуемого участка в основном представлена злаками (*Carex* sp., *Calamagrostis* sp.).

2.2.6. Трансекты Восточного и Западного Саянов (СТ, КНАК)

СТ. Восточный Саян. Анализ динамики радиального прироста хвойных на примере одной экосистемы проводился на территории государственного природного заповедника «Столбы» с охватом различных орографических уровней – макросклонов южной и северо-восточной экспозиций, а также Куйсумского и Центрального хребтов отрогов Восточного Саяна, западной его оконечности.

Территория относится к климатической области умеренного пояса (Поликарпов и др., 1986). Среднегодовая температура воздуха в заповеднике за период 1947–2019 составляет -0.1 °С. Континентальность атмосферы смягчена горным рельефом. Наиболее холодный месяц года – январь (среднемесячная температура -15.8 °С), самый жаркий – июль (средняя температура $+17.1$ °С). В среднем за год отмечается 163 дня без мороза. Средняя температура с периода 1947–1956 до 2007–2016 увеличилась на 2.6 °С. Средние температуры осени и весны стали выше на 1.61 и 1.90 °С соответственно (Гончарова, Кнорре, 2018). Количество осадков за весь период наблюдений в среднем составило 670 мм в год, с прослеживаемой тенденцией к снижению в последнее десятилетие (Кнорре и др., 2021).

Абсолютные высоты территории 220–836 м н. у. м. С изменением абсолютных высот меняются почвы и растительность заповедника. В низкогорье (200–500 м н. у. м.) распространены подтаежные и лесостепные лиственнично-светлохвойные леса на почвах от дерново-подзолистых до черноземов, в среднегорной части преобладает темнохвойная тайга, а в почвенном покрове – буроземы.

Сбор материала производили по основным лесообразующим видам. На участке **южного макросклона** (в границах абсолютных высот 400–500 м н. у. м.) собирали керны деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*). На участках **северо-восточного макросклона** (600–800 м н. у. м., включая Кайдынский хребет) отбирали образцы лиственницы сибирской (*Larix sibirica*), сосны сибирской

кедровой (*Pinus sibirica*). Для участка Центрального хребта (~700 м н. у. м) – образцы сосны обыкновенной, сосны кедровой, лиственницы сибирской и ели сибирской (*Picea obovata*).

При выборе участков руководствовались возможностью выявления влияния факторов климатической природы на величину радиального прироста деревьев разных видов в ненарушенных экосистемах (Рисунок 2.12 а).

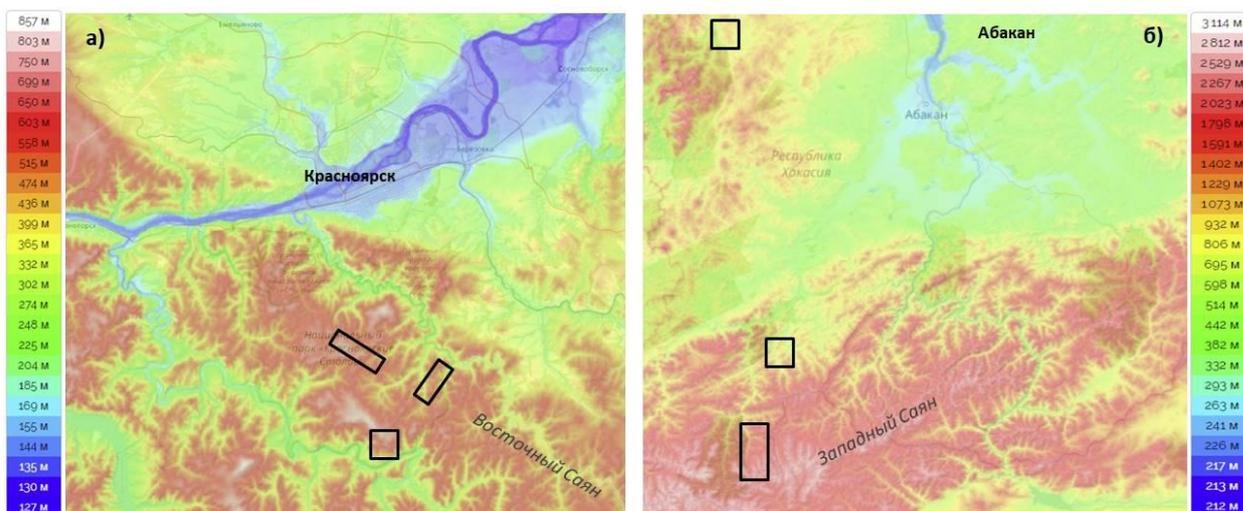


Рисунок 2.12. Карта-схема расположения участков горных трансектов в масштабе одной лесорастительной зоны территории заповедника «Столбы» ST-Ing (а) и в масштабе высотного градиента от лесостепи до высокогорья КНАК-Ing (б) со шкалами высот для каждого района исследований (квадраты – единый участок отбора, прямоугольник – несколько участков для разных видов хвойных на некотором удалении друг от друга)

КНАК. Западный Саян. Дендрохронологический материал был собран на территории Республики Хакасия. Выбрано три контрастных участка вдоль трансекта, который имеет перепад высот от 600 м н. у. м. (лесостепь) до 1863 м н. у. м. (высокогорье) с промежуточным участком горной тайги (Рисунок 2.12 б).

Территория является частью Алтае-Саянской горной страны и в климатическом районировании (Алисов, 1956) выделяется как климатическая область умеренного пояса с умеренно холодным континентальным климатом. Распределение температур зависит от высоты местности и рельефа. Длительность

активной вегетации (с температурой выше 10 °С) в лесостепи – 110–120 дней, в горах она сокращается и в среднем на высотах 1400 м составляет не более 80 дней. Изменение температур в горах на каждые 100 м может достигать 0.7 °С, а суммы биологически активных температур могут уменьшаться от 30–100 °С в нижних поясах до 100–110 °С в высокогорьях. Годовая сумма осадков в лесостепи не превышает 200–300 мм. С увеличением высоты их количество значительно возрастает, достигая величины 1200 мм в год и более в горных районах. Высотные градиенты осадков в районах умеренно и недостаточно влажных лесов составляют от 50 до 17 мм на каждые 100 м (Поликарпов и др., 1986).

Вдоль всего направления отбирались керны деревьев *Larix sibirica*, *Pinus sylvestris* (либо *Pinus sibirica* в высокогорье).

2.3. Методические подходы

2.3.1. Методы оценки общей продуктивности лесных экосистем вдоль широтного трансекта

Радиальный прирост древесных растений (деревья, кустарники)

При изучении радиального прироста древесных видов применяли традиционные методы дендрохронологии. С участков отбиралось более 15 образцов древесины (для трех классов возраста при расчете продукции) каждого вида. Дендрохронологический материал (керны) с живых деревьев отвечал общепринятым при дендрохронологическом анализе требованиям, буровые образцы отбирались на фиксированных высотах (1.3 метра) от уровня корневой шейки. Керны (4 мм) высверливались при помощи возрастного бура Haglof, каждому образцу присваивался номер. В лабораторных условиях проводились стандартные процедуры обработки материала для дальнейших измерений (Methods of dendrochronology, 1990). Измерения ширины годичных колец были произведены на полуавтоматической установке LINTAB-3.0 с точностью 0.01 мм (RINNTECH e.K., Heidelberg, Germany). Для моделей с двумя и более радиусами измерений было произведено усреднение абсолютных значений погодичного радиального прироста в

TSAP V-3.5 с визуальным сопоставлением кривых изменчивости абсолютных значений радиального прироста.

Для точного определения календарной даты каждого годичного кольца и выявления ложных и выпавших колец был использован метод, сочетающий кросс-корреляционный анализ (Holmes, 1983, 1998) и графическую перекрестную датировку (Douglass, 1919). Кросс-корреляционный анализ был реализован в специализированном пакете для дендрохронологических исследований DPL-1998 (Holmes, 1998), графическая перекрестная датировка – в программном пакете TSAP V-3.5. Для элиминации возрастных особенностей в радиальном приросте деревьев и кустарников и выявления климатически обусловленной доли изменчивости в приросте годичных колец (Fritts, 1976) использовался основной в дендроклиматологии прием стандартизации. Данная процедура заключается в нормировании (индексировании) абсолютных величин погодичного радиального прироста по некоему теоретическому значению, при котором преобразование исходных данных выполняется как

$$I_t = R_t / G_t,$$

где I_t – индекс годичного кольца, R_t – абсолютное значение годичного прироста и G_t – теоретическое значение (возрастной тренд) (Ваганов и др., 1996). Оценка возрастного тренда проводилась индивидуально для каждой модели и реализована в каждом конкретном случае *сплайн-функцией* (кусочно-сопряженной функцией) (Cook, 1990); *негативной экспонентой*; *линейной регрессией*. Процедуры расчетов выполнялись в специализированном программном пакете для дендрохронологических исследований DPL-1998 (Holmes, 1998).

Вычисленные **индексы прироста** индивидуальных серий имеют статистически равные значения (в относительных величинах), что дает возможность использовать их при сравнительном анализе. Усреднением значений индексов прироста индивидуальных серий для каждого календарного года получается обобщенная древесно-кольцевая хронология (*ДКХ*).

В дендроклиматологии статистический анализ изменчивости прироста деревьев (временных рядов) реализуется вычислением оценочных показателей, сгруппированных в блок дисперсионного анализа (ANOVA) (Fritts, 1976; Cook, Kairiukstis, 1990). Для количественной характеристики годичных колебаний прироста наиболее часто используется *коэффициент чувствительности*, введенный в дендрохронологию А.Е. Дугласом (Шиятов, 1986). Коэффициент чувствительности дает оценку относительных различий в изменчивости соседних колец, т. е. показывает степень воздействия в основном внешних факторов на изменение величины прироста. Серия колец считается чувствительной, когда средний коэффициент чувствительности больше 0.3. Если коэффициент чувствительности показывает относительные различия величин соседних годичных колец, то амплитуду погодичной изменчивости прироста характеризует величина *среднеквадратического отклонения*. Считается, что чем выше коэффициент чувствительности и среднеквадратическое отклонение, тем более сильный климатический сигнал зафиксирован хронологией.

При выявлении тесноты связи между сравниваемыми рядами применяется *коэффициент корреляции* (коэффициент Пирсона), параметрический показатель, характеризующий линейность их связи (Fritts, 1976). Также при анализе взаимосвязи между множеством деревьев при тестировании как индивидуальных серий, так и отдельных хронологий применяется *средний межсерийный коэффициент корреляции*, который служит дополнительным оценочным показателем (Holmes, 1983, 1998). Для тестирования плавающих хронологий (без привязки к календарному году), в перекрестном датировании, выявлении ложных и выпавших колец используется *кросс-корреляционный анализ*, который служит средством оценки тесноты связи с задаваемым исследователем шагом сдвига в зависимости от конкретной задачи (Holmes, 1983, 1998).

Все перечисленные методы были использованы в работе при построении индивидуальных и обобщенных древесно-кольцевых хронологий деревьев и кустарников, а также для выявления тесноты их связи с климатическими переменными.

Статистический анализ данных дендрохронологических рядов и климата проводился с помощью программного пакета Basic Statistics Version 10.0 с применением лог-линейного анализа, анализа временных рядов и методов множественной регрессии.

Расчет продуктивности стволовой части древесного яруса

Оценка продуктивности стволовой древесины проводилась отдельно для разных классов деревьев. Для каждого вида проведено разделение на пять классов по диаметру (DBH). Классы и их число определялись в соответствии с наличием для каждого данных по ширине и плотности колец, которые и лежали в основе расчетов биомассы стволовой древесины, ежегодно производимой каждым измеренным деревом. В основу расчетов легло предположение, что форма ствола дерева характеризуется формой конуса, тогда годовая продукция стволовой древесины (ASWP) может быть рассчитана по формуле:

$$ASWP = \frac{\pi}{12} \left[\frac{H^3 D^2}{(H-1.3)^2} - \frac{h^3 d^2}{(h-1.3)^2} \right] \cdot Dens,$$

где H – высота дерева в год, i , D – DBH в год, i , h – высота дерева в предыдущем году, i^{-1} , d – DBH в год, i^{-1} , $Dens$ – средняя плотность годовых колец, образованных в год. D и d были рассчитаны на основе данных о ширине колец деревьев (TRW).

Для устранения различия в ширине годовых колец, имеющего место при формировании в разных направлениях от сердцевины до коры (по разным сторонам света), использовали среднее значение двух TRW для каждого годового кольца на разных кервах (максимальный и минимальный радиусы) одного и того же дерева. Расчет плотности производили по профилю плотности каждого годового кольца, измеренному методом рентгенографии с помощью денситометра DENDRO-2003. Показатели высоты (H и h) были получены на основе прямых измерений высоты дерева, а также расчетов: исходя из полученных данных, линейный рост ствола

находится в прямой зависимости от величины радиального прироста годовых колец. Допущения, использованные в модели, довольно грубые, однако полученные результаты хорошо согласуются с данными инвентаризации и прямыми измерениями биомассы деревьев (Плешиков и др., 2002; Кнорре, 2003).

Продукция деревьев была переведена в общую древесную биомассу для каждого класса *DBH*, а затем в общую продукцию стволов деревьев в экосистеме с использованием данных инвентаризации (Osawa et al., 2000).

Измерения приростов кустарников (линейного, весового и радиального) для расчета продуктивности подлеска

Для оценки прироста кустарников на каждом участке отбиралось не менее 15 образцов душекии кустарниковой (*Duschekia fruticosa*) и ивы енисейской (*Salix jensseensis*). При отборе образцов из всего куста выбирались ветки со средними показателями толщины и высоты. В лабораторных условиях затем они были высушены до воздушно-сухого состояния, после чего были проведены измерения их диаметра, веса и длины через каждые 50 см длины ветви. При сопоставлении данных использовали аллометрическое уравнение связи веса и диаметра, а также длины и диаметра (Анализ..., 1998).

Для оценки погодичного прироста и дальнейшего построения древесно-кольцевых хронологий на каждой пробной площади отбиралось 20 экземпляров каждого вида. Из всего куста выбирались образцы с наибольшим диаметром, для каждого из которых делалось по три спиля на разных высотах. Первоначальное построение хронологии по душекии показало, что результатов анализа прироста по одному радиусу недостаточно для получения индивидуальных серий. Поэтому сначала производились замеры ширины годовых колец на разных радиусах поперечных сечений, расположенных вдоль одной ветки. Затем строилась единая кривая для одного сечения, и в заключение – общая кривая для всего образца.

Столь дробные измерения отдельных образцов обеспечили получение количественных данных по линейному и весовому приросту и надежную перекрестную датировку.

Для количественного описания связи морфологических параметров (веса, длины и диаметра) кустарников и линейного и весового прироста мхов в настоящей работе использованы методы аллометрии, применимые для изучения относительного роста биологических объектов (животных, растений) (Huxley, 1932; Thomasius, 1963; Синнот, 1963; Карманова, 1976; Мина, Клевезаль, 1976; Кузьмичев, 1977; Терсков, Терскова, 1980). В таких исследованиях чаще используется формула простой аллометрии, имеющая вид:

$$y = ax^b,$$

где x и y выступают в качестве исследуемых величин, а параметрами являются коэффициенты a и b . Основными достоинствами данного метода являются простота проверки применимости – построение прямой в плоскости ($\lg y$, $\lg x$), возможность вычисления трудно измеряемых характеристик и скоростей их роста, коэффициентов вариации (Дюльдин, 1973).

*Расчет продукции зеленых мхов на примере *Hylocomium splendens**

Годичная продукция мхов определялась как средний прирост массы мхов-доминантов из различных элементов микрорельефа, переведенный затем в общую площадь, покрытую мхами данного вида.

Для анализа прироста мхов наиболее простым в отношении измерений видом является гилокомиум блестящий *Hylocomium splendens* (Hedw.) Br. et Sch. Данный вид обладает характерным прямостоячим стеблем (до 20 см длиной) с дуговидно изогнутыми, единожды-трижды перистоветвящимися в верхней части годичными побегами (до 14 побегов во влажных условиях). Такие побеги в основном располагаются ярусами, причем каждый последующий побег закладывается ниже верхушки побега предыдущего года. Величина годичного прироста у этого вида устанавливается по длине неветвящихся частей побега между разветвлениями, расположенными «этажами».

В настоящей работе для изучения годичного прироста мха с каждой площади собиралось по восемь-десять упаковок вида *Hylocomium splendens* для каждого из трех элементов микрорельефа (ровный – MRR, микроповышение – MPV,

микрорельефа – MPN) с заранее известной площадью изъятия (10.2 см²). Далее образцы высушивались. Затем в лабораторных условиях они размачивались и с помощью бинокля МБС-10 проводились замеры линейного годичного прироста основного стебля у 25 образцов с каждого элемента микрорельефа для всех участков. Вес годичных побегов определялся в воздушно-сухой массе на весах ВЛР-10 г, с точностью до 0.001 г.

2.3.2. Методы оценки продуктивности компонентов растительности вдоль высотного градиента и динамики экотона «лес – тундра»

На каждом из трех верхних высотных уровней были заложены по три участка размером 20 м на 20 м (макроплощадки), которые в свою очередь были разделены на 4 участка размером 10 м на 10 м каждый (мезоплощадки). Более крупные участки использовались для характеристики древостоя, в то время как на двух мезоплощадках проводились интенсивные натурные измерения. Два других участка были зарезервированы для целей мониторинга. На самом нижнем высотном уровне был заложен только один участок размером 100 х 40 м (Рисунок 2.13).

На всех четырех высотных уровнях были проведены таксационные описания древостоев и геоботанические описания растительности с учетом встречаемости (по шкале Друде) сосудистых растений, мхов и лишайников с использованием рамки Раменского (Ремезов и др., 1963). Всего выполнено 240 описаний.

Измерения надземной фитомассы основных доминантов поярусной растительности проводились для каждого высотного уровня. Расчеты надземной фитомассы древостоев проведены в соответствии со стандартной методикой (Семечкина, 1978) по данным для 18 модельных деревьев, с учетом перечета деревьев на пробных площадях для трех высотных уровней. Для уровня SL оценка биомассы деревьев не проводилась из-за отсутствия древесного яруса.

Фитомассу подлеска оценивали методом укусов для мелких кустарников (например, таких, как *Betula nana*) на площади изъятия 0.25 м² и методом «модельного куста» для крупных видов (*Duschekia fruticosa*), основанным на определении массы средней по морфометрическим показателям ветви.

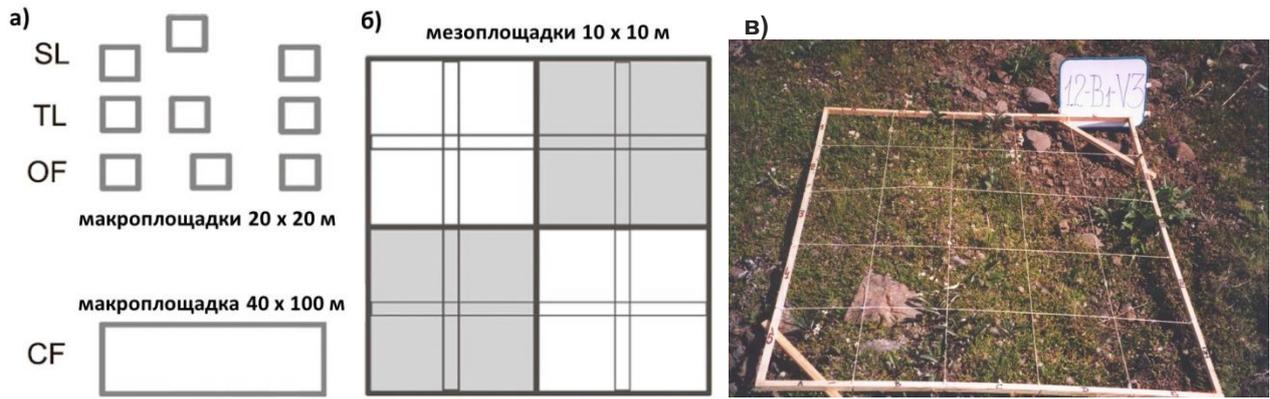


Рисунок 2.13. План распределения пробных площадок вдоль высотного профиля. Расстояние между площадками на каждом высотном уровне от 10 до 30 м (а). В свою очередь каждая макроплощадка 20 x 20 м разделена на мезоплощадки 10 x 10 м (б), внутри которых участки белого цвета использовались для измерений (возрастная структура лиственницы, оценка биомассы почвенного покрова, профили почвы), а участки серого цвета – для мониторинга. По линиям посередине участков проводились детальные исследования напочвенного покрова (микроплощадки 1 x 1 м) (в). (Рисунок из Kirdeyanov et al., 2011, фото А.А. Кнорре)

Фитомассу напочвенного покрова определяли методом укусов, с площадью изъятия 0.05 м^2 живой части всех растений внутри рамки фиксированного размера (20 x 25 см). Надземная фитомасса мхов отбиралась по границе зеленой и бурой частей. Для каждой ассоциации проводились измерения в трех и более повторностях. В среднем на один высотный уровень выполнено по 12 сборов.

Возраст деревьев и подроста определяли по стандартным методикам, принятым в дендрохронологии (Methods of dendrochronology, 1990). У модельных деревьев и подроста возраст определяли на уровне корневой шейки. Для моделей с двумя и более радиусами измерений произведено усреднение абсолютных значений погодичного радиального прироста.

Пересчет на абсолютно сухую фитомассу для всех объектов выполнен в лабораторных условиях при температуре $90 \text{ }^\circ\text{C}$.

Общая характеристика отобранных образцов вдоль высотного профиля приведена в Таблице 2.4.

Таблица 2.4. Общая характеристика отобранных для оценки фитомассы образцов исследуемых участков вдоль высотного профиля.

Высотный уровень	Число образцов для каждого уровня		Число образцов/уколов для оценки биомассы			
	деревья и подрост	самосев	дере- вьев	кустар- ников	трав и кустар- ничков	мхов и лишай- ников
SL (390 m)	288	45	7	5	20	17
TL (360 m)	331	3	–	11	21	24
OF (320 m)	191	16	6	9	21	22
CF (170 m)	213	53	5	5	10	10

Изучение структуры и динамики древостоя проводили по стандартным методикам (Fritts, 1976; Cook, Kairiukstis, 1990). Подробные исследования о характеристике структуры древостоя, его динамике вдоль высотного трансекта и влиянии изменения климата вдоль границ экотона представлены в работе А.В. Кирдянова (Кирдянов, 2017).

2.3.3. Экспериментально-теоретический метод определения годичной продукции мхов в болотных экосистемах по годичным кольцам деревьев

Количественное измерение депонирования углерода в торфяной залежи с годовым разрешением возможно при наличии данных о скорости годичного прироста мха и скорости разложения в слоях на разной глубине торфяной колонки, т. е. в разное время ее формирования. Получение таких данных крайне затруднительно, учитывая то, что для этого необходимы как многолетние, так и широкомасштабные измерения с представленностью болотных экосистем различных

природно-климатических зон (Глобальные ресурсы..., 1996; Болота Западной Сибири, 1976; Базилевич, 1993; Okland, Ohlson, 1998). Методы оценки годичного прироста сфагновых мхов довольно разнообразны, как отмечалось ранее (Глава 1, раздел 1.4). Однако использование указанных методик достаточно трудоемко и растянуто во времени.

В данной работе для определения возраста сфагновой колонки, состоящей из собственно живой части последних лет роста сфагнов и торфяной образующейся залежи, нами был использован метод определения абсолютного возраста сосны по годичным кольцам. В основе этого метода лежит принцип, изложенный некоторыми авторами (Borggreve, 1889; Дубах, 1926, 1927; Доктуровский, 1932): положение гипокотилия сосны в торфе соответствует времени прорастания сосны, т. е. абсолютный возраст дерева соответствует времени формирования моховой толщи выше корневой шейки дерева (Рисунок 2.14). Образцы сосны отбирались для каждого класса возраста, начиная с проростков, в нескольких повторностях.

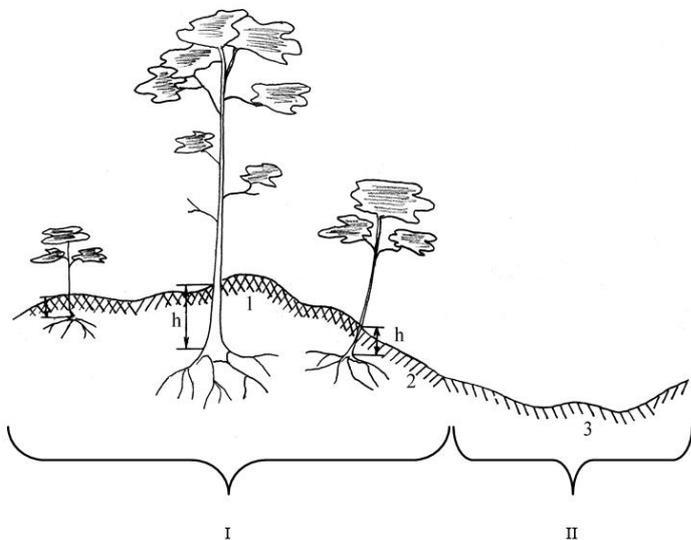


Рисунок 2.14. Схема сбора образцов (h – высота сфагновой колонки от гипокотилия дерева до верхнего уровня сфагновой подушки). Доминирующие виды сфагновых синузий: 1 – *Sphagnum fuscum*, 2 – *Sph. magellanicum*, 3 – *Sph. cuspidatum*. Болотные микроформы: I – гряда, II – мочажина (из Кнорре и др., 2003)

Как правило, у сосны, растущей на болотах, в начале роста формируется крючкообразный ствол. В связи с этим важным критерием при выборе модельного дерева является форма его ствола в прикорневой части, которая должна иметь по возможности максимально прямую направленность. Это позволит избежать ошибки

в точном определении возраста моховой подушки. Для каждого образца сосны были произведены замеры высоты мохового слоя, начиная от корневой шейки. Для определения абсолютного возраста сосны отбирались поперечные спилы на уровне корневой шейки и на уровне, соответствующем верхней точке мохового покрова, которые затем перекрестно датировались между собой для выявления выпавших колец.

Существует определенная сложность в оценке ежегодного прироста деревьев, произрастающих в болотных экосистемах с ежегодно (посезонно) меняющейся гидрологической ситуацией. Здесь, в отличие от нормальных условий роста деревьев, динамика прироста характеризуется, как правило, формированием очень узких колец концентрической формы в начале роста дерева (Рисунок 2.15 б), в то время как у деревьев, произрастающих рядом на суходолах, начальный период роста сопровождается формированием более широких колец в так называемый период большого роста (Рисунок 2.15 а).

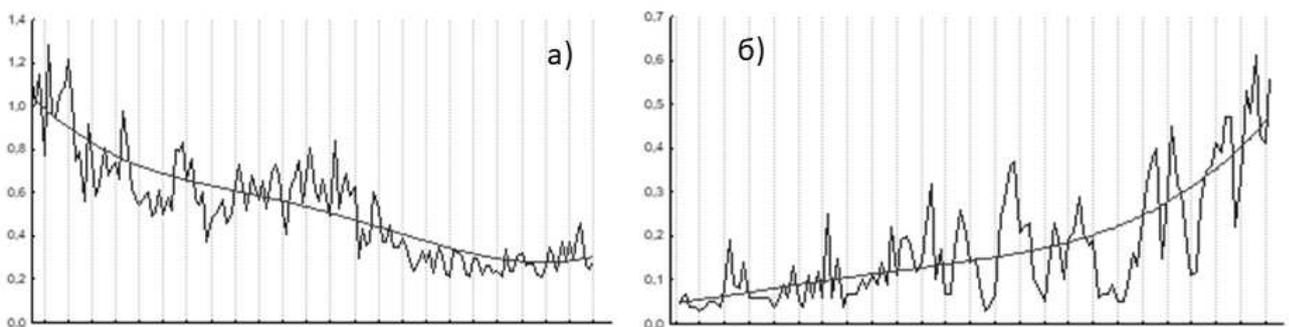


Рисунок 2.15. Динамика радиального прироста сосны обыкновенной на суходолах (а) и на болотах (б)

В работе использованы спилы и срезы сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), собранные на трех различных по степени заболачивания участках (I, II и III) олиготрофных болот. Для участка I измерено 52 радиуса у 46 деревьев на двух высотах, для участка II – 54 радиуса (47 деревьев) и для участка III – 56 радиусов (48 деревьев), также на двух высотах.

Замеры высоты сфагновой колонки, проведенные параллельно с изъятием деревьев из толщи сфагнов, показали, что на исследованных болотах укоренение

сосны встречается на глубине от 8.5 до 65.0 см у деревьев разных возрастов (Schulze et al., 2002). Максимальная глубина соответствует величине верхнего торфогенного слоя, который относится к наиболее деятельному в углеродоаккумулятивном отношении слою залежи (т. е. к собственно торфяной почве) (Ефремов и др., 1994). Возрастной интервал использованных в анализе деревьев составил от 7 до 136 лет. Также измерялась масса торфяной колонки.

Дополнительно колонка по изменению цвета органического материала была разделена на горизонты. Мощность каждого из них измеряли непосредственно в полевых условиях. В лабораторных условиях колонку высушивали при 105 °С и взвешивали. Плотность рассчитывали исходя из веса сухого вещества и объема горизонта.

Теоретический анализ (подробно описан в Главе 4) максимально опирался на измеряемые характеристики сфагновой колонки – зависимость высоты и массы колонки от возраста.

2.3.4. Методы комбинированного подхода для решения вопросов экологической диагностики состояния экосистем (оценки продукции мхов и камбиальной активности лиственницы) мерзлотной зоны после пожаров

Для реконструкции истории пожаров в этом регионе использовались стандартные дендрэкологические методы (Панюшкина, Арбатская, 1999; Харук и др., 2005; Kharuk et al., 2006).

Оценка скорости вертикального роста мха проводилась по аналогии с описанной выше (раздел 2.3.3) с использованием данных по возрасту деревьев, произрастающих в ассоциации со сфагновыми мхами. То есть, в соответствии с предположением Borggreve, семена деревьев, прорастающие на поверхности сфагновых болот, при дальнейшем росте могут служить источником информации о скорости вертикального прироста мха (Borggreve, 1889; Dubakh, 1927; Schulze et al., 2002; Knorre et al., 2003; Прокушкин и др., 2006). В нашем случае при прорастании лиственницы со временем формируются придаточные корни (Cooper, 1911; Kajimoto,

2010; Kajimoto et al., 2003; Сукачев, 1926), а разложение мхов со временем из-за их роста на многолетнемерзлотных грунтах сведено к минимуму.

В 2002 и 2005 г. были отобраны 15 деревьев лиственницы высотой 0.6–3.0 м. Поскольку все корневые системы были глубоко погружены в мерзлую толщу, в начале сезона удалялся весь моховой покров, что позволяло произойти сезонной оттайке многолетней мерзлоты, после чего деревья полностью изымались из почвенного горизонта (Рисунок 2.16).



Рисунок 2.16. Принцип подготовки корневой системы лиственницы Гмелина к извлечению из толщи мерзлых грунтов (фото А.А. Кнорре)

В конце вегетационного периода части стволов, погруженные в мерзлую почву, извлекались из оттаявшего горизонта и поступали в лабораторию для дальнейшего анализа. У каждого дерева в зависимости от длины погребенного ствола было вырезано от 4 до 11 дисков на разных уровнях от текущей поверхности слоя мха (т. е. 0 см для каждого отдельного дерева) до уровня корневой шейки (например, от 27 до 45 см в зависимости от дерева). Для каждого поперечного диска (образца) измеряли ширину годичных колец по двум самым показательным радиусам стандартными методами (раздел 2.3.1). Полученные в результате для отдельных

дисков хронологии были перекрестно датированы между всеми дисками для разных глубин одного и того же дерева. Хронологии ширины колец на разных уровнях (глубинах залегания в моховой толще) затем использовались для определения первого календарного года начала роста и последнего сформированного годичного кольца. Календарный год самого внутреннего кольца у корневой шейки считался годом укоренения дерева, тогда как год самого внешнего кольца относился к году, когда активность камбия прекращалась в конкретном положении ствола. Из-за сильной компрессии древесины крайние кольца трех из 77 дисков не могли быть точно датированы и поэтому были исключены из дальнейшего анализа.

Для проверки гипотезы о прекращении камбиальной активности в погребенной части дерева, вызванном тепловым воздействием, был установлен набор водонепроницаемых датчиков S-TMB-M002 (Onset Computer Corporation, Борн, Массачусетс, США) с целью измерения температуры при 5 °С на глубине 10, 20 и 40 см ниже верхней поверхности сфагнома. Все датчики были подключены к регистратору данных микростанции НОВО Н21-002 (Onset Computer Corporation, Борн, Массачусетс, США), который фиксировал среднечасовую температуру на каждой глубине с конца вегетационного периода 2007 года до конца вегетационного периода 2008 года. Затем данные были усреднены до среднесуточных значений температуры на каждой из глубин.

2.3.5. Метод фракционирования стабильных изотопов в древесных кольцах

Для проведения изотопного анализа на каждом участке отбиралось по 10 кернов с 5 деревьев (по двум радиусам на высоте 1.3 *DBH*) дополнительно к серии кернов для построения древесно-кольцевых хронологий по *ШГК*. Для элиминации эффекта ювенильной стадии роста старались выбирать деревья не моложе 200 лет, чтобы исключить влияние периода быстрого роста особей на фракционирование изотопов углерода ($\delta^{13}C$) и кислорода ($\delta^{18}O$) при построении не менее чем 150-летних хронологий.

Каждое дерево было предварительно кросс-датировано с обобщенной *ДКХ* для конкретного участка по *ШГК*, затем подготовили образцы с годичным разрешением

путем нарезки отдельных колец. Общий образец для каждого года обобщался для 5 деревьев по 1-2 радиусам с учетом равномерного вклада каждого дерева по массе кольца (Saurer et al., 1995; Borella et al., 1998). То есть при явном преимуществе в *ШГК* у одного дерева относительно других (ширина кольца отдельного года была значительно больше, чем у других деревьев) для него использовался только один радиус. Далее обобщенный образец по каждому году измельчался. Изотопный анализ проводился как для древесины, так и отдельно для экстрагированной α -целлюлозы (Loader et al., 1997). Экстракция проводилась с использованием прибора Сокслета в 5%-м растворе NaOH и затем в 7%-м NaClO₂ (хлорид натрия) в течение 36 часов на медленном огне при постоянном перемешивании. Затем образцы промывались дистиллированной водой и высушивались при температуре 50 °C. Значения изотопов углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и кислорода ($\delta^{18}\text{O}$) определяли для древесины и экстрагированной α -целлюлозы.

Для определения соотношения C-изотопов образцы (древесину и целлюлозу) помещали в оловянные капсулы в количестве 0.6–0.8 мг вещества, а для O-изотопов – в серебряные капсулы в количестве 1.1–1.3 мг вещества.

Соотношение $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ и $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ определяли путем сжигания или термического пиролиза, соответственно, в элементном анализаторе (EA1108, Finnigan, Германия), соединенном с масс-спектрометром (Delta S, Finnigan), в Институте Паула Шеррера (Швейцария).

Значения изотопов выражены в дельта-записи по международному стандарту *V-PDB* для углерода и *V-SMOW* для кислорода. Методы, использованные в этом исследовании для изотопного анализа, подробно описаны (Werner et al., 1999; Saurer et al., 1997). Полученные данные об изотопах углерода были скорректированы с учетом уменьшения значения $\delta^{13}\text{C}$ атмосферного CO₂, которое является результатом выброса ^{13}C -обедненного CO₂, возникающего в результате сжигания ископаемого топлива и сжигания биомассы в ходе изменений в землепользовании. Эта поправка была сделана на основе данных высокоточных записей атмосферного $\delta^{13}\text{C}$ в кернах льда Антарктики (Francey et al., 1999).

Основные принципы фракционирования изотопов растениями типа С3

Для интерпретации были применены основные принципы соотношения процессов газообмена и изотопного фракционирования (Farquhar et al., 1989; Farquhar, Lloyd, 1993; Scheidegger et al., 2000).

Последовательное увеличение $\delta^{13}C$ в целлюлозе годичного кольца ($\delta^{13}C_{\text{Cell}}$) происходит из-за увеличения фотосинтеза (A_N) при данной проводимости в устьицах (g_l), что в основном является показателем улучшения условий роста одновременно с увеличением ширины кольца (влажный и теплый климат при неограниченном количестве питательных веществ).

Такое увеличение $\delta^{13}C_{\text{Cell}}$ также может происходить в результате уменьшения g_l при данном A_N , что в основном является индикатором уменьшения подачи воды, увеличения дефицита давления пара (VPD) или засухи. Снижение $\delta^{13}C_{\text{Cell}}$ указывает либо на уменьшение A_N при заданном значении g_l (низкие температуры, уменьшение содержания питательных веществ или освещения), либо на увеличение g_l при данном значении A_N (неограниченное количество воды и низкий дефицит давления пара, часто в холодных климатических условиях).

Что касается изотопов кислорода, то увеличение значений $\delta^{18}O_{\text{Cell}}$ происходит либо при увеличении $\delta^{18}O_{\text{Source}}$ в поступающей воде (теплые погодные условия и увеличение VPD , например, теплые летние дожди), либо при уменьшении g_l (Farquhar, Lloyd, 1993; Barbour et al., 2005). Снижение $\delta^{18}O_{\text{Cell}}$ наблюдается при уменьшении $\delta^{18}O$ в исходной воде (более холодные погодные условия или использование воды многолетней мерзлоты) или при увеличении g_l (неограниченное поступление воды, высокая влажность окружающей среды). При рассмотрении в комбинации эти принципы являются основой двойного (парного) изотопного подхода (Scheidegger et al., 2000) и позволяют проводить различие между устьичными и/или фотосинтетическими реакциями на изменения в окружающей среде.

При расчете скользящих корреляций динамики изотопов (RCID) положительная корреляция обнаруживается, когда оба изотопа одновременно увеличиваются или уменьшаются. Отрицательные корреляции обнаруживаются при

увеличении $\delta^{13}C$ и одновременном уменьшении $\delta^{18}O$ или наоборот. Соответственно, из вышеизложенных взаимосвязей могут быть получены и физиологические интерпретации.

2.3.6. Методы оценки воздействия климата на погодичную динамику параметров годичных колец и фазы развития хвойных

В настоящее время достаточно хорошо освоен и разработан статистический анализ связи прироста с климатическими переменными, сформулированы ставшие общепринятыми в дендрохронологии оценочные показатели, характеризующие связь изменчивости прироста деревьев с климатическими переменными (Fritts, 1976, 1991; Wigley et al., 1984; Methods..., 1990). Статистический анализ основан на оценке и интерпретации так называемой *функции отклика* (Fritts, 1976). Данное понятие рассчитывается как статистическая модель, которая объясняет с разной степенью достоверности изменчивость прироста климатическими переменными на базе ортогональной множественной регрессии, где в качестве зависимой переменной выступают значения индексов прироста, а независимых переменных – компоненты климата (температура и осадки). Также рассматривались рассчитанные коэффициенты корреляции Пирсона между зависимыми (например, прирост) и независимыми (климатические параметры) переменными для разных периодов, чтобы оценить постоянство либо сдвиги реакции роста на климат. Причем оценка погодичного влияния климата оценивалась с сентября предыдущего года по август текущего.

Для анализа влияния климата на исследуемые параметры фитоценозов были использованы среднемесячные и суточные метеоданные по температуре воздуха и среднемесячные метеоданные по количеству осадков для метеорологических станций, наиболее приближенных территориально к исследуемым участкам (Таблица 2.5). Описание характеристик климата с климатограммами отдельных участков приведены ранее в Разделе 2.2.

Таблица 2.5. Характеристика метеостанций, данные которых использованы для дендроклиматической оценки

№ пп	Название метеостанции	Координаты	Период данных
1.	Дудинка	69°40' с. ш., 86°17' в. д.	1906–1999
2.	Хатанга	71°98' с. ш., 102°47' в. д.	1906–2000
3.	Туруханск	65°78' с. ш., 87°93' в. д.	1877–1999
4.	Тура	64°27' с. ш., 100°23' в. д.	1936–2010
5.	Бор	61°60' с. ш., 90°02' в. д.	1934–1999
6.	Столбы	55°54' с. ш., 92°43' в. д.	1946–2020
7.	Шира	54°30' с. ш., 89°56' в. д.	1936–2002
8.	Минусинск	53°70' с. ш., 91°70' в. д.	1889–2002

Статистический анализ данных многолетних рядов (дендрохронологических, фенологических) и климата проводился с помощью программного пакета Basic Statistics Version 10.0 с применением лог-линейного анализа, анализа временных рядов и методов множественной регрессии. Для сглаживания трендов применена процедура негативно экспоненциально-взвешенного сглаживания (Negative Exponential Weighted LS option in STAISTICA 6.0). Оценка статистических характеристик рядов выполнялась также в программном пакете Microsoft Excel 2010.

3. ПОГОДИЧНАЯ ДИНАМИКА ПРОДУКЦИИ ОСНОВНЫХ КОМПОНЕНТОВ НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА, ОБУСЛОВЛЕННАЯ КЛИМАТОМ (ШИРОТНОЕ НАПРАВЛЕНИЕ)

3.1. Введение

Оценка скорости накопления атмосферного углерода, аккумулированного в живой биомассе растений, возможна путем измерения ежегодной первичной продукции экосистем (Gower et al., 1999; Carbon and nitrogen cycling ..., 2000). Изменчивость чистой первичной продукции (депонирования углерода) в большей степени определяется климатом, значительно влияющим на данные показатели на местном, региональном уровне и в глобальном масштабе (Goulden et al., 1996; Kindermann et al., 1996; Schimel et al., 2000; Vukicevic et al., 2001; Scholze et al., 2003; Плешиков и др., 2002). На разных уровнях применяются разные методы и подходы. Так, глобальные и региональные экосистемные модели дают возможность оценить степень этих изменений и рассчитать основные параметры углеродного баланса огромных территорий (McGuire et al., 2001). Локальные модели углеродного обмена позволяют получить надежные результаты по межгодовым изменениям углеродного баланса для отдельных экосистем. Для калибровки модели и получения более достоверных результатов используются долгосрочные полевые измерения потоков углерода в экосистемах. К сожалению, число таких исследований по многолетней изменчивости основных параметров углеродного баланса крайне недостаточно. Исследования же межгодовой изменчивости накопления углерода в различных компонентах одной и той же экосистемы из-за сложности измерений, а также необходимости проведения непрерывных многолетних наблюдений особенно редки. В некоторой степени это может быть компенсировано использованием хронологических последовательностей продуктивности экосистем (Schulze et al., 1995; Wirth et al., 2002a). Однако абсолютные ее значения не всегда можно точно оценить с помощью принятого подхода. Известно не так много работ по изучению погодичной вариации продуктивности биомассы при изменении окружающей среды в естественных лесных экосистемах бореальной Азии, наиболее чувствительных к климатическим изменениям (Wirth et al., 2002b).

3.2. Вариабельность радиального прироста деревьев

Дендрохронологический материал (керны) по двум наиболее представленным в изучаемых экосистемах видам отбирался с участков лесотундры (FT-1, FT-2) и северной тайги (NT).

Основные статистические характеристики для индивидуальных хронологий всех исследуемых участков приведены в Таблице 3.1. Наиболее длительные хронологии (> 360 лет) получены для ели и лиственницы на участках лесотундры.

Таблица 3.1. Статистические характеристики обобщенных древесно-кольцевых хронологий

Учас- ток	Порода	Период	Кол-во образ- цов	Ширина		<i>rbar</i>	Средн. коэфф. чувств.	Авто- корр. 1-го пор-ка
				кольца, мм	макс. средн.			
FT-1	<i>Larix sib.</i>	1638–1998	52	2.21	0.51	0.78	0.42	0.68
	<i>Picea ob.</i>	1632–1998	51	2.43	0.35	0.68	0.27	0.73
FT-2	<i>Larix sib.</i>	1723–1998	29	2.24	0.43	0.71	0.37	0.73
	<i>Picea ob.</i>	1676–1998	46	1.36	0.24	0.66	0.30	0.74
NT	<i>Larix sib.</i>	1657–1998	33	2.67	0.34	0.67	0.42	0.71

Наименьшим средним приростом со средней величиной ШГК характеризуется ДКХ ели (0.24–0.34 мм) в лесотундре, наибольший средний прирост характерен для лиственницы и составляет 0.51. Коэффициенты корреляции индивидуальных серий со средней достаточно высоки для всех рассматриваемых участков и пород деревьев ($r = 0.66–0.78$). Коэффициенты чувствительности также имеют высокие значения, но для лиственницы, произрастающей в лесотундре более сухого местообитания и северной тайге, они выше. Достаточно высок показатель автокорреляции 1-го порядка для хронологий со всех участков, отражающий значительную долю влияния прошлого года на прирост нынешнего.

Для сравнительного анализа хронологий различных участков были проведены процедуры стандартизации, позволяющие снять влияние возрастных особенностей деревьев. В результате получены стандартные (std) и остаточные (res) хронологии, несущие разную информацию. Динамика индексов прироста лиственницы и ели для рассматриваемых участков представлена на Рисунках 3.1 и 3.2.

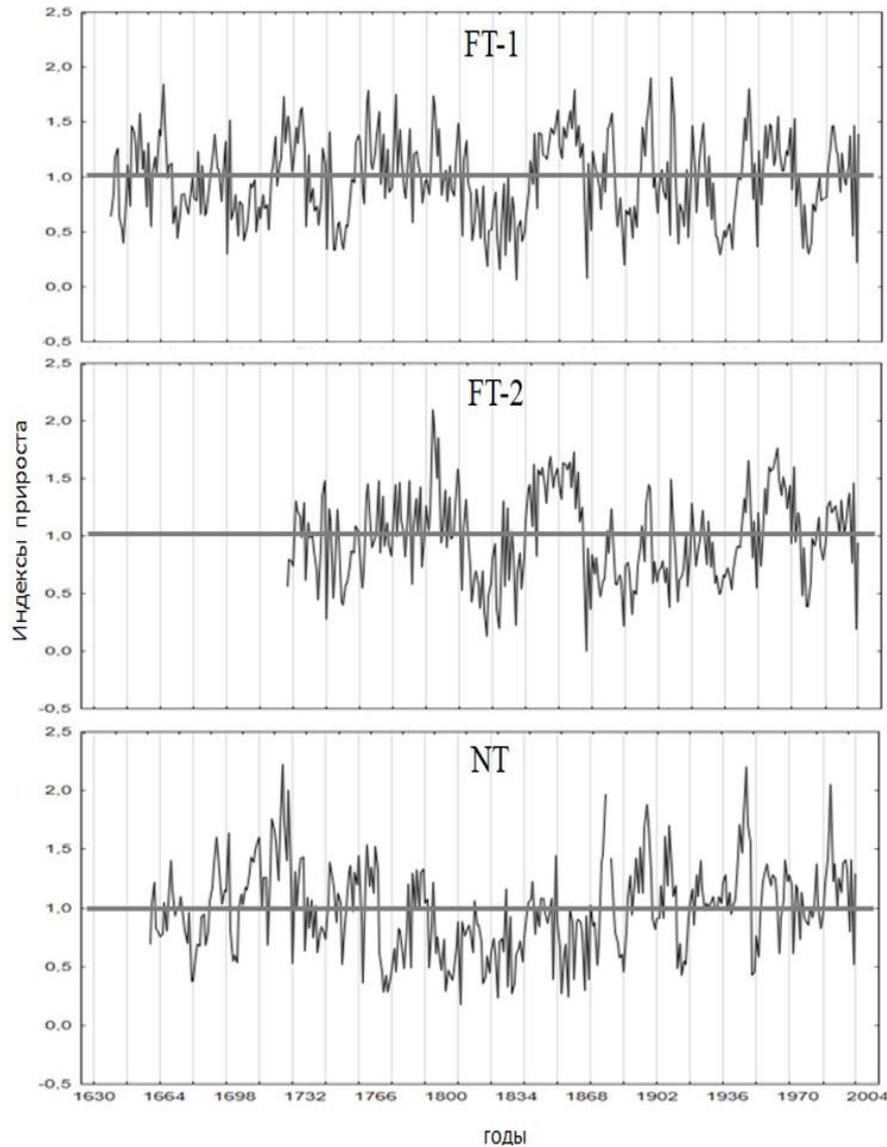


Рисунок 3.1. Погодичная вариация индексов радиального прироста лиственницы сибирской на двух участках в условиях лесотундры и в северной тайге (std-хронологии)

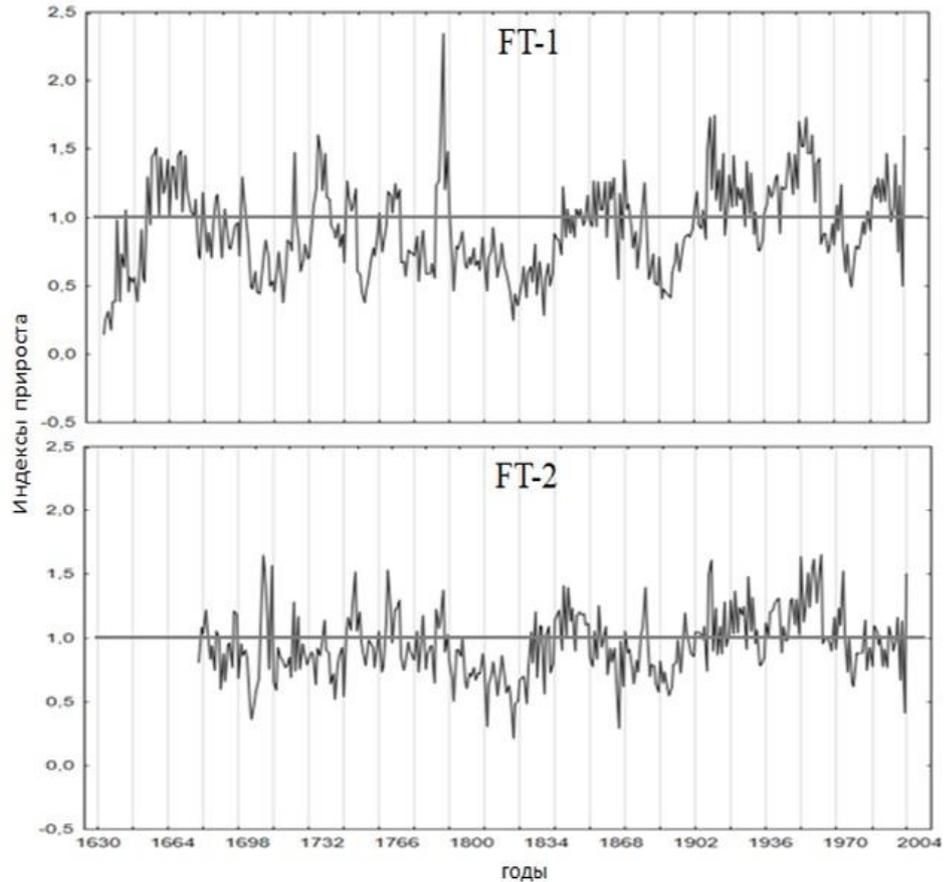


Рисунок 3.2. Погодичная вариация индексов радиального прироста ели обыкновенной на двух участках в условиях лесотундры (std-хронологии)

Сравнение стандартизированных хронологий для различных видов хвойных на трех участках лесотундры и северной тайги показывает, что *res*-хронологии обладают более высокими коэффициентами корреляции, чем *std*-хронологии (Таблица 3.2). Наибольшими коэффициентами корреляции обладают хронологии (*std*, *res*) лиственницы $r = 0.83$ и $r = 0.89$ соответственно для двух участков. Немного ниже данные коэффициенты для ели ($r = 0.74–0.80$). Корреляционная связь между видами более выражена для участка с высокой степенью увлажнения (FT-2). Так, коэффициент корреляции между хронологиями ели и лиственницы с данного участка составил 0.52, для участка FT-1 – 0.48.

Таблица 3.2. Коэффициенты корреляции стандартных (std) и остаточных (res) древесно-кольцевых хронологий для общего периода 273 года (значимы при $p < 0.05$)

Хронологии		std					res				
Участки		FT-1		FT-2		NT	FT-1		FT-2		NT
Виды		<i>Larix sib.</i>	<i>Picea ob.</i>	<i>Larix sib.</i>	<i>Picea ob.</i>	<i>Larix sib.</i>	<i>Larix sib.</i>	<i>Picea ob.</i>	<i>Larix sib.</i>	<i>Picea ob.</i>	<i>Larix sib.</i>
FT-1	<i>Larix sib.</i>	1.00	0.47	0.83	0.49	0.47	1.00	0.57	0.89	0.66	0.56
	<i>Picea ob.</i>	0.49	0.74	0.52	1.00	0.44	0.57	1.00	0.54	0.80	0.41
FT-2	<i>Larix sib.</i>	0.83	0.42	1.00	0.52	0.26	0.89	0.54	1.00	0.68	0.47
	<i>Picea ob.</i>	0.47	1.00	0.42	0.74	0.40	0.66	0.80	0.68	1.00	0.47
NT	<i>Larix sib.</i>	0.47	0.40	0.26	0.45	1.00	0.56	0.42	0.47	0.47	1.00

Несмотря на значительную удаленность участков исследований лесотундры и северной тайги (> 200 км), между древесно-кольцевыми хронологиями сохраняется тесная связь, наиболее значимая между res-хронологиями лиственницы с участков NT и FT-1 ($r = 0.56$). Теснота связи между остаточными хронологиями лиственницы северной тайги и лиственницы и ели заболоченного участка лесотундры имеет одинаковые значения ($r = 0.47$).

3.3. Изменчивость прироста кустарников (линейного, весового, радиального)

Анализ характеристик прироста кустарников, произрастающих на участках лесотундры (FT-1 и FT-2) и северной тайги (NT), проводился для видов *Duschekia fruticosa* и *Salix jensseensis*. В силу своих биоэкологических особенностей оба вида формируют кусты с большим числом скелетных осей, количество которых в значительной степени зависит от конкретных условий произрастания (Колищук, 1965). Поэтому для определения хода роста из всей розетки куста выбирались модельные ветви со среднестатистическими показателями высоты (длины) и диаметра ствола.

Измерения длины, веса и максимального диаметра всех образцов на уровне корневой шейки показали, что данные параметры характеризуются высокой

согласованностью роста. Как показано в Таблице 3.3, все значения r статистически значимы для обоих участков, кроме данных по душекии, произрастающей на участке с избыточным увлажнением.

Таблица 3.3. Коэффициенты корреляции между показателями веса (W), длины (L) и диаметра (D) для душекии кустарниковой и ивы енисейской (серым цветом выделены коэффициенты, не значимые при $p < 0.05$)

	FT-1		FT-2		NT
	<i>Duschekia fr.</i>	<i>Salix jen.</i>	<i>Duschekia fr.</i>	<i>Salix jen.</i>	<i>Duschekia fr.</i>
	<i>L</i>	<i>L</i>	<i>L</i>	<i>L</i>	<i>L</i>
<i>D</i>	0.93	0.75	0.26	0.81	0.79
<i>W</i>	0.92	0.91	0.31	0.73	0.60

Измерения весовых и линейных параметров на разных расстояниях от основания ствола одной особи показали, что связь между диаметром ветви и ее линейными размерами, а также связь между весовыми характеристиками и радиальным приростом имеют в логарифмических координатах прямую зависимость (Рисунок 3.3).

Между данными характеристиками для района FT у душекии кустарниковой наблюдается увеличение коэффициентов корреляции между параметрами веса и радиального прироста (диаметра), рассчитанными для различных высотных уровней, начиная от корневой шейки ($r = 0.27$) и до вершины ($r = 0.82$), для обеих площадей. Рассматривая аналогичные показатели для ивы, удалось выявить, что коэффициенты корреляции между указанными параметрами практически не изменяются вдоль ствола ($r = 0.83$ – 0.91) для двух площадей. Несколько иная картина наблюдается в ходе роста душекии кустарниковой для участка NT, где связь между весовыми параметрами и диаметром ствола на различных высотных уровнях ослабевает с высотой от $r = 0.94$ до $r = 0.66$.

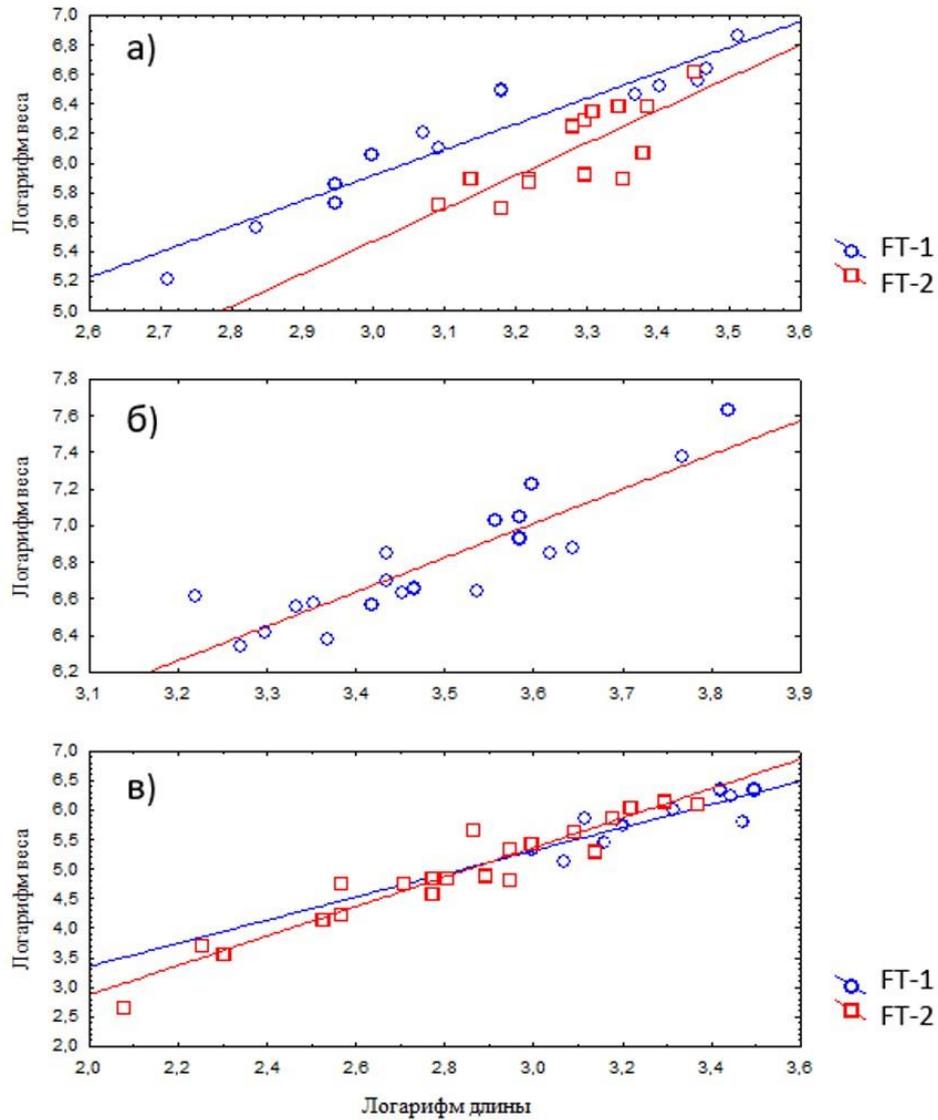


Рисунок 3.3. Аллометрическая зависимость диаметра от веса (в логарифмических координатах) душекии кустарниковой для участков лесотундры (а), северной тайги (б) и ивы енисейской для участков лесотундры (в)

Для каждого образца измерения ширины годичного кольца проводились по нескольким радиусам с разных высот. Затем они датировались между собой для получения средней индивидуальной кривой. Анализ измерений ширины годичного кольца у душекии кустарниковой на разных высотах показал, что с высотой число годичных колец уменьшается. Эта закономерность характерна и для роста ствола дерева. Аналогично деревьям вариабельность ширины годичных колец у душекии кустарниковой, измеренная на разных сечениях, имеет высокую синхронность (Рисунок 3.4). Индивидуальные хронологии для каждой особи получены после

перекрестной датировки колец на разных уровнях вдоль ствола; затем образец использовался для построения обобщенной ДКХ вида на каждом участке. В результате были построены три обобщенные хронологии по душекии кустарниковой (для двух участков лесотундры и одного участка северной тайги) и две хронологии по иве (для двух участков лесотундры).

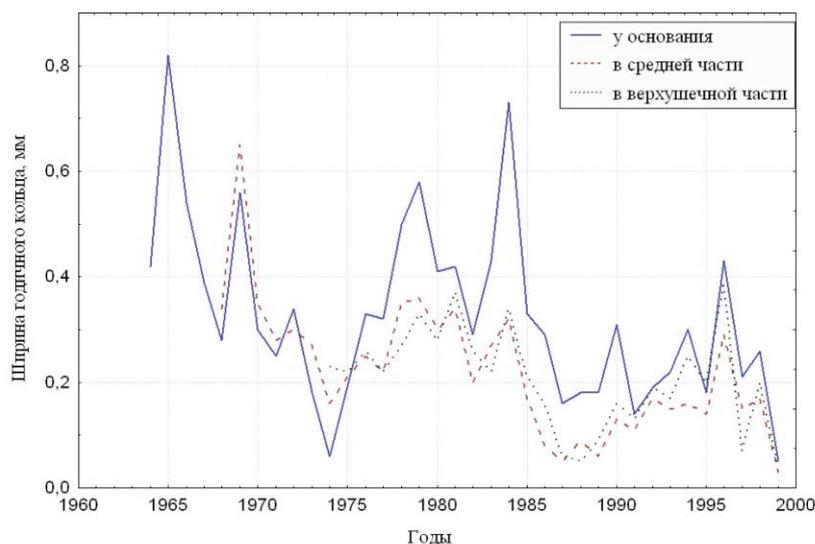


Рисунок 3.4. Кривые изменчивости радиального прироста, измеренного на разных высотах у одного образца душекии кустарниковой

Статистические характеристики древесно-кольцевых хронологий, полученных по ширине кольца для душекии кустарниковой с участков лесотундры (FT-1, FT-2) и северной тайги (NT) и ивы енисейской с участка северной тайги, представлены в Таблице 3.4. Самая длинная индивидуальная хронология была получена для душекии кустарниковой участка NT: она составила 69 лет. В лесотундре более длительные хронологии получены с участка FT-2 по иве (64 года) и ольхе (63 года). Прямые измерения ширины годичных колец стандартизировались переводом в индексы (Fritts, 1976; Ваганов и др., 1996). Значения коэффициентов корреляции выше у хронологий ивы и душекии с более сухого местообитания и составляют соответственно 0.46–0.60. Также высок данный коэффициент для хронологии по ольхе с участка средней тайги ($r = 0.52$). Наряду с этим отмечаются более низкие значения автокорреляции для указанных участков: 0.41–0.45 (FT-1) и 0.50 (NT). В то

же время указанные показатели для хронологий по иве и ольхе с более увлажненного участка FT-2 имеют более высокие значения – 0.57–0.60 соответственно.

Таблица 3.4. Статистические характеристики радиального прироста кустарников (по данным измерений)

Участок	Виды	Период, годы	Число измерений	ШГК, мм		$rbar$	Коэфф. чувств.	SD
				Max	Mean			
FT-1	<i>Duschekia fr.</i>	1959–2000	13	2.73	0.58	0.60	0.42	0.31
	<i>Salix jen.</i>	1974–2000	12	1.60	0.51	0.46	0.42	0.23
FT-2	<i>Duschekia fr.</i>	1937–2000	14	1.71	0.41	0.26	0.48	0.25
	<i>Salix jen.</i>	1936–2000	16	1.8	0.42	0.39	0.49	0.28
NT	<i>Duschekia fr.</i>	1931–2000	25	1.97	0.51	0.46	0.52	0.29

Полученные древесно-кольцевые хронологии по радиальному приросту душекии и ивы имеют высокие коэффициенты чувствительности и стандартного отклонения, что свидетельствует о значительном влиянии климатических факторов на изменчивость годичной продукции, как и в случае с хвойными видами. Высокая корреляционная связь между морфологическими параметрами (линейным, весовым) и радиальным приростом кустарников позволяет использовать их при оценке изменчивости годичной продукции (объемной и весовой).

3.4. Изменчивость погодичного (линейного и весового) прироста мхов

На трех обследованных участках лесотундры (FT-1 и FT-2) и северной тайги (NT) проведены прямые измерения (линейные, весовые) годичного прироста мха вида *Hylocomium splendens* в разных элементах микрорельефа.

Значения величины линейного прироста сильно варьируют как в зависимости от степени увлажнения разных участков, так и в зависимости от положения в микрорельефе. Из Таблицы 3.5. видно, что, как правило, величина минимального линейного прироста наблюдается у особей, растущих в микропонижениях. Для FT и NT этот показатель составляет 1.80 и 1.18 мм соответственно. Максимальная величина линейного прироста в зависимости от положения мха в микрорельефе меняется незначительно и не зависит от принадлежности к той или иной группировке. Явное увеличение показателей весового прироста, так же, как и линейного, наблюдается при продвижении от лесотундры к северной тайге. Так, максимальный прирост гилокомиума на участке FT не превышал 24 мм, а на участке NT он составил более 26 мм.

Максимальный возраст живой части зеленых мхов отмечается на затопляемой террасе лесотундры (FT-2) и на участке северной тайги (NT) и составляет 9–10 лет. Усредненные значения линейного прироста мха для разных участков выявили наличие динамики в приросте за 10 лет измерений, характерное для каждого участка (Рисунок 3.5).

Несколько иная картина наблюдается для весовых показателей прироста мха (Таблица 3.5). Здесь не видно четкой зависимости величины весового прироста от положения в микрорельефе или от принадлежности участка к той или иной лесорастительной зоне. Так, наименьшая величина минимального весового прироста характерна для FT и NT. Однако на первом обозначенном участке данный показатель не превышает 0.61 мг, тогда как для MRR и MPN второго участка он составляет 1.03 и 1.63 мг. Значения максимального прироста также не зависят от положения в микрорельефе и значительно варьируют на участках FT – от 14.34 до 33.00 мг, значительно возрастая на участке NT – до 42.43 мг.

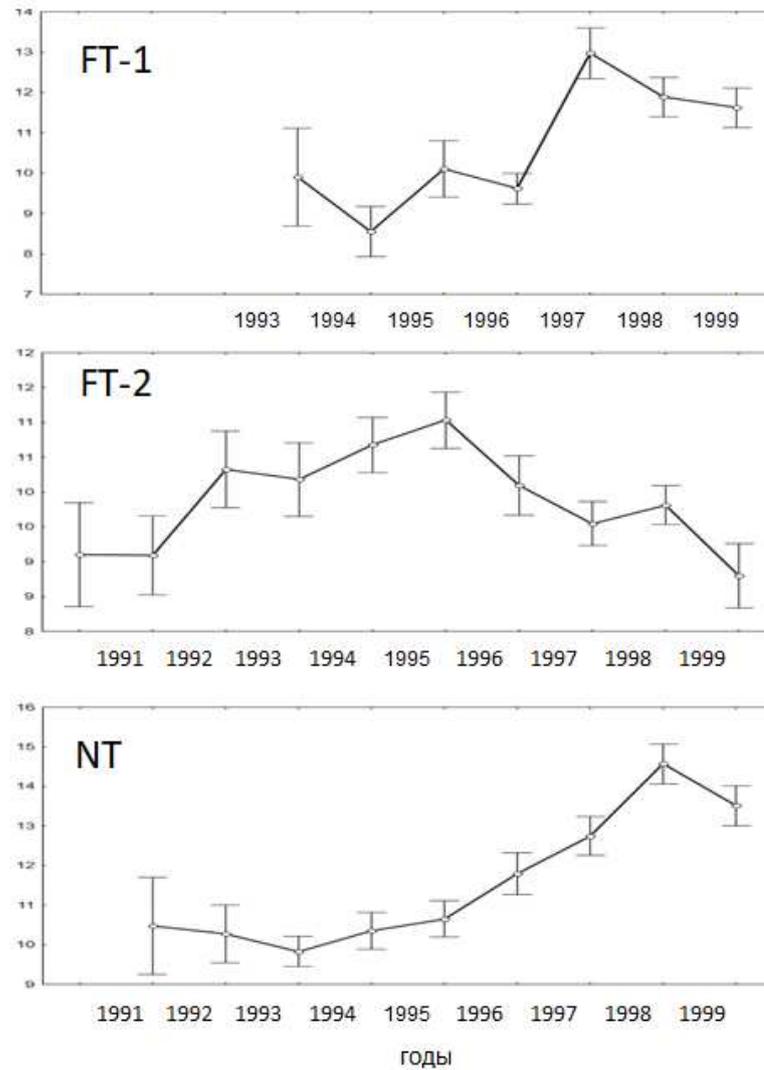


Рисунок 3.5. Средняя величина прироста по годам (мм) с ошибкой среднего для участков лесотундры (FT-1; FT-2) и северной тайги (NT)

Между весовыми и линейными характеристиками наблюдается значимая связь (при $p < 0.05$) для всех районов исследования (FT, NT), однако она существенно отличается в зависимости от положения в рельефе. Наименьшее значение коэффициента корреляции в FT характерно для микропонижений (MPN) – 0.3. На участке NT такой показатель равен 0.015 и характерен для ровного микрорельефа (MRR).

Таблица 3.5. Статистические показатели величины годового прироста мха *Hylocomium splendens*

Участок	Микро- рельеф	Величина годового прироста			Средняя плотность упаковок, шт./м ²
		$\left(\frac{\text{линейный, мм}}{\text{весовой, мг}} \right)$			
		мини- мальный	макси- мальный	средний	
FT-1	MRR	<u>3.50</u>	<u>24.00</u>	<u>11.04</u>	7716
		0.50	21.00	7.16	
	MPN	<u>3.00</u>	<u>20.50</u>	<u>9.59</u>	8113
		0.50	20.22	5.50	
	MPV	<u>3.50</u>	<u>24.00</u>	<u>10.36</u>	9479
		0.50	33.00	7.40	
FT-2	MRR	<u>2.34</u>	<u>20.70</u>	<u>4.75</u>	5952
		0.56	11.54	4.37	
	MPN	<u>1.80</u>	<u>20.52</u>	<u>9.60</u>	3968
		0.60	14.34	5.36	
	MPV	<u>4.14</u>	<u>21.60</u>	<u>11.74</u>	6613
		0.61	17.48	6.52	
<i>Лесотундра</i>				<u>9.51</u>	
				6.05	
NT	MRR	<u>2.34</u>	<u>26.64</u>	<u>11.09</u>	4761
		1.03	23.57	9.11	
	MPN	<u>1.18</u>	<u>26.64</u>	<u>12.57</u>	7760
		1.63	42.43	0.32	
	MPV	<u>2.16</u>	<u>22.50</u>	<u>10.39</u>	5467
		0.56	26.35	7.39	
<i>Северная тайга</i>				<u>11.35</u>	
				8.94	

Корреляционный анализ между теми же показателями для последних четырех лет по отдельности показал, что распределение значимых коэффициентов

корреляции неравномерно как по годам, так и по микрорельефам для всех участков (Таблица 3.6). Наиболее согласованным рост по массе и длине был в 1998 году на участке FT для всех элементов микрорельефа. Однако средний показатель по годам для этого участка выявил различия в элементах микрорельефа. Для участка NT показатели коэффициентов корреляции для различных элементов микрорельефа чередуются по годам. Наиболее высокие и согласованные показатели для NT наблюдались в 2000 году.

Таблица 3.6. Коэффициенты корреляции между линейными и весовыми показателями прироста у мха *Hylocomium splendens* по измерениям отдельных лет (серым цветом выделены коэффициенты, не значимые при $p < 0.05$)

Участок	Микро- рельеф	Годы				Среднее по годам
		1997	1998	1999	2000	
FT-1	MRR	0.24	0.43	0.10	–	0.12
	MPN	0.83	0.66	-0.18	–	0.69
	MPV	0.60	0.44	0.14		0.57
FT-2	MRR	0.29	0.52	0.50	0.77	0.54
	MPN	0.38	0.42	0.24	0.53	0.30
	MPV	0.15	0.73	0.69	0.30	0.49
NT	MRR	0.06	0.36	0.02	0.83	0.015
	MPN	0.72	0.41	0.31	0.68	0.56
	MPV	0.34	0.41	0.64	0.76	0.58

3.5. Соотношение между приростом и первичной продукцией деревьев, кустарников и мхов в северной тайге и лесотундре

Как было показано ранее, наибольшая корреляция была обнаружена для индексированных хронологий по лиственнице с участков FT-1 и FT-2 в пределах одной лесорастительной зоны ($r = 0.85$, $p < 0.05$). Связь между временными рядами ели с этих двух участков немного ниже ($r = 0.75$, $p < 0.05$). Связь между

хронологиями лиственницы, полученными для участков из разных лесорастительных зон, значительно слабее ($r = 0.47$ для FT-1 и NT и $r = 0.26$ для FT-2 и NT).

Корреляция между хронологией годовых колец лиственницы и ели с одного и того же участка не зависит существенно от условий произрастания (Таблица 3.7), однако они могут значительно влиять на связь радиального прироста кустарников. Более того, условия роста влияют на связь хронологий, построенных по кустарникам и деревьям. Так, ДКХ по душекии кустарниковой положительно коррелирует с хронологией хвойных видов на более засушливом участке FT-1. Для влажного участка FT-2 выявлена тесная связь индексов прироста лиственницы с ивой енисейской. Существенной корреляции не обнаружено ни для хронологий по одному виду из разных мест, ни для хронологий разных видов из одного местопроизрастания. Наиболее согласованный рост внутри одной экосистемы показали виды деревьев и кустарников с участка FT-1.

Таблица 3.7. Коэффициенты корреляции между индексами годового прироста деревьев и кустарников в лесотундре и северной тайге (серым цветом выделены коэффициенты, не значимые при $p < 0.05$)

	FT-1			FT-2			NT
	<i>Larix</i>	<i>Picea</i>	<i>Dusch.</i>	<i>Larix</i>	<i>Picea</i>	<i>Dusch.</i>	<i>Larix</i>
	<i>sib.</i>	<i>ob.</i>	<i>fr.</i>	<i>sib.</i>	<i>ob.</i>	<i>fr.</i>	<i>sib.</i>
<i>Picea ob.</i>	0.47			0.52			
<i>Dusch. fr.</i>	0.75	0.76		-0.27	-0.09		0.06
<i>Salix jen.</i>	0.39	0.36	0.19	0.38	0.06	0.08	

Корреляция годового линейного прироста мхов с хронологией древесных растений в большинстве случаев отрицательная (Таблица 3.8). Наиболее значимо это проявляется у мхов, произрастающих в более сухих условиях FT-1 лесотундры. Причем значимые корреляционные связи годового прироста деревьев выражены со мхами, растущими только на повышенных участках микрорельефа (MPV), тогда как связь радиального прироста кустарников постоянно значимо отрицательна с

приростом мхов независимо от приуроченности их роста к разным категориям рельефа.

Для более влажных условий лесотундры и в северной тайге прирост древесных и мхов имеет отрицательную, но по большей части слабо выраженную связь. Иногда выявляется даже синхронность прироста рассматриваемых видов для пониженных участков микрорельефа.

Таблица 3.8. Коэффициенты корреляции линейного прироста мхов с радиальным приростом древесных видов на участках лесотундры и северной тайги (серым цветом выделены коэффициенты, не значимые при $p < 0.05$)

Участок	Древесные виды	Положение мха в микрорельефе		
		MPV	MRR	MPN
FT-1	<i>Larix sib.</i>	-0.66	-0.21	-0.18
	<i>Picea ob.</i>	-0.48	-0.22	-0.03
	<i>Duschekia fr.</i>	-0.67	-0.55	-0.45
	<i>Salix jen.</i>	-0.83	-0.45	-0.58
FT-2	<i>Larix sib.</i>	-0.15	-0.22	0.38
	<i>Picea ob.</i>	-0.30	-0.45	-0.21
	<i>Duschekia fr.</i>	-0.38	-0.30	0
	<i>Salix jen.</i>	-0.26	-0.44	0.45
NT	<i>Larix sib.</i>	-0.01	-0.02	0.29
	<i>Duschekia fr.</i>	-0.40	-0.32	0.18

Погодичная продукция различных компонентов экосистем была рассчитана только для участков FT-1 и NT, находящихся в разных лесорастительных зонах, но сопоставимых по условиям увлажнения. Период сравнения охватывал 10 лет (1990–1999) в связи с максимальным ростом живой части мхов, пригодной для расчетов продуктивности (Таблица 3.9).

Средняя продуктивность древесины у разных видов (лиственницы и ели) в лесотундре за последние 10 лет (1990–1999) была схожей – около $0.05 \text{ т га}^{-1} \text{ год}^{-1}$

(*SD* составило $0.02 \text{ т га}^{-1} \text{ год}^{-1}$ для лиственницы и $0.01 \text{ т га}^{-1} \text{ год}^{-1}$ для ели). Однако продукция сильно меняется из года в год. Так, у лиственницы в 1997 г. она составляла 0.01 т га^{-1} , в 1996 г. – 0.07 т га^{-1} , а в 1998 г. – 0.06 т га^{-1} . У ели в эти годы продуктивность древесины изменилась с 0.01 до $0.05 \text{ т га}^{-1} \text{ год}^{-1}$. В зоне северной тайги средняя продуктивность ($\pm SD$) лиственницы выше ($0.14 \pm 0.04 \text{ т га}^{-1} \text{ год}^{-1}$), а среднегодовая NPP на участок колеблется от 0.06 до $0.18 \text{ т га}^{-1} \text{ год}^{-1}$ в течение последних 10 лет.

Таблица 3.9. Средняя годовичная продукция исследуемых компонентов экосистемы*, $\text{т га}^{-1} \text{ год}^{-1}$

	FT-1	NT
Стволовая древесина деревьев (лиственница)	0.045	0.143
Стволовая древесина деревьев (душекия)	0.191	0.359
Мхи (гилокомиум)	0.659	0.539
<i>Суммарная</i>	<i>0.941</i>	<i>1.041</i>

* *Примечание.* Среднее значение за 10 лет – для деревьев и кустарников, за 8 лет – для мхов.

Среднегодовая продуктивность стволовой древесины душекии кустарниковой в лесотундре составляет $0.19 (\pm 0.06) \text{ т га}^{-1} \text{ год}^{-1}$. В северной тайге она значительно выше и достигает $0.36 (\pm 0.09) \text{ т га}^{-1} \text{ год}^{-1}$. Вариации продуктивности стволов душекии кустарниковой в соседние годы могут составлять от 0.07 до $0.26 \text{ т га}^{-1} \text{ год}^{-1}$ на участке FT-1 и от 0.26 до $0.52 \text{ т га}^{-1} \text{ год}^{-1}$ на участке NT. Из года в год продукция древесины может различаться в 3 раза в лесотундре и в 2 раза в северной тайге. Значения радиального прироста кустарников в лесотундре и северной тайге довольно близки, однако продукция в северной тайге почти в 2 раза выше. Такие различия обусловлены большими размерами (по высоте и толщине стеблей) душекии кустарниковой, когда отдельные стебли душекии в северной тайге могут превышать 3–4 м в высоту и достигать 130 мм в диаметре.

Среднегодовая продукция мхов, рассчитанная только по одному виду, на участке в лесотундре составляет $0.66 (\pm 0.13) \text{ т га}^{-1} \text{ год}^{-1}$, а на повышенных элементах

микрорельефа может достигать $0.95 \text{ т га}^{-1} \text{ год}^{-1}$. Это намного выше в сравнении со стволовой продукцией деревьев и кустарников. Продукция мхов лесотундры колеблется из года в год более чем в 2 раза: от 0.43 до $0.87 \text{ т га}^{-1} \text{ год}^{-1}$ в среднем по участку. В северной тайге среднегодовой прирост биомассы мха ниже $0.54 (\pm 0.10) \text{ т га}^{-1} \text{ год}^{-1}$, а наибольший вклад вносят мхи в микропонижениях (до $0.90 \text{ т га}^{-1} \text{ год}^{-1}$). В среднем по экосистеме продукция мха здесь колеблется от 0.37 до $0.64 \text{ т га}^{-1} \text{ год}^{-1}$.

Изменения продукции стволовой биомассы деревьев и кустарников, а также продуктивности мхов, рассчитанные за десятилетний период, представлены на Рисунке 3.6.

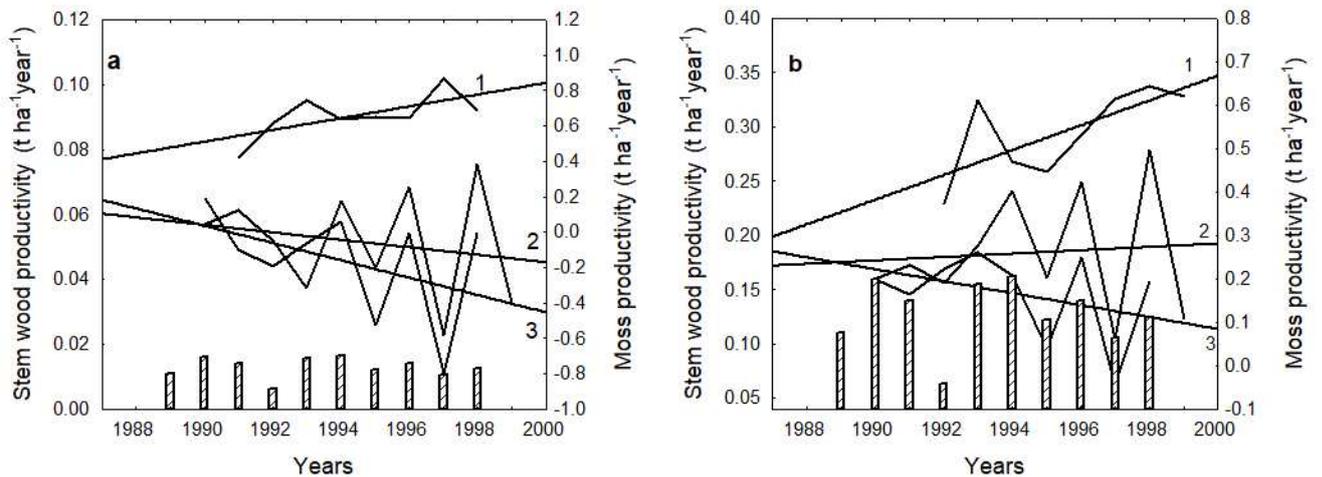


Рисунок 3.6. Изменения годичной продукции (линии) мхов (1) и стволовой древесины кустарников (2) и деревьев (3) за период 1990–1999 в лесотундре (а) и северной тайге (б) в зависимости от изменения июне-июльской температуры (колонки, $T/1000$ для (а) и $T/100$ для (б))

В общем значения стволовой продукции деревьев в лесотундре и северной тайге постепенно снижаются в обеих зонах, в то время как продуктивность биомассы мхов, наоборот, демонстрирует положительную динамику. Изменения стволовой продукции кустарников в десятилетнем масштабе за рассматриваемый период не выявили однозначных трендов.

3.6. Влияние климата на погодичный прирост различных компонентов лесных экосистем

Древесные виды (деревья и кустарники) в различных условиях произрастания

В ранее выполненных для северных районов Сибири исследованиях было показано, что древесно-кольцевые хронологии отражают сильный климатический сигнал. Наибольшая связь радиального прироста различных видов хвойных была выявлена со среднемесячными температурами июня и июля (Ваганов и др., 1996; Кирдянов, 1999; Knorre et al., 2006; Vaganov, Kirdyanov, 2010, и др.).

Влияние температуры на радиальный прирост деревьев рассматривали за период с сентября предыдущего года по август текущего (Рисунок 3.7). Климатический отклик различных видов хвойных несколько различается для стандартных и остаточных хронологий при одинаковом уровне значимости, как правило, показывая большие значения связи климата с погодичной вариацией для *res*-хронологий, которые и использованы при дальнейшем рассмотрении.

В условиях лесотундры на прирост лиственницы из сухого местообитания (FT-1) значимое ($p < 0.05$) влияние оказывают среднемесячные температуры июня ($r = 0.45$) и июля ($r = 0.50$). Прирост ели в данных условиях в большей степени связан с июльскими температурами ($r = 0.48$), в то время как для июня такая связь становится статистически менее значимой.

В условиях большего почвенного увлажнения значимость температур июля возрастает как для прироста ели ($r = 0.51$), так и для прироста лиственницы ($r = 0.58$). Роль июньских температур практически не зависит от условий роста и остается примерно на том же уровне для лиственницы и ели: $r = 0.46$ и 0.27 соответственно.

В северной тайге (NT), в отличие от лесотундры, большой вклад вносят температуры июня ($r = 0.48$). Коэффициент корреляции радиального прироста лиственницы с температурным режимом середины вегетационного периода (июль) значительно ослабевает ($r = 0.27$) (Рисунок 3.7). Одновременно для лиственницы, произрастающей на участке Н. Тунгуски, была выявлена отрицательная связь

($r = -0.30$) с температурами апреля. Этот факт не является уникальным и ранее уже был отмечен в работах некоторых авторов для данного региона (Panyushkina et al., 1996).

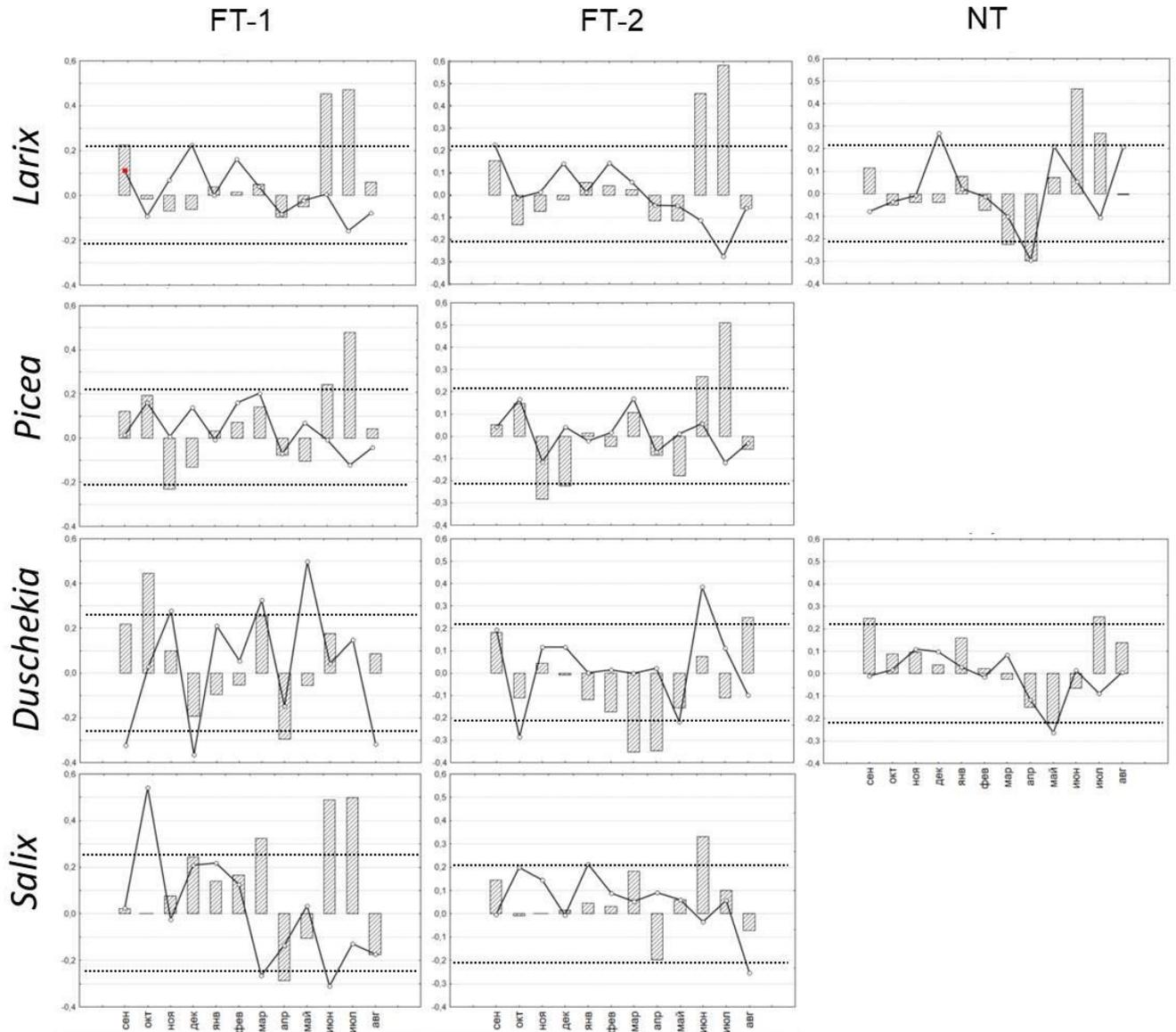


Рисунок 3.7. Коэффициенты корреляции Пирсона между индексами прироста древесных видов с трех участков и основными параметрами климата (температурами воздуха – столбцы, количеством осадков – линии)

При анализе многолетнего хода апрельских температур выявлено, что отрицательная их связь с радиальным приростом лиственницы может быть объяснена экстремально высокими температурами отдельных лет, в нашем случае

температурой апреля 1997 года, когда среднемесячное значение поднялось до +1.8 °С, что могло способствовать более раннему высвобождению от снега пристволовых участков и последующему образованию ледяной корки у верхних слоев корневой системы из-за существенного понижения температуры воздуха в дальнейшем.

Влияние осадков на годичный прирост лиственницы и ели на двух участках лесотундры незначимо. При оценке влияния осадков на прирост лиственницы, произрастающей в условиях северной тайги, было установлено, что увеличение количества осадков в декабре предыдущего года оказывает положительное влияние на прирост деревьев в следующем году. Такой факт, по-видимому, можно объяснить тем, что именно в декабре выпадает наибольшее количество зимних осадков (397 мм), формирующих затем устойчивый снежный покров, который является впоследствии основным источником увлажнения в начале вегетационного периода. Для лиственницы с участка северной тайги, занимающей склоновые поверхности, это особо актуально, так как часть зимних осадков при весенне-летнем таянии не используется растительностью из-за стекания вниз по склону. Среднемноголетняя динамика изменений количества зимних осадков показывает существенный положительный тренд, который не прослеживается для других месяцев года. Также выявлена отрицательная связь радиального прироста лиственницы ($r = -0.30$) с осадками апреля.

Влияние основных климатических параметров на радиальный прирост кустарников также представлено на Рисунке 3.7. На участке лесотундры сухого местообитания (FT-1) значимая связь радиального прироста кустарников со среднемесячными температурами выявлена для ивы енисейской с летними температурами июня и июля ($r = 0.49$ и 0.50 соответственно), а для душекии кустарниковой – с температурой июля ($r = 0.65$) нынешнего года и октября ($r = 0.45$) предыдущего года. На участке более влажного местообитания (FT-2) отмечена отрицательная связь радиального прироста душекии и весенних температур марта и апреля текущего года ($r = -0.35$). Прирост ивы значимо связан с раннелетними температурами июня ($r = 0.33$).

Для детального анализа влияния температур вегетационного сезона на прирост хвойных в разных условиях произрастания рассматриваемый период был разбит на пятидневки. Рассчитывались r между индексами прироста и максимальными, минимальными и средними температурами воздуха (Рисунок 3.8, Таблица 3.10). Анализ показал, что в условиях с меньшим увлажнением у лиственницы процессы роста начинают активизироваться в начале июня (примерно с 7 июня), в то время как у ели этот срок наступает на пять-десять дней позже. В условиях с избыточным увлажнением процессы инициации роста еще более сдвинуты во времени и начинаются не ранее 22 июня, однако данный процесс как у лиственницы, так и у ели начинается одновременно. Переход значимых температур через порог уровня достоверности для обоих участков у всех анализируемых видов происходит практически одновременно 22–27 июля. Однако при рассмотрении влияния температуры по пятидневкам был выявлен наибольший вклад минимальных температур июня, причем значимое влияние температур начинается с 12 июня.

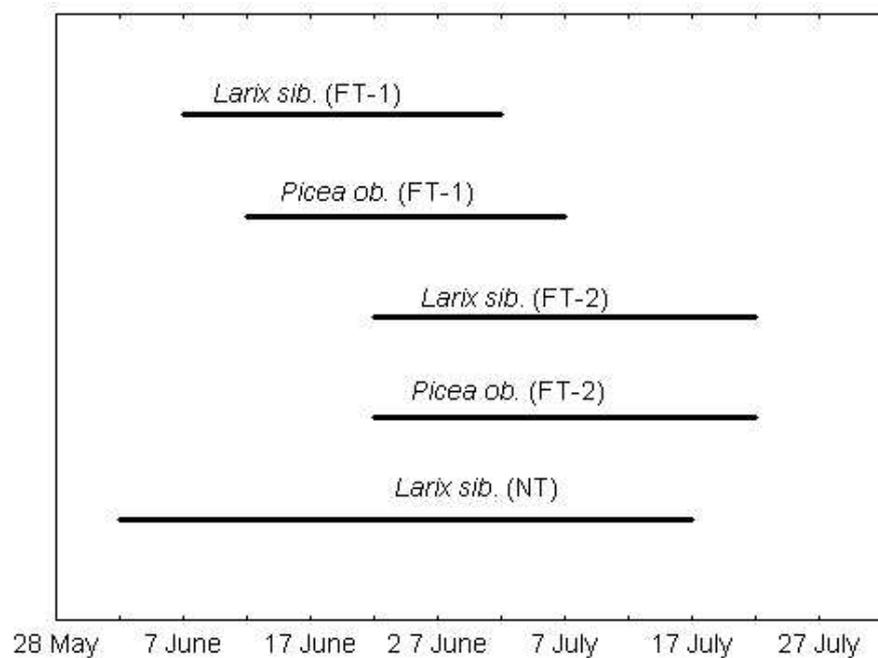


Рисунок 3.8. Периоды со значимым влиянием среднесуточных температур воздуха, рассчитанных для пентад, на прирост лиственницы и ели рассматриваемых участков

В связи с тем, что рассматриваемые виды кустарников по своим биоэкологическим особенностям произрастания приурочены к местам с достаточным увлажнением, их реакция на количество выпадаемых осадков достаточно прогнозируема.

Так, на участке FT-1 характерно снижение радиального прироста ивы при значительном увеличении количества осадков в раннелетний период, в июне. В то же время для участка (FT-2) выявлена положительная связь радиального прироста душекии с осадками апреля ($r = 0.33$) текущего года. Влияние осадков на прирост ивы имеет незначимую либо отрицательную связь.

Для участка средней тайги (NT) климатическая функция отклика показала значимую для хронологии по радиальному приросту душекии кустарниковой связь с температурами июля ($r = 0.25$), в то время как среднемесячные температуры и количество осадков мая оказывают отрицательное влияние на прирост данного вида ($r = -0.36$ и -0.26 соответственно).

Для более полной оценки влияния температурного режима вегетационного сезона на прирост кустарников по аналогии с деревьями была рассчитана корреляционная связь минимальных, максимальных и средних температур воздуха внутри сезона по пятидневкам (Таблица 3.11).

На приросте душекии с участка FT-1 значимое влияние температур отмечается уже в середине мая. Так, начиная с 13–18 мая тесную связь с радиальным приростом показывают значения максимальных и средних температур. Вклад июньских температур в прирост душекии происходит за счет средних температур середины июня (с 17 по 22). На протяжении всего июля влияние температур, как максимальных, так и минимальных, практически одинаково. Последними значимыми датами влияния температур на формирование прироста душекии являются даты с 17 по 22 июля, причем минимальные температуры становятся определяющими.

Влияние температурного режима на прирост ивы енисейской на участке FT-1 имеет несколько иную картину. Интервал сезона со значимыми температурами наблюдается позже, чем у душекии кустарниковой. Начиная с 12 июня вклад максимальных и минимальных температур равноценен и одинаково значим, что отмечается вплоть до начала июля, после чего связь прироста с температурным режимом не отмечена. Однако, в отличие от душекии, значимое влияние средних температур заметно до начала августа.

Таблица 3.11. Корреляция индексов радиального прироста и температур воздуха по пятидневкам остаточных (res) древесно-кольцевых хронологий душекии кустарниковой (*Duschekia fr.*) и ивы (*Salix jen.*) в различных условиях местообитания (r значимы при $p < 0.05$)

	13–18	18–23	23–28	12–17	17–22	22–27	27 VI–	2–7	17–22	27–31
	V	V	V	VI	VI	VI	2 VII	VII	VII	VII
MAX										
<i>Duschekia fr.</i> (FT-1)		0.45							0.40	
<i>Salix jen.</i> (FT-1)				0.57		0.59	0.43	0.46		
<i>Salix jen.</i> (FT-2)						0.35				
MID										
<i>Duschekia fr.</i> (FT-1)	0.36	0.39			0.46			0.40	0.42	
<i>Salix jen.</i> (FT-1)				0.53		0.59	0.48	0.48		0.43
<i>Salix jen.</i> (FT-2)						0.38				
<i>Duschekia fr.</i> (NT)			-0.33							
MIN										
<i>Duschekia fr.</i> (FT-1)								0.37	0.42	
<i>Salix jen.</i> (FT-1)				0.48		0.48	0.47	0.45		
<i>Duschekia fr.</i> (NT)			-0.44							

В северной тайге (NT) рассматриваемый ряд доступных для анализа климатических данных по пятидневкам значительно короче, чем ряд со среднемесячными данными. В связи с этим корреляционный анализ выявил только отрицательную связь радиального прироста душекии кустарниковой с температурами мая. Поэтому можно лишь отметить, что высокие температуры начала вегетации в мае оказывают отрицательное значимое влияние ($r = -0.44$) на прирост данного вида, причем в основном за счет минимальных температур воздуха, что может быть следствием опосредованного снижения общей влагообеспеченности участка (обсуждалось выше).

Климатические факторы и годичный прирост мхов

Мхи как форма растений с выраженной гидрофильностью (гигрофиты) в большей степени зависят не от температуры окружающей среды, а от режима увлажнения конкретных условий обитания, что зачастую обусловлено уровнем грунтовых вод (Грабовик, 2002). Именно поэтому сравнительный анализ прироста мха *Hylocomium splendens* и среднемесячных данных по температуре и количеству осадков для всех исследуемых участков значимого влияния не выявил.

Однако приведенный выше сравнительный анализ радиального прироста древесных видов и линейного прироста мхов показал стабильно отрицательную связь для рассмотренного периода в фитоценозах лесотундры сухих (FT-1) и заболоченных (FT-2) местообитаний (Рисунок 3.6 а). На основе выявленной зависимости радиального прироста деревьев от летних температур можно опосредованно обосновать отрицательную связь годичного линейного прироста мха с температурами июня и июля.

В сухих местообитаниях северной тайги (NT), напротив, динамика линейного прироста мха находится в прямом соответствии с погодичной изменчивостью радиального прироста деревьев (Рисунок 3.6 б) и при этом имеет явно выраженный положительный тренд. Поэтому для данной экосистемы можно говорить о положительном влиянии на прирост мхов июльских температур.

Возникает вопрос значимости таких взаимосвязей, определенных косвенным способом. Погодичная изменчивость прироста мха за максимально возможный период измерений, оцененная для двух контрастных условий (FT-2 и NT) в трех элементах микрорельефа, приведена на Рисунке 3.9.

Показано, что в целом изменения линейного ежегодного прироста мхов для различных элементов микрорельефа находятся в пределах ошибки среднего, и только отдельные годы выходят за ее пределы. Такие годы характерны в большей степени для одних и тех же элементов микрорельефа (повышенных и ровных) на двух рассматриваемых участках, хотя выбивающиеся значения прироста не совпадают по годам в разных климатических зонах. Если рассматривать усредненные данные, то

для заболоченного участка лесотундры (FT-2) таким годом является 1995, тогда как на участке средней тайги NT этим годом будет 1998.

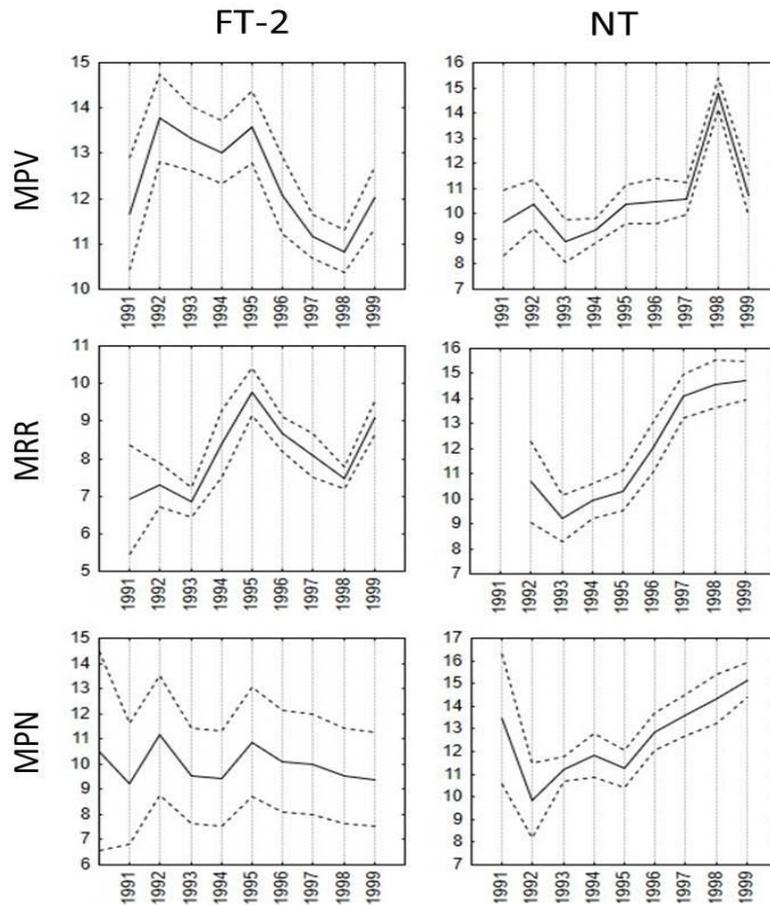


Рисунок 3.9. Погодичная изменчивость величины линейного прироста мха на участке лесотундры (FT-2) и северной тайги (NT) в зависимости от положения в микрорельефе (MPV – повышение; MRR – ровный; MPN – понижение)

3.7. Заключение и выводы по Главе 3

В дендроклиматической литературе установлено, что летняя температура (особенно температура июня – июля) является основным фактором окружающей среды, влияющим на радиальный рост хвойных пород на севере Евразии (Ваганов и др., 1996; Briffa et al., 2001; Наурзбаев, 2005; Кирдянов, 2017). Результаты данного исследования, с одной стороны, подтвердили этот факт, с другой стороны,

доказывают различия в климатической реакции разных видов, произрастающих в одних и тех же условиях. Так, в лесотундре период со значительной корреляцией между шириной годичного кольца и температурой пятидневок у лиственницы начинается на пять дней раньше, чем у ели. Различие в реакции отмечено у одного и того же вида в разных условиях. Например, радиальный рост лиственницы и ели на более влажном участке в лесотундре коррелирует с температурой более позднего периода, чем на более сухом участке, где влияние температуры отмечается на 15 дней раньше.

Одной из возможных причин различия климатической реакции лиственницы и ели могут быть физиологические особенности этих видов. Так, представители рода лиственницы относятся к наиболее приспособленным из всех хвойных деревьев для роста в условиях континентального климата на севере Азии. Лиственница характеризуется лучшей способностью использовать условия роста (свет, тепло) в начале вегетационного периода, чем другие виды, вследствие достаточно низкого температурного порога, необходимого для начала роста. Вегетационный сезон у лиственницы, как правило, длиннее, чем у других видов, за счет более раннего включения ассимиляционного аппарата, а увеличение температур весеннего периода последних десятилетий способствует пролонгированию данного периода и, как следствие, увеличению годичного прироста.

Зависимость радиального роста деревьев от температур июня – июля установлена как в лесотундре, так и в северной тайге Средней Сибири, где наблюдаются более ранние даты значимых для прироста температур (на 5 дней) по сравнению с лесотундрой. Данный факт обусловлен более южным расположением участка с более ранним сходом снежного покрова и, как следствие, более ранним прогреванием почвы выше 0 °С. В целом для северной тайги характерно негативное влияние ранневесенних погодных условий апреля – как температурного фактора, так и осадков – на радиальный прирост. Характерное повсеместное увеличение температур апреля последних десятилетий в Северной Евразии отражается и на северной тайге, где средние температуры апреля последних десятилетий относительно периода исследований повысились примерно на 1°С по сравнению со средним показателем за более чем столетний период инструментальных наблюдений.

Негативное влияние апрельских осадков на радиальный рост деревьев может быть обусловлено особенностями образования и таяния снежного покрова. Так, ранее была обоснована важная роль снежного покрова в инициации камбия (Vaganov et al., 1999; Kirilyanov et al., 2003).

Летние температуры также определяют величину радиального прироста кустарников. Как и деревья, разные виды кустарников подвержены влиянию температур разных периодов времени. Так, для ивы отмечается более длительный период влияния летних температур (важны температуры июня и июля) по сравнению с душекией (FT-1), на прирост которой значимо влияют лишь температуры июля.

Формирование годичного прироста мхов идет в противофазе с радиальным ростом деревьев и кустарников, что, возможно, связано с отрицательным влиянием высоких температур начала вегетации на влаголюбивые растения. Также это может быть связано с потерей влаги с поверхностного горизонта почв. Одновременно при низких летних температурах мхи максимально используют энергию роста, в то время как деревья в холодные годы формируют узкие (зачастую так называемые выпавшие) кольца. Температурный стресс в северных экосистемах обычно сочетается с эффектом снижения глубины сезонно-талого слоя почвы (Jarvis, Linder, 2000). Различия в климатической реакции различных компонентов фитоценозов северных лесных экосистем дают обоснование адаптации различных компонентов к использованию ограниченных климатических ресурсов. Поэтому увеличение годовой продуктивности мхов ($+0.20 \text{ т га}^{-1} \text{ год}^{-1}$) на примере условий лесотундры можно рассматривать как компенсационный механизм экосистемы при потерях общей продуктивности в части годовой продукции стволовой древесины деревьев в холодный год ($-0.14 \text{ т га}^{-1} \text{ год}^{-1}$).

Данные результаты позволяют прогнозировать изменения продуктивности растительности на севере при существующих и возможных в дальнейшем региональных изменениях климата. Принимая во внимание вклад каждого растительного компонента экосистемы в общий углеродный бюджет, можно предположить, что основные изменения в общей чистой первичной продукции при повышении температуры будут вызваны изменениями в продуктивности деревьев и кустарников. Этот вывод следует из высокой погодичной изменчивости

продуктивности ствола, полученной как для деревьев, так и для кустарников, и низкой межгодовой изменчивости годовой продуктивности у мхов.

Долгосрочное повышение температур воздуха, одновременно сопровождаемое увеличением водного дефицита вследствие увеличения испарения (транспирации), будет способствовать снижению продуктивности мхов. Одновременно увеличение водного дефицита может привести и к снижению годовой продуктивности древесины кустарников и деревьев, наиболее выраженному у кустарников из-за особенностей их корневой системы, которая расположена в верхних горизонтах почвы, наиболее подверженных колебаниям температуры воздуха и, следовательно, более быстрому обезвоживанию при ее повышении. С другой стороны, значительное потепление неизменно приведет к таянию более глубоких горизонтов мерзлой почвы и большей доступности воды и азота для деревьев, что частично сможет компенсировать возможный дефицит воды в деревьях. При любом сценарии общая годовая продуктивность лесотундровых экосистем при совместном влиянии как повышенных температур, так и дефицита воды будет снижаться из-за подавления роста мхов.

Потери общей первичной продукции при климатических изменениях в долгосрочной перспективе будут компенсированы увеличением как роста деревьев, так и густоты насаждений. А неизменное расширение лесных типов экосистем в зону тундры может привести в дальнейшем к изменению лесотундровых сообществ на типичные для северной тайги.

Исходя из экологии лесной растительности и зная закономерности и особенности ее состава и распределения вдоль меридионального направления, можно оценить изменения в соотношении годичной продуктивности древесных растений и мхов, которые в большей степени связаны с тремя определяющими факторами, характерными для высоких широт: климатическими условиями, характером залегания и распространения многолетней мерзлоты и пожарным режимом. В целом наблюдаемое повышение как ежегодной продукции, так и общей продуктивности стволовой части деревьев и кустарников для участка северной тайги более южного направления по сравнению с лесотундрой связано с улучшением климатических условий (температуры, продолжительности вегетации и безморозных

периодов и т. д.). Однако такие улучшения оказывают противоположное влияние на продуктивность мхов, которая стабильно уменьшается в направлении с севера на юг, хотя вклад данного компонента фитоценоза в совокупную продуктивность экосистемы по-прежнему намного выше, чем у стволовой древесины деревьев и кустарников.

В северных экосистемах при повсеместном распространении многолетней мерзлоты и слабом сезонном оттаивании верхних горизонтов почв в условиях короткого вегетационного сезона получают преимущества виды с поверхностной корневой системой (кустарники) и без корней (мхи).

В северной тайге глубина сезонно-талой почвы значительно увеличивается по сравнению с лесотундрой. Следовательно, в более южном направлении большие возможности и потенциал роста получает уже древесный ярус, повышая свою конкурентоспособность по сравнению с видами подчиненных ярусов.

В меридиональном направлении меняется и частота возникновения пожаров (Furyaev et al., 2001; Sofronov, Volokitina, 2010). Так, по данным ряда авторов (Арбатская, 1998; Иванова, 1996), средний межпожарный интервал в лесотундровой зоне составляет до 275 лет, а в северной тайге он снижается значительно, до 80 лет. Низовые пожары являются на севере Сибири основным типом. Именно такие пожары, уничтожая преимущественно весь напочвенный покров, являются причиной потери до 60–70 % годовой продукции экосистем. Для ее восстановления требуется не одно десятилетие (Абаимов и др., 1997; Софронов и Волокитина, 1998; Прокушкин и др., 2006; Sofronov, Volokitina, 2010) при общей потере продукции отдельной лесной экосистемы, достигающей 4–5 т га⁻¹ год⁻¹. Данный показатель демонстрирует, насколько важным является вопрос оценки пожарного режима бореальной зоны при прогнозируемых климатических изменениях и оценке баланса углерода северных экосистем.

Выводы

1. У деревьев наблюдается тесная взаимосвязь в приросте независимо от условий произрастания как в одной лесорастительной зоне, так и на значительном удалении между северной тайгой и лесотундрой. Связь радиального прироста

кустарников (душекия кустарниковая, ива) с деревьями значима для сухого местообитания и сильно снижается для участка с высокой степенью увлажнения в лесотундре. Для северной тайги такой связи не выявлено.

2. Между весовыми и линейными характеристиками кустарников отмечена тесная связь, которая адекватно описывается аллометрическим уравнением, причем такая связь больше зависит от условий местообитания, чем от лесорастительной зоны. По измерениям линейного годичного прироста (ширины годичных колец) можно оценить ежегодный весовой прирост кустарников.
3. Основным климатическим параметром, влияющим на прирост деревьев в северной тайге и лесотундре, является температура летнего периода (июнь, июль). Летние температуры также значимо влияют на радиальный прирост ивы независимо от условий ее произрастания и на радиальный прирост душекии кустарниковой из сухих местообитаний.
4. Однако гидрологические условия местопроизрастания видов существенно влияют на сроки инициации процессов радиального роста у деревьев и кустарников: в зоне лесотундры они сдвигаются на 5 дней, в северной тайге начало инициации отмечается на 15 дней раньше.
5. В северной тайге и лесотундре благоприятные факторы роста для древесных видов приводят к подавлению роста гигрофильных мхов, что косвенно можно использовать для оценки климатической функции отклика годичного прироста мхов. Различная реакция разных компонентов фитоценозов на климат свидетельствует о способности фитоценозов наиболее оптимально использовать «климатические резервы» и, таким образом, стабилизировать годичную продукцию системы.
6. Годичная продукция мхов значительно превышает годичную продукцию древесных видов, что может существенно повлиять на распределение NPP в разных климатических зонах при изменении климата.

ГЛАВА 4. ОЦЕНКА БИОМАССЫ НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА В ГОРАХ ПУТОРАНА С РАСЧЕТОМ СКОРОСТИ НАКОПЛЕНИЯ УГЛЕРОДА (ВЫСОТНЫЙ ТРАНСЕКТ)

4.1. Введение

Существенные изменения как состава растительности, так и границ лесорастительных зон уже наблюдаются в большинстве регионов под влиянием значительных климатических трендов (Braswell et al., 1997; Kharuk et al., 2006; Величко и др., 2002; Шиятов и др., 2005; Харук и др., 2002). Адекватно оценить темпы таких процессов можно лишь при глобальном мониторинге состояния экосистем, наиболее чувствительных к климатическим изменениям, например, таких, как экотоны лесотундры в северных и высокогорных районах с хорошо выраженной естественной границей леса при минимальном антропогенном влиянии.

Верхняя граница леса (ВГЛ) относится к наиболее чувствительным границам растительности (Holtmeier, 2003). По данным Korner, Paulsen (Korner, Paulsen, 2004), в среднем на Земле температура приземного слоя в районах с выраженной ВГЛ в вегетационный период возросла от 5 до 8 °С (в бореальной зоне на 6-7 °С), что может быть объяснено изначально ограниченным ростом растений в условиях низких температур (Korner, 1999).

Исследовательские работы, проведенные по данной тематике на Урале (Shiyatov, 2003; Devi et al., 2008; Usoltzev et al., 2014), в горах восточной части Таймыра (Kharuk et al., 2006), а также в субполярной области Сибири (Esper, Schweingruber, 2004), показали явное смещение (продвижение) границы леса и границы растительности. В большинстве случаев такой процесс выражен в существенном увеличении плотности древостоя и продуктивности экосистем лесотундрового экотона на протяжении второй половины XX века. Таким образом, происходит экспансия деревьев в тундровые формации (Шиятов и др., 2005; Kharuk et al., 2006). Подобные изменения отмечаются и для других арктических и высокогорных областей в экотонах лесотундры (Payette, Filion, 1985; Kullman, 1986, 2002; Hessler, Baker, 1997). Анализ глобальных баз данных, включая данные со 166

участков, для которых были отмечены динамика движения ВГЛ начиная с 1900-х годов, показал повышение ВГЛ в 52 % и ее снижение только в 1 % случаев (Harsch et al., 2009).

В высокоширотных регионах изучение пространственно-временной динамики растительных сообществ вдоль высотных градиентов позволяет прогнозировать изменение параметров сообществ (видового состава, биомассы различных растительных компонентов экосистем и др.) при различных сценариях изменения климата обширных территорий. Возможность оценить направление процессов в переходной зоне и изменение положения границы распространения древесной растительности существует при наличии данных по естественному возобновлению основных лесобразующих пород в пределах экотона «лес – тундра» (Payette et al., 2001).

В главе представлены материалы по оценке изменений надземной фитомассы вдоль высотного градиента с использованием пространственного подхода (Моисеев и др., 2010). Район исследования представлен высотным трансектом в горах Путорана (Глава 2), где было необходимо проследить изменение положения экотона лесотундры за возможный период, а также количественно оценить пространственные и временные изменения вдоль высотного градиента надземной биомассы в деревьях, кустарниках и напочвенном покрове, и в том числе дать оценку влияния продвижения ВГЛ на секвестирование углерода в растительности.

4.2. Параметры насаждения

Ожидаемо, что средние таксационные характеристики древостоев (H и DBH) уменьшались с увеличением высоты (Таблица 4.1). Однако такое снижение по показателям морфометрических параметров оказалось менее значительным (менее чем на 20 %) только в нижней части профиля – по направлению от древостоев, сформированных в долине реки на высоте 170 м н. у. м., к разреженному древостою на высоте 320 м н. у. м. (SL – TL). Гораздо более заметное снижение таксационных характеристик деревьев произошло между древостоями в верхней части облесенного

склона по направлению к ВГЛ (TL – OF) за счет увеличения плотности насаждения. На верхней границе открытого леса на высоте 360 м н. у. м. плотность деревьев была самой высокой и составила 1975 шт./га (Таблица 4.1). Однако большинство деревьев на ВГЛ (OF) имели куртинную структуру распределения по площади и небольшие размеры, что обусловило достаточно низкую общую сомкнутость древостоя в отличие от сомкнутых древостоев, сформированных в нижних частях профиля (Рисунок 4.1). На границе распространения растительности (CF) плотность деревьев составляла менее 900 особей на гектар.

Таблица 4.1. Характеристика лиственных древостоев, включая естественное возобновление вдоль профиля

Участки	Сред. <i>DBH</i> деревьев, см	Сред. <i>H</i> деревьев*, м	Возраст деревьев на 0.0 м*, годы		Средняя плотность живых/усохших, <i>N</i> /га		
			сред.	макс.	деревьев	подроста	самосева
SL	2.5	2.6	50	106	867/0	1483/67	375
TL	5.6	4.1	130	260	1975/133	417/242	25
OF	10.4	7.4	210	331	975/450	17/150	142
CF	12.5	9.0	220	490	736/57	167/–	133

* *Примечание.* Приведены данные только для деревьев $H > 1.5$ м (самосев и подрост $H < 1.5$ м в анализ не включены). CF – сомкнутый лес в долине реки на высоте 170 м н. у. м.; OF – несомкнутый древостой на высоте 320 м н. у. м.; TL – граница древостоя куртинного характера на высоте 360 м н. у. м.; SL – граница растительности с древовидными стелюющимися и многоствольными формами на высоте 390 м н. у. м.; *DBH* – диаметр на высоте груди; *H* – высота.

Проективное покрытие лесной растительности, включая напочвенный покров (Рисунок 4.1), свидетельствует о более благоприятных условиях роста на самом нижнем высотном уровне, в долинном комплексе. Проективное покрытие деревьев значительно уменьшилось к границе распространения лесной растительности в соответствии с уменьшающейся величиной *DBH* и высотой. Практически в таком же направлении снизилась доля кустарниковой растительности (в два-три раза) на всех участках профиля по сравнению с долинным комплексом сомкнутых лесов. Проекция мохово-лишайникового покрова сильно снизилась на верхней границе леса, что главным образом было связано с увеличением каменистых и свободных от растительности площадей.

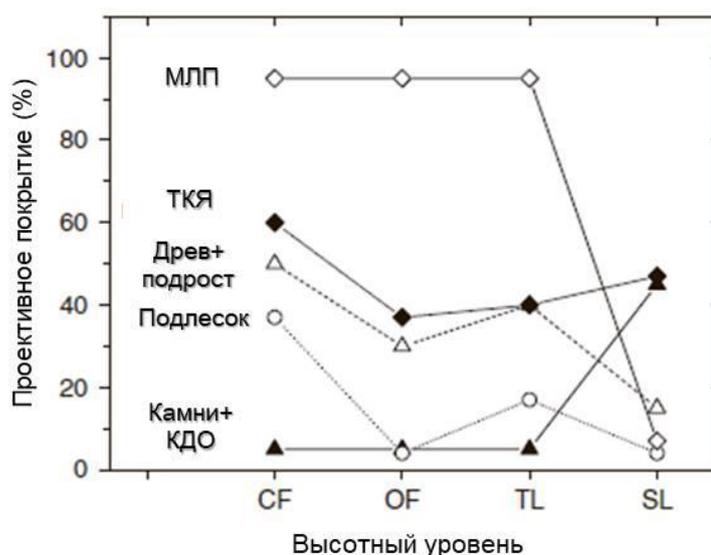


Рисунок 4.1. Проективное покрытие компонентов древостоев вдоль высотного трансекта, включая процент площади, покрытой камнями. МЛП – мохово-лишайниковый покров, ТКЯ – травяно-кустарничковый ярус; КДО – крупные древесные остатки

В напочвенном покрове отдельно рассматривалось изменение фитомассы травяно-кустарничкового яруса и мохово-лишайникового покрова. Отметим, что вдоль всего высотного профиля доминируют мхи, гипновые в нижней и верхней его части, сфагновые в средней части. Их доля к общему проективному покрытию

составляет более 75 %, что справедливо и для их биомассы. Вариации распределения фитомассы группы трав и кустарничков по профилю связаны с изменением видового разнообразия вдоль высотного градиента, когда одни группы ценопопуляций сменяют другие. Снижение массы отдельных видов, произрастающих ближе к верхней границе леса, компенсируется увеличением их доли в проективном покрытии, что ведет к общему увеличению фитомассы на верхнем уровне.

Вдоль всего высотного градиента достаточно произвольно были выделены основные группы сосудистых, включающие лугово-альпийскую, альпийско-тундровую, лесолуговую, объединенную с лугово-лесной, борово-таежную (или лесную) и мохово-болотную (гидромезофиты), объединенную с приречной (Таблица 4.2).

Таблица 4.2. Видовой состав сосудистых растений, представленных на профиле и разделенных на условные группы по условиям произрастания («+» – присутствие в описаниях)

Выделенные группировки сосудистых растений	Высотные уровни			
	CF	OF	TL	SL
<i>Лугово-альпийские</i>				
1. <i>Alopecurus pratensis</i> L.	+			
2. <i>Calamagrostis purpurea</i> (Trin.) Trin.	+			
3. <i>Carex ensifolia</i> Turcz. ex V. Krecz.	+	+	+	+
4. <i>Polemonium acutiflorum</i> Willd. ex Roem., Schult.			+	
5. <i>Polemonium coeruleum</i> L.	+			
6. <i>Polygonum bistorta</i> L.	+		+	
7. <i>Polygonum viviparum</i> L.	+		+	
8. <i>Potentilla nivea</i> L.	+			
9. <i>Rumex acetosella</i> L.	+			
10. <i>Saxifraga punctata</i> L.	+	+	+	
11. <i>Taraxacum dissectum</i> (Ledeb.) Ledeb	+			
12. <i>Thalictrum alpinum</i> L.	+	+		

13. <i>Saussurea parviflora</i> (Poir.) DC.	+	+		
<i>Альпийско-тундровые</i>				
14. <i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn.	+			
15. <i>Arctous alpina</i> (L.) Nied.	+	+	+	
16. <i>Arnica iljinii</i> (Maguire) Iljin	+			
17. <i>Claytonia joanneana</i> Schult.in Roem., Schult.	+	+		+
18. <i>Draba subcapitata</i> Simm.	+			+
19. <i>Dryas octopetala</i> L.	+	+	+	+
20. <i>Dryopteris fragrans</i> (L.) Schott.	+			
21. <i>Empetrum nigrum</i> L.		+	+	+
22. <i>Festuca ovina</i> L.		+		
23. <i>Festuca</i> sp. L.	+		+	
24. <i>Juniperus sibirica</i> Burgsd.		+	+	
25. <i>Lagotis minor</i> (Willd.) Standl.	+	+		
26. <i>Minuartia macrocarpa</i> (Pursh) Ostenf.	+	+		
27. <i>Pachypleurum alpinum</i> Ledeb.	+	+		
28. <i>Papaver angustifolium</i> Tolm.	+			
29. <i>Papaver polare</i> (Tolm.) Perfil.	+			
30. <i>Pedicularis lapponica</i> L.	+	+	+	+
31. <i>Poa alpina</i> L.	+			
32. <i>Bistorta major</i> Gray	+	+		
33. <i>Bistorta vivipara</i> (L.) Gray	+	+		
34. <i>Rhodiola quadrifida</i> (Pall.) Fisch., C.A. Mey.	+	+		
35. <i>Salix phylicifolia</i> L.	+	+		+
36. <i>Salix polaris</i> Wahlenb.	+	+	+	
37. <i>Salix reticulata</i> L.	+	+		
38. <i>Saxifraga</i> sp.	+		+	
39. <i>Saxifraga spinulosa</i> Adams	+	+	+	+
40. <i>Senecio</i> sp.	+			

41. <i>Silene polaris</i> Kleopow	+			
42. <i>Stellaria peduncularis</i> Bunge in Ledeb.	+	+	+	+
43. <i>Tanacetum boreale</i> Fisch. ex DC.	+			
44. <i>Thymus serpyllum</i> L.	+			
45. <i>Valeriana capitata</i> Pall. Ex Link	+	+	+	+

Лесолуговые

46. <i>Calamagrostis langsdorffii</i> (Link) Trin.	+			
47. <i>Calamagrostis</i> sp. Adans.	+	+	+	
48. <i>Rosa acicularis</i> Lindl.	+	+		
49. <i>Viola</i> sp. L.				+

Бореальные (лесные)

50. <i>Duschekia fruticosa</i> (Rupr.) Pouzar		+	+	+
51. <i>Linnaea borealis</i> L.			+	+
52. <i>Diphasiastrum complanatum</i> (L.) Holub		+	+	
53. <i>Lycopodium annotinum</i> L.				+
54. <i>Lycopodium clavatum</i> L.				+
55. <i>Orthilia obtusata</i> (Turcz.) Jurtz.		+	+	+
56. <i>Pyrola rotundifolia</i> L.		+	+	+
57. <i>Rubus arcticus</i> L.				+
58. <i>Silene viscosa</i> (L.) Pers.	+	+		
59. <i>Solidago virgaurea</i> L.				+
60. <i>Vaccinium uliginosum</i> L.	+	+	+	+
61. <i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	+	+	+	+

Гигромезофитные (мохово-болотные)

62. <i>Betula nana</i> L.	+	+		
63. <i>Cardamine pratensis</i> L.	+	+	+	+
64. <i>Equisetum arvense</i> L.	+			+

65. <i>Equisetum pratense</i> Ehrh.	+	+		+
66. <i>Equisetum scirpoides</i> Michx.	+	+	+	+
67. <i>Ledum palustre</i> L.		+	+	+
68. <i>Myosotis asiatica</i> (Vestergren) Schischk., Serg.	+	+		
69. <i>Myosotis palustris</i> (L.) L.	+		+	
70. <i>Pedicularis palustris</i> L.	+	+		
71. <i>Angelica tenuifolia</i> (Pall. ex Spreng.) Pimenov	+			
72. <i>Salix jensseensis</i> (F. Schmidt) Flod.				+

Распределение выделенных группировок по числу видов вдоль профиля представлено на Рисунке 4.2. Наиболее представлены на всех участках виды горно-тундровой растительности (*Arctous alpina* (L.) Niedenzu, *Dryas octopetala* L., *Pedicularis lapponica* L. и др.).

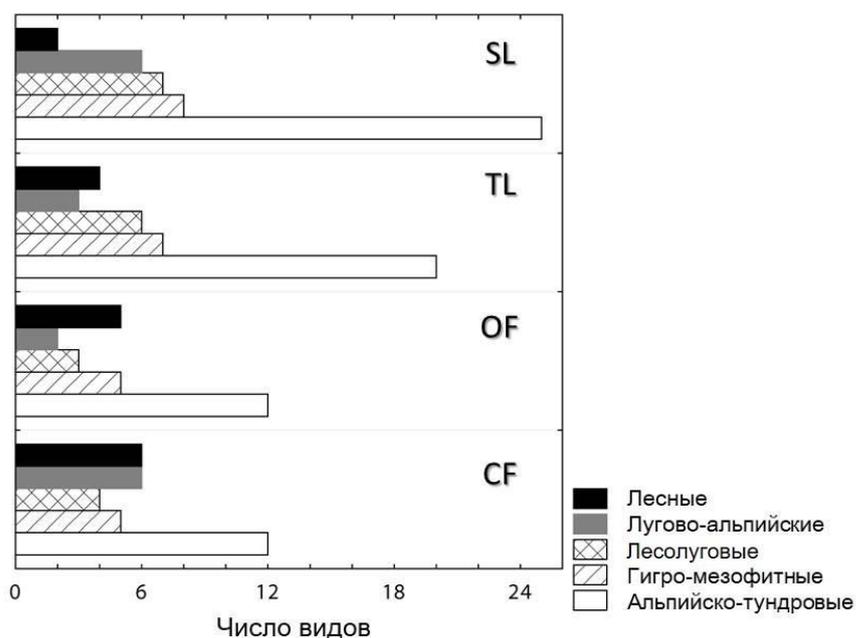


Рисунок 4.2. Биоразнообразие сосудистых растений – встречаемость видов на разных уровнях вдоль высотного трансекта, объединенных в условные группы по приуроченности к определенным экотопам

Их участие в составе всего напочвенного покрова вдоль профиля увеличивается от 37 % в нижней части склона до 53 % на участке SL. Лугово-альпийские (*Thalictrum alpinum*, *Carex ensifolia*, *Saxifraga punctata* и др.), лесолуговые (*Polygonum viviparum*, *P. bistorta*, *Orthilia obtusata*) и мохово-болотная (*Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *Pedicularis palustris* и др.) группы встречаются примерно в равных соотношениях на всех четырех высотных уровнях с небольшим преимуществом гидромезофитов из мохово-болотной группы. Доля группировки бореальных видов, к которым относятся *Vaccinium vitis-idaea*, *Linnaea borealis*, *Pyrola rotundifolia* и др., снижается с 18 % до 4 % при продвижении к верхней границе леса.

4.3. Распределение биомассы вдоль высотного градиента

При перепаде абсолютных высот вдоль высотного трансекта от 170 до 390 м н. у. м. общая надземная биомасса всех компонентов растительности снизилась значительно, с 38.2 т га⁻¹ в сомкнутом древостое в условиях надпойменной террасы (CF) до 4.7 т га⁻¹ на границе распространения растительности (SL), что различается в более чем восемь раз. Такие изменения связаны в основном со значительным снижением биомассы деревьев, относительный вклад которых в общую надземную биомассу экосистемы составил в сомкнутом древостое 86 %, в открытом древостое 79 %, на границе леса 68 %, а на границе распространения видов лишь 18 % (односторонний ANOVA; $p < 0.05$) (Рисунок 4.3 а). На трех более низких высотных уровнях (CF-TL) изменения в биомассе древостоя происходят главным образом за счет снижения значений DBH и H деревьев, не затрагивая плотность самого древостоя (Таблица 4.1). Основная надземная древесная биомасса деревьев сосредоточена в стволовой части, доля которой также варьирует по высоте профиля. Так, на более низких высотах (до 320 м н. у. м.) стволовая биомасса составляла 75–80 % от общей надземной биомассы деревьев, уменьшаясь к верхней части склона (360–390 м н. у. м.) до 66 %.

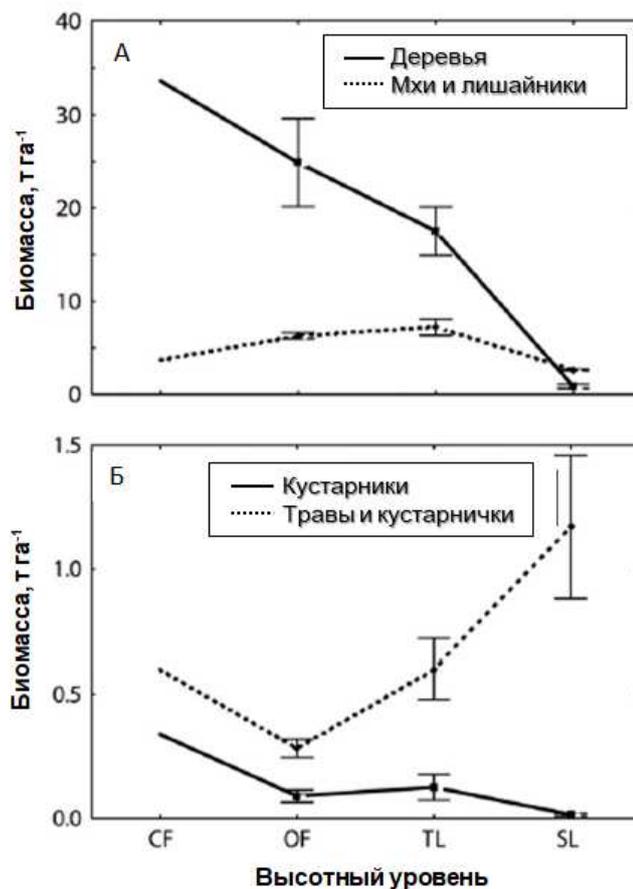


Рисунок 4.3. Распределение надземной биомассы в различных компонентах растительности лесотундровой экосистемы вдоль высотного градиента (в $t\ ha^{-1}$). А – деревья, мхи и лишайники, Б – кустарники, травы и кустарнички. Линии соединяют средние значения, полученные для трех участков $20 \times 20\ m^2$ со стандартной ошибкой среднего для каждого участка

Более высокие коэффициенты вариации (CV) были выявлены для надземной биомассы кустарников (0.71). Для деревьев и травяно-кустарничковой растительности CV варьировали от 0.23 до 0.48 между участками разных высотных уровней (Рисунок 4.3). Меньшая изменчивость показателя CV отмечалась для данных по надземной биомассе мхов и лишайников: она составила от 0.04 до 0.21 соответственно. Применение однофакторного дисперсионного анализа позволило выявить значительные ($p > 0.05$) различия между средней биомассой, накопленной в разных типах фитоценозов на каждом высотном уровне, и средней биомассой деревьев, мхов и лишайников с разных высот.

Распределение биомассы кустарников по трансекту крайне неравномерно (Рисунок 4.3 б) с большим их вкладом в проективное покрытие участков в надпойменной части сомкнутых лиственничников (Рисунок 4.1). Наиболее продуктивный участок имел самую большую надземную биомассу и проективное покрытие подлеска. При проективном покрытии кустарникового яруса в 40 % от общей площади их биомасса составляла менее 10 % от надземной биомассы на всех высотах.

Вклад напочвенного покрова в части травяно-кустарничкового яруса в общую надземную биомассу увеличился с 11 % в долинном комплексе (CF) до 77 % на участке границы растительности (SL) ($p > 0.05$).

Абсолютным доминантом в формировании надземной биомассы после деревьев является мохово-лишайниковый покров вдоль всего высотного профиля. Мхи (и лишайники) накапливают до 56 % от общей надземной биомассы, что составляет 2.6 т га^{-1} на верхнем участке высотного профиля по сравнению с более низкими аналогичными показателями для кустарников, кустарничков и трав, являясь наиболее важным компонентом надземной биомассы. Так, например, максимальную биомассу кустарнички и травы формируют на границе растительности (1.2 т га^{-1}), в то время как у мхов и лишайников наибольшая биомасса, отмеченная на границе леса, превышает этот показатель в шесть раз (7.2 т га^{-1}) (Рисунок 4.3).

4.4. Заключение и выводы по Главе 4

Анализ возрастной структуры деревьев на всех профилях показал, что в крайне удаленных и ненарушенных экосистемах гор Путорана экотон лесотундры в настоящее время перемещается вверх, что подтверждено, с одной стороны, снижением возраста лиственницы вдоль профиля по направлению к ВГЛ, а с другой, успешным возобновлением деревьев на верхней границе их произрастания начиная с конца 1960-х годов (Kirdeyanov et al., 2011; Кирдянов, 2017). Также выявлено, что на ВГЛ более 90 % всех деревьев имеет возраст < 100 лет, что является индикатором продвижения ВГЛ в горную тундру. Прекрасное возобновление и приживаемость в

условиях гор Путорана схожи с аналогичной динамикой древесной растительности, наблюдаемой на участках экотона верхней и северной границ леса в других регионах, таких как Полярный Урал, Восточный Таймыр, Северная Америка, Аляска (например, Bekker, 2005; Lloyd, 2005; Шиятов и др., 2005; Kharuk et al., 2006).

По данным Kerner, Paulsen (Kerner, Paulsen, 2004), ключевым климатическим фактором, определяющим положение ВГЛ, повсеместно является температура. Следовательно, наиболее очевидным объяснением наблюдаемых продвижений ВГЛ является климатическое потепление, регистрируемое в прошлом веке на большей территории Земли (Payette, 2007). Однако для исследуемого региона в целом не наблюдается каких-либо значимых тенденций увеличения температур вегетационного периода; также не выявлена положительная динамика ширины годовых колец у деревьев на высотном профиле Путоран. Основные климатические изменения состояли в значительном увеличении зимних осадков, которое совпало с увеличением семеношения лиственницы (Рисунок 4.4).

Фактор положительного влияния зимних осадков на выживаемость семян деревьев на верхней границе леса обсуждался неоднократно (Holtmeier, 2003; Moiseev et al., 2004; Koshkina et al., 2008). Снежный покров защищает от вымораживания семян и сеянцы, значимо также и влияние накопленной влаги для успешного роста деревьев в период вегетации (Bekker, 2005; Devi et al., 2008).

Данные с Аляски (Lloyd, 2005) и Лабрадора (Payette, 2007) показывают, что процессы формирования верхней границы леса крайне неоднородны, что говорит в свою очередь о значительном влиянии на данный процесс региональных и местных особенностей и определяющих факторов. Так, для северных территорий, включая задействованные в наших исследованиях, ключевую роль в скорости продвижения границы лесной растительности играет глубина залегания многолетнемерзлых грунтов (Lloyd, Fastie, 2002). В арктических тундрах Аляски не отмечено продвижения древесной растительности на почвах малой мощности, оттаивающих в летний сезон не более чем на 0.5 м (Suarez et al., 1999).

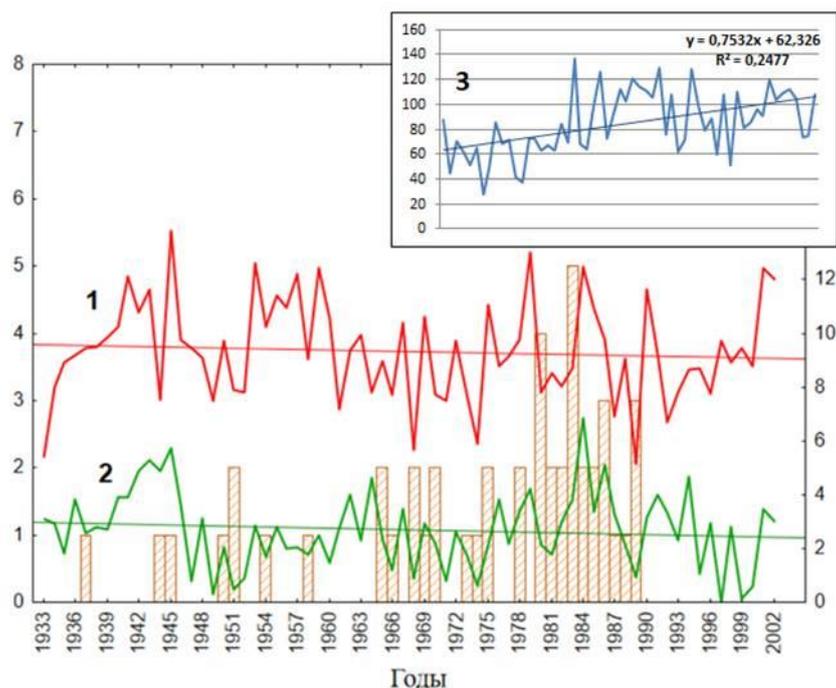


Рисунок 4.4. Соотношение количества подроста (колонки – левая шкала, шт.) на ВГЛ, динамики июне-июльских температур воздуха (1 – правая шкала, °С) и индексов прироста древостоя (2 – левая шкала), сформированного лиственницей Гмелина на ВГЛ на фоне увеличения количества зимних осадков (вставка сверху, см) за период с 1933 по 1990 г. (3)

В нашем случае на участке в горах Путорана глубина оттаивания многолетней мерзлоты в вегетационный период также составляла приблизительно 0.5 м, что может объяснить более медленное (~ 30–50 м) продвижение лесных массивов, чем в условиях многолетней мерзлоты на юге Урала (Moiseev et al., 2004), при этом сравнимое с аналогичным процессом на Полярном Урале (Shiyatov et al., 2005).

Для исследуемого трансекта Путоран характерен сезонно-талый слой малой мощности даже на нижних уровнях высотного трансекта. Это обусловлено высокой плотностью и мощностью напочвенного покрова, сложенного преимущественно из сфагновых и гипновых мхов, а также существенной сомкнутостью древесного яруса (в среднем 0.5), обеспечивающих в сумме микроклиматические условия, которые препятствуют активному сезонному таянию мерзлоты.

Численность и плотность молодого поколения лиственницы по всему профилю определяются: а) конкуренцией со стороны напочвенного покрова, сложенного преимущественно из мхов и лишайников высокой плотности и мощности в средней части профиля, б) плохим развитием почвы из-за высокой доли каменистого субстрата, непригодного для прорастания семян (до 50 %), на верхнем участке профиля, что также ограничивает продвижение древесной растительности вверх.

Продвижение лесной растительности в тундру в высотном либо широтном направлении играет важную роль в процессах потепления климата, увеличивая поглощенную часть излучения за счет растущей биомассы, что также является важным фактором дополнительного связывания атмосферного CO₂ растительностью (Charin et al., 2000). Пусть в нашем исследовании определены достаточно медленные скорости изменения экотона «лес – тундра», но они подтверждают оценки, полученные для Аляски (Charin et al., 2005), где также отмечается повышение летнего альбедо за счет увеличения бесснежного периода и тенденции увеличения древесной растительности (деревьев и кустарников), что приводит к еще большему нагреванию атмосферы.

Продвижение лиственничных древостоев в безлесную тундру во всех направлениях в долгосрочной перспективе обеспечивает увеличение запасов углерода в биомассе на севере Сибири. Наши результаты позволяют сделать приблизительные оценки связывания углерода в биомассе за счет продвижения лесотундрового экотона в высотном направлении. Так, при постоянном увеличении среднего возраста лесных насаждений в направлении от тундры до сомкнутых лесов величина связывания углерода будет пропорциональна скорости роста лесных формаций. За счет высокой роли корневой биомассы деревьев (35 %) на анализируемом высотном профиле (из расчета влажного веса изъятых в полевых условиях восьми корневых систем) большая часть углерода будет аккумулироваться именно в подземной биомассе. Подобные оценки (36 %) получены для Полярного Урала (Deví et al., 2008), тогда как на ВГЛ в условиях швейцарских Альп этот показатель у лиственницы составляет не более 27 % (Bernoulli, Körner, 1999). Также повышению пула углерода способствует увеличение корневой биомассы

кустарников и кустарничков, которая, по некоторым данным для Полярного Урала, содержит в три раза больше углерода по сравнению с наземной биомассой (Andreyashkina, Peshkova, 2005).

Несмотря на то, что средняя скорость связывания углерода в биомассе дерева при таких условиях будет варьировать в диапазоне от 2 до 10 г С м⁻² год⁻¹, основной вклад в увеличение углерода сложится именно за счет деревьев, поскольку биомасса кустарников и кустарничков значительно меньше (Рисунок 4.3).

Предполагаемый объем связанного углерода значительно ниже по сравнению с управляемыми быстрорастущими лесами умеренных зон. Так, по данным Янсенса с соавторами (Janssens et al., 2003), среднее поглощение углерода европейскими лесами составляет 50 г С м⁻² год⁻¹, однако большая часть чистого прироста леса удаляется за счет рубок. Данные по Уральскому региону показали значительные различия в поглощении углерода в разных экотонах: альпийском (864 до 960 м н. у. м.) и арктическом, представляющем собой переходную зону между закрытыми пойменными лесами и открытыми или островными сообществами горных лесов на тундровой многолетней мерзлоте (Usoltsev et al., 2014). Согласно этим данным, существуют большие различия в углероде наземной биомассы обоих экотонов вдоль высотного градиента. В экотоне ВГЛ отмечено 19-кратное падение запасов углерода между нижним и верхним высотными уровнями. В арктическом экотоне запас углерода наземной биомассы лесов с одинаковой плотностью (от 1300 до 1700 деревьев на га) был в 7 раз больше в пойме реки и в 5 раз больше в спелых густых лесах, чем в лесах с низкой плотностью на более высоких уровнях. Такие данные хорошо соотносятся с нашими измерениями, где различия в накоплении углерода от нижнего к верхнему уровню профиля варьируют почти в 8 раз (по средним оценкам, от 19.1 до 2.4 т С га⁻¹), что соответствует данным, полученным для арктического экотона Уральского региона.

С одной стороны, такие результаты противоречат резкому увеличению биомассы от безлесной тундры к лесу (Рисунок 4.4), где скорость перехода от прорастания семян к сомкнутому древостою достаточно медленная, и поэтому чистое поглощение углерода растительностью невелико. Более того, незначительное

увеличение ширины колец уже укоренившихся деревьев в течение XX века указывает на небольшую скорость связывания углерода в более старых насаждениях экотона лесотундры.

Однако расширение зоны лесов может быть дополнительным фактором при увеличении накопления углерода в таких средах, как почвы, либо непосредственно за счет увеличения поступления подстилки, либо косвенно через изменение микроклимата (Charin et al., 2005; Sturm et al., 2005). Сравнительные исследования лесной и тундровой экосистем на северо-западе Аляски показывают, что накопление надземного углерода за счет продвижения древесной растительности может быть более чем компенсировано подземными потерями углерода (Wilmking et al., 2006). Напротив, незначительные изменения в накоплении углерода в почве наблюдались в экотонах лесотундры Уральских гор (Kammer et al., 2009). В случае исследований, проведенных в горах Путорана, из-за отсутствия данных о почвенном углероде можно лишь сделать предположения о потенциальном воздействии роста лесов на почвенный углерод и, следовательно, на общее накопление углерода в экосистеме. Однако на настоящий момент выявлено, что современное продвижение лесов в горную тундру является лишь незначительным стоком углерода вследствие достаточно медленных темпов изменений запасов углерода в биомассе, которые также вызывают потенциальные изменения запасов углерода в почве.

Выводы

1. В продвижении древесной растительности в горах Путорана в течение XX века произошли существенные изменения, выявленные при комплексном анализе динамики структуры и биомассы вдоль высотного градиента через экотон лесотундры.
2. Основным фактором продвижения ВГЛ является климат. Выживаемость самосева лиственницы и ее дальнейший рост в направлении расширения и продвижения верхней границы леса возможны за счет увеличения количества зимних осадков на 25–70 %.

3. Достаточно успешное возобновление лиственницы Гмелина на современной ВГЛ позволяет говорить о продолжении процессов залесения высокогорной тундры на 30–50 м (по абсолютным высотным отметкам) выше по отношению к существующей ВГЛ в начале прошлого века.
4. Структура и общий запас биомассы сильно варьируют вдоль высотного трансекта. Наибольшее биоразнообразие отмечается в верхней части профиля на границе с тундрой за счет высокого проективного покрытия травяно-кустарничковой растительности и большого включения тундровых видов.
5. Надземная биомасса значительно больше в сомкнутых лесах надпойменных террас на первом высотном уровне.
6. Аккумуляция биомассы в верхней части высотного градиента мало, и, как следствие, скорость связывания углерода в биомассе достаточно низка и составляет от 2 до 10 г С м⁻² год⁻¹.

ГЛАВА 5. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ДАННЫХ ДИНАМИКИ РАДИАЛЬНОГО ПРИРОСТА ХВОЙНЫХ ПРИ ОЦЕНКЕ РАЗВИТИЯ ЭКОСИСТЕМ ЗАБОЛОЧЕННЫХ ТЕРРИТОРИЙ

5.1. Введение

Занимая значительную часть территории России, болотные экосистемы играют важную роль в депонировании углерода и круговороте основных биогенных элементов в целом (Алексеев, Бердси, 1994; Вомперский и др., 1999; Вомперский и др., 2011). Представляя собой существенную часть мировых заболоченных площадей (Global peatland database), экосистемы болот России представлены в широкой амплитуде географических условий, что обуславливает и широкий спектр типов заболоченных территорий (Вомперский и др., 2011). Согласно болотному районированию Н.Я. Каца (Кац, 1971), почти 20 % площади всех болот в мире составляют мерзлые – полигональные (5.3 %) и бугристые (14.5 %). В России же в зоне распространения многолетней мерзлоты находится более 75 % площади заболоченных земель, включая собственно болота (65 %) (Вомперский и др., 1994, 1999).

Выполняя функцию долгосрочного депонирования углерода из атмосферы, болотные экосистемы сопоставимы по скорости C-депонирования с основными типами экосистем (Вомперский и др., 1999; Швиденко и др., 2000, 2001). Существует ряд возможностей оценки годового прироста сфагновых и гипновых мхов, участвующих в торфонакоплении, с учетом темпов годового прироста и разложения в слоях разных возрастов. Однако получить такие данные очень сложно, поскольку измерения необходимо проводить в течение многих лет в болотных экосистемах из разных природно-климатических зон (Базилевич, 1993; Boreal peatland ecosystems, 2006). Для решения этой проблемы используются различные методы. Чистая эффективность экосистемы по накоплению углерода (NEE), усредненная за многие годы (сотни и тысячи лет), рассчитывается по толщине слоя торфа и базальному возрасту, определенным с помощью радиоуглеродного метода (Вомперский и др., 1999). Напротив, прямые измерения потоков углерода над болотными экосистемами выявили годовые колебания величины NEE (Титлянова и др., 2000). Средняя

скорость накопления торфа, усредненная за многие годы, часто определяется с использованием модели вертикального роста болот, основанной на сомнительных предположениях (Clymo et al., 1998).

Однако депонирующая функция болотных экосистем, как говорилось выше, значительно зависит от подстилающей поверхности болот. В Северном полушарии до 24 % ее приходится на долю многолетней мерзлоты (Zhang et al., 1999; 2000), которая также является важным компонентом широко распространенного циркумполярного бореального лесного биома. От состояния верхнего слоя многолетнемерзлых грунтов (сезонного оттаивания и замерзания) в значительной степени зависят как почвообразовательные процессы (Ершов, 1994, 1995; Лупачев, Губин, 2008), так и состояние растительности в целом, которое полностью определяется водообеспечением и транспортом питательных веществ (Sugimoto et al., 2002; Saurer et al., 2016; Prokushkin et al., 2018).

Последствия глобального изменения климата для различных компонентов многолетней мерзлоты имеют широкий охват, как пространственный, так и временной (Grosse et al., 2016). Причем при прогнозируемом потеплении (IPCC, 2013) ожидаются значительные экологические последствия, выходящие далеко за пределы самой многолетней мерзлоты, особенно выраженной в районах высоких северных широт (McGuire et al., 2002; Pokrovsky et al., 2005). Эти последствия касаются, в частности, тесной взаимосвязи гидрологических и биогеохимических процессов, происходящих в мерзлотных экосистемах (Chadburn et al., 2017; Lawrence, Slater, 2005; Nelson et al., 2001; Schuur et al., 2015).

Наряду с климатическими изменениями, значительно влияющими на бореальную биоту, существенным фактором, который определяет структуру и видовой состав бореальных лесов, произрастающих в условиях многолетней мерзлоты, являются пожары (Sofronov, Volokitina, 2010). Они существенно влияют как на энергообмен в экосистемах в целом, так и на биогеохимию, гидрологию, депонирование углерода (Conard, Ivanova, 1997; Certini, 2005). Хотя ранее утверждалось, что частота и интенсивность лесных пожаров будут увеличиваться при повышении температуры (Kharuk et al., 2013), все еще мало изучено, насколько пожары прямо и косвенно будут способствовать изменениям сезонно оттаивающего

горизонта многолетней мерзлоты, так называемого активного слоя (Permafrost Subcommittee, 1988). Поскольку большая часть территории с многолетней мерзлотой на севере Евразии покрыта нетронутыми лиственничными (*Larix spp.*) лесами (Абаимов и др., 1997), а лесные пожары являются естественным компонентом этих бореальных экосистем, возможные воздействия огня на динамику активного слоя многолетней мерзлоты остаются неоцененными в достаточной степени. Эта задача является актуальной и для принципиального понимания скорости и количества выделения углерода и метана, которые могут высвободаться в результате таяния многолетней мерзлоты при условии продолжающегося потепления (Anisimov, 2007; Koven et al., 2011; Schaefer et al., 2011; Schuur et al., 2015). Таким образом, на потоки парниковых газов из криосферы в атмосферу могут в достаточной степени влиять изменения частоты, интенсивности и пространственного распределения лесных пожаров и их влияние на динамику активного слоя мерзлоты, и в том числе аккумуляция углерода в почвенном покрове, включая значительную площадь заболоченных земель.

5.2. Оценка скорости торфонакопления и аккумуляции углерода болотными экосистемами, рассчитанной по древесным кольцам деревьев в условиях средней тайги Приенисейской Сибири

В данном разделе апробирована методика оценки средней скорости торфонакопления. Этот метод сочетает в себе теоретический и экспериментальный подходы к проблеме и имеет следующие особенности: (1) он может быть применен к большому количеству болотных экосистем и (2) он основан на характеристиках торфяников, которые можно относительно легко измерить.

Измерения высоты мха до уровня корневой шейки деревьев на трех болотах показали, что укоренение сосны встречается на глубине от 8.5 до 65.0 см сфагнового слоя у деревьев разных возрастов. Глубина залегания семян сосны соответствует величине верхнего (торфогенного) слоя, который относится к наиболее деятельному в углеродоаккумулятивном отношении слою торфяной залежи (т. е. к собственно

торфяной почве) и составляет преимущественно верхний 40-сантиметровый пласт (Ефремов и др., 1994). Возраст использованных в анализе деревьев варьировал от 7 до 136 лет, а анализ радиального прироста каждого дерева показал, что минимальное значение ширины годичного кольца соответствует, как правило, началу роста дерева и составляет 0.03–0.08 мм. В то же время с возрастом значения ширины годичного кольца увеличиваются значительно (> двадцати раз) и в среднем достигают у отдельных деревьев 0.8–1.7 мм.

В теоретическом анализе максимально опирались на измеряемые характеристики торфяной залежи, преимущественно в ее деятельном слое (горизонты 1–4, представленные на Рисунке 5.1).

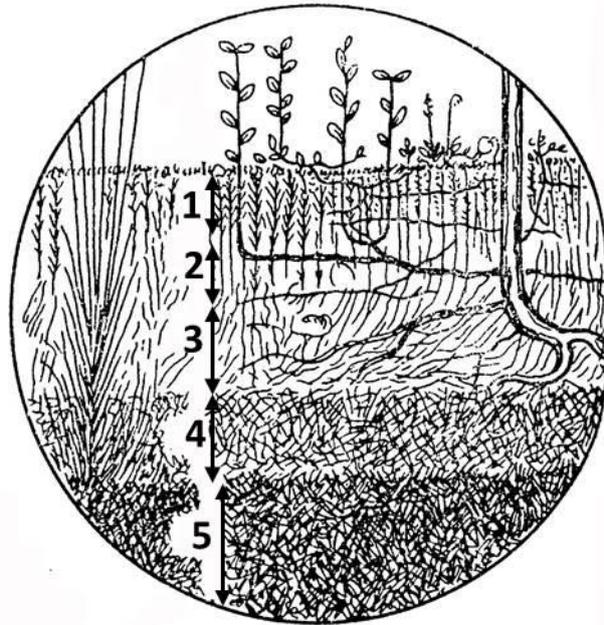


Рисунок 5.1. Горизонты мохового покрова и торфяной среды (по М.С. Боч и В.В. Мазинг, 1979, с изменениями): 1 – живой части сфагновых и других мхов, 2 – отмершего сфагнома и поверхностных частей корневых систем, 3 – аэробного торфообразования, интенсивного разложения растительного материала и распространения основной массы корней, 4 – временно аэробного торфообразования, 5 – постоянно анаэробного торфообразования

Биомасса торфяной залежи была охарактеризована возрастным распределением $m(\tau, t)$, где τ – возраст слоя в момент времени t .

Динамика описывается возрастным уравнением:

$$\frac{dm}{dt} + \frac{dm}{d\tau} = -\lambda(\tau, t) \cdot m(\tau, t), \quad (1)$$

где $\lambda(\tau, t)$ – скорость разложения при начальных условиях, которые удовлетворяют следующему соотношению:

$$m(\tau, t) \Big|_{\tau=0} = P(t), \quad (2)$$

где $p(t)$ – ежегодная продукция (прирост) мха.

Рассмотрим частный случай, когда ежегодная продукция мха постоянна и равна средней многолетней величине, а скорость накопления (прироста) зависит только от возраста. Тогда решение уравнения (1) имеет простой вид:

$$m(\tau) = pe^{-\int_0^{\tau} \lambda(\xi) d\xi}.$$

При известном параметре возраста τ колонки мха высотой $h(\tau)$ ее биомасса $M(\tau)$ может быть вычислена по следующей формуле:

$$M(\tau) = \int_0^{\tau} m(\xi) d\xi \quad \text{и} \quad \frac{dM}{d\tau} = m(\tau). \quad (3)$$

С увеличением возраста и, соответственно, глубины моховой колонки скорость разложения падает до нуля, и $M(\tau)$ будет практически иметь вид линейной функции с углом наклона $m(\infty)$. По мере роста (накопления) торфяной залежи разложение органики в ранее сформировавшихся (нижних) слоях приводит к уплотнению торфа, а в общем случае – к изменению плотности торфяной залежи на разной глубине. При начальной толщине слоя $x(0)$ она уменьшается и при возрасте τ равна $x(\tau)$. Тогда плотность слоя можно записать как

$$\rho(\tau) = m(\tau) / x(\tau). \quad (4)$$

Функция $x(\tau)$ равна $dh/d\tau$, поскольку

$$h(\tau) = \int_0^{\tau} x(\xi) d\xi \quad (5)$$

Ключевой функцией в динамике торфяной залежи является скорость разложения органики с возрастом слоя $\lambda(\tau)$. Ее можно оценить, если известны p и $M(\tau)$. На Рисунке 5.2 приведены сопоставление массы колонки в зависимости от ее возраста $M(\tau)$ при двух вариантах расчета и измеренные данные.

В расчетах ограничились наиболее простыми случаями, когда скорость разложения λ не зависит от возраста и равна а) 0.005 при величине продукции $p = 120 \text{ г}\cdot\text{год}^{-1}$ и б) 0 при величине продукции $p = 80 \text{ г}\cdot\text{год}^{-1}$. Из рисунка видно не только хорошее качественное, но и количественное соответствие между ними. Т. е. комбинированный подход с применением теоретического анализа и практически полученных в реальных экосистемах данных позволяет качественно оценивать динамику биомассы торфяной залежи с большей достоверностью.

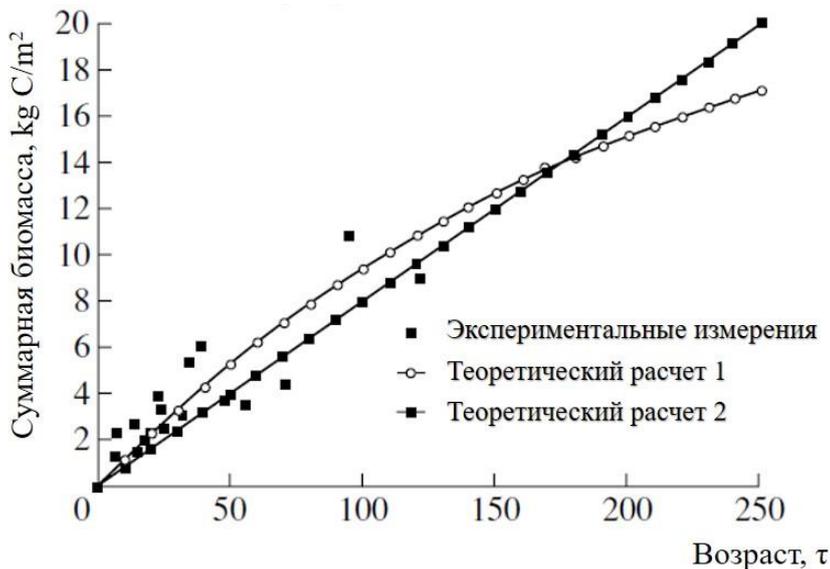


Рисунок 5.2. Биомасса сфагновой колонки $M(\tau)$ в зависимости от возраста τ . Прямые измерения и два варианта расчета: теоретический расчет 1 (при $p = 0.12$ и $\lambda = 0.005$) и теоретический расчет 2 (при $p = 0.08$ и $\lambda = 0$)

Для оценки баланса углерода необходимо соотнести два основных его параметра: *годовое аккумулярование*, выраженное через годичный прирост фитомассы мха, и *эмиссию*, обусловленную разложением, т. е.

$$C_{in} = \rho \quad , \quad (6)$$

$$C_{out} = \int_0^{\infty} \lambda \cdot m(\tau) \cdot d\tau . \quad (7)$$

Разность составит:

$$C_{in} - C_{out} = \rho - \int_0^{\infty} \lambda \cdot m \cdot d\tau = \rho - \left(- \int_0^{\infty} \frac{dm}{d\tau} d\tau \right) = \rho - (\rho - m(\infty)) = m(\infty). \quad (8)$$

Именно эта величина и используется как наиболее адекватная оценка **длительного аккумулярования углерода в болотных экосистемах** (Вомперский и др., 1999).

По нашим теоретическим расчетам (вариант 1), NPP (p) составляет $120 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$ в случае отсутствия разложения в возрасте колонки свыше 130 лет ($\lambda(\tau) = 0, \tau > 130$), кривая $M(\tau)$ будет иметь в дальнейшем вид линейной функции с углом наклона, равным $m(\infty)$, а p составит $\sim 50 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$. Такая оценка соответствует прямым измерениям аккумулярования углерода ($49\text{--}52 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$) в данной болотной экосистеме (Schulze et al., 2002). Следует отметить, что оценки, приведенные в данной статье, и оценки, полученные путем аппроксимации функции $M(\tau)$ прямой линией (вариант 2), дают значительно завышенные показатели NPP ($80 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$).

Измерения абсолютного возраста сосны для трех разных по гидрологическим условиям болот показали, что максимальный возраст сосны, растущей на болотах разных типов, неодинаков (Рисунок 5.3). Для более влажных мезотрофных (в) и смешанных (а) болот возраст сосны изменяется в пределах от 5–7 (для проростков) до 120–140 лет. На болотах мезотрофного типа, но с меньшей степенью увлажнения (б) возраст сосны составил от 17 до 83 лет. Такое разделение по возрастной структуре деревьев сосны сохранилось и при оценке связи между абсолютным возрастом деревьев и мощностью моховых колонок. В первой и второй группах

болот наблюдается линейная зависимость между этими параметрами вплоть до 40–45 и 55 лет возраста сосны соответственно, после чего рост мха резко замедляется. В среднем значение годового прироста мха составляет приблизительно 0.9–1.25 см/год в первой группе и 0.5–0.7 см/год во второй. Для последних 30 лет линейный прирост торфяной колонки составил приблизительно 1.0 см/год. Данный показатель тесно связан с прямыми измерениями годичного прироста, проведенными для мха *Hylocomium splendens* (Глава 3, раздел 3.4), который в среднем по всем исследуемым участкам составил 1.0–1.2 см/год.

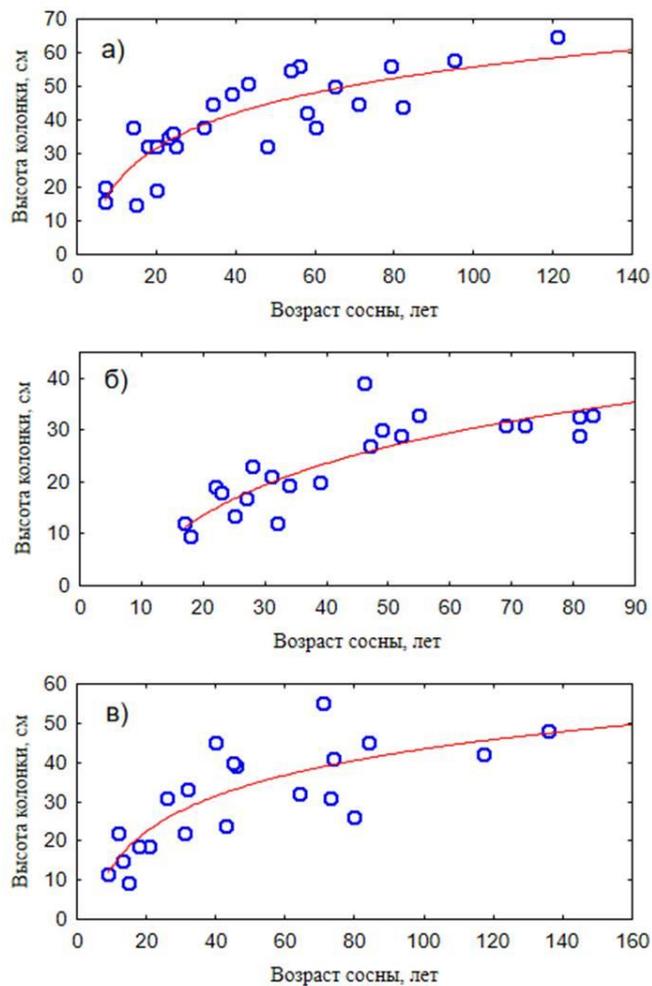


Рисунок 5.3. Связь возраста болотной сосны с высотой торфяной колонки для болот разного типа питания: смешанного (а), мезотрофного с меньшей (б) и большей (в) степенью увлажнения

Таким образом, аппроксимация прямых измерений возраста сфагновых колонок по возрасту укоренившихся деревьев сосны в различных болотных экосистемах даже в диапазоне возрастов до 100–120 лет позволяет использовать кривую для оценки средних значений: а) годового прироста мха; б) годового накопления торфа, что соответствует линейным участкам кривой аппроксимации на начальном и конечном ее этапе (Рисунок 5.4).

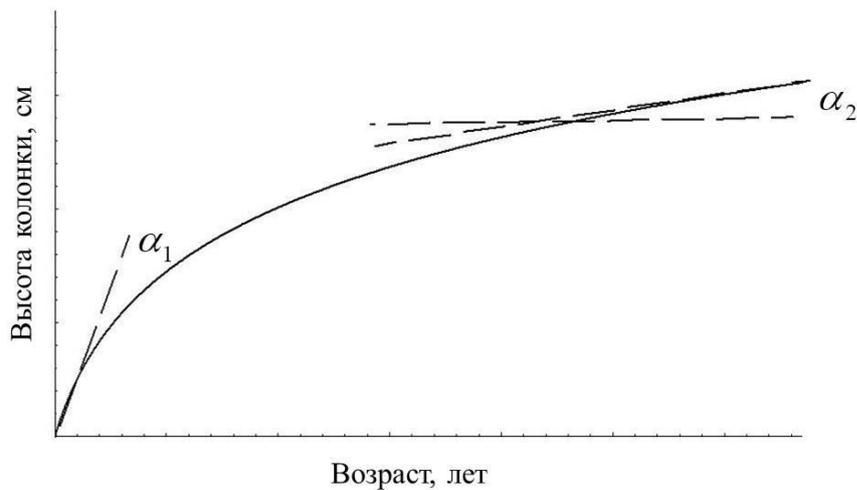


Рисунок 5.4. Оценка годового прироста мха (α_1) и торфонакопления (α_2) по возрасту торфяной колонки

Достоверность оценок зависит от числа измерений деревьев и колонок, точности определения возраста и пространственной вариабельности в скорости роста торфяной залежи. Тем не менее при проведении масштабных исследований роста болот такой теоретико-экспериментальный метод, базирующийся на дендрохронологических данных, может быть эффективно использован.

5.3. Расчет долгосрочной динамики сезонно-талого слоя (СТС) почв после пожаров в условиях многолетней мерзлоты по древесным кольцам деревьев лиственницы Гмелина

В данном разделе представлено исследование по оценке долгосрочной динамики сезонно-талого слоя почв после прохождения сильного пожара 1899 года в экосистеме сфагновых лесных болот Центральной Эвенкии, основанное на изучении формирования древесных колец лиственницы Гмелина послепожарной генерации. Была проведена проверка гипотезы о том, что вызванные пожаром изменения глубины активного слоя многолетней мерзлоты напрямую связаны со скоростью восстановления термоизолирующего растительного покрова, и поэтому восстановление первоначальных позиций мерзлоты может занимать несколько десятилетий.

Датировка спилов деревьев с явно выраженными пожарными подсушинами на участке **Vog-perm** позволила определить календарный год последнего крупного пожара (Рисунок 5.5) – 1899-й.

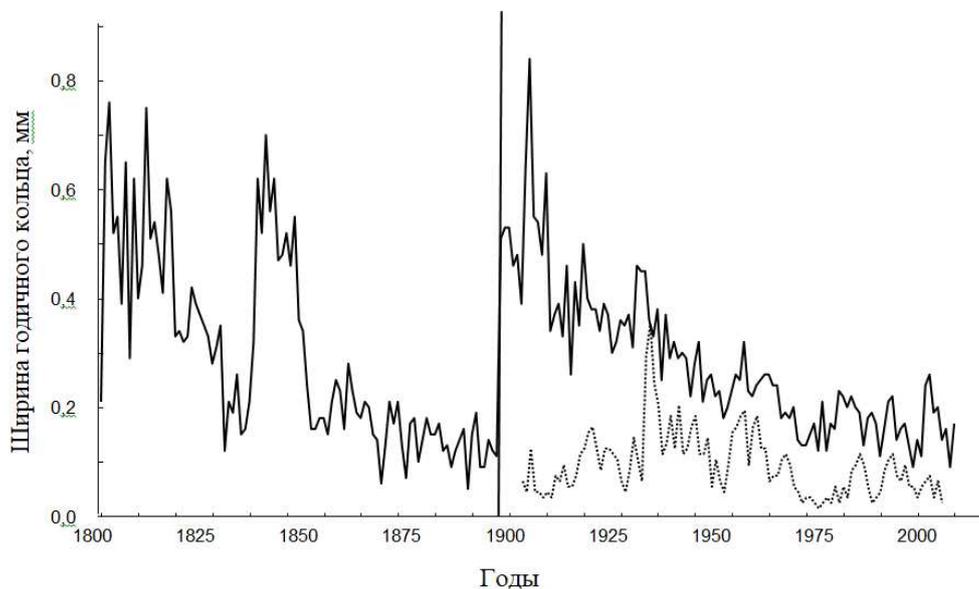


Рисунок 5.5. Древесно-кольцевые хронологии лиственницы Гмелина для участка, пройденного пожаром (сплошная линия – оставшиеся в живых с пожарными подсушинами, пунктирная линия – деревья послепожарной генерации, вертикальная линия соответствует пожарному году)

После прохождения пожара была уничтожена вся растительность, включая древесные виды, кустарники и весь моховой слой, сложенный как гипновыми, так и сфагновыми мхами (см. раздел 2 – описание лесорастительных условий участка), что практически моментально привело к существенному увеличению глубины сезонного оттаивания почвенного горизонта на протяжении последующих нескольких десятков лет.

Дальнейшее сукцессионное восстановление растительного и почвенного (мохово-лишайникового) покрова, выполняющего в значительной степени теплоизолирующую роль, напрямую влияет на условия роста и температурный режим корнеобитаемого слоя почвы (Прокушкин и др., 2002). Так, по экспериментальным данным, полученным на постоянных пробных площадях Эвенкийского ОЭП, показано, что на разных стадиях (временных интервалах) восстановления экосистем после пожаров температурный режим почвенного горизонта значительно разнится с режимом контрольных участков, не пройденных ранее пожарами (Рисунок 5.6). В связи с этим можно предположить, что скорость восстановления допожарного уровня многолетней мерзлоты, отступившей на значительную глубину после пирогенного воздействия, напрямую связана со скоростью нарастания мохового покрова.

Скорость возобновления лиственницы была максимальной в первые десятилетия после лесного пожара из-за: а) благоприятного гидротермического режима почвы, б) отсутствия мощного почвенного покрова, уничтоженного пожаром и являющегося главным сдерживающим фактором возобновления лиственницы в данных условиях (Abaimov et al., 2000). Подавляющее большинство деревьев проросло в течение первых 10 лет после пожара (50 %), а все всходы лиственницы из анализируемых образцов появились в течение первых 34 лет после пожара, т. е. между 1899 и 1932 годом. Таким образом, возраст отдельных деревьев лиственницы, использованных в анализе, варьирует от 71 до 103 лет, в среднем же он составляет 91 ± 9.4 года.

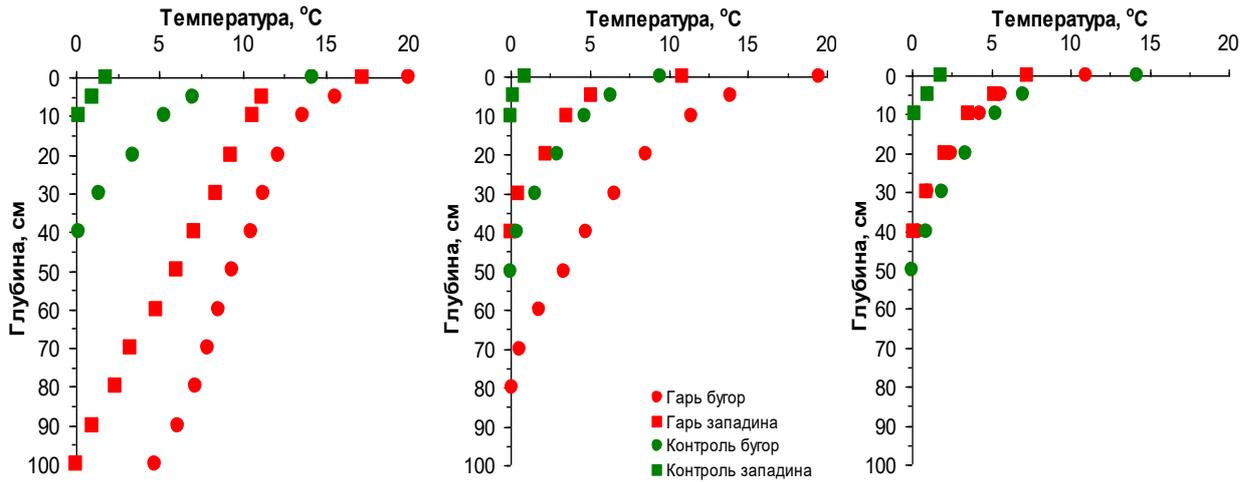


Рисунок 5.6. Температура почвенного профиля (середина вегетационного сезона) в разных условиях микрорельефа на пробных площадях Эвенкийского ОЭП, пройденных пожаром 2 (а), ~25 (б) и ~55 (в) лет назад (Prokushkin et al., unpublished)

Благоприятные условия, возникшие после пожара, такие как уничтожение напочвенного покрова, который является значительным ограничителем для прорастания семян лиственницы, значительное сезонное оттаивание почвенного горизонта, минерализация, привели к успешному возобновлению (до 5700 шт. га⁻¹) и успешному укоренению лиственницы Гмелина на данном участке. В этот период благодаря значительному оттаиванию почвы рост корневой системы начинается в июне и может продолжаться на протяжении всего вегетационного периода. Важное значение в этот период имеет большее поступление в почву атмосферных осадков, которые при отсутствии развитого мохового покрова не задерживаются на поверхности, а проникая в полном объеме в почвенный горизонт, также способствуют более глубокому оттаиванию мерзлых грунтов. Восстановление живого напочвенного покрова происходит путем постепенного заселения поверхности почвы мхами в основном в горизонтальном направлении (например, прироста *Sphagnum*), тогда как вертикальный рост мхов, по данным некоторых авторов (Trumbore, Harden, 1997), происходит на постпирогенных участках лишь на отдельных элементах микрорельефа. По нашей оценке, длительность такого периода горизонтального роста составляет в среднем около 20 лет. При этом на ранних этапах

формирования мохового покрова при оптимальных гидротермических условиях (первые 20 лет после пожаров) более низкие скорости его вертикального прироста определяет еще и разложение нижних горизонтов опада (Прокушкин и др., 2006).

Постепенное нарастание в высоту напочвенного покрова, выполняющего в том числе и теплоизолирующую функцию, приводит с годами ко все меньшему оттаиванию мерзлоты в летний период и постепенному приближению уровня мерзлотного горизонта к допожарному положению. Разложение растительности в таких условиях минимально, что в свою очередь способствует максимально вертикальному росту мхов. В то же время недостаток тепла и сокращение продолжительности сезонного оттаивания мерзлоты на большей глубине приводит к прекращению камбиальной активности стволовой части лиственницы, которая постепенно становится погруженной в моховую подушку и превращается в условно «осевой корень» с нарастающими адвентивными (придаточными) боковыми корнями. При этом по мере вертикального нарастания моховой толщи происходят сезонный подъем фронта мерзлоты и постепенное прекращение радиального прироста древесины во все более верхних частях ствола-корня (Рисунок 5.7).

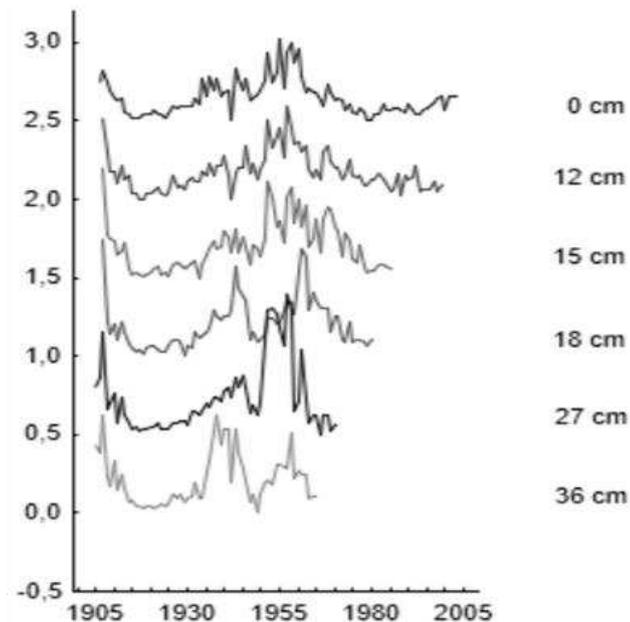


Рисунок 5.7. Пример перекрестной датировки секций одного дерева (№ 3) на разных уровнях от поверхности мха вглубь мерзлоты

Анализировались деревья, погребенные в многолетней мерзлоте под толщей мха мощностью в среднем 20–45 см, предварительно полностью изъятые из мерзлоты до уровня корневой шейки (Глава 2).

Перекрестная датировка показала высокую согласованность радиального прироста годовичных колец на разных глубинах почвенного горизонта (Таблица 5.1) с незначительными вариациями стандартного отклонения между сериями ($SD = 0.13–0.23$ для шести серий одного дерева).

Таблица 5.1. Коэффициенты корреляции между временными сериями дисков одного дерева на разной глубине (r значимы при $p < 0.05$, для $n = 59$)

Уровни ствола на глубине, см	Коэффициенты корреляции					
	0	12	15	18	27	36
0	1.00					
12	0.89	1.00				
15	0.80	0.88	1.00			
18	0.61	0.62	0.75	1.00		
27	0.76	0.83	0.79	0.51	1.00	
36	0.58	0.54	0.59	0.64	0.54	1.00

Сравнительный анализ хронологий, полученных для кросс-секций «осевых корней» с разных глубин для всех деревьев, также показал высокую согласованность радиального прироста вдоль погруженного ствола каждого дерева (Рисунок 5.8). Коэффициенты корреляции варьируют от 0.38 до 0.98 (значимы при $p < 0.05$). Наиболее тесная связь отмечается между приростом колец на спилах, ближайших по расположению друг к другу вдоль «осевого корня», наименее тесная – для кривых прироста на поверхности и на максимальной глубине, что согласуется с данными других авторов (Krause, Morin, 2005).

Перекрестная датировка годовичных колец на разных уровнях погребенного в моховую толщу ствола показала, что наблюдается сдвиг в датах формирования центрального и последнего из колец на разных глубинах (Рисунки 5.7, 5.8).

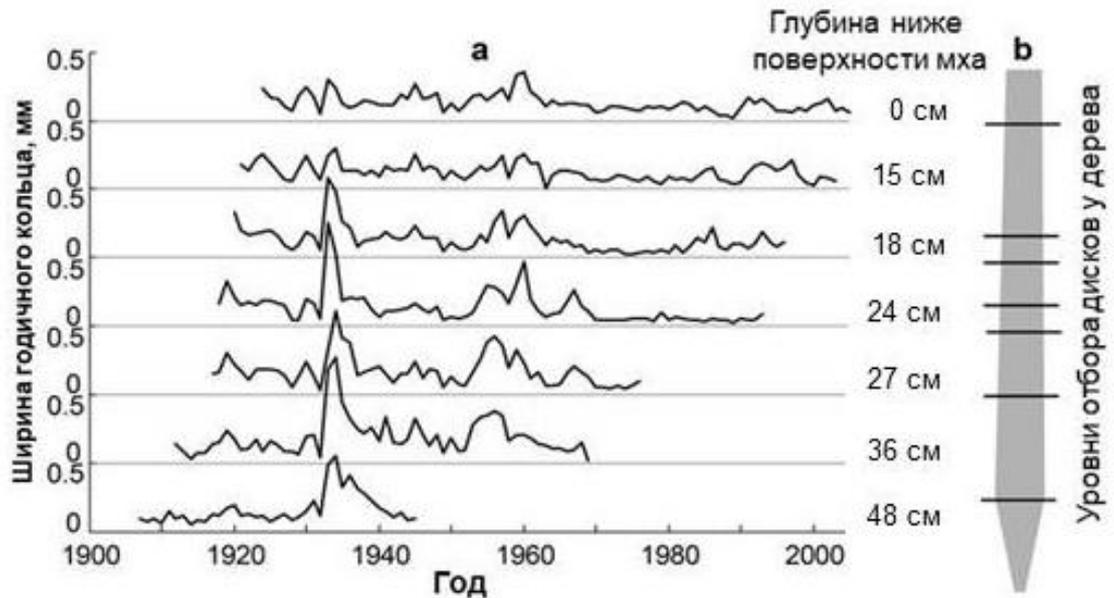


Рисунок 5.8. Древесно-кольцевые хронологии, полученные для семи секций дерева № 5 на разных глубинах от верхнего горизонта моховой подушки (а), методическое пояснение отбора секций (дисков) вдоль ствола-корня, по которым построены индивидуальные ДКХ (б)

Следует подчеркнуть, что для дисков на меньшей глубине характерны более поздние даты формирования как первого, так и последнего годовичных колец. Если рассматривать каждое дерево в отдельности, то различия в календарных датах первых внутренних колец у спилов, взятых на поверхности (0 см) и на уровне корневой шейки, составляют от 7 до 21 года. Это соответствует среднему для всех деревьев ежегодному вертикальному приросту $2.7 \text{ см} \pm 1.3 \text{ см}$. Для тех же спилов существенное различия (до 55 лет) в дате формирования внешних колец, которые являются последними из сформированных и указывают на дату прекращения формирования камбия на определенной глубине. Это приводит к тому, что продолжительность активности камбия условно «осевого корня» увеличивается

ближе к поверхности. В среднем для всех использованных в анализе деревьев разница между количеством сформированных годовичных слоев на уровнях поверхности мха (настоящее время) и наиболее глубоком (начало роста) составила 35.6 (\pm 13.1) года. Вариация для деревьев разных возрастов, например, генерации 1900–1932 годов, составила 6 и 58 лет соответственно. В целом подземные части ствола, находящиеся ближе к текущей поверхности мха, в среднем живут дольше, чем более глубокие слои ствола (Рисунок 5.8). Продолжительность камбиальной активности для стволов, погребенных на глубине 30–45 см, составила 24–69 лет. Ближе к поверхности напочвенного покрова (0 см) камбиальная активность длительнее и составляет для разновозрастных деревьев 61–97 лет.

Уменьшение числа сформированных годовичных колец деревьев по мере увеличения глубины является отличительной особенностью роста деревьев на мерзлотных почвах. При отсутствии многолетней мерзлоты абсолютный возраст деревьев отмечается на уровне корневой шейки и не прекращается со временем, то есть календарные даты последних сформированных колец на поверхности и на максимальной глубине совпадают (Trumbore, Harden, 1997; Schulze et al., 2002).

Таким образом, на Рисунке 5.8 хорошо видно, что деятельность камбия на все более близких к поверхности уровнях корня постепенно прекращается, что, очевидно, связано с влиянием подъема мерзлоты. По датам прекращения активности камбия на разных глубинах от поверхности органического горизонта на момент взятия образцов можно рассчитать скорость восстановления положения мерзлоты до допожарного уровня в связи с нарастанием мохового покрова.

Сезонная динамика температуры на разной глубине мохового покрова (Рисунок 5.9) подтверждает доминирующую роль низкой температуры как запускающего фактора прекращения этой активности.

Летом 2008 года температура на глубине 20 см достигла 2.3 °С, физиологически минимального порога для роста корней морозоустойчивых видов (Schenker et al., 2014), всего на несколько дней в первой половине июля и никогда не достигает даже 3.0 °С. На глубине 10 см температура становится $>$ 2.3 °С 31 мая. Тем не менее уровень 5 °С, который традиционно принят в качестве предела низких температур для ксилогенеза (Rossi et al., 2007, 2008; Körner, 2012) и порога для роста

корней и побегов *Larix decidua* Mill. (Häsler et al., 1999), достигается только в середине июня (14 июня).

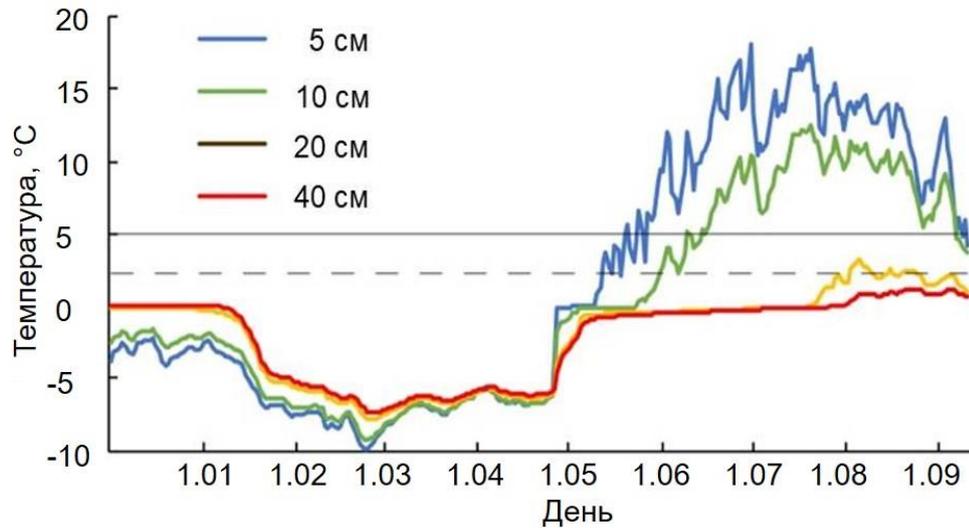


Рисунок 5.9. Пример динамики температуры на разной глубине мохового покрова (5, 10, 20 и 40 см) исследуемого участка. Температурные сенсоры были установлены в конце лета 2007 года. Прерывистая горизонтальная линия показывает уровень физиологически минимального порога для роста корневой системы мерзлотно устойчивых видов 2.3 °C (Schenker et al., 2014). Сплошная линия соответствует 5 °C, общепринятому порогу нижнего лимита температуры для ксилогенеза хвойных (Rossi et al., 2007, 2008; Körner, 2012)

Данные сезонного анализа роста в регионе свидетельствуют о том, что к этой дате уже завершено до 25 % окончательной ширины колец деревьев и началась лигнификация ранней древесины (Брюханова и др., 2013). Результаты дендроклиматического анализа также подтверждают, что наиболее важными для роста лиственницы являются погодные условия начального этапа вегетационного периода (Benkova et al., 2015; Kirilyanov et al., 2013, 2016).

Хотя данные о температуре для глубины 15 см не были измерены на данном участке, можно сделать вывод, что благоприятный для роста деревьев период на этой глубине слишком короткий и наступает лишь в конце сезона. Это подтверждается данными температурного режима почв в схожих условиях лесоболотного массива

среднего течения Н. Тунгуски (Рисунок 5.10), где в 2009 году проведены измерения торфа через каждые 5 см в различных растительных группировках в августе (Рисунок 5.11).

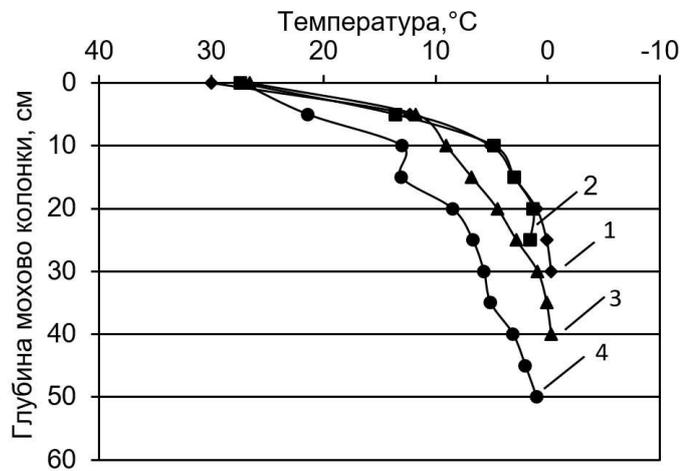


Рисунок 5.10. Температура торфяной колонки под различными растительными группировками вниз по профилю (1 – кустарничково-зеленомошная, 2 – кустарничково-травяно-зеленомошно-лишайниковая, 3 – кустарничково-травяно-сфагновая, 4 – кустарничково-сфагновая)

Данные показали, что даже при максимальном прогреве почв в конце вегетационного сезона минимальный уровень температур (5 °C) на глубине 15 см достигается в менее плотных группировках, сложенных кустарничково-сфагновой растительностью (Карпенко, Кнорре, 2011).

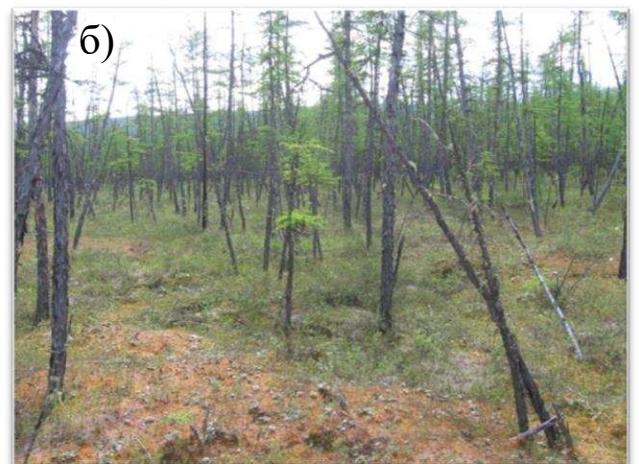


Рисунок 5.11. Лесоболотные массивы анализируемых участков в среднем течении р. Кочечум (а) и в среднем течении р. Н. Тунгуска (б) (фото А.А. Кнорре)

Вследствие удаления наземной растительности и лесного полога после пожара сезонное таяние многолетней мерзлоты начинается раньше весной, а через 1-2 года после пожара активный слой может достигать 1.5–2 м в конце лета (Абаимов и др., 1997; наблюдения на ППП Эвенкийского ОЭП, заложенных в 1980–2005 гг.). Дождевая вода, которая не перехватывается наземной растительностью, обеспечивает дополнительный поток тепла из атмосферы в почву. Эти благоприятные условия стимулируют успешную регенерацию лиственницы (плотность древостоя составляет 5700 деревьев/га) и формирование систем глубокого укоренения. Сезонный рост деревьев может продолжаться с конца мая до конца вегетационного периода (начало сентября) в течение первых лет после пожара. Напочвенный покров в этот период в основном представлен отдельными участками сфагнома и другими видами, которые распространяются в основном горизонтально и со временем занимают всю площадь. Вертикальный рост сфагнома происходит в основном при росте в микропонижениях. По нашим оценкам (Прокушкин и др., 2006), продолжительность этого периода составляет около 20 лет (обозначено как этап I на Рисунке 5.12). В этот период скорость разложения подстилки высока благодаря оптимальным гидротермическим условиям, а вертикальные темпы роста мхов низкие.

Ранее установлено, что в торфяных почвах криолитозоны в целом, в отличие от подобных почв Западной Сибири, интенсивность микробиологических процессов, как и наиболее высокая численность микроорганизмов, приурочены к верхнему слою торфа (Добровольская, 2002; Гродницкая, Сорокин, 2004; Головченко и др., 2007). По данным Гродницкой с соавт. (Гродницкая, 2013), в исследуемых болотных комплексах бассейнов рек Кочечум и Н. Тунгуска микробиологическая активность напрямую зависит от близости расположения горизонта многолетней мерзлоты. Также установлено, что трансформация органического вещества в торфяных почвах данных участков осуществляется в основном олиготрофным бактериальным комплексом, на долю которого приходится 88–98 % от общего числа микробионтов. Содержание углерода же в данных почвах слабо варьирует по профилю и составляет 48–49 %, что немного ниже средней, характерной для верховых торфяных почв Сибири.

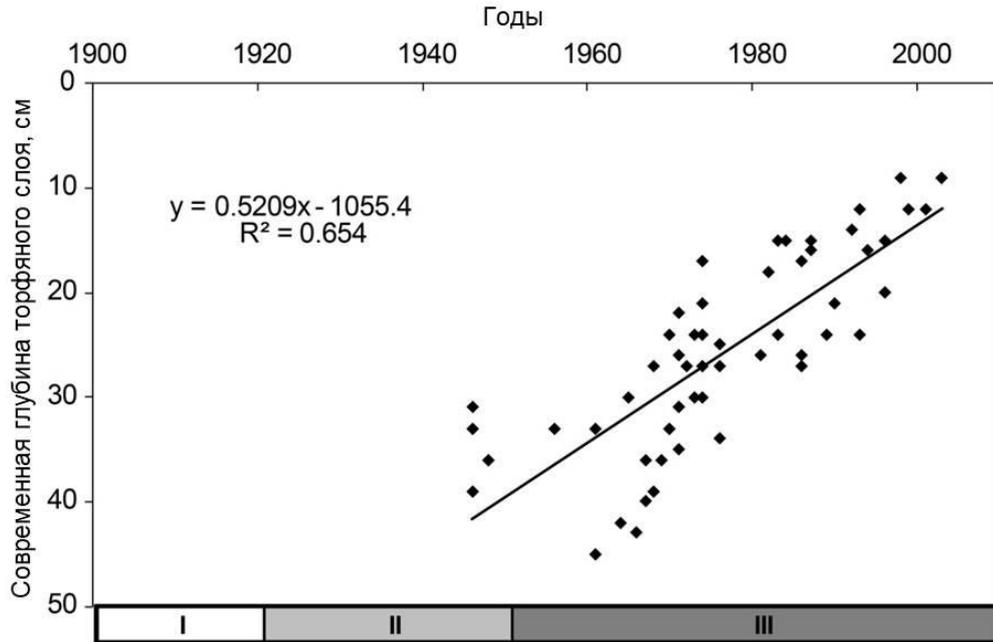


Рисунок 5.12. Даты прекращения камбиальной активности погребенных в мох частей ствола в зависимости от глубины нахождения участка ствола в моховой подушке. Линия представляет метод наименьших квадратов скорости «поднятия» вечной мерзлоты. I – период увеличения толщины активного слоя и «горизонтального» распределения мохового покрова, когда изолирующий моховой слой постепенно занимает площадь, II – период вертикального роста мхов до высоты около 15 см, что имеет решающее значение для подавления камбиальной активности лиственницы, III – период возвращения к допожарному положению многолетней мерзлоты, следующий за ростом мохового слоя

Формирование сплошного растительного покрова изолирует почву. Вертикальный рост сфагнума приводит к задержке сезонного оттаивания мерзлоты летом и постепенному уменьшению глубины активного слоя почвы из года в год. Наши данные свидетельствуют о том, что так называемое поднятие многолетней мерзлоты приводит к постепенной гибели погребенного ствола, а также придаточных корней под слоем мха.

Прекращение формирования камбия в погребенных стволах началось в 1950-х годах на глубине ~ 40 см. Если *Sphagnum* необходимо около 20 лет, чтобы

максимально сформировать горизонтальное проективное покрытие (Прокушкин и др., 2006), то за последующие 25–30 лет происходит вертикальный рост мохового покрова со скоростью около 0.5–0.6 см/год (Прокушкин и др., 2006; Knorre et al., 2006), позволяющий сформировать слой мощностью около 15 см. Как показали наши данные, этого достаточно для начала прекращения камбиальной активности погруженного в мох ствола лиственницы на более глубоких уровнях торфа (период II на Рисунке 5.12). Поскольку слой торфа продолжает расти, вечная мерзлота также ежегодно «поднимается» к своему первоначальному допожарному уровню, и прекращение камбиальной активности происходит на все более высоких уровнях вдоль погребенных стволов (период III на Рисунке 5.12).

Данные на Рисунке 5.12 дают оценку скорости «подъема» многолетней мерзлоты после пожара, то есть уменьшения глубины сезонного оттаивания почвы после 1950-х годов. Средний наклон линии регрессии (0.52 см/год) указывает на скорость прекращения камбиальной активности погребенных в мох частей ствола на разной глубине торфяной колонки (мохового слоя) в результате «поднятия» многолетней мерзлоты (уменьшение активного слоя почвы). Наша оценка скорости возврата многолетней мерзлоты на допожарный уровень (0.52 см/год) вполне соответствует скорости вертикального роста мха в северных экосистемах (Прокушкин и др., 2006; Knorre et al., 2006). Некоторое различие в скорости нарастания мерзлоты между деревьями (Рисунок 5.12) может быть связано с различием в гидротермических условиях на разных элементах микрорельефа (бугры, западины) (Рисунок 5.10) и изменениями плотности изолирующего мохового покрова.

5.4. Заключение и выводы по Главе 5

В главе представлены два метода оценки динамики болотных экосистем разных типов и природных зон.

Для болот, характеризующих гетеротрофные комплексы среднетаежной подзоны Приенисейской части Западной Сибири, приводится теоретико-экспериментальный метод оценки годичной продукции мхов и накопления торфа с

использованием дендрохронологического метода определения возраста сосны, произрастающей в сфагновой ассоциации. Оценки годичной продукции сфагновых мхов и накопления торфа с использованием этого метода показали хорошее соответствие прямым данным измерений годичного прироста, а также годичному аккумулярованию углерода в торфяной залежи.

Полученные данные по возрасту пожара, началу лесовосстановления на участке, подверженном пожару, возрасту деревьев послепожарной генерации, процессам приостановки камбиальной активности стволов на разных глубинах современного напочвенного покрова, а также скорости формирования напочвенного мохового покрова после пожара (Прокушкин и др., 2006) позволяют теоретически реконструировать изменения глубины сезонно оттаивающего верхнего слоя многолетней мерзлоты и динамики конкретной лесоболотной экосистемы за последнее столетие (Рисунок 5.13).

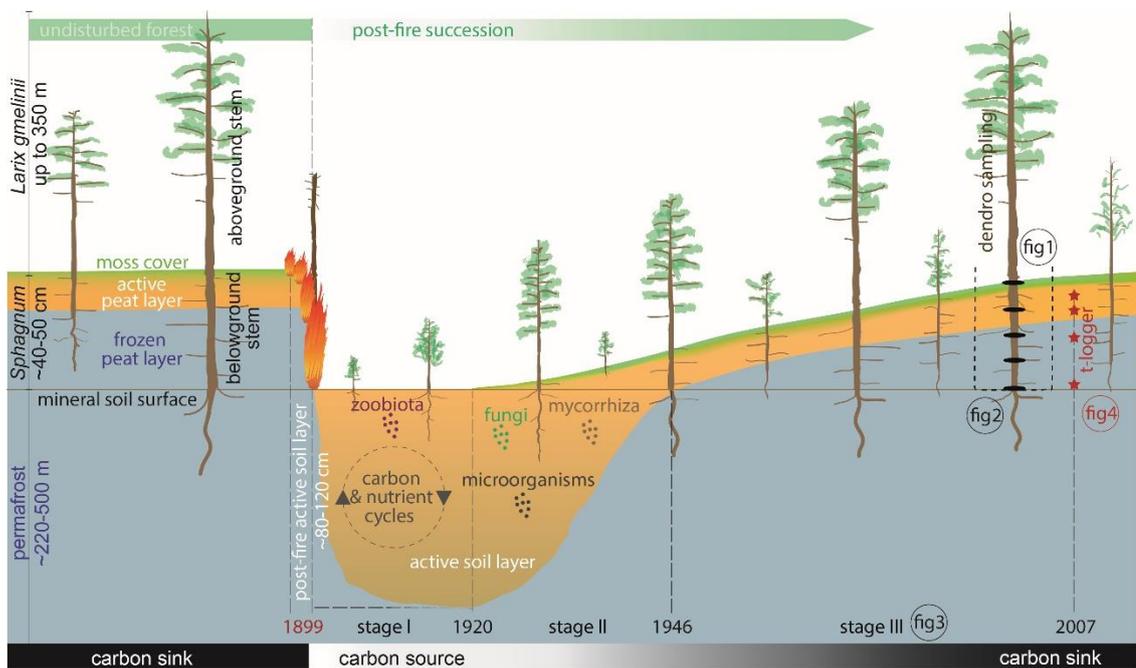


Рисунок 5.13. Схематическое представление послепожарного изменения существования отдельной облесенной болотной экосистемы в условиях непрерывного залегания многолетней мерзлоты в Эвенкии. Диаграмма показывает основные особенности стадий развития экосистемы после пожара 1899 года (из Knorre et al., 2019)

Для лесоболотных экосистем смешанного типа питания на мерзлотных почвах Центральной Эвенкии приводится методика оценки послепожарной динамики сезонно-талого слоя, основанная на перекрестной датировке дат формирования годовых колец на разных уровнях стволов лиственницы Гмелина, погребенных в толще сформировавшегося после пожара мохового покрова.

Данное исследование подтверждается прямыми измерениями состояния глубины и гидротермического режима активного слоя в разных лесных экосистемах, пострадавших от пожаров за последние десятилетия. Данные показывают, что предлагаемая методика успешно реконструирует динамику восстановления напочвенного покрова и изменения глубины активного (сезонно-талого) слоя почвы с годовым разрешением и демонстрирует, что влияние лесного пожара на активную глубину почвы сохраняется в течение нескольких десятилетий. Это подразумевает долгосрочные последствия для углеродного, питательного и водного баланса экосистемы, что приводит к увеличению микробной и зообиотической активности в более глубоком и более теплом активном слое почвы (Рисунок 5.13).

Выводы

1. Ежегодный прирост сфагновых мхов в олиготрофных болотах с меньшей степенью увлажнения составляет в среднем 0.5–0.7 см/год, в переувлажненных мезотрофного типа – 0.9–1.25 см/год.
2. Использование теоретико-экспериментального подхода для оценки годичной продукции мхов и накопления торфа с применением дендрохронологического метода определения возраста сосны, произрастающей в сфагновых ассоциациях, подтвердило хорошее соответствие полученных расчетных данных прямым измерениям годичного прироста, а также годичному аккумулярованию углерода в торфяной залежи.
3. По данным прекращения камбиальной активности деревьев лиственницы послепожарной генерации, произрастающих в лесоболотных экосистемах мерзлотной зоны, можно оценить динамику сезонно-талого слоя почв в период после прохождения пожаров.

4. Средняя скорость возврата многолетней мерзлоты на допожарный уровень составляет 0.52 см год^{-1} , что соответствует скорости вертикального прироста мохового теплоизолирующего слоя, рассчитанного по возрасту деревьев лиственницы, которые произрастают в моховых ассоциациях при условии незначительного их разложения.

ГЛАВА 6. ДАННЫЕ НЕКОТОРЫХ ПАРАМЕТРОВ ГОДИЧНЫХ КОЛЕЦ ЛИСТВЕННИЦЫ ПРИ ОЦЕНКЕ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА В КОНТРАСТНЫХ УСЛОВИЯХ СИБИРИ ЗА 150 ЛЕТ

6.1. Введение

Вариация стабильных изотопов дает достоверную информацию об условиях окружающей среды, которая хранится в годичных кольцах различных пород деревьев и характерна для конкретных климатических условий (McCarroll, Loader, 2004; Treydte et al., 2007; Saurer et al., 2008). В многочисленных исследованиях стабильные изотопы используются в качестве источника данных для реконструкций осадков и температуры (McCarroll, Loader, 2004; Leavitt, Danzer, 1993; McCarroll, Pawellek, 2001; Agilera et al., 2009, 2011). Физиологические аспекты одновременной дискриминации углерода и кислорода в метаболизме деревьев применяются для выводов об изменениях эффективности водопользования, фотосинтеза или устьичной проводимости (Sidorova et al., 2009; Scheidegger et al., 2000; Saurer et al., 2007). Такие комбинации данных могут обеспечить лучшее понимание реакции роста после того, как в экосистеме произошли изменения, такие как засухи, лесные пожары и др.

Некоторые исследования $\delta^{13}C$ и $\delta^{18}O$ в годичных кольцах были приурочены к мерзлотной зоне Евразии (Sidorova et al., 2009; Kagawa et al., 2006; Kirilyanov et al., 2008; Sidorova et al., 2008). Однако для северных экосистем, которые являются наиболее чувствительными к изменению климата регионами с резко меняющимися условиями, только некоторые исследователи используют широкий набор параметров годичных колец (*TRW*, *MXD*, структура и состав стабильных изотопов) (Kirilyanov et al., 2008; Churakova (Sidorova) et al., 2016), в том числе для изучения влияния пожаров на эти параметры (Kirilyanov et al., 2003; Sidorova et al., 2010; Bryukhanova et al., 2015; Kirilyanov et al., 2020б).

В данном разделе использование данных по соотношению стабильных изотопов *C* и *O* в кольцах деревьев, произрастающих на границах своего ареала, в дополнение к данным по ширине и плотности древесных колец больше относится к оценке физиологической реакции деревьев на крайние условия роста при лимите

основополагающих факторов (температура, влажность, минеральное питание) и к определению значения внешних факторов для отдельных параметров годовых колец как индикаторов продукционного процесса лесных экосистем.

6.2. Реакция параметров годовых колец (*TRW*, *MXD*, $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$) лиственницы сибирской на климат в лесостепных условиях юга Сибири

В данной части раздела рассмотрены вопросы влияния наиболее существенных климатических изменений последних 150 лет на параметры годовых колец (ширина и максимальная плотность годовых колец, соотношение изотопов углерода и кислорода) живых деревьев лиственницы (*Larix sibirica* Ledeb.). Приведен анализ данных, показывающий значимое влияние изменений условий увлажнения в начале вегетационного периода на юге Сибири на физиологию и рост деревьев, что в целом позволяет адекватно интерпретировать роль современных климатических изменений в лесостепной зоне Центральной Сибири.

6.2.1 Динамика и взаимосвязь параметров годовых колец

Длина хронологий, полученных по ширине (*TRW*) и максимальной плотности (*MXD*) колец, составляет 229 лет, временные ряды стабильных изотопов получены для более ограниченного периода времени, 156 лет (Таблица 6.1). Средние показатели радиального прироста дерева и максимальной плотности составили 0.78 ± 0.79 мм и 0.99 ± 0.16 г/см³ соответственно. Такие параметры годовых колец позволяют получать репрезентативные данные для исследуемой территории, так как они характеризуются высокой межсерийной корреляцией ($r_{\text{bar}} = 0.60\text{--}0.71$) и сильным общим сигналом ($EPS = 0.93$ для 12 деревьев). В показателях ширины годовых колец отражена значительная изменчивость, однако без выраженных долгосрочных тенденций последних 156 лет (Рисунок 6.1 а). Данные по максимальной плотности наряду со значительной погодичной вариабельностью с возрастом заметно возрастают. Увеличение плотности поздней древесины (*LWD*) по сравнению с ранней (*EWD*) говорит о нормальной структуре годового кольца (без

повреждений, например, грибами и т. д.), что важно для дальнейшего анализа. Соотношение ширины ранней древесины и ширины поздней древесины (EWW/LWW) в течение всего периода наблюдений составляет в среднем 13 % за последние 100 лет (Рисунок 6.2 а, б).

Таблица 6.1. Статистические характеристики временных серий ширины колец (TRW), максимальной плотности (MXD) и соотношения стабильных изотопов в древесине ($\delta^{13}C_{wood}$, $\delta^{18}O_{wood}$) и целлюлозе ($\delta^{13}C_{cell}$, $\delta^{18}O_{cell}$). Статистика $rbar$ или EPS для изотопных рядов не представлена из-за объединения материала

Параметры (ед. измерения)	Период	Число деревьев/ кernов	Средние значения	Станд. откл-ние (SD)	$Rbar$	EPS
TRW (0.01 mm)	1777–2005	12/24	0.78	0.79	0.71	0.95
MXD (g/cm ³)	1777–2005	12/24	0.99	0.16	0.60	0.93
$\delta^{13}C_{wood}$ (‰)	1850–2005	5/10	-22.40	0.71	–	–
$\delta^{13}C_{cell}$ (‰)	1850–2005	5/10	-20.31	0.82	–	–
$\delta^{18}O_{wood}$ (‰)	1850–2005	5/10	23.44	0.84	–	–
$\delta^{18}O_{cell}$ (‰)	1850–2005	5/10	26.64	0.82	–	–

Средние значения $\delta^{13}C$ составляют -22.40 ± 0.71 ‰ для древесного материала и -20.31 ± 0.82 ‰ для целлюлозы (Таблица 6.1, Рисунок 6.1 б, с). За последние 156 лет различия между соотношениями изотопов углерода в древесине и целлюлозе увеличиваются примерно на 0.5 ‰: так, в период 1850–1900 гг. такое соотношение составляло 1.8 ‰, а в период 1950–2000 гг. возросло до 2.3 ‰. Средние значения $\delta^{18}O$ в годичных кольцах составляют 23.44 ± 0.84 ‰ в древесине и 26.64 ± 0.82 ‰ в целлюлозе. Различия между содержанием $\delta^{18}O$ в древесине и целлюлозе также увеличиваются со временем: с 2.9 ‰ в период 1850–1900 гг. до 3.7 ‰ в 1950–2000 гг.

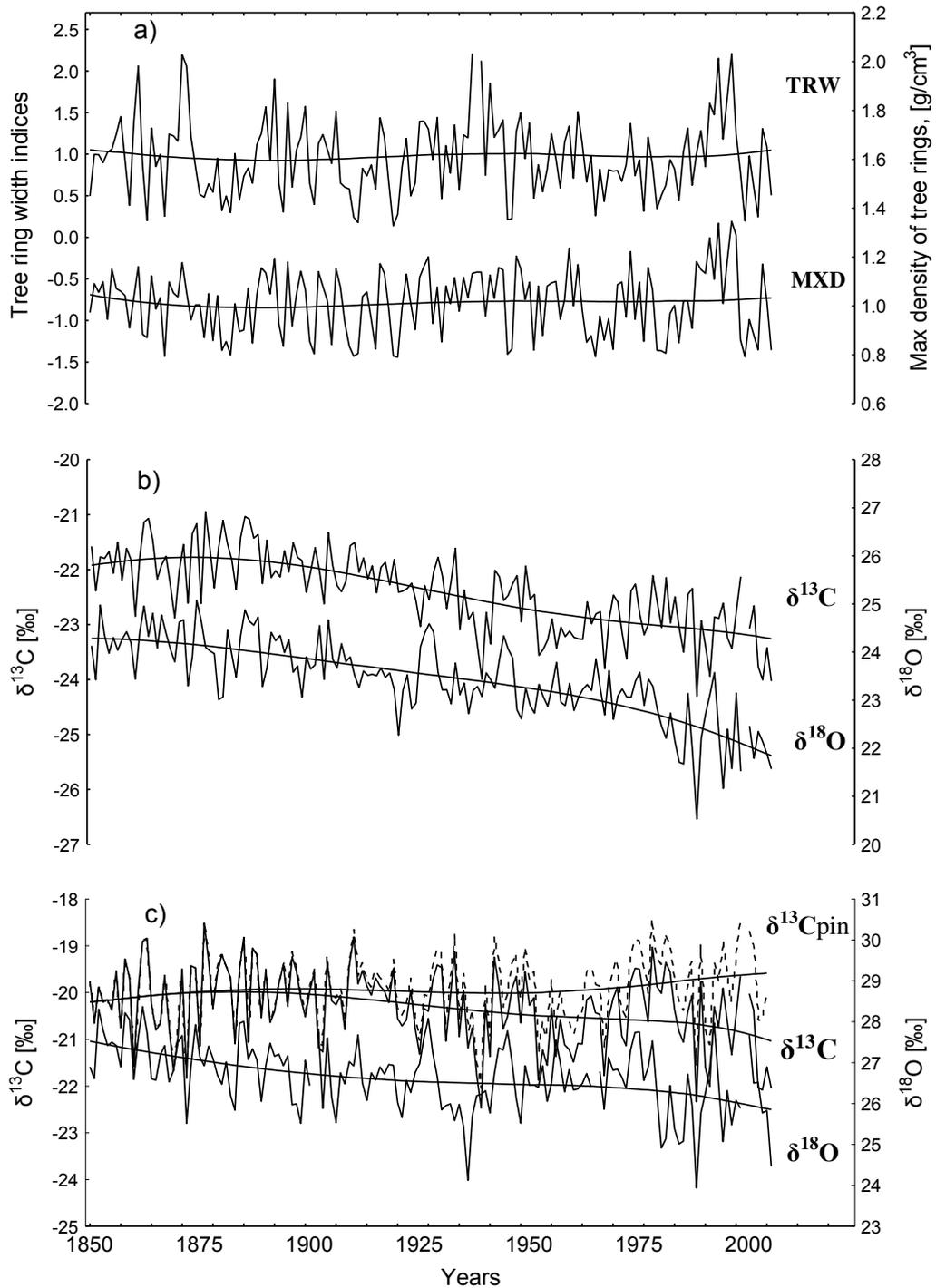


Рисунок 6.1. Древесно-кольцевые серии ширины кольца (*TRW*) и максимальной плотности (*MXD*) (а), $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$ в древесине (б) и целлюлозе (в), сглаженные негативной экспонентой (процедура негативно экспоненциально-взвешенного сглаживания). $\delta^{13}\text{C}_{\text{pin}}$ – данные скорректированы с учетом $\delta^{13}\text{C}$ в атмосферном CO_2

Динамика соотношения изотопов углерода и кислорода за последнее столетие имеет отрицательный вид, более выраженный в целом для древесины и менее – для

экстрагированной целлюлозы (Рисунок 6.1 b, c). Скорость изменения $\delta^{13}C$ и $\delta^{18}O$, определенная из линейных регрессий, составляет 0.73 ‰ (для $\delta^{13}C_{\text{cell}}$), 1.26 ‰ (для $\delta^{13}C_{\text{wood}}$), 1.68 ‰ (для $\delta^{18}O_{\text{wood}}$) и 0.58 ‰ (для $\delta^{18}O_{\text{cell}}$) на 100 лет.

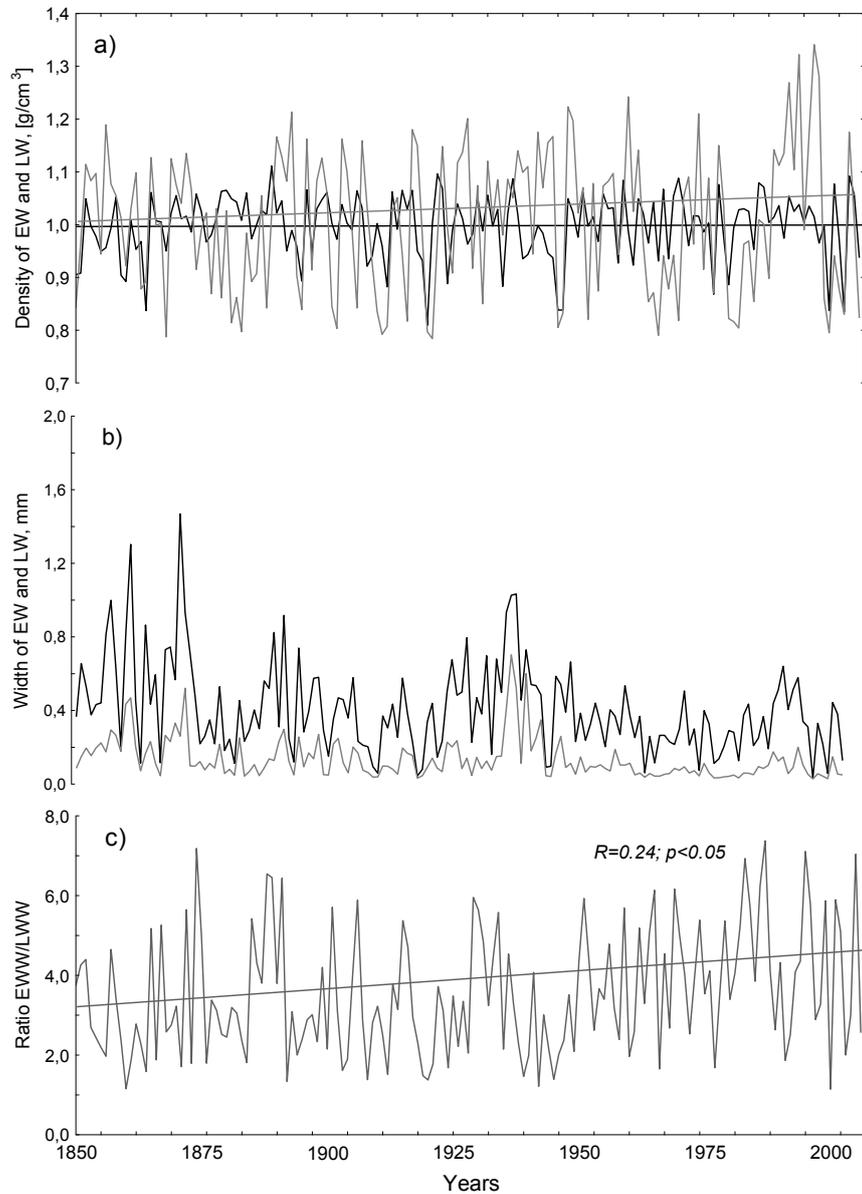


Рисунок 6.2. Динамика плотности ранней (EWD – черная линия) и поздней (LWD – серая линия) древесины с линейными трендами ($p > 0.05$) (a), динамика ширины ранней (EWW – черная линия) и ширины поздней (LWW – серая линия) древесины (b) и динамика отношения между шириной ранней и поздней древесины (EWW / LWW) (c)

Сравнительный анализ всех хронологий показал, что существует значимая корреляция между временными рядами за весь исследуемый период (Таблица 6.2). Между *TRW* и *MXD*, а также для ряда изотопов между $\delta^{13}C$ и $\delta^{18}O$ существует значимая положительная связь. Хронологии *TRW* и *MXD* имеют отрицательно значимую связь с $\delta^{13}C$, более выраженную с данными, полученными для целлюлозы. Значения ширины и плотности годовых колец не имеют значимых корреляционных связей с $\delta^{18}O$. Отрицательная корреляция *TRW* и *MXD* с $\delta^{13}C$ больше выражена для хронологии по целлюлозе, в то время как $\delta^{13}C$ и $\delta^{18}O$ более значимо коррелируют в древесине.

Таблица 6.2. Коэффициенты корреляции между хронологиями по ширине кольца (*TRW*), максимальной плотности (*MXD*), соотношению стабильных изотопов ($\delta^{13}C$ и $\delta^{18}O$) в древесине и целлюлозе ($p < 0.005$)

	<i>TRW</i>	<i>MXD</i>	$\delta^{13}C_{\text{wood}}$	$\delta^{13}C_{\text{cell}}$	$\delta^{18}O_{\text{wood}}$	$\delta^{18}O_{\text{cell}}$
<i>TRW</i>	1.00					
<i>MXD</i>	0.80	1.00				
$\delta^{13}C_{\text{wood}}$	-0.20	-0.22	1.00			
$\delta^{13}C_{\text{cell}}$	-0.31	-0.32	0.81	1.00		
$\delta^{18}O_{\text{wood}}$	–	–	0.63	0.35	1.00	
$\delta^{18}O_{\text{cell}}$	–	–	0.47	0.39	0.74	1.00

Если рассматривать связь между всеми параметрами во времени, то для трех последовательных 50-летних периодов коэффициенты корреляции между хронологиями *TRW* и $\delta^{13}C$ различаются. С 1850 по 1900 год и с 1900 по 1950 год *TRW* и $\delta^{13}C$ (в древесине и целлюлозе) связаны значимо отрицательно ($r = -0.32$ – -0.63 , $p < 0.05$). В период с 1950 по 2000 год отрицательная корреляция для этих хронологий становится незначимой ($p < 0.05$). Хронологии *TRW* и $\delta^{18}O$ (в древесине и целлюлозе) не показали каких-либо значимых взаимосвязей по периодам, как и для всего 156-летнего периода.

Отрицательный тренд $\delta^{13}C$ и $\delta^{18}O$ со временем можно объяснить увеличением соотношения EWW/LWW . Так, по данным Ли с соавт. (Li et al., 2005) предполагается, что в разных частях годичного кольца могут наблюдаться разные соотношения стабильных изотопов. Мы провели измерения соотношения стабильных изотопов С и О отдельно для ранней и поздней древесины (Рисунок 6.3 а, б). Средние значения $\delta^{13}C$ в ранней древесине составляют -21.93 ± 0.89 ‰, в поздней древесине -22.01 ± 0.87 ‰ и статистически не различаются. Для $\delta^{18}O$ эти значения также очень близки: 22.60 ± 1.14 ‰ и 22.71 ± 1.22 ‰ для ранней и поздней древесины соответственно.

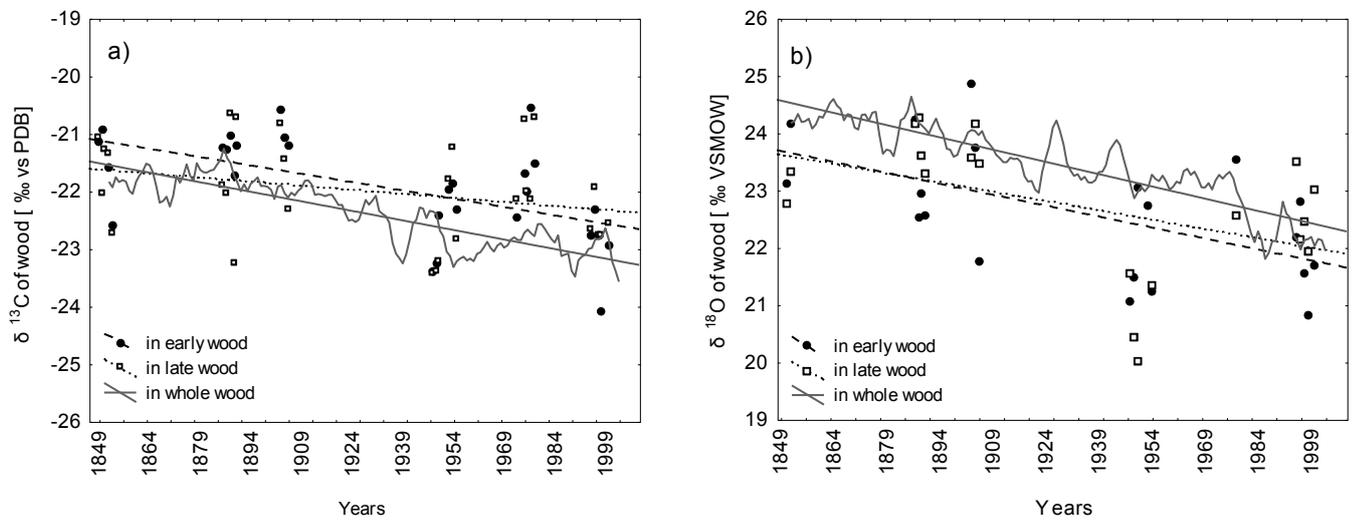


Рисунок 6.3. Значения $\delta^{13}C$ (а) и $\delta^{18}O$ (б) для ранней древесины (темные кружки) и поздней древесины (белые квадраты), полученные для отдельных лет и сглаженные 5-летней средней. Также показаны линии регрессии (незначимые при $p < 0.05$)

Все полученные изотопные данные имеют отрицательную тенденцию последние 100 лет. Несмотря на то, что ширина и плотность ранней и поздней древесины разные, соотношение «тяжелых» и «легких» изотопов в этих структурах примерно одинаковое.

6.2.2. Связь TRW , MXD , $\delta^{13}C$ и $\delta^{18}O$ с климатическими переменными

Влияние климата на изучаемые параметры годичных колец лиственницы рассмотрели (Рисунок 6.4) на примере двух равнозначных 32-летних периодов для

имеющихся метеорологических данных по температуре воздуха и количеству осадков из общего ряда метеоданных с 1936 по 2000 год (Таблица 6.3).

Таблица 6.3. Коэффициенты корреляции между параметрами годовых колец (TRW , MXD , $\delta^{13}C$, $\delta^{18}O$) и климатическими данными ($\frac{T}{P}$) за два разновременных периода (при статистическом пороге достоверности = 0.35, серым цветом выделены r , не значимые при $p < 0.05$)

	1936–1968				1968–2000			
	Sep _{pr} *	May	Jun	Jul	Sep _{pr} *	May	Jun	Jul
TRW	<u>-0.50</u>	<u>-0.34</u>	<u>-0.25</u>	<u>-0.19</u>	<u>-0.18</u>	<u>0.06</u>	<u>-0.31</u>	<u>0.26</u>
	0.12	0.39	0.48	0.17	0.57	-0.14	0.16	-0.11
EWD	<u>-0.34</u>	<u>-0.26</u>	<u>-0.35</u>	<u>-0.11</u>	<u>-0.27</u>	<u>-0.11</u>	<u>-0.34</u>	<u>0.18</u>
	0.41	0.13	0.01	-0.14	0.20	0.41	-0.10	0.11
LWD	<u>-0.37</u>	<u>-0.40</u>	<u>-0.26</u>	<u>-0.34</u>	<u>-0.13</u>	<u>0.12</u>	<u>-0.31</u>	<u>-0.02</u>
	0.27	0.34	0.34	0.20	0.50	-0.12	0.42	-0.09
MXD	<u>-0.40</u>	<u>-0.37</u>	<u>-0.26</u>	<u>-0.32</u>	<u>-0.10</u>	<u>0.12</u>	<u>-0.33</u>	<u>-0.01</u>
	0.27	0.34	0.34	0.15	0.49	-0.09	0.41	-0.09
$\delta^{13}C_{wood}$	<u>0.04</u>	<u>0.03</u>	<u>-0.04</u>	<u>0.05</u>	<u>-0.07</u>	<u>-0.08</u>	<u>0.13</u>	<u>0.32</u>
	-0.03	-0.16	-0.16	-0.44	-0.25	-0.10	-0.34	-0.46
$\delta^{13}C_{cell}$	<u>-0.01</u>	<u>0.10</u>	<u>0.00</u>	<u>0.17</u>	<u>0.14</u>	<u>-0.20</u>	<u>0.21</u>	<u>0.18</u>
	0.03	-0.16	-0.17	-0.50	-0.30	-0.06	-0.47	0.34
$\delta^{18}O_{wood}$	<u>-0.01</u>	<u>0.40</u>	<u>0.28</u>	<u>0.11</u>	<u>-0.14</u>	<u>-0.31</u>	<u>0.08</u>	<u>0.07</u>
	-0.14	-0.16	-0.02	-0.12	-0.22	0.02	-0.01	-0.25
$\delta^{18}O_{cell}$	<u>-0.03</u>	<u>0.49</u>	<u>0.35</u>	<u>0.28</u>	<u>-0.20</u>	<u>-0.38</u>	<u>-0.02</u>	<u>0.30</u>
	-0.14	-0.19	-0.29	-0.23	-0.19	0.07	-0.11	-0.34

* *Примечание.* Сентябрь предыдущего года.

Основными климатическими факторами, влияющими на ширину годовых колец, являются количество осадков июня текущего года ($r = 0.43$, $p < 0.05$) и средняя температура сентября прошлого года ($r = -0.47$, $p < 0.05$) (Рисунок 6.4 а).

Климатический отклик роста годичных колец менялся во времени. Так, для периода 1936–1968 температура сентября имела отрицательное значение, а осадки мая и июня положительно коррелировали с *TRW*. Для периода после 1968 года превалирует положительная связь с осадками сентября предыдущего года.

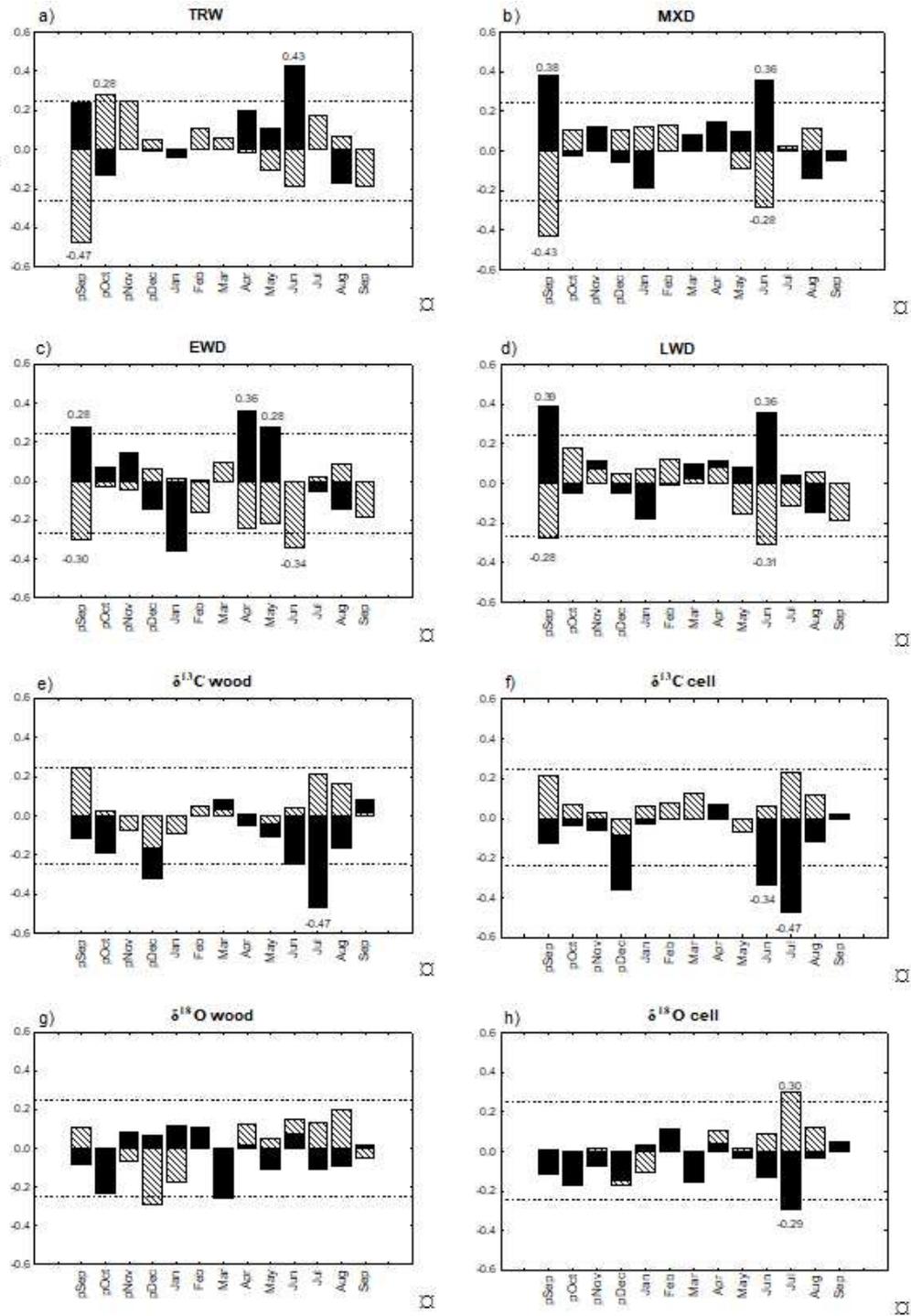


Рисунок 6.4. Коэффициенты корреляции всех полученных хронологий со среднемесячными значениями температуры (серый столбец) и суммой осадков (черный столбец) за период с 1936 по 2000 год

Связь TRW и MXD с климатическими данными за весь рассматриваемый период схожа (Рисунок 6.4 b). Высокие положительные коэффициенты корреляции выявлены между шириной и плотностью кольца с осадками июня ($r = 0.36, p < 0.05$) и сентября предыдущего года ($r = 0.38, p < 0.05$), одновременно показана отрицательная связь с температурой тех же месяцев ($r = -0.28, p < 0.05$ и $r = -0.43, p < 0.05$ соответственно). Автокорреляция между климатическими данными этих месяцев незначительна. Связь TRW и MXD с летними осадками устойчива для обоих рассматриваемых периодов, негативное влияние осенних температур прошлого года значимо только для периода 1936–1968. После 1968 года для максимальной плотности становится более значимым количество сентябрьских осадков предыдущего года. Значения EWD и LWD демонстрируют аналогичную MXD реакцию на погодные условия сентября прошлого года (Рисунок 6.4 c, d). Но реакция EWD и LWD на погодные условия вегетационного периода различается. Так, в период формирования ранней древесины большое значение имеет количество выпавших осадков апреля ($r = 0.36, p < 0.05$) и мая ($r = 0.28, p < 0.05$). Количество осадков, выпавших в июне, значимо влияет на плотность поздней древесины ($r = 0.36, p < 0.05$). Соотношение же этих параметров не является устойчивым во времени (Таблица 6.3).

Основным фактором, влияющим на соотношение изотопов углерода, является количество выпавших осадков в середине вегетационного периода и в декабре предыдущего года (Рисунок 6.4 e, f). $\delta^{13}C$ в древесине отрицательно связано с осадками июля ($r = -0.47, p < 0.05$), в целлюлозе – с осадками июня и июля ($r = -0.34, p < 0.05$; $r = -0.47, p < 0.05$ соответственно). Связи эти стабильны во времени для изотопов углерода в древесине. В целлюлозе изотопы углерода меняют значимость осадков июня и июля в разные периоды: так, в период 1936–1968 наиболее значимыми являются осадки июля, а после 1968 года значимыми становятся осадки более раннего месяца, июня.

Значимой связи $\delta^{13}C$ в древесных кольцах лиственницы с температурным режимом сезонов не выявлено.

Такой параметр, как $\delta^{18}O$, очень слабо реагирует на изменения характеристик климата (Рисунок 6.4 g, h). Только $\delta^{18}O$ в целлюлозе значимо зависит от условий

середины сезона вегетации, одновременно показывая значимую положительную связь с температурой ($r = 0.30$, $p < 0.05$) и отрицательную с количеством выпавших осадков ($r = -0.29$, $p < 0.05$) в июле. Сравнение по периодам также дало разные результаты: с 1936 по 1968 год значения $\delta^{18}O$ положительно коррелировали с температурами мая (для древесины и целлюлозы) и июня (только для целлюлозы). После 1968 года высокие температуры мая и большое количество осадков июля стали отрицательно влиять на значения $\delta^{18}O$.

Одной из причин как тесной связи хронологий между собой, так и взаимной реакции их на климат могут являться выраженные тренды многолетней отрицательной динамики $\delta^{13}C$ и $\delta^{18}O$. Для проверки достоверности функций отклика и данного предположения была проведена процедура удаления трендов с помощью сплайн-функции длиной $2/3$ серии (Cook, Krusic, 2005). После процедуры стандартизации наиболее значимые изменения корреляций были отмечены для отношений между $\delta^{13}C$ и $\delta^{18}O$ в древесине (коэффициенты корреляции снизились с 0.63 до 0.22). Менее значимые снижения значений корреляционных связей отмечены в отношениях между $\delta^{13}C_{\text{wood}}$ и $\delta^{18}O_{\text{cell}}$ (с 0.47 до 0.31); $\delta^{18}O_{\text{wood}}$ и $\delta^{13}C_{\text{cell}}$ (с 0.35 до 0.18). Такая закономерность подтверждает существенное влияние трендов для обоих изотопов в древесине. Соотношения между стандартизованными изотопными кривыми у целлюлозы существенно не изменились. Также остались практически неизменными значения коэффициентов корреляции между изотопными и климатическими данными после удаления трендов, что говорит об устойчивости климатической реакции параметров вне зависимости от длительной динамики изотопных параметров годовых колец.

Чтобы оценить сезонное изменение климатических факторов, мы вычислили средние пентады (усреднение за пять последовательных дней) температур по среднесуточным метеорологическим данным (Рисунок 6.5 а) за те же два периода, что использовали выше (1936–1968 и 1968–2000 годы).

Усредненные данные температуры за последовательные дни показывают, что в период после 1968 года вегетационный период начинается примерно на пять дней раньше, чем в предыдущий период. Среднемесячные температуры мая, по данным метеостанций Минусинск и Ши́ра, за этот же период повысились в среднем на 2 °С

(Рисунок 6.5 б). Рассчитанные с помощью линейной регрессии временные тренды суммарного количества осадков по месяцам года с 1936 по 2000 год (Рисунок 6.5 с) показали, что наблюдается очевидное уменьшение количества всех летних осадков, особенно значимо выраженное для июля, с одновременно выраженным увеличением осенне-зимних осадков, особенно в октябре.

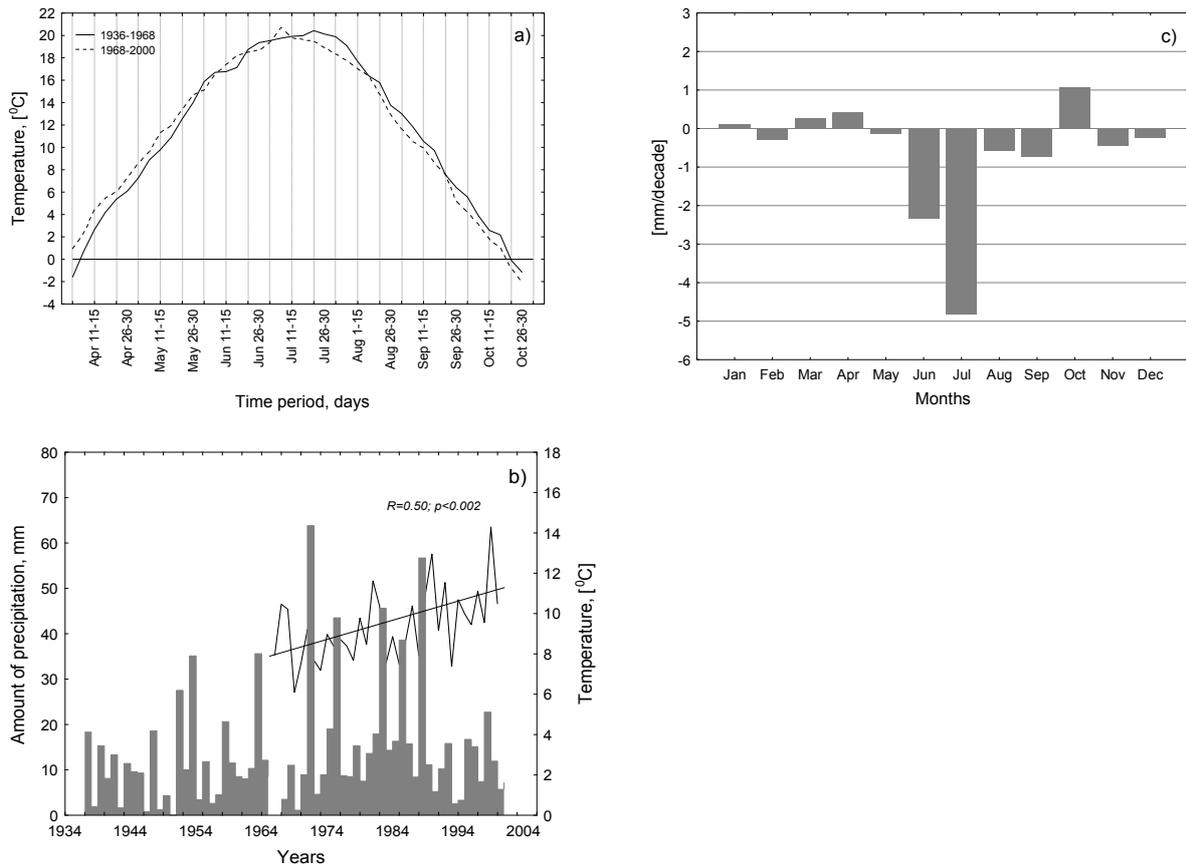


Рисунок 6.5. Температурный режим вегетационного периода, рассчитанный по средним значениям за 5 дней для двух временных интервалов (1936–1968 и 1968–2000 годов) (а); ход среднемесячной температуры мая (линия) и суммы осадков октября (столбец) (б); временные тренды месячных осадков (мм/десятилетие) (линейный тренд 1936–2000 гг.) (с)

6.2.3. Особенности длительных изменений в динамике TRW , MXD , $\delta^{18}O$ и $\delta^{13}C$ лиственницы сибирской в условиях лесостепи

Изучение длительных трендов по различным параметрам годовых колец в условиях с экстремальными климатическими характеристиками района лесостепной зоны Сибири выявило значительные долгосрочные тенденции за период свыше 150 лет. Показано, что основным фактором, определяющим рост годовых колец в засушливых условиях юга Центральной Сибири, является количество осадков, преимущественно вегетационного периода.

Путем оценки корреляционных связей климатических параметров с основными показателями годовых колец, такими как TRW и MXD , выявлено, что воздействие климата на них меняется во времени. Так, до 1970-х годов наибольшее влияние на параметры годовых колец оказывали весенние и ранние летние осадки, а в последние десятилетия прошлого века большее значение для ширины и плотности годового кольца приобретает количество осадков, накопленных с осеннего периода предыдущего года. Наряду с этим постоянно отрицательная связь временных рядов TRW и MXD и температурного режима осени – завершающей стадии формирования годового кольца. Анализ динамики климатических данных показал, что за исследуемый период метеонаблюдений происходит существенное повышение среднемесячных температур большей части месяцев года. Исключение составляют летние месяцы (июнь, июль, август) и сентябрь. Самым значительным повышением температуры отличается май, за который в период наблюдений среднемесячная температура увеличилась на 3 °C ($p < 0.002$). При этом количество осадков в месяцы, отмеченные тенденцией потепления, несколько уменьшается во второй половине прошлого века. По данным фенологических наблюдений (Буторина, 1979), пороговая температура начала вегетационного периода в регионе составляет около 3 °C при сумме положительных дневных температур 17–200 °C. Усредненные данные температур по пятидневкам показывают, что за последние четыре десятилетия начало вегетационного периода сместилось за пять дней на более ранние сроки (Рисунок 6.5 а). В то же время, по данным Смита с соавт. (Smith et al., 2004), даты начала весеннего снеготаяния и осеннего остывания почв (< 0 °C) за

период с 1988 по 2002 год в Евразии растянулись на ~ 5–7 дней, что привело к более раннему началу вегетационного периода, но без изменения его продолжительности. Такие же тенденции в целом отмечаются и другими авторами для Евразии за более протяженный период наблюдений по данным фенологических явлений (Delgado et al., 2020; Roslin et al., 2021). Как уже было указано, среднемесячная температура мая растет неуклонно. По последним данным, аномалии сезонных температур (в частности, весенних) по состоянию на 2018 год по сравнению с периодом 1961–1990 гг. для исследуемой территории составили до 4 °С (Доклад об особенностях климата..., 2019). Эти факты вместе с данными дистанционного зондирования (Delbart et al., 2008) и климатического моделирования (Schwartz et al., 2006) указывают на существенный сдвиг начала вегетационного периода в этом регионе на более ранние календарные сроки. Достаточно существенное повышение температуры в начале вегетационного периода и, как следствие, более раннее начало самого вегетационного периода могут привести к увеличению доли ранней древесины, формирующейся в начале сезона (Рисунок 6.2 с), что также может повлиять на соотношение стабильных изотопов.

Анализ метеоданных показал существенное (в два раза) увеличение осадков октября при том, что среднесуточные температуры в этот месяц опускаются уже ниже 0 °С, вследствие чего выпадающие в это время осадки либо становятся частью пула почвенной влаги (в виде мерзлой воды), либо накапливаются в виде формирующегося снежного покрова. Накопленные осадки октября, составляющие ~ 50 % от суммы зимних осадков (ноябрь – март) в целом, имеют важное значение для роста деревьев, так как именно они участвуют в физиологических процессах растений в самом начале вегетации. В то же время использование мерзлой почвенной воды предыдущего года и снежной фракции воды, накопленной в зимний период для формирования структуры древесины при температурах, благоприятных для роста в начале вегетационного периода, приведет к увеличению устьичной проводимости, усилению дискриминации по изотопам ^{13}C и, следовательно, более низкому (более отрицательному) значению $\delta^{13}\text{C}$ (Farquhar et al., 1989).

Для сосны китайской было показано (Li et al., 2005), что основной причиной отрицательной тенденции в $\delta^{13}\text{C}$ может быть увеличение отношения EW/LW с

течением времени в сочетании с заметно более обедненным ^{13}C в ранней древесине. По данным для *Picea abies* в Швейцарии (Jaeggi et al., 2002, 2003) и других видов (Helle et al., 2004) показано, что именно ранняя древесина более обогащена ^{13}C в сравнении с поздней древесиной. В нашем исследовании не выявлено значительной разницы между фракционированием изотопов в *EWW* и *LWW*, что, несмотря на увеличение доли *EWW* в годичном кольце, исключает объяснение длительного тренда ^{13}C увеличением отношения *EWW/LWW* согласно Li et al. (Li et al., 2005). Тем не менее увеличение данного соотношения подтверждает гипотезу о важном физиологическом эффекте благоприятных условий роста начала вегетационного периода. Умеренная и продолжительная фотосинтетическая активность вследствие еще достаточно невысоких температур воздуха в начале формирования ранней древесины и достаточное количество воды способствуют фракционированию с преимуществом усвоения ^{12}C , что в свою очередь может отражаться в соотношении изотопов как в *EWW*, так и в *LWW* и частично объясняет наблюдаемое постепенное уменьшение $\delta^{13}\text{C}$ со временем.

Фракционирование изотопов кислорода сильно зависит от сезонности выпадения осадков в зонах умеренного и в особенности континентального климата. Так, зимние твердые осадки (так называемые «легкие») сильно обеднены ^{18}O по сравнению с летними («тяжелыми»). Поэтому в нашем случае роль зимних осадков может быть существенной в оценке их влияния на фракционирование изотопов O в годичных кольцах. Усиливает же эффект влияния осадков предыдущего года (замороженных в почве) и зимнего периода в целом, особенно в начале вегетационного периода, который является наиболее активным при формировании годичных колец (Ваганов, Шашкин, 2000; Vaganov et al., 2006), заметное снижение количества летних осадков. Использование накопленных твердых осадков также обусловлено достаточно ранним оттаиванием почв в регионе исследований, когда их прогрев происходит уже к 20 апреля, а достижение минимально необходимого порога для инициации физиологических процессов в $10\text{ }^\circ\text{C}$ на глубине 30 см – к 20 мая (Буторина, 1979). Таким образом, более ранний вегетационный период вместе с ранним прогревом почвы (до того, как почвенная вода будет обогащена ^{18}O за счет

активного испарения с верхних горизонтов) может усилить тенденцию к снижению $\delta^{18}O$.

Одновременное снижение общего количества осадков (на 49 мм) и повышение средних температур (на 0.3 °C) теплого сезона (апрель – сентябрь) в последние несколько десятилетий рассматриваемого периода могли привести к усилению засухи для растений, что в свою очередь способствовало снижению устьичной проводимости. При таких условиях происходит увеличение VPD (дефицита давления пара), что приводит к дезактивации устьичного аппарата (закрытию устьиц) и снижению фотосинтетической ассимиляции углерода с более положительными значениями $\delta^{13}C$ в поздней древесине. Это должно отражаться и в долгосрочном увеличении соотношения изотопов C и O по мере изменения устьичной проводимости, т. е. увеличения значений $\delta^{13}C$ и $\delta^{18}O$ в годовых кольцах (как симптом стресса от засухи). В результате снижения фотосинтетической способности логичным следствием также было бы снижение ширины годовых колец, а следовательно, и сокращение производства биомассы. Однако наши данные показывают противоположную тенденцию по всем исследуемым параметрам годового кольца, включая ширину, плотность и соотношения стабильных изотопов, особенно явно выраженные в последние десятилетия.

Отрицательный тренд в $\delta^{13}C$ также нельзя объяснить снижением $\delta^{13}C$ атмосферы (Leavitt, Lara, 1994; Robertson et al., 2004), поскольку данные были скорректированы соответствующим образом (Francey et al., 1999). В работе применена поправка $\delta^{13}C$ -pin («доиндустриальная») в соответствии с моделью МакКэрролла с соавт. (McCarroll et al., 2009), которая позволяет убрать физиологический отклик деревьев на повышение CO_2 в атмосфере, когда по мере увеличения количества CO_2 в атмосферном воздухе (c_a) деревья могут реагировать повышением эффективности использования воды, так что отношение внутреннего (c_i) к окружающему CO_2 остается постоянным («активная реакция»). Соответственно и значения $\delta^{13}C$ остаются стабильными. Однако в последние десятилетия многие деревья, возможно, достигли пределов этой активной реакции и больше не могут поддерживать постоянное соотношение c_i/c_a , поэтому внутренняя концентрация CO_2

увеличилась («пассивная реакция»), что привело к снижению $\delta^{13}C$. Поправка представляет собой ограниченное нелинейное изменение тренда ряда $\delta^{13}C$ после 1850 г., и ограничения основаны на вероятной физиологической реакции деревьев на увеличение CO_2 . В нашем случае наблюдается слабое изменение значений $\delta^{13}C$ после ρ_{in} -коррекции (Рисунок 6.1 с), что свидетельствует о наличии ответной реакции при фракционировании изотопов углерода в древесных кольцах на увеличение атмосферного CO_2 . Однако некоторые другие свидетельства не согласуются с этой гипотезой. Например, она не может объяснить отсутствие реакции TRW на увеличение содержания CO_2 в атмосфере. Общее снижение $\delta^{13}C$ в физиологическом плане должно происходить в результате уменьшения устьичной проводимости при относительно постоянном чистом фотосинтезе и наоборот. Поэтому в случае большего закрытия устьичного аппарата в ответ на увеличение CO_2 должно происходить одновременное повышение значений $\delta^{18}O$ (Farquhar, Lloyd, 1993).

Однако в нашем случае мы наблюдаем равнонаправленную длительную отрицательную динамику как $\delta^{13}C$, так и $\delta^{18}O$ при относительно стабильных значениях TRW и MXD , что в большей степени может быть объяснено именно перераспределением влияния климатически значимых параметров на рост годовых колец. Так, например, снижение $\delta^{18}O$ более вероятно объясняется большей доступностью воды, обедненной ^{18}O , из осенних и зимних накопленных осадков наряду с увеличением устьичной проводимости и умеренной скоростью фотосинтеза.

6.3. Реакция параметров годовых колец (TRW , $\delta^{13}C$ и $\delta^{18}O$) лиственницы Гмелина после пожаров на климат в условиях мерзлотной зоны севера Сибири

В данной части раздела анализируются данные TRW , $\delta^{13}C$ и $\delta^{18}O$ в годовых кольцах лиственницы Гмелина, произрастающей в условиях многолетней мерзлоты и одновременно под влиянием пожаров. Анализируются факторы, определяющие динамику и вариацию TRW , $\delta^{13}C_{Cell}$, $\delta^{18}O_{Cell}$ в древесных кольцах лиственницы в зоне многолетней мерзлоты за последние 150 лет, а также приводится попытка оценить

степень влияния пожаров на вариации $\delta^{13}C_{\text{Cell}}$, $\delta^{18}O_{\text{Cell}}$ и TRW для различных по степени увлажнения и послепожарному периоду участков.

6.3.1. Динамика параметров годичных колец лиственницы Гмелина в северной тайге Эвенкии

Получены две длительные хронологии по ширине годичных колец (TRW) для двух участков (Рисунок 6.6), охватывающие периоды с 1742 по 2005 год для влажного местообитания (WS) и с 1823 по 2011 год для относительно сухого местообитания (DS). Используя сохранившиеся после пожаров остатки деревьев, на обоих участках датировали годы пожаров. Так, на участке WS с преобладанием в напочвенном покрове зеленомошных ассоциаций были определены три даты пожаров: 1760, 1791 и 1852 г. (Рисунок 6.6), после которых на обобщенной неиндексированной хронологии наблюдалось увеличение прироста годичных колец. Для участка DS с преобладанием в напочвенном покрове лишайниковых и кустарничковых ассоциаций на поперечных спилах деревьев отмечена лишь одна послепожарная подсушина, датируемая 1896 годом.

Увеличение радиального прироста после пожара характерно для обоих рассматриваемых участков. Потенциально период со временным увеличением радиального прироста зависит от интенсивности горения и дальнейшей скорости восстановления напочвенного покрова и последующего ухудшения почвенных условий, вызванного вечной мерзлотой (Prokushkin et al., 2010; Knorre et al., 2019). По нашим оценкам (Рисунок 6.6), период «интенсивного» роста деревьев для наблюдаемых участков длится примерно 30–40 лет после пожара.

Средние значения ширины годичных колец для общего периода 1823–2005 гг. составляют 0.34 ± 0.19 мм и 0.64 ± 0.45 мм для WS и DS соответственно (Таблица 6.4). Обе серии характеризуются высокими межсерийными значениями коэффициентов корреляции ($R_{\text{bar}} = 0.59\text{--}0.48$ соответственно) и значительным показателем популяционного сигнала ($EPS = 0.95\text{--}0.91$ соответственно).

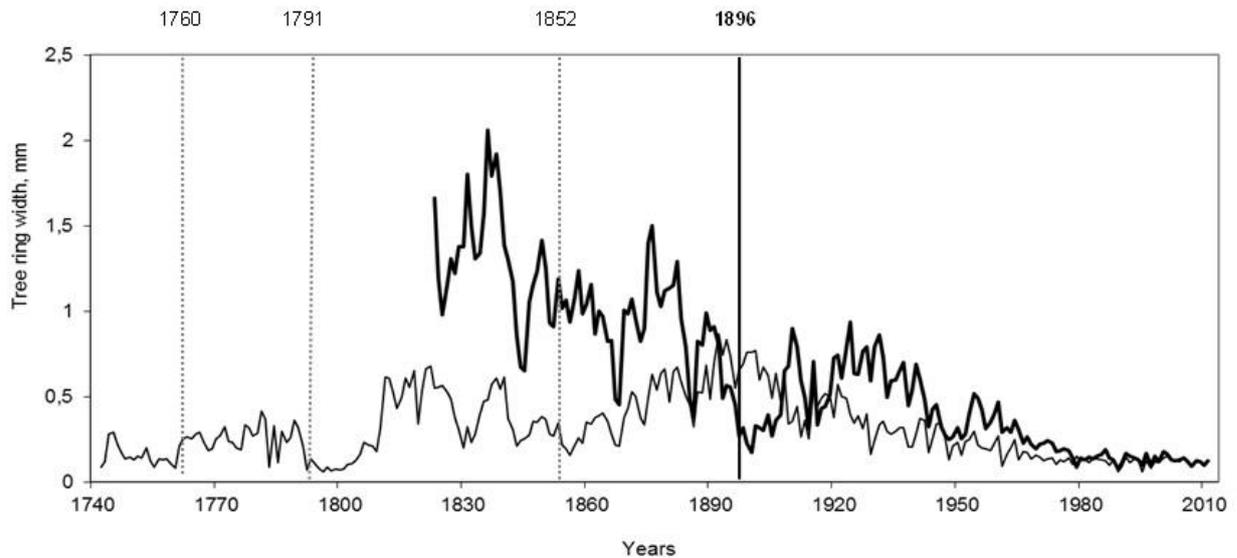


Рисунок 6.6. Динамика ширины годовых колец (*TRW*, исходные данные) для двух участков с различным почвенным состоянием (черная тонкая линия – WS, черная жирная линия – DS). Пунктирные вертикальные линии указывают на пожары в 1760, 1791, 1852 году для WS, а черная вертикальная линия – на пожар в 1896 году для DS

Стандартизированные хронологии по ширине годовых колец для WS и DS демонстрируют высокую погодичную изменчивость и отображают периоды с увеличением радиального прироста в годы после пожара в течение общего периода 1823–2005 гг. (Рисунок 6.7 а). Реакция на пожар на разных участках схожа. Сразу после пожара наблюдается снижение радиального прироста лиственницы с последующим ростом индексов *TRW* как на WS после пожара 1852 года, так и на DS после пожара 1896 года. Некоторые отличия наблюдаются в длительности периода с высокими показателями индексов прироста (на участке DS – более продолжительный) и интенсивности «всплеска» прироста (более выражен на участке WS).

Хронология по содержанию стабильных изотопов углерода на DS в целом показывает положительную динамику во все рассматриваемые периоды (Рисунок 6.7 б), с двумя выраженными периодами снижения значений $\delta^{13}C$ – в конце XIX века (до пожара 1896 г.) и в середине 70-х годов XX века. Для участка WS характерен рост $\delta^{13}C$ вплоть до 1960-х годов, после чего отмечается стабильный негативный тренд с доминированием в соотношении ^{12}C . На примере участка DS

показано, что влияние пожара отражается на соотношении изотопов углерода непосредственно на следующий год после события увеличением ^{13}C . Средние значения соотношений изотопов углерода не так существенно различаются между двумя участками и варьируют от -22.93 ± 0.44 ‰ для WS до -23.32 ± 0.57 ‰ для DS (Таблица 6.4) за весь период и за равные периоды времени (32 года) до и после пожара. Однако если сравнить разницу между минимальным и максимальным значениями до и после пожара 1896 года за тот же период (1.86 ‰ за 32 года до пожара по сравнению с 4.24 ‰ за 32 года после пожара), то после пожара наблюдается явное увеличение расхождений.

Таблица 6.4. Характеристика участков и хронологий (статистические значения приведены с *SD*)

Параметры/участки	WS	DS
Глубина СТС, см	25.5 ± 21.9	57.7 ± 18.6
Датированные пожары, год	1852	1896
Средняя высота деревьев (<i>H</i>), м	10.5 ± 6.2	16.0 ± 1.3
Средний диаметр (<i>DBH</i>), см	8.7 ± 3.8	25.9 ± 3.2
Плотность древостоя, шт./га	1325	400
<i>TRW</i> хронология, период	1742–2005	1823–2011
Среднее значение <i>TRW</i> , мм	0.34 ± 0.19	0.64 ± 0.45
Изотопные хронологии, период	1864–2005	1860–2011
Среднее значение $\delta^{13}\text{C}_{\text{Cell}}$, ‰ VPDB	-22.93 ± 0.44	-23.32 ± 0.57
Среднее значение $\delta^{18}\text{O}_{\text{Cell}}$, ‰ VSMOW	23.40 ± 0.77	23.78 ± 1.0

Динамика соотношений изотопов кислорода показывает общую отрицательную тенденцию в течение последних 150 лет на обоих рассматриваемых участках (Рисунок 6.7 с). На примере участка DS прослеживается послепожарный эффект, отраженный в хронологии $\delta^{18}\text{O}$ посредством увеличения ^{18}O в древесине в течение более 32 лет после пожара, что является явным отражением изменения водного баланса почв.

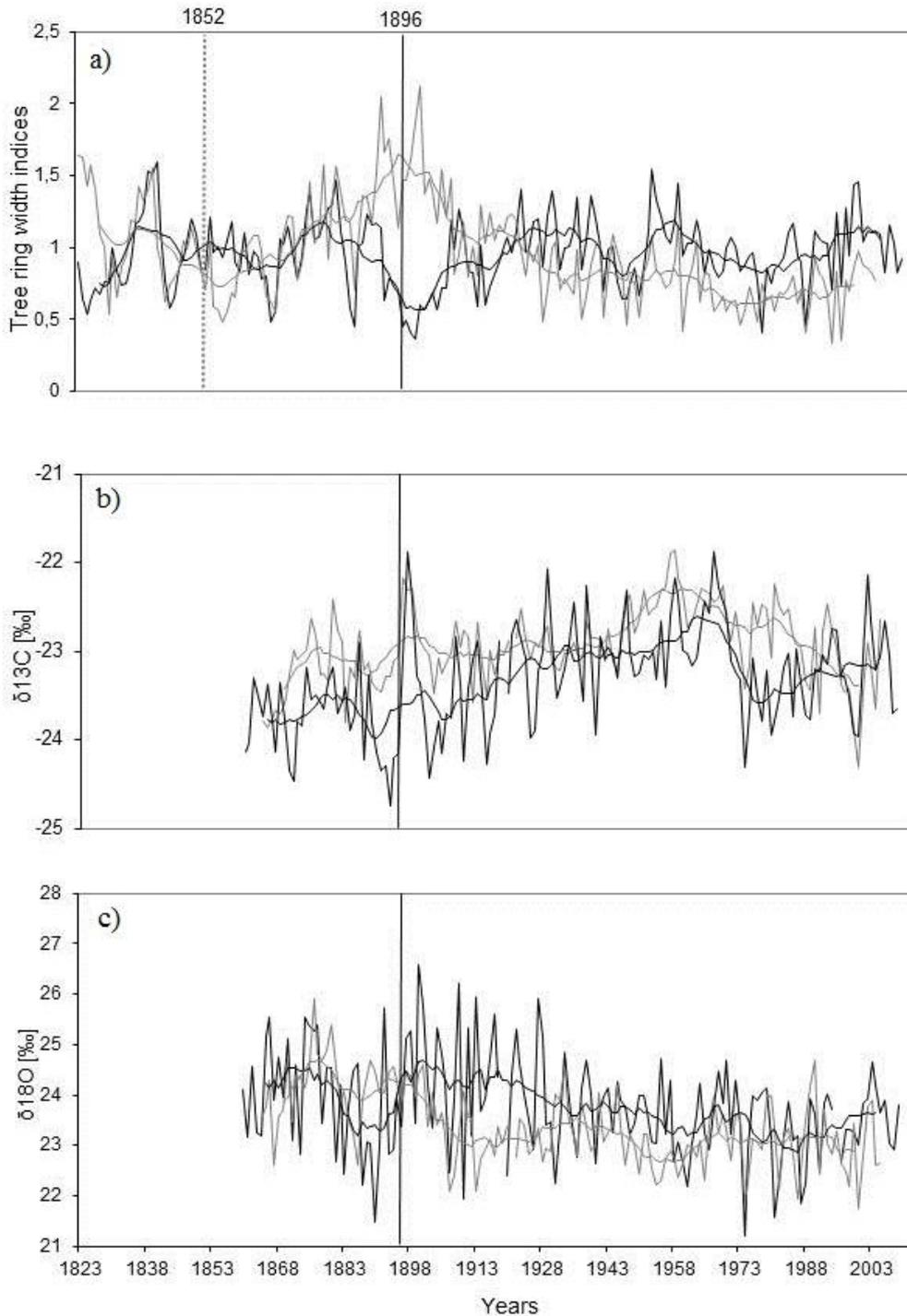


Рисунок 6.7. Динамика индексов ширины годичного кольца (а), хронологии $\delta^{13}\text{C}$ (б) и $\delta^{18}\text{O}$ (с) для двух контрастных участков (черная линия – DS, серая линия – WS). Сглаженные кривые показаны как рассчитанные средние за 11 лет. Вертикальная черная линия указывает дату пожара 1896 года для DS, вертикальная пунктирная линия указывает дату пожара 1852 года для WS

Средние значения $\delta^{18}O$ для двух участков существенно не различаются ($23.40 \pm 0.77\text{‰}$ и $23.78 \pm 1.0 \text{‰}$ для WS и DS соответственно) в течение всего времени. Однако разница между двумя участками в величине $\delta^{18}O$ до пожара 1896 г. намного меньше (0.22‰), чем средняя разница через 32 года после события (1.08‰). Значения дисперсии для $\delta^{18}O$ хронологии DS до и после пожара отличаются незначительно (4.24‰ и 4.65‰ соответственно).

6.3.2. Связь между параметрами годовых колец у деревьев с разными условиями местопроизрастания

Чтобы понять характер изменения динамики исследуемых параметров и их реакцию на изменение состояния локальной экосистемы после пожара, мы провели статистический анализ скользящей корреляцией с применением 32-летнего окна. Соотношения между DS и WS для TRW , $\delta^{13}C$ и $\delta^{18}O$ годовых колец лиственницы для общего периода с 1864 по 2005 г. показаны на Рисунке 6.8. Кроме того, рассчитанные взаимные корреляции между этими параметрами содержатся в Таблице 6.5 для четырех равных временных блоков: до пожара 1896 года и за 3 периода по 32 года каждый после пожара.

Стандартизированные хронологии TRW показывают сильную отрицательную тенденцию скользящих корреляций до 1915 г., включая период с последствиями пожара 1896 г. на участке DS (Рисунок 6.8). В период 1920–1930 годов происходит скачкообразный переход от отрицательных значений корреляции к положительным, после чего корреляционная связь между TRW двух сайтов становится стабильно положительно зависимой. За период с 1823 по 2004 год значимой корреляции в показателях ширины годовых колец между WS и DS не было. Анализ корреляционных связей между TRW на двух участках по 32-летним периодам показал постоянную значимую положительную связь двух хронологий, за исключением послепожарного периода (1897–1929), когда выражена сильная отрицательная связь ($r = -0.47$, $p < 0.05$) между индексами TRW .

Связь между хронологиями, полученными по $\delta^{13}\text{C}$, имеет стабильно положительные значения в течение всего времени ($r = 0.57, p < 0.05$). Коэффициенты корреляции между $\delta^{13}\text{C}$ для двух участков по отдельным периодам значимо положительны ($r = 0.49\text{--}0.65, p < 0.05$), за исключением допожарного периода, когда соотношение изотопов углерода хоть и положительно, но статистически не значимо (при $p < 0.05$).

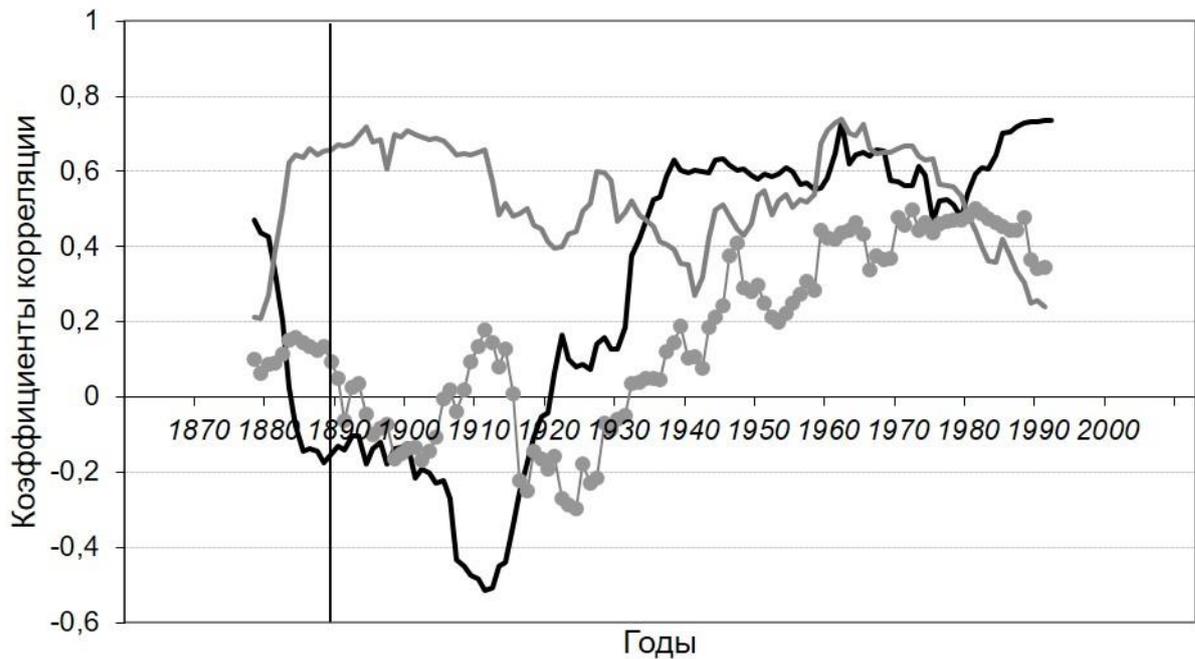


Рисунок 6.8. Скользящая корреляция между двумя участками (WS и DS) для хронологий *TRW* (черная линия), $\delta^{13}\text{C}$ (серая линия) и $\delta^{18}\text{O}$ (серая линия с темными кружками) с применением 32-летнего окна (вертикальная линия указывает на пожарное событие 1896 года на участке DS)

Скользящие коэффициенты корреляции между хронологиями по содержанию изотопов кислорода не показывают устойчивой положительной или отрицательной взаимосвязи для различных условий местопроизрастания в разные временные периоды. Для общего периода с 1878 по 1992 год отмечается слабая значимая взаимосвязь ($r = 0.26, p < 0.05$) между хронологиями с двух участков. Однако из подробного анализа по временным блокам (Таблица 6.5) становится очевидным, что только высокое значение корреляции между хронологиями по $\delta^{18}\text{O}$, отмеченное

после 1960-х годов ($r = 0.45$, $p < 0.05$), вносит вклад в эту взаимосвязь для всего периода времени.

Изменение от отрицательной к положительной взаимосвязи между хронологиями двух участков наблюдалось как для TRW , так и для $\delta^{18}O$, но в разное время. Реакция хронологии TRW была примерно на 10 лет раньше, чем реакция хронологии $\delta^{18}O$.

Таблица 6.5. Коэффициенты корреляции (серым выделены r , незначимые при $p < 0.05$) между всеми хронологиями DS и WS для четырех выбранных периодов до и после пожара 1896 года (32 года каждый)

		WS											
		1864–1896			1897–1929			1930–1962			1963–1995		
		TRW	$\delta^{13}C$	$\delta^{18}O$									
TRW		0.38	0.22	0.62	-0.47	0.05	-0.38	0.63	-0.08	-0.14	0.45	0.03	-0.45
DS	$\delta^{13}C$	-0.35	0.28	0.01	-0.14	0.65	0.04	-0.36	0.49	-0.27	0.14	0.55	0.16
	$\delta^{18}O$	-0.26	0.06	0.09	0.28	0.19	0.16	-0.09	-0.05	0.25	0.09	0.42	0.45

Поскольку исследуемые участки пройдены пожарами в разное время и изначально имели разные экологические условия, был проведен корреляционный анализ скользящих коэффициентов с шагом в 30 лет между $\delta^{13}C$ и $\delta^{18}O$ для каждого участка отдельно, чтобы понять, существует ли общий фактор, который влияет на физиологию деревьев и, таким образом, отражается на фракционировании изотопов углерода и кислорода в таких экстремальных условиях. Для обоих участков характерно медленное ослабление силы связей между $\delta^{13}C$ и $\delta^{18}O$ вплоть до 1950-х годов, а затем внезапное скачкообразное усиление корреляционных зависимостей. При этом для WS характер связи изменяется от значимо положительной до значимо отрицательной и обратно, а для DS соотношение $\delta^{13}C$ и $\delta^{18}O$ на всем протяжении

времени остается положительным, однако с существенным переломным эффектом в начале 1960-х (Рисунок 6.9).

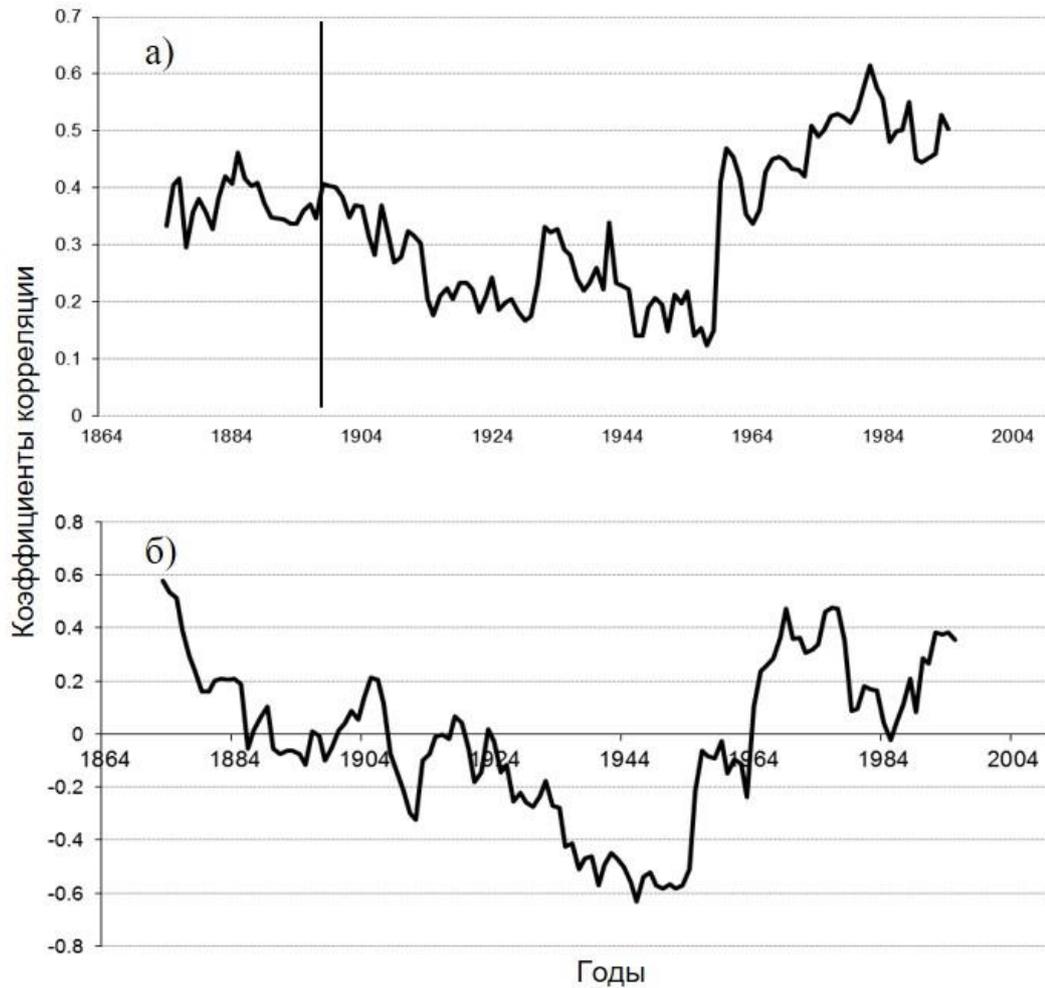


Рисунок 6.9. Скользящие корреляции между $\delta^{13}C$ и $\delta^{18}O$ с окном в 30 лет для DS (а) и WS (б); вертикальная линия показывает дату пожара (1896 год) на участке DS.

Несмотря на то, что тенденции очень схожи для обоих участков, на DS переломный момент смены динамики отмечается немного позже, чем на WS, где последний пожар отмечен более 150 лет назад. После 1965 года отношения для обоих участков относительно стабильны, что, скорее всего, указывает на полное восстановление экосистем после пожаров и их возврат к первоначальным условиям.

6.3.3. Климатический отклик в зависимости от условий произрастания

Для определения влияния климата на динамику индексов ширины годовых колец $\delta^{13}C$ и $\delta^{18}O$ были рассмотрены два периода: общий с доступными метеорологическими данными (1936–2005 гг.) и период, когда влияние пожаров на обоих участках, согласно Рисунку 6.9, полностью исключается (1965–2005 гг.).

Как показано в статье Сидоровой с соавт. (Sidorova et al., 2009), основными факторами, ограничивающими рост во влажных местообитаниях (WS), являются температурный режим начала вегетационного периода и июльские осадки. В нашем анализе только хронология *TRW* значимо связана с летней температурой, показывая наиболее сильную положительную корреляцию в июне ($r = 0.55$, $p < 0.05$) для всего рассматриваемого периода (Рисунок 6.10).

Климатическая реакция исследуемых параметров на осадки в последние десятилетия изменилась незначительно. Отрицательная связь была установлена между $\delta^{13}C$ с июльскими и летними осадками ($r = -0.24$ – -0.32 , $p < 0.05$), положительная связь – между $\delta^{18}O$ и осадками сентября ($r = 0.30$, $p < 0.05$) за все время наблюдения (1936–2005). Однако за последние 40 лет $\delta^{13}C$ отрицательно связана с летними и зимними осадками, а *TRW* отрицательно связана с октябрём предыдущего года ($r = -0.36$, $p < 0.05$).

В условиях относительной сухости (DS) были получены положительные корреляции всех параметров годовых колец с летней температурой для двух рассматриваемых периодов: наибольшая корреляция была обнаружена между $\delta^{13}C$ и июлем ($r = 0.55$, $p < 0.05$) за последние 40 лет; динамика $\delta^{18}O$ положительно связана с суммой летних температур ($r = 0.34$, $p < 0.05$). Ширина годовых колец положительно связана с температурой июня в течение всего периода, однако *TRW* за последние 40 лет больше коррелирует с температурой августа ($r = 0.32$, $p < 0.05$). Количество осадков в октябре прошлого года и в сентябре текущего года значимо для *TRW* ($r = 0.28$ – 0.35 , $p < 0.05$) за весь период метеонаблюдений, но за последние 40 лет существенно связанными с *TRW* остаются только осадки предыдущего года. Значения $\delta^{13}C$, а также $\delta^{18}O$ отрицательно связаны с зимними осадками, особенно в декабре ($r = 0.33$ – 0.48 , $p < 0.05$). Эти взаимосвязи сохраняются в течение всего

периода, включая последние 40 лет. Но характер связей летних осадков с изотопами углерода и кислорода меняется довольно существенно. Если июльские осадки имели отрицательную корреляцию с $\delta^{13}C$ в период 1936–2005 гг. ($r = -0.24$, $p < 0.05$), то после 1965 г. июльские осадки больше связаны с $\delta^{18}O$ ($r = -0.32$; $p < 0.05$).

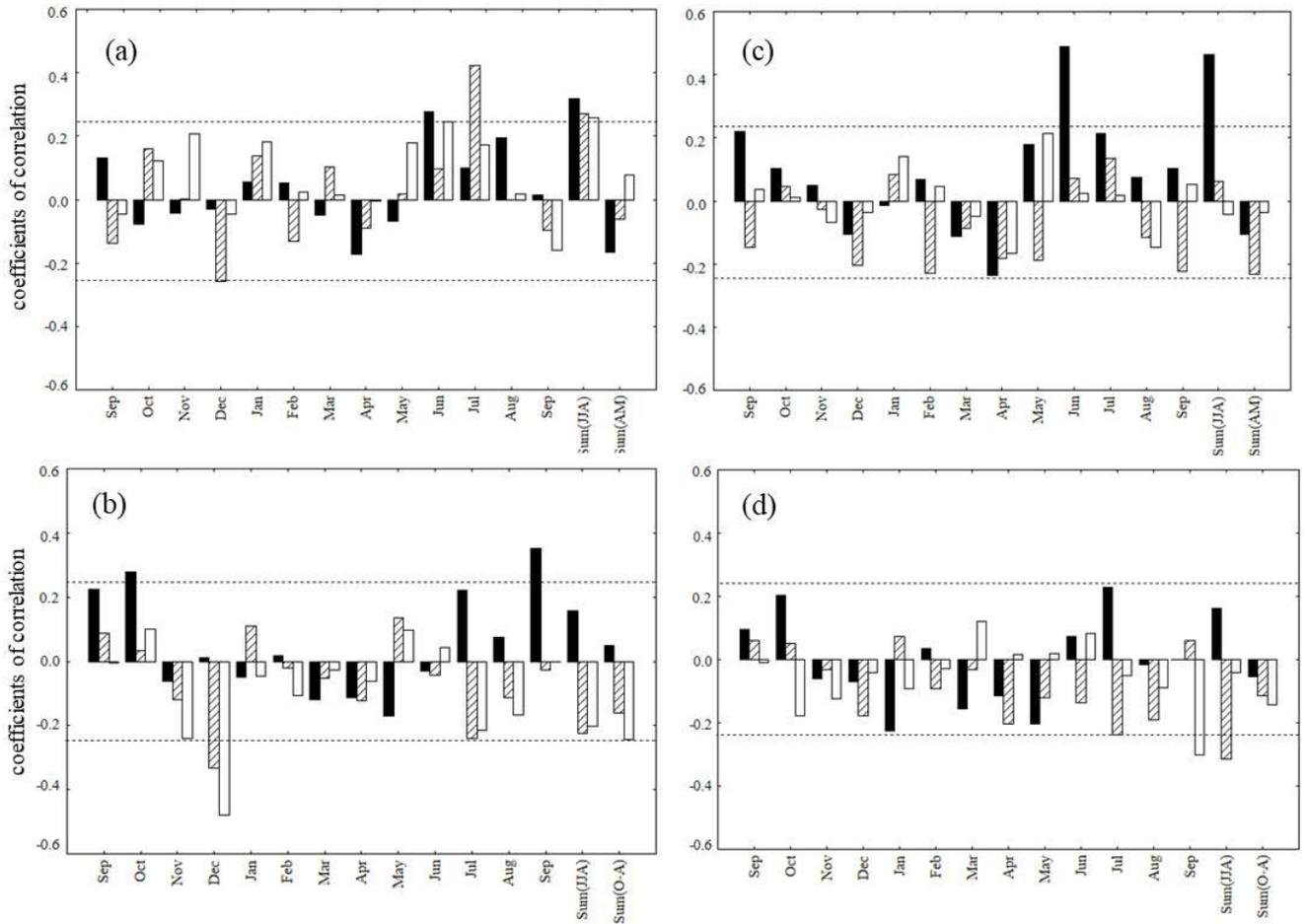


Рисунок 6.10. Реакция деревьев на климат в DS (левые панели) и WS (правые панели) за период 1936–2005 гг. Взаимосвязь с климатом основана на коэффициентах корреляции Пирсона между параметрами годичных колец, соответствующими каждому участку, и средней температурой (а, с) и общим количеством осадков (b, d). Климатические сигналы показаны для среднемесячных (с сентября предыдущего года по сентябрь текущего) и сезонных (летних, JJA; весенних, AM; зимних, O-A) данных. Параметры годичных колец представлены черными (TRW), заштрихованными ($\delta^{13}C_{Cell}$) и белыми ($\delta^{18}O_{Cell}$) колонками. Горизонтальные пунктирные линии указывают на порог значимости при $p < 0.05$ ($r = 0.24$, $n = 70$)

6.3.4. Особенности длительных изменений в динамике TRW , $\delta^{18}O$ и $\delta^{13}C$ лиственницы Гмелина в условиях мерзлотной зоны

Основными причинами пожаров в исследуемом регионе являются, как правило, сухие грозы, периодически возникающие в экстремально жарких условиях начала летнего периода. Такие благоприятные засушливые условия приводят к пожарам каждые 70–90 лет. Дополнительным фактором, способствующим быстрому распространению пожаров, является наличие зеленомошной и лишайниковой напочвенной растительности, способной быстро отдавать накопленную влагу и быть прекрасным проводником горения при условии продолжительного периода с высокими температурами воздуха и небольшим количеством осадков (Safronov, Volokitina, 2010).

Основные воздействия пожаров на уцелевшие деревья в экосистемах бореальных лесов вызваны изменениями гидротермального режима почвы и высвобождением питательных веществ. Эти факторы оказывают значительное влияние на все физиологические процессы деревьев, что отражается в изменчивости параметров годовых колец, таких как ширина, $\delta^{13}C$ и $\delta^{18}O$. После пожара и первоначального непродолжительного снижения TRW , наблюдаемого в течение первых нескольких лет после воздействия огня, отмечается длительная положительная тенденция роста деревьев (Рисунки 6.6, 6.7). В целом ее можно рассматривать как следствие улучшения состояния почвенных условий, что более подробно обсуждается ниже. Первоначальное снижение радиального прироста, вероятно, вызвано повреждениями камбия и меристемы высокой температурой, после чего деревьям требуется некоторое время для восстановления. Однако изменения в содержании стабильных изотопов C и O , отражающие реакцию деревьев на условия после пожара, проявляются значительно быстрее в виде пиков увеличения значений. Этот более быстрый ответ основан на том факте, что включение изотопов происходит во время процессов газообмена (ассимиляции CO_2 и устьичного контроля) в хвое. В нашем исследовании значения $\delta^{13}C$ в годовых кольцах деревьев, произрастающих на мерзлотных почвах, как правило, менее отрицательны после пожаров, что указывает на более высокий фотосинтез, а

погодичные значения имеют высокую изменчивость, что указывает на увеличение зависимости от поступления атмосферных осадков.

Основным фактором, объясняющим такие характерные тенденции, является резкое изменение состояния почвы сразу (самое позднее – в следующем году) после пожаров, когда глубина сезонного оттаивания в течение вегетационного периода значительно увеличивается. Это вызвано разрушением напочвенного покрова, который представляет собой мощный теплоизолирующий слой, что способствует более глубокому и длительному проникновению теплового потока в почву. Из-за пожаров в почве происходят значительные изменения: а) высвобождение органических и неорганических питательных веществ и б) изменение режима влажности за счет увеличения глубины активного талого слоя.

В результате этих изменений при доступности питательных веществ наблюдаются увеличение ширины годичных колец в течение 50–70 лет после пожара (Рисунок 6.6) и увеличение фотосинтеза в хвое, что отражается в меньшей дискриминации более «-» ^{13}C изотопа по сравнению с более «+» ^{12}C . Это хорошо иллюстрирует теорию изотопов углерода, поскольку высокие скорости фотосинтеза снижают концентрацию CO_2 в межклеточных пространствах из-за более высокой потребности в CO_2 (увеличение фотосинтеза) или меньшего поступления CO_2 (вследствие пониженной устьичной проводимости), что приводит к более низкому фракционированию изотопов (Farquhar et al., 1989).

Значение $\delta^{18}\text{O}$ годичных колец зависит от соотношения изотопов кислорода в исходной воде (атмосферные осадки и почвенная вода) и от уровня содержания H_2^{18}O в листьях за счет транспирации. Многолетняя мерзлота играет важную роль в определении соотношения изотопов кислорода как дополнительный источник доступной воды в течение вегетационного периода, и этот источник сильно изменяется в результате пожаров: а) отсутствие теплоизоляции после пожара приводит к повышенному испарению воды с поверхности почвы, вызывая обогащение H_2^{18}O , что может значительно влиять на $\delta^{18}\text{O}$ в кольцах деревьев как параметр испарения с поверхности почвы и транспирации в листьях (Kohn, Welker, 2005); б) летние осадки относительно обогащены H_2^{18}O по сравнению с водой, поступающей из мерзлоты, которая представляет собой смесь зимних и летних

осадков, и поэтому изотопное соотношение воды, поглощаемой деревьями, является очень специфической смесью этих двух источников воды (осадки и талая мерзлотная вода, см. Saurer et al., 2016). Более того, большая глубина активного слоя почвы после пожаров может накапливать больше атмосферных осадков, часть которых, скорее всего, будет потеряна в виде стока при меньшей глубине залегания многолетней мерзлоты.

Пожарные эффекты, отраженные в данном исследовании, приводят к высыханию верхних слоев почвы и увеличению использования атмосферных осадков в отличие от талой воды многолетней мерзлоты, которая преимущественно использовалась растениями до пожара (Рисунок 4 в Knorr et al., 2019). Это приводит к увеличению содержания $H_2^{18}O$ в исходной воде и, в конечном итоге, к увеличению $\delta^{18}O$ целлюлозы.

В работе рассмотрены два варианта экосистем (участки WS и DS) с изначально разными экологическими условиями (влажными и сухими) и разными календарными датами прохождения пожаров (разным временем восстановления наземной растительности в качестве изолирующего слоя), однако результаты послепожарной динамики всех рассмотренных параметров (Рисунок 6.7) сопоставимы и показывают очень похожую картину. Тем не менее характеристики участков влияют на скорость и интенсивность реакции на пожары и последующую реакцию деревьев на погодные условия, что также отражается в параметрах годовых колец (т. е. TRW , $\delta^{13}C$ и $\delta^{18}O$). Связь всех параметров между двумя участками за последние десятилетия, т. е. спустя долгое время после пожаров, более значима, чем за весь период наблюдений (Рисунок 6.7).

Изменения характеристик экофизиологического отклика, визуализированные в динамике корреляционных связей между $\delta^{13}C$ и $\delta^{18}O$ влажных и сухих местообитаний, демонстрируют поразительно похожие тенденции для обоих участков (Рисунок 6.8). Однако корреляция для сайта DS остается постоянно положительной, а корреляция для сайта WS изменяется с отрицательной (между 1885 и 1964 годами) на положительную. Эти резкие смены взаимосвязей соответствуют полному восстановлению изолирующего слоя из напочвенного покрова (мха/лишайника), что приводит к более выраженному эффекту термической

изоляции и, как следствие, уменьшению глубины сезонно-талого слоя. Это время, когда глубина сезонного оттаивания почвогрунтов достигает того же значения, что и до пожара (с максимальной близостью многолетней мерзлоты к поверхности). В результате температура в основном определяет водопотребление и доступность зимних осадков. Поскольку рост и деление клеток сильно контролируются температурой, рост корней будет увеличиваться с увеличением температуры почвы и глубины многолетней мерзлоты. Это, в свою очередь, приводит к усилению активности корневого всасывания и способствует усвоению воды и питательных веществ. Следовательно, рост стимулируется увеличением потребности в углеводах, что приводит к увеличению фотосинтеза. Это отражается в более высоких значениях TRW и $\delta^{13}C$.

Результаты дендроклиматического анализа свидетельствуют о том, что температура является определяющей для ширины годовых колец на влажных участках (WS). $\delta^{13}C$ и $\delta^{18}O$ отрицательно коррелировали с суммой летних осадков за весь период и июльских осадков за последние 40 лет. В сухих местообитаниях (DS) мы наблюдали очень похожие тенденции, сохраняющиеся как на коротком промежутке метеонаблюдений, так и за весь рассматриваемый период.

Длительные тренды с отрицательной динамикой скользящих корреляций между $\delta^{13}C$ и $\delta^{18}O$ на участке WS можно объяснить постепенным восстановлением экосистемы после пожаров, которая обретает свой прежний видовой состав примерно в течение 50 лет и возвращается к исходному состоянию в течение 70–90 лет (Zyryanova et al., 2002, Knorre et al., 2009). Однако время восстановления может значительно варьировать в зависимости от видового состава, который будет влиять на водный баланс экосистемы и изменит тепловой поток в почву, что, соответственно, отразится как на динамике роста годовых колец, так и на вариабельности изотопов.

Прямые измерения температурного режима почвенного горизонта на разных по условиям увлажнения и истории пожаров экспериментальных участках в Эвенкии показали, что температура СТС вернулась к исходным значениям (до пожара) в древостоях, которые сгорели 60–80 лет назад (Prokushkin et al., unpublished, Рисунок 5.6 Главы 5). Следовательно, доминирующим фактором, влияющим на

долгосрочную динамику изотопов кислорода в нашем исследовании, скорее всего, является глубина залегания многолетней мерзлоты и, следовательно, доступность изотопно различных источников воды (смесь весенних и летних осадков, обогащенная ^{18}O по сравнению с талой мерзлотной водой). В то же время важно отметить, что основные изменения в ответ на изменения почвенного режима были связаны с шириной годовых колец и $\delta^{18}O$ (Рисунок 6.7). Несмотря на однозначную реакцию абсолютных значений $\delta^{13}C$ на воздействие пожара (резкие пики) и тот факт, что в динамике $\delta^{13}C$ наблюдаются медленные положительные тенденции, все же существует постоянная положительная связь между контрастирующими участками ($\delta^{13}C$ в DS vs $\delta^{13}C$ в WS). Это указывает на то, что специфические физиологические реакции деревьев (наиболее вероятная ассимиляция) на изменение экологических условий в зоне вечной мерзлоты, отраженные в $\delta^{13}C$, относительно одинаковы независимо от условий роста и антропогенных воздействий (в нашем случае пирогенных). Следовательно, соотношение изотопов углерода хорошо подходит для реконструкции климата даже при различных по доступности воды в почве условиях. Напротив, соотношение изотопов кислорода сильно зависит от количества воды, способствуя увеличению устьичной проводимости, что приводит к снижению $\delta^{18}O$. Но в основном данный показатель отражает соотношение изотопов доступной воды и в значительной степени связан с изменениями состояния воды в почве в условиях многолетней мерзлоты в течение многих лет после пожара. Следовательно, для исследуемого региона $\delta^{18}O$ является подходящим индикатором водных отношений (влажность почвы, доступность воды, источники воды и т. д.).

6.4. Заключение и выводы по Главе 6

В условиях засушливого климата лесостепных условий юга Средней Сибири (количество осадков ~ 200 мм) значительные климатические изменения (смещение начала вегетационного периода, уменьшение количества летних осадков и повышение влажности в весенний период на фоне увеличения количества осенних осадков) не так явно отразились на параметрах годовых колец, как обычно для регионов с умеренным климатом. Однако эти климатические изменения еще не

могли быть преобразованы в физиологические сигналы деревьев, отражающие изменения температуры, доступности воды и осадков, потому что в основном они касаются периода года, когда физиологические процессы сильно ослаблены.

Тем не менее наши данные показывают изменение климата, а именно сдвиг вегетационного периода на пять-семь дней к более ранней дате в течение прошлого века. Деревья по-прежнему находятся под строгим климатическим контролем, что хорошо отражается в трендах реакции изотопов и роста деревьев. Хотя количество летних осадков уменьшилось с одновременным повышением средней температуры во время вегетационного периода для региона Хакасия, удвоенное количество осадков в октябре компенсировало изменения, наблюдаемые в летние месяцы. Это привело к тенденциям выраженных негативных трендов изотопов *C* и *O* при постоянной ширине годовых колец, особенно в последние 60 лет.

На мерзлотных почвах северной тайги Средней Сибири существенный вклад в динамику параметров годового кольца (TRW , $\delta^{13}C$, $\delta^{18}O$) вносит пожарный режим территории. Помимо увеличения доступности питательных веществ, лесные пожары в условиях распространения многолетнемерзлых грунтов значительно влияют на водный режим почвы, удаляя теплоизоляционный напочвенный покров, что приводит к изменению глубины вечной мерзлоты. Связанное с этим долгосрочное увеличение сезонно-талого слоя почвы позволяет улучшить теплопередачу за счет проникновения атмосферных осадков и потенциального увеличения емкости накопления воды вследствие уменьшения потерь воды с поверхностным стоком. Более высокая температура также важна для физиологической активности корней. При постепенном восстановлении напочвенного покрова (мхи, лишайники и другие виды) соответственно восстанавливается слой теплоизоляции, что приводит к уменьшению глубины активного слоя. Этот процесс восстановления отражается в снижении ширины годовых колец и в скачкообразном переходе корреляционных связей между изотопами углерода и кислорода, косвенно подтверждая тем самым восстановление предпожарных условий. Таким образом, комплексное использование различных структур годовых колец и исследование динамики их реакции и взаимосвязи дают существенно новую информацию к пониманию экологических процессов, протекающих после пожаров.

Полученные данные существенно дополняют информацию по динамике экосистем после пожаров, подчеркивают важность различий контрастных почвенных условий и состава напочвенной растительности, формирующихся в районах многолетней мерзлоты.

Выводы

1. Значения стабильных изотопов меняются существенно от лесостепной зоны к северной тайге мерзлотной зоны Средней Сибири. Значения $\delta^{13}C_{\text{cell}}$ в среднем снижаются в северном направлении от -20.3 до -23.13 ‰, показатели $\delta^{18}O_{\text{cell}}$ в среднем также имеют тенденцию к снижению от 26.64 ‰ в лесостепной зоне до 23.59 ‰ в зоне многолетней мерзлоты.
2. Динамика стабильных изотопов $\delta^{13}C$ и $\delta^{18}O$ в древесных кольцах *Larix sibirica* в условиях благоприятного температурного режима и недостатка почвенного увлажнения лесостепной зоны однонаправленная, отрицательная за последние 100 лет, более выраженная для $\delta^{18}O$.
3. Наиболее важным климатическим фактором, влияющим на дискриминацию стабильных изотопов в древесине лесостепной зоны, являются осадки летнего периода, а именно июне-июльские для $\delta^{13}C$ и июльские для $\delta^{18}O$ (при одновременной положительной связи с температурами этого месяца).
4. Одним из возможных факторов долговременного снижения $\delta^{13}C$ и $\delta^{18}O$ в лесостепной зоне может быть увеличение вклада возросшего количества предзимних (октябрь) осадков с более «легким» изотопным составом и возможность их использования деревьями при более ранней вегетации последних десятилетий.
5. Динамика стабильных изотопов $\delta^{13}C$ и $\delta^{18}O$ в древесных кольцах *Larix gmelinii* в условиях роста на многолетнемерзлых почвах зависит от горимости территорий. После прохождения пожаров в целом динамика $\delta^{13}C$ и $\delta^{18}O$ положительная в течение некоторого периода после пожаров и отрицательная после стабилизации почвенно-растительных условий до предпожарного состояния экосистем.
6. Периоды восстановления экосистем мерзлотной зоны до предпожарного состояния, по данным длительной динамики индексов прироста и изотопного

состава лиственницы Гмелина, отличаются в условиях низких (более сухих) и высоких (более сырых) надпойменных террас.

7. В мерзлотной зоне на дискриминацию стабильных изотопов годовых колец лиственницы значимо влияет температурный режим июля. Долговременная динамика $\delta^{13}C$ и $\delta^{18}O$ в лесных экосистемах, находящихся на определенной стадии послепожарной сукцессии, определяется состоянием сезонно-талого слоя почв (глубина оттаивания, температурный режим), обеспечивающего деревья доступной водой (атмосферной, мерзлотной).

ГЛАВА 7. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ДЛИТЕЛЬНЫХ ДЕНДРО- И ФЕНОРЯДОВ ПРИ ОЦЕНКЕ РЕГИОНАЛЬНЫХ И ГЛОБАЛЬНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ СРЕДЫ

7.1. Введение

Анализ временных рядов высокого разрешения (год, сезон) любой направленности (дендрохронологических, фенологических и др.) по пространственным трансектам используется достаточно широко для выявления закономерностей реакции растений на изменения климата. Использование данных годовых колец на протяжении уже многих десятилетий общепризнано как ценный индикатор изменений климата прошлого, имеющий в основе широкомасштабный охват с точным погодичным датированием реакции деревьев на изменения климатических параметров (Briffa et al., 2002), которые оцениваются в зависимости от местоположения и силы климатического воздействия. Так, для высокоширотных и высокогорных территорий севера бореальной зоны выполнено множество реконструкций температурного режима вегетационного периода (D'Arrigo et al., 1999; Lindholm, Eronen, 2000; Naurzbaev, Vaganov, 2000; Hantemirov et al., 2004). На основе данных годовых колец проведена реконструкция климата для Северного полушария в целом (Jones et al., 1998; Briffa et al., 2001; Mann et al., 2008). Однако ранее уже отмечалось, что климатическая функция отклика на территориях с менее выраженными климатическими сигналами (менее высокоширотные и высокогорные участки) будет показывать уменьшение влияния летней температуры и усиление влияния других климатических переменных, таких как осадки и конкуренция между деревьями (Fritts, 1976; Lindholm, Eronen, 2000). Влияние североатлантической циркуляции в значительной степени определяет внутриматериковые изменения климата, что делает необходимым применение более точечного подхода к изучению реакции экосистем на современные изменения. Так, большое число работ выполнено в рамках исследований особенностей климата прошлого вдоль различных региональных трансектов, выявления функций отклика растительности разных климатических зон, оценки смены растительного покрова (Шиятов, 1986; Мазепа,

1998; Шиятов, Ваганов, 1998; Ваганов, Шиятов, 2005; Кнорре и др., 2006; Kirdyanov et al., 2013; Shestakova et al., 2016).

Ряд работ показал, что климатический отклик древесных растений значительно варьирует в зависимости от орографии территории (Андреев, 2001; Магда, 2003; Knorre et al., 2010; Малышева, Быков, 2011; Баринов и др., 2016), причем он может значительно различаться не только у деревьев, произрастающих на разных высотных градиентах (Кнорре и др., 2009), но и в пределах одной экосистемы (Бабушкина и др., 2011).

Еще одним надежным биоиндикатором изменения условий среды при глобальном изменении климата как в локальном, так и в глобальном масштабе признаны фенологические ряды наблюдений (Post et al., 2001; Bellard et al., 2012). Как уже было показано ранее (Глава 6, раздел 6.1.3), для региона юга Сибири, как и в целом для Северного полушария, наблюдается смещение весенних фенологических событий (начало вегетации) на более ранние сроки (Parmesan, Yohe, 2003; Root et al., 2003; Delbart et al., 2008; Schwartz et al., 2006; Ovchinnikova et al., 2011). Однако, несмотря на достаточно многочисленные исследования в области реакции организмов на изменение климата (Parmesan, 2007; Both et al., 2009), остается не до конца оцененным механизм реакции и адаптации сообществ на текущие изменения в пространственном отношении (Doi, Takahashi, 2008; Thackeray et al., 2016).

В связи с этим бесценной информацией для масштабных оценок и моделирования обладают научные отделы федеральной системы ООПТ России, имеющие в своем арсенале базы данных фенологических наблюдений за разными группами организмов (животных, растений) с единой методикой сбора информации (Шнелле, 1961; Батманов, 1961; Иваненко, 1962; Добровольский, 1969; Буторина и др., 1975), со значительной длительностью рядов наблюдения (местами более 100 лет) и с широким охватом пространственных неоднородностей. Такие данные могут и должны анализироваться не только отдельно друг от друга, но и в комплексе для полноценного понимания отклика развития компонентов и комплексов экосистем в неравномерно меняющемся климате континента.

В любом случае главной задачей таких исследований является изучение реакции растений на современные тенденции изменения климата и среды обитания в целом. Тем более что ряд исследований указывает на некоторую потерю чувствительности организмов (на примере деревьев) к климату и свидетельствует о том, что повышение температуры, особенно в последние два-три десятилетия XX века, привело к изменению ответной реакции на климат по сравнению с предыдущими десятилетиями (Jacoby, D'Arrigo, 1995; Linderholm, 2002).

7.2. Климатический отклик древесно-кольцевых серий в зависимости от топографии территории на юге Сибири

7.2.1. Реакция радиального прироста хвойных на примере одной лесорастительной зоны

Рассмотрены древесно-кольцевые хронологии, построенные для среднегорного пояса горно-таежных экосистем Восточного Саяна (ST), не подверженных хозяйственному воздействию вследствие особой охраны территории последние 100 лет (федеральная ООПТ).

При оценке влияния текущих климатических изменений на древесную растительность выбрали три контрастных по условиям произрастания участка территории: южный макросклон, северо-восточный макросклон и плакор (Центральный хребет).

На всех участках отбирали более 20 кернов всех видов (за исключением сосны кедровой, 9 образцов). Для участка, характеризующего склоны южной экспозиции, с преимущественно сосновыми древостоями были отобраны керны сосны обыкновенной в средней части склона. Для северо-восточного макросклона отобраны керны сосны в средней части склона, сосны кедровой на участках средней и нижней частей склона, керны лиственницы сибирской на выположенном участке верхней точки Кайдынского хребта (832 м н. у. м.). В результате получены четыре обобщенные древесно-кольцевые хронологии (ДКХ) для четырех видов хвойных. Из них одна хронология построена по кернам лиственницы сибирской, две хронологии –

по кернам сосны обыкновенной и одна хронология – по кедру сибирскому (сосна кедровая).

Основные статистические показатели дендрохронологического материала в зависимости от условий произрастания отдельных видов приведены в Таблице 7.1.

Таблица 7.1. Основные статистические показатели обобщенных ДКХ по абсолютным значениям прироста

Топографическая привязка	Вид	Код	Кол-во обр.	Период	$rbar$	Прирост			Коэф. чувств.
						макс.	средний	SD	
северо-восточный макросклон	<i>Pinus syl.</i>	PIN	24	1799–2011	0.35	5.08	1.34	0.61	0.21
	<i>Pinus sib.</i>	PINS	9	1836–2011	0.44	5.60	1.34	0.57	0.18
	<i>Larix sib.</i>	LAR	36	1754–2011	0.44	6.11	0.85	0.61	0.26
южный макросклон	<i>Pinus syl.</i>	PIN	18	1858–2011	0.39	5.47	1.28	0.73	0.19
Центральный хребет	<i>Picea ob.</i>	PIC	25	1727–1998	0.61	3.42	0.68	0.37	0.14
	<i>Pinus sib.</i>	PS	25	1750–1998	0.43	5.44	1.37	0.61	0.16
	<i>Pinus syl.</i>	PN	39	1790–1998	0.54	5.89	1.31	0.74	0.13
	<i>Larix sib.</i>	LAR	25	1777–1998	0.61	5.67	1.11	0.75	0.20

Сосна обыкновенная. Максимальный возраст деревьев, использованных в анализе, зафиксирован на участке макросклона южной экспозиции и составил 285 лет, минимальный – 104 года. Однако обобщенная древесно-кольцевая хронология, пригодная для анализа, значительно короче и датируется 1858 годом. Для северо-восточного макросклона максимальный возраст деревьев ниже (226 лет), однако достаточная наполненность хронологии позволила построить временной ряд с 1799 года. Межсериальный коэффициент корреляции ($rbar$) более высокий у деревьев, произрастающих на южном макросклоне (0.39), хотя коэффициент чувствительности там довольно низкий (0.19) по сравнению с образцами

противоположного склона (0.21). Средняя величина ШГК на участке южной экспозиции составляет 1.28 ± 0.73 мм против 1.34 ± 0.61 мм северной.

Сосна кедровая. Для построения хронологии по кедру (Кайдынский хребет) были использованы деревья разных возрастов, от 122 лет до 261 года. Довольно высок межсерийный коэффициент корреляции (0.44), однако значение коэффициента чувствительности – самое низкое из всех полученных хронологий (0.18). Средняя величина ШГК близка к данным по сосне и составляет 1.34 ± 0.57 мм.

Лиственница сибирская. Хронология представлена старыми деревьями, возраст многих из них превышает 400 лет, самому молодому – 141 год. Значения $rbar$ варьируют от 0.44 (на северо-восточном макросклоне) до 0.61 (на Центральном хребте). Средние значения ШГК ниже, чем у сосны и кедра, и составляют $0.85 \pm 0.61 - 1.11 \pm 0.75$ мм.

Ель сибирская. Представлена самыми старовозрастными деревьями из всех исследуемых, начало роста большинства датируется 1760 годом, шести наиболее старых деревьев – 1727 годом. Наряду с лиственницей ДКХ ели имеет минимальные показатели ШГК (ср. = 0.68 ± 0.37), максимальный $rbar = 0.61$, однако низкий коэффициент чувствительности (0.14).

Индексированные древесно-кольцевые хронологии (стандартные и остаточные) отражены на Рисунках 7.1, 7.3.

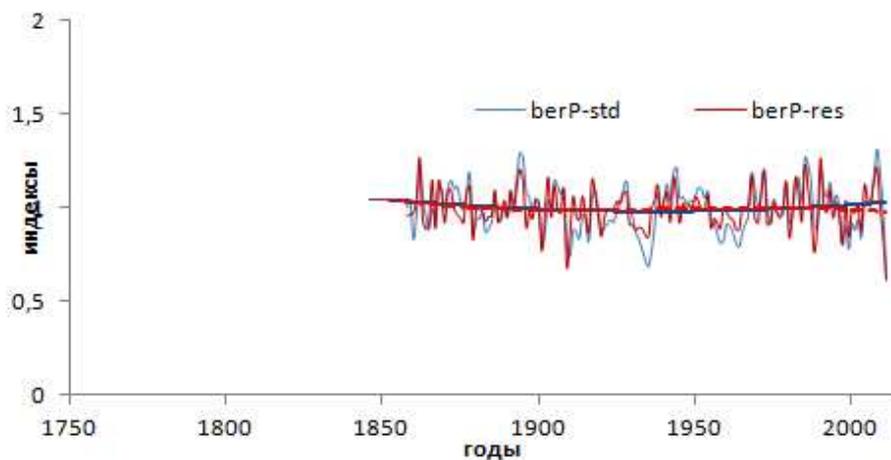


Рисунок 7.1. Индексированные древесно-кольцевые хронологии (std, res) сосны обыкновенной южного макросклона (сглаженные негативной экспонентой)

Более высокая дисперсия прироста отражена в *ДКХ* по лиственнице и сосне кедровой (Рисунок 7.2) с явно выраженными периодами депрессий и увеличения прироста. Последний положительный тренд наблюдается после 1980-х годов.

Для получения более полной картины на исследуемой территории горной тайги в анализе приводятся дополнительные данные по ранее полученным *ДКХ* для Центрального хребта, датированные 1998 годом (Рисунок 7.3).

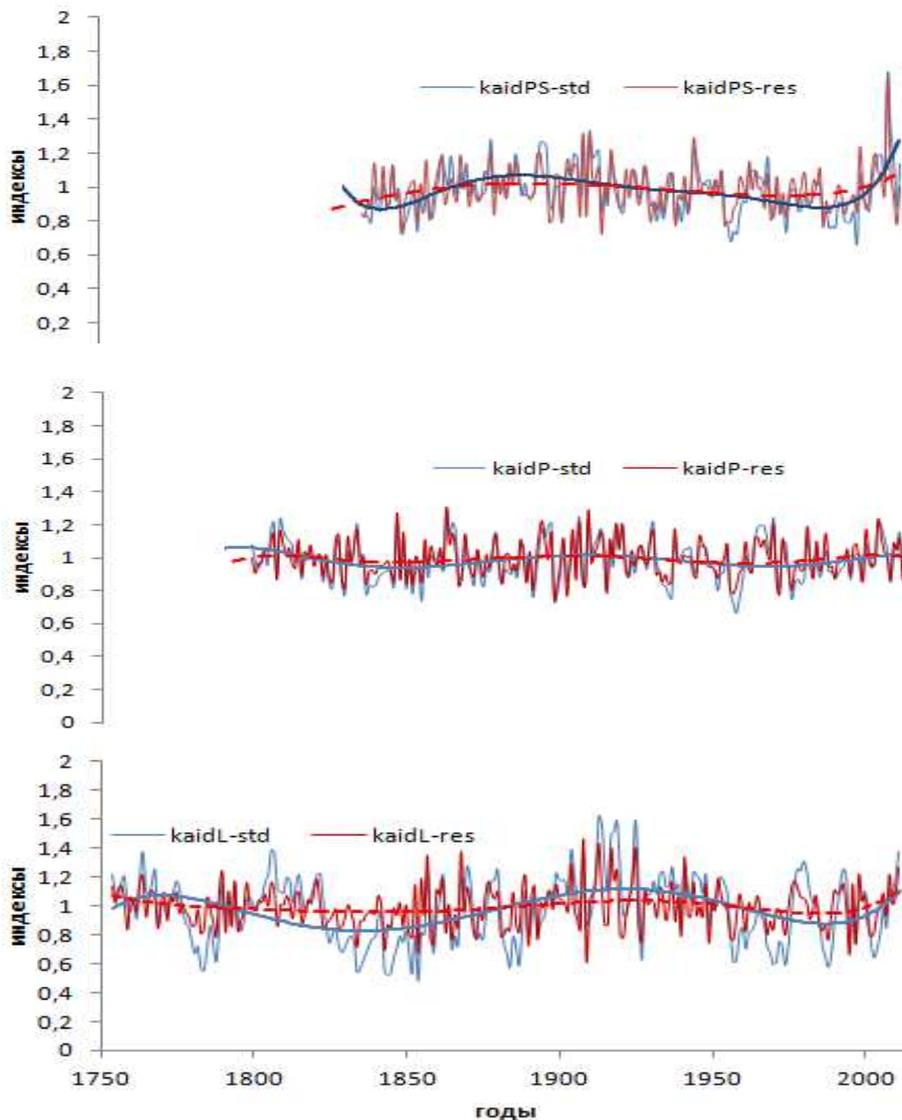


Рисунок 7.2. Индексированные древесно-кольцевые хронологии (std, res) сосны обыкновенной (kaidP), сосны сибирской (кедровой) (kaidPS) и лиственницы сибирской (kaidL) северо-восточного макросклона (сглаженные негативной экспонентой)

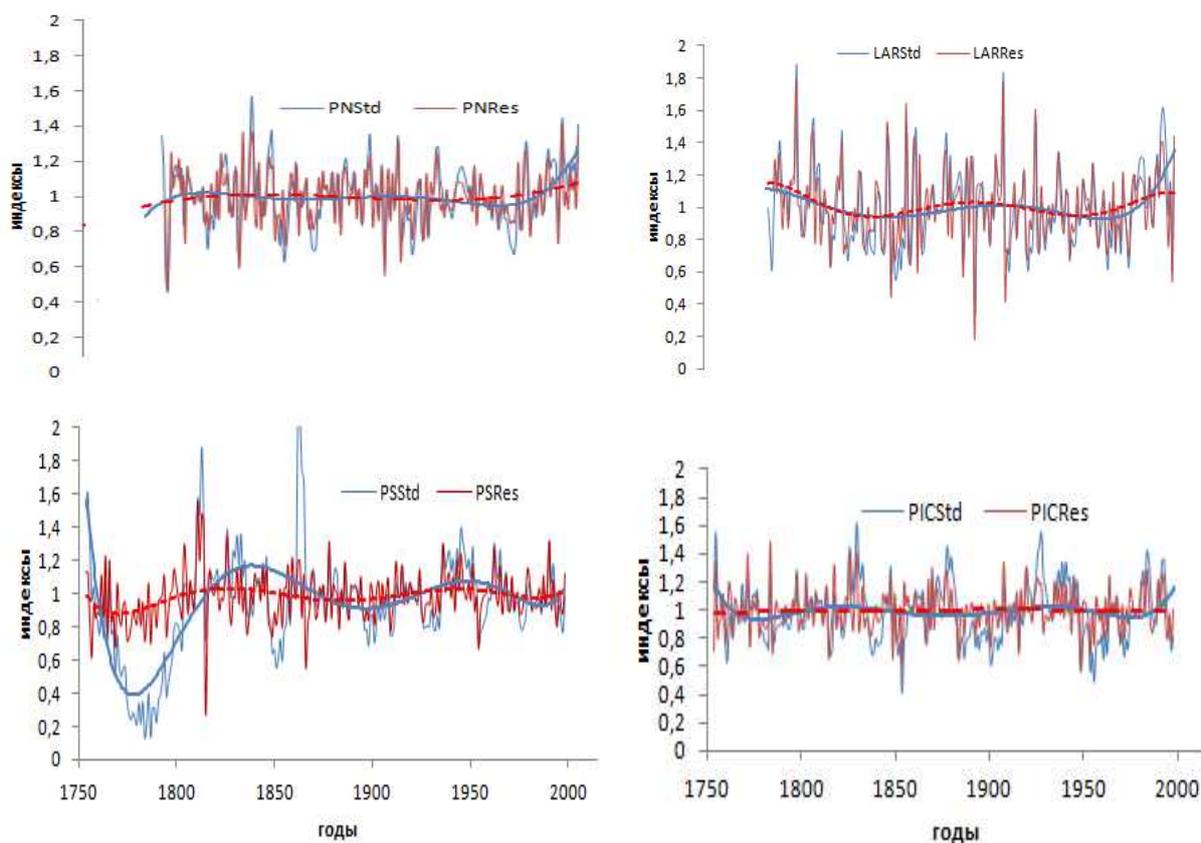


Рисунок 7.3. Индексированные древесно-кольцевые хронологии (std, res) для деревьев сосны обыкновенной (PN), лиственницы сибирской (LAR), сосны сибирской (кедровой) (PS) и ели сибирской (PIC) с участков Центрального хребта (сглаженные негативной экспонентой)

Сравнительный анализ показал, что существует тесная корреляционная связь как между хронологиями одного вида, так и между разными видами (Таблица 7.2). Наиболее она выражена для одновидовых хронологий и является более тесной между ДКХ по сосне с различных участков; значения коэффициентов корреляции варьируют от 0.25 до 0.58 ($p < 0.05$). Для хронологий по лиственнице с различных местообитаний $r = 0.37$ ($p < 0.05$); менее выражена корреляционная связь у хронологий сосны кедровой с Центрального хребта и северо-восточного макросклона ($r = 0.29$, $p < 0.05$).

Также отмечено, что существует и межвидовая связь динамики прироста хвойных. Наиболее она выражена между хронологиями по сосне обыкновенной и сосне кедровой ($r = 0.65$, $p < 0.05$) как для одного макросклона, так и для разных

участков ($r = 0.41$, $p < 0.05$). Несмотря на то, что лиственница имеет наибольший коэффициент чувствительности к внешним факторам среды, связь двух имеющихся хронологий не столь высока ($r = 0.37$, $p < 0.05$), при том, что условия произрастания ее схожи на двух участках (верхние выположенные участки хребтов).

Таблица 7.2. Коэффициенты корреляции Пирсона между всеми индексированными хронологиями (STD). Серым цветом выделены значения, не значимые при $p < 0.05$ для $n = 141$

Топографическая привязка	Код	северо-восточный макросклон			южный макросклон		Центральный хребет		
		LAR	PINS	PIN	PIN	PIC	PS	PN	LAR
северо-восточный макросклон	LAR	<i>1.00</i>							
	PINS	0.25	<i>1.00</i>						
	PIN	0.20	0.65	<i>1.00</i>					
южный макросклон	PIN	0.04	0.22	0.25	<i>1.00</i>				
	PIC	0.28	0.11	0.18	0.20	<i>1.00</i>			
Центральный хребет	PS	0.04	0.29	0.41	0.17	0.23	<i>1.00</i>		
	PN	-0.02	0.03	0.13	0.58	0.25	0.00	<i>1.00</i>	
	LAR	0.37	0.07	0.03	0.27	0.20	0.07	0.39	<i>1.00</i>

Оценка влияния климатических факторов на радиальный прирост хвойных проводилась для общего для всех хронологий периода 52 года. Анализировали влияние температур воздуха (минимальных, среднемесячных) и количества осадков отдельно по месяцам, суммы годовых и отдельно суммы зимних (октябрь – март). В Таблице 7.3 приведены основные значимые коэффициенты корреляции данных переменных с древесно-кольцевыми хронологиями.

Выявлено, что радиальный прирост лиственницы с участков Кайдынского и Центрального хребтов значимо связан с минимальными температурами июня ($r = 0.33$ – 0.34 при $p < 0.05$). Повышение минимальных температур апреля и июня

негативно сказывается на радиальном приросте кедра ($r = -29$ и -30 соответственно), что может быть объяснено снижением влажности почвы при повышении температур, играющей важную роль на начальном этапе формирования колец у более требовательных к степени увлажнения видов деревьев. Ход среднемесячных температур воздуха в мае положительно связан с приростом сосны на участке с.-в. макросклона ($r = 0.30$ при $p < 0.05$), кедра и ели (для остаточной хронологии) на участке Центрального хребта ($r = 0.42-0.30$ соответственно при $p < 0.05$). Радиальный прирост лиственницы самой высокой точки Кайдынского хребта лимитируется температурой июня ($r = 0.42$ при $p < 0.05$).

Таблица 7.3. Значимые коэффициенты корреляции (при $p < 0.05$ для $n = 52$) между климатическими параметрами и индексированными хронологиями (std, *res) для всех участков ($^{-1}$ – месяц предыдущего года)

Топографическая привязка	Код	Температура воздуха				Количество осадков			
		миним.		средняя		сумма			
		апр.	июнь	май	июнь	май	июнь	окт. ⁻¹	зимних годовых
северо-восточный макросклон	LAR		0.34		0.42				
	PINS	-0.29	-0.30					0.28	
	PIN			0.30		0.28	0.35		
южный макросклон	PIN					0.33			0.29
	PIC			0.30*					
Центральный хребет	PS			0.42					
	PIN								
	LAR		0.33						-0.29

Различие в климатическом отклике связано с тем, что начало вегетации у сосны и лиственницы происходит в разное время за счет необходимости ежегодного формирования фотосинтезирующего аппарата у лиственницы, в то время как инициация роста у вечнозеленой сосны начинается значительно раньше.

Влияние количества осадков на рост разных видов хвойных также видоспецифично. Так, наибольшее влияние осадков выявлено для деревьев сосны, произрастающих на склонах разной экспозиции, где наиболее значимыми оказались осадки периода начала вегетации: мая на южном макросклоне и июня на северо-восточном. Осенние осадки предыдущего года важны для прироста сосны и кедра на с.-в. макросклоне ($r = 0.28-0.35$ при $p < 0.05$), а сумма годовых осадков – на южном макросклоне ($r = 0.29$ при $p < 0.05$). Положительная связь количества осадков октября предыдущего года с приростом кедра и сосны участков Кайдынского хребта объясняется необходимостью накопления почвенной влаги при замерзании почвы (в октябре происходит переход температуры воздуха через $0\text{ }^{\circ}\text{C}$). Отрицательная связь количества зимних осадков с динамикой прироста лиственницы установлена для участков Центрального хребта, что свидетельствует о связи времени схода снежного покрова и начала вегетации у лиственницы.

Выявленные закономерности в отличающейся реакции разных видов хвойных даже одного участка на климатические параметры схожи с результатами ранее проведенных нами исследований в Хакасии. Там рассматривалась изменчивость ширины годичных колец хвойных в ответ на региональное изменение климата в зависимости от топоэкологических условий и было установлено, что при разных условиях произрастания деревьев одних и тех же видов происходит значительная трансформация климатического сигнала (Бабушкина и др., 2011).

Подобное разнообразие реакции у разных видов дает основание также говорить о разнонаправленном накоплении углерода (через пересчет продукции, см. раздел 3.5) в лесах в зависимости от условий произрастания. Так, например, проведенные нами натурные исследования и расчеты запасов углерода в заповеднике «Столбы» (Гавриков и др., 2018) показали, что на долю углерода в наиболее значимых депонирующих комплексах (древостой, почва) в биомассе (живых деревьев) приходится от 80 до 99 % (в зависимости от плотности древостоя) по сравнению с почвами (1–20 %): это противоречит общепринятому мнению о том, что биомасса бореальных лесов составляет только 16–20 % от общего пула углерода, а остальное – запас углерода почвы.

В соответствии с Таблицей 7.4 наибольший вклад в общую продукцию углерода живых деревьев вносит древесина лиственницы сибирской и сосны обыкновенной (210–250 C mass (kg m⁻³) соответственно). При том, что данные виды имеют наиболее выраженный климатический отклик, направление в депонировании углерода может совпасть с трендами радиального прироста деревьев. И, как показано выше (Рисунки 7.2, 7.3), именно сосна и лиственница имеют положительный тренд индексированных показателей прироста после 1980-х годов, несмотря на превалирование спелых и перестойных древостоев на исследуемой территории в целом и старовозрастных деревьев в частности.

Таблица 7.4. Факторы, использованные для определения массы углерода из объемного запаса (свежая древесина живых деревьев), найденные у Гаврикова и Хлебопроса (Гавриков, Хлебопрос, 2013; Gavrikov et al., 2017)

Species	C mass (kg m ⁻³)
Scots pine (<i>Pinus sylvestris</i> L.)	210.1
Siberian pine (<i>P. sibirica</i> Du Tour)	197.9
Siberian fir (<i>Abies sibirica</i> Ledeb.)	176.6
Siberian larch (<i>Larix sibirica</i> Ledeb.)	250.0
Siberian spruce (<i>Picea obovata</i> Ledeb.)	208.1

Надо отметить, что в целом для Северного полушария характерно наличие именно старовозрастных лесов на больших территориях, которые продолжают депонировать углерод и представляют собой значимую часть в его общем пуле (Luysaert et al., 2008).

7.2.2. Реакция радиального прироста хвойных на примере многозонального высотного трансекта

Рассмотрена реакция радиального прироста разных видов хвойных на климатические изменения вдоль высотного трансекта от равнинных до высокогорных экосистем юга Сибири (КНАК).

Трансект имеет перепад высот от 600 м н. у. м. (лесостепь) до 1863 м н. у. м. (высокогорье) с промежуточным участком горной тайги. Вдоль всего направления отбирались керны деревьев *Larix sibirica*, *Pinus sylvestris* (либо *Pinus sibirica* в высокогорье) для каждого высотного уровня.

Дендрохронологический материал был собран на территории Республики Хакасия. Основными лесообразующими видами территории являются сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*), лиственница сибирская (*Larix sibirica*), сосна сибирская (кедровая) (*Pinus sibirica*).

Было получено шесть древесно-кольцевых хронологий для трех видов хвойных. Основные статистические характеристики для индивидуальных хронологий по всем исследуемым видам приведены в приложениях (Таблица 7.5).

Таблица 7.5. Основные статистические показатели обобщенных ДКХ по абсолютным значениям прироста для высотного трансекта

Зональная приуроченность	Вид	Код	N	Период	$rbar$	Прирост			Коэф. чувств.
						макс.	средний	SD	
лесостепь	<i>Pinus syl.</i>	PIN	13	1824–2002	0.64	4.35	1.01	0.59	0.29
	<i>Larix sib.</i>	LAR	25	1790–2002	0.78	6.1	0.68	0.57	0.66
горная тайга	<i>Pinus syl.</i>	PIN	20	1765–2002	0.69	5.78	1.19	0.56	0.21
	<i>Larix sib.</i>	LAR	13	1777–2002	0.57	7.37	0.99	0.67	0.36
высокогорье	<i>Larix sib.</i>	LAR	11	1822–2002	0.67	4.87	1.27	0.69	0.19
	<i>Pinus sib.</i>	PS	12	1656–2002	0.59	2.59	0.59	0.26	0.17

Сосна обыкновенная (и сосна кедровая). Наиболее длительные хронологии по сосне получены для условий высокогорий (обобщенная ДКХ 251 год, максимальный возраст отдельных деревьев 346 лет), хотя значения $rbar$ (0.59) и коэффициент чувствительности (0.17) у нее ниже, чем у остальных хронологий. Максимальными значениями обладает хронология лесостепной зоны ($rbar = 0.64$, коэф. чувств. – 0.29) для периода 1824–2002. Максимальный межсерийный коэффициент относится к условиям горной тайги.

Лиственница сибирская. В среднем ДКХ по лиственнице охватывают 250-летний период, обладая высокими значениями межсерийных корреляций в условиях лесостепи и высокогорий ($rbar = 0.78$ и 0.67 соответственно), с наиболее высокой чувствительностью серий в условиях лесостепи (0.66).

Стандартизированные древесно-кольцевые хронологии (std) по видам и участкам для трех лесорастительных зон показаны на Рисунке 7.4.

Индивидуальность всех полученных хронологий выражена как в дисперсии индексов прироста, наиболее явной в хронологии лиственницы лесостепного участка, так и в различных периодах с выраженным долговременным максимумом прироста либо его депрессией.

Практически все хронологии отражают увеличение индексов прироста последней трети XX века, наиболее выраженное в хронологиях сосны обыкновенной лесостепной и горно-таежной зоны, а также сосны сибирской (кедровой), произрастающей на верхней границе леса. В отличие от сосны явный положительный тренд прироста лиственницы выражен только в условиях высокогорья.

Обобщенные древесно-кольцевые хронологии по трем видам имеют тесную корреляционную взаимосвязь, более всего выраженную между разными видами одного участка ($r = 0.28$ в лесостепи и $r = 0.30$ в условиях горной тайги, $p < 0.05$), за исключением условий высокогорья, где прирост лиственницы никак не связан с динамикой прироста сосны кедровой ($r = -0.14$, $p < 0.05$). В целом радиальный прирост сосны кедровой на верхней границе леса не имеет синхронизации с приростом других видов в горной тайге и лесостепи (Таблица 7.6).

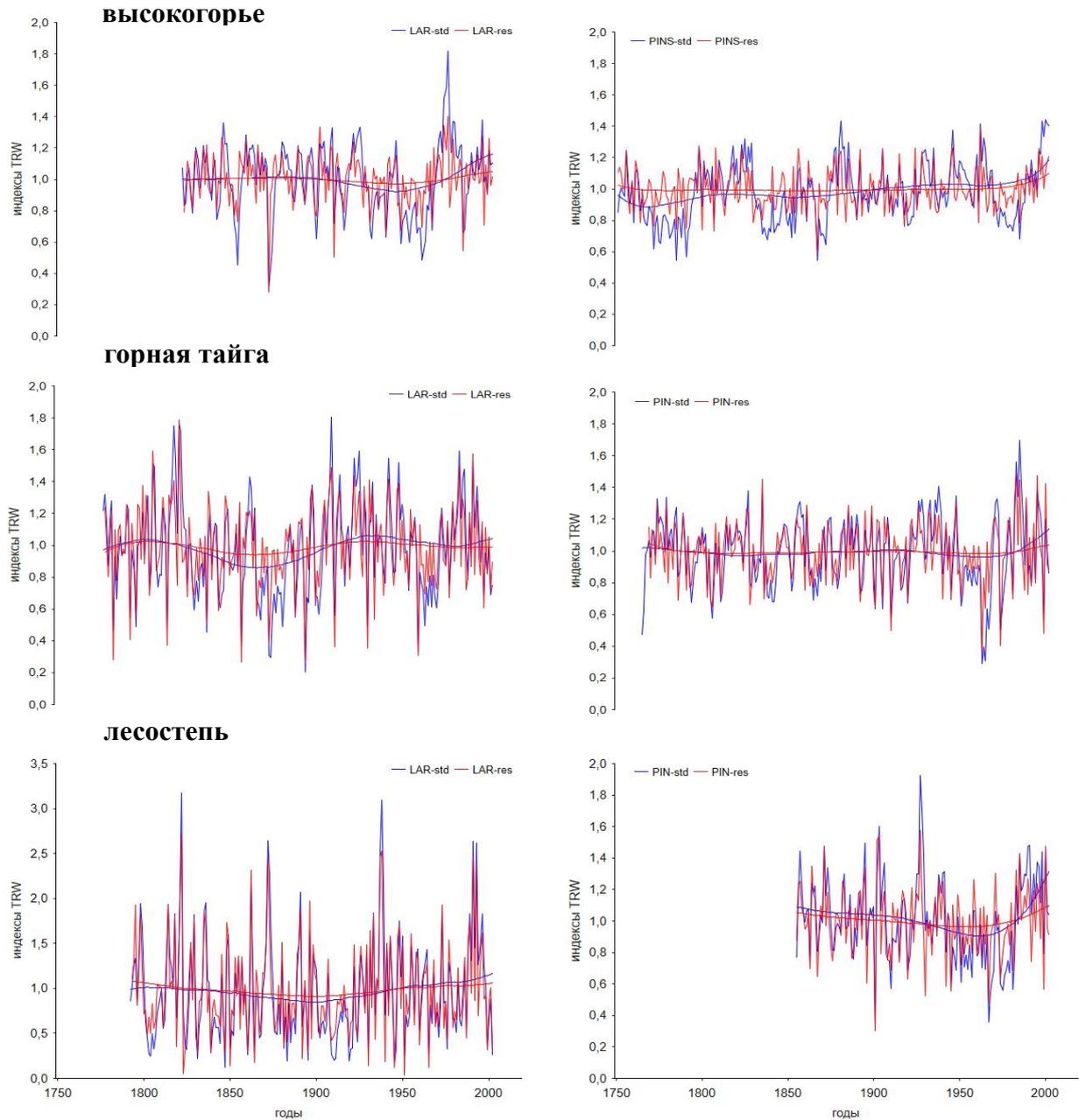


Рисунок 7.4. Индексированные древесно-кольцевые хронологии (std, res) сосны обыкновенной (PIN), сосны сибирской (кедровой) (PINS) и лиственницы сибирской (LAR) вдоль высотного трансекта (сглаженные негативной экспонентой)

Таблица 7.6. Коэффициенты корреляции Пирсона между всеми индексированными хронологиями (STD). Серым цветом выделены r , не значимые при $p < 0.05$, $n = 148$

Зональная приуроченность	Код	лесостепь		горная тайга		высокогорье	
		LAR	PIN	LAR	PIN	LAR	PS
лесостепь	LAR	1.00					
	PIN	0.28	1.00				
горная тайга	LAR	0.13	0.04	1.00			
	PIN	0.28	0.47	0.30	1.00		
высокогорье	LAR	-0.22	0.00	0.21	0.14	1.00	
	PINS	-0.10	0.09	-0.14	-0.16	-0.14	1.00

Наиболее тесная связь выражена между хронологиями одного вида ($r = 0.47$, $p < 0.05$), несмотря на значительную удаленность участков лесостепи и горной тайги (> 200 км).

Динамика радиального прироста анализируемых хронологий с основными параметрами климата имеет свою особенность для разных участков лесорастительных зон (Таблица 7.7). В лесостепных условиях, как отмечалось ранее, определяющим прирост фактором являются осадки отдельных месяцев, причем для вечнозеленых видов (на примере сосны обыкновенной) положительное влияние осадков отмечается уже в апреле ($r = 0.31$, $p < 0.05$), тогда как у лиственницы значимое влияние осадков аналогичного порядка падает на первый летний месяц, июнь. В то же время радиальный прирост сосны чутко реагирует на повышение июньских температур воздуха одновременным снижением прироста ($r = -0.32$, $p < 0.05$).

В условиях горной тайги отмечено снижение прироста лиственницы при увеличении майских температур ($r = -0.34$, $p < 0.05$). Увеличение прироста сосны определяется одновременным увеличением количества весенне-летних осадков с максимальным коэффициентом корреляции прироста и количеством осадков начала вегетации в мае ($r = 0.40$, $p < 0.05$) при одновременном негативном влиянии высоких температур воздуха начала вегетации в мае – июне ($r = -0.24$ и -0.33 , $p < 0.05$).

Таблица 7.7. Коэффициенты корреляции Пирсона между всеми индексированными хронологиями (STD) и климатическими параметрами среды вегетационного периода по данным метеостанции Шира (серым цветом выделены r , не значимые при $p < 0.05$ для $n = 81$)

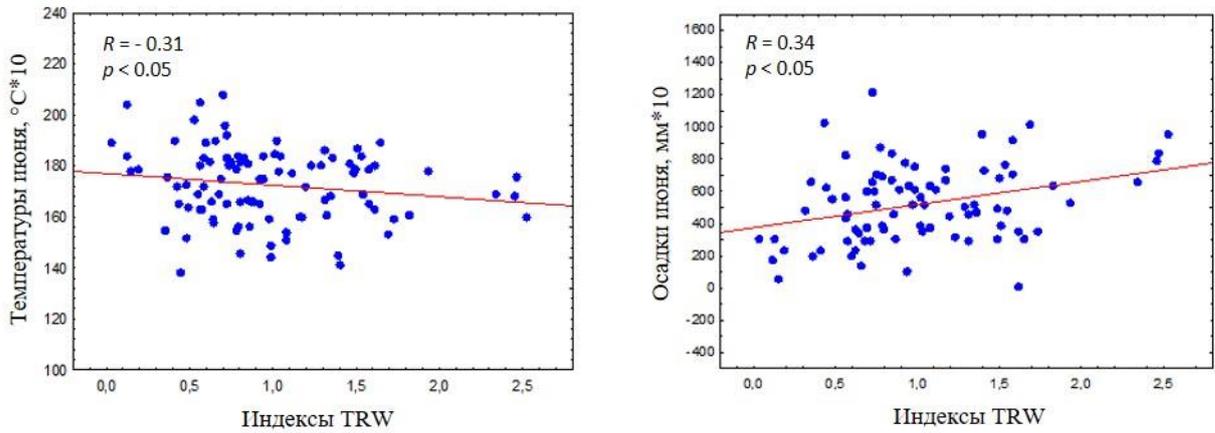
Зональная приуроченность	Код	Температура			Осадки		
		V	VI	VII	IV	V	VI
лесостепь	LAR	-0.13	-0.12	0.09	0.19	0.12	0.31
	PIN	-0.12	-0.32	-0.12	0.31	0.06	0.03
горная тайга	LAR	-0.34	-0.02	-0.13	0.07	0.16	0.04
	PIN	-0.24	-0.33	0.06	0.27	0.40	0.22
верхняя граница леса	LAR	-0.02	0.17	-0.03	-0.10	-0.03	-0.08
	PINS	0.26	0.03	0.24	-0.01	-0.27	-0.20

На верхней границе произрастания лиственницы данного трансекта (около 1000 м н. у. м.) связь прироста и основных метеопараметров не выявлена. Динамика прироста сосны кедровой положительно связана с динамикой температур мая и июля ($r = 0.26-0.24$ соответственно, $p < 0.05$) при одновременной негативной корреляционной связи с осадками предвегетационного периода высокогорья в мае ($r = -0.27, p < 0.05$).

На примере полученных взаимосвязей прироста основных хвойных видов высотного трансекта и климатических параметров (осадки, температуры) просматривается четкая картина смены лимитирующих факторов прироста (Рисунок 7.5).

Ранее сходные результаты были получены для сосновых боров Минусинской котловины и лиственницы высокогорных районов Тывы (Магда, 2003). Для сосны была получена положительная связь с осадками апреля – июня и отрицательная связь с температурами этого периода. Для лиственницы получена отрицательная связь с летними температурами и положительная связь с осадками середины вегетационного периода. Автор выявил зависимость смены лимитирующего фактора в зонах межгорных котловин от погодных условий отдельных лет.

Лесостепь (*Larix sib.*)



Высокогорье (*Pinus sib.*)

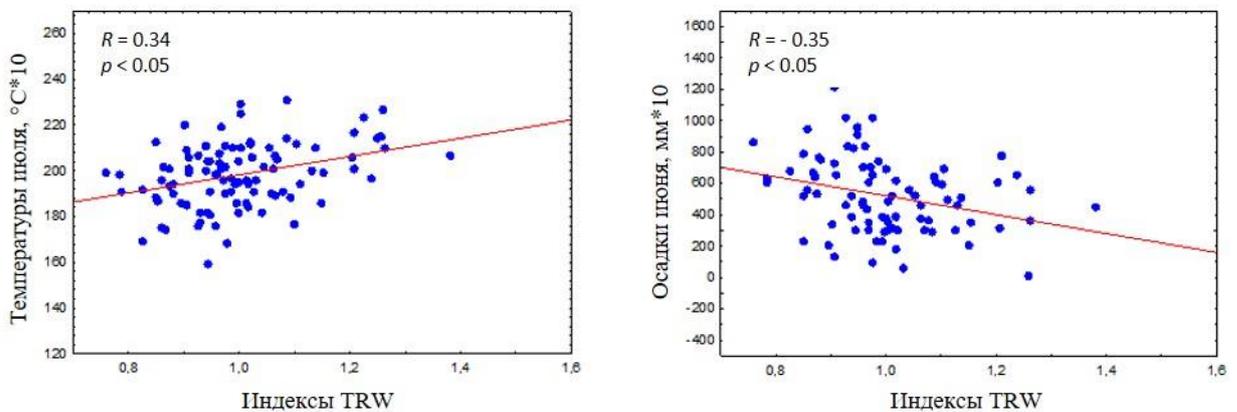


Рисунок 7.5. Пример смены лимитирующих радиальный прирост лиственницы сибирской и сосны сибирской (кедровой) факторов на крайних по условиям роста участках за период 1930–2002

Наши результаты продемонстрировали схожие зависимости для других участков лесостепи и высокогорных районов. Инструментальные данные измерений среднемесячных показателей температуры и осадков для метеостанции Минусинск показывают, что за рассматриваемые 100 лет наблюдений температура выросла почти на $0.5\text{ }^{\circ}\text{C}$. При этом положительный тренд в ее росте характерен для всех месяцев года, кроме летних, в то время как количество осадков практически не меняется, а иногда и уменьшается. Такая тенденция явно говорит о региональном изменении климата. В связи с этим выявленные закономерности радиального прироста хвойных различных зон при климатических изменениях могут служить

индикаторным показателем для диагностики состояния устойчивости исследуемых районов.

7.3. Использование фенологических рядов наблюдения при оценке влияния климата на биосистемы

7.3.1. Динамика некоторых фенологических фаз хвойных в условиях среднегорного пояса отрогов Восточного Саяна

Фиксация фенологических дат развития растений ведется по программе «Летопись природы» государственного заповедника «Столбы» с 1937 года в разных местообитаниях на постоянных учетных площадках и маршрутах. На сегодняшний день фазы развития вегетационного периода выявляются для более чем ста видов сосудистых растений. У видов отмечаются такие фазы, как распускание, развертывание листвы (хвои) – начало, развертывание листвы (хвои) полное, появление бутонов, цветение, пыление (начало и массовое), плоды (первые и массовые), осенняя окраска (начало и полная), листопад и отмирание (начало и полное).

Ранее проведен сопряженный анализ данных начального периода вегетации в зависимости от температурного режима для основных лесообразующих пород заповедника «Столбы» (Овчинникова и др., 2011). Авторами рассмотрены фенодаты начала развертывания листвы и полного развертывания листвы для следующих древесных видов: пихты сибирской (*Abies sibirica*), ели сибирской (*Picea obovata*), лиственницы сибирской (*Larix sibirica*), осины (*Populus tremula*), сосны обыкновенной (*Pinus silvestris*), сосны сибирской (*Pinus sibirica*), березы повислой (*Betula pendula*), рябины сибирской (*Sorbus sibirica*), черемухи (*Padus avium*). Сравнительный анализ сроков фенофаз начала развертывания листвы и полного развертывания листвы проводился для временных периодов 1952–1989 и 1990–2008 годов. Все виды показали более ранний старт развертывания листвы в последние годы и значительное сокращение дней между двумя этими фенодатами. Наиболее интересными оказались данные, показывающие, что начало вегетации наступает

значительно раньше у сосны и кедра (на две декады) и на одну декаду раньше у остальных видов. Причем даты начала распускания у деревьев хвойных пород, совпадающие с переходом минимальных температур через $+5\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Крутовская, Буторина, 1958), в значительной степени коррелируют со средними температурами мая, в то время как даты начала распускания у лиственных деревьев в большей степени сопряжены со средними температурами апреля.

Мы рассмотрели изменение фенологических фаз развития ассимилирующего аппарата сосны обыкновенной и лиственницы сибирской в зависимости от климатических факторов за период наблюдений с 1946 по 2020 год.

В данной работе были рассмотрены фенологические фазы развития хвои у сосны обыкновенной и лиственницы сибирской по трем начальным фенофазам – распускание почек, разворачивание листы (хвои) – начало, разворачивание листы (хвои) полное (Рисунок 7.6).

Лиственница сибирская, *Larix sibirica*



v(2 – распускание
почек



v2 – разворачивание
листы, начало



v3I – полное
разворачивание листы

Сосна обыкновенная, *Pinus sylvestris*



v(2 – распускание
почек



v2 – разворачивание
листы, начало



v3I – полное
разворачивание листы

Рисунок 7.6. Начальные фенологические фазы у хвойных видов (фототека заповедника «Столбы»)

Наиболее полные ряды наблюдений охватывают период с 1970 по 2020 год. Начало вегетационного периода у лиственницы и сосны приходится на разное время. В среднем у лиственницы все рассматриваемые фенофазы отмечаются на 15–20 дней раньше, чем у сосны: распускание $v(2)$ – в среднем на 136 ± 10.1 календарный день года (к. д. г.), что соответствует 15–16 мая в зависимости от года, начало разворачивания хвои ($v2$) – на 142 ± 9.2 к. д. г., полное разворачивание хвои ($v3I$) – на 153 ± 8.8 к. д. г. У сосны аналогичные фенофазы наступают в среднем на 153 ± 10.0 день для фазы $v(2)$, 162 ± 10.6 для фазы $v2$ и 178 ± 16.1 к. д. г. для фазы $v3I$.

Из Рисунка 7.7 видно, что как у лиственницы, так и у сосны начиная с 1970-х и вплоть по 2005 год наблюдались ярко выраженные тренды сдвига сроков наступления начальных фенологических фаз на более ранние даты. Фазы распускания почек и начала разворачивания хвои у сосны и лиственницы показывают негативные тренды, более выраженные у сосны с 1985 по 2005 год, а у лиственницы в последние 15 лет. Наиболее выраженный сдвиг отмечается для фазы полного разворачивания хвои, причем у сосны резкий сдвиг на более ранние сроки (> 40 дней) после 2005 года показывает положительный тренд с возвратом фазы полного распускания на сроки уровня 1970-х годов (Рисунок 7.7 а). Так, если в конце 1970-х годов такая фаза фиксировалась только к середине июля, то в 2000-х она отмечалась уже в первых числах июня, а в 2002 году и вовсе 27 мая.

Общим для двух видов является и сокращение межфазовых интервалов, выраженных в уменьшении дней наступления соседних фаз вегетации. У сосны переход от фазы начального до фазы полного распускания хвои за период с наиболее полным набором данных (1970-2019) составляет в среднем 15.9 ± 12.3 дней, тогда как у лиственницы такой переход более короткий (10.1 ± 9.3 дн.). На примере сосны наблюдается значительное сокращение количества дней между наступлением фаз начала и полного разворачивания хвои с середины 1980-х годов до середины 2000-х годов (7.3 ± 5.6 дн.). Ранее и позднее данного периода сроки между наступлением этих фаз составляли от 21 ± 12.4 до 23 ± 12.1 дней соответственно. Для лиственницы такая тенденция сохраняется, однако абсолютные значения менее разнятся по сравнению с сосной и варьируют в пределах от 9 ± 6.3 (до 1980-х г.) до 13 ± 10.9

(после 2000-х г.), в период между этими годами сроки межфазового перехода сократились до 7.3 ± 5.6 дней.

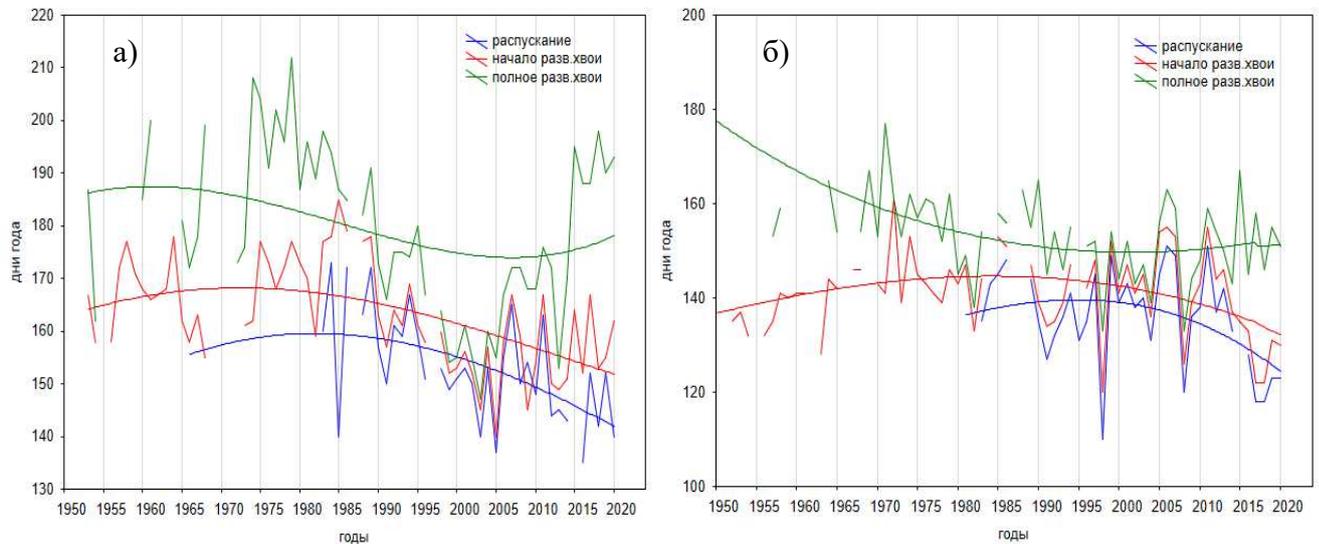


Рисунок 7.7. Погодичная динамика отдельных фенологических фаз (распускание, начало разворачивания хвои, полное разворачивание хвои) *Pinus syl.* (а) и *Larix sib.* (б), отмечаемых на постоянной феноплощадке Нарым с трендами, сглаженными негативной экспонентой

Влияние погодных условий конкретных лет значимо выражено в корреляционных связях начальных фенологических фаз вегетационного сезона с его основными климатическими параметрами (Таблица 7.8). Реакция на климат также имеет видовую специфичность. Так, высокие температуры апреля негативно сказываются на всех фенофазах лиственницы, что говорит об их сопряженности. Также значимо выражена негативная связь фаз $v(2$ и $v2$ с более ранними переходами среднесуточных температур воздуха выше $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ и $5\text{ }^{\circ}\text{C}$. В то же время увеличение количества осадков в апреле положительно связано с фенологическими датами распускания почек и начала разворачивания хвои у лиственницы.

Как было показано выше, начало вегетации у сосны наступает позже, и реакция на климатические параметры выявляется с более поздним периодом весны, когда повышение температур в мае негативно сказывается на всех фенофазах ($r = -0.44$ и -0.56 , $p < 0.05$). Однако отмечена положительная связь с осадками у

первых двух фенофаз для апреля (значима для v^2 , $r = 0.29$, $p < 0.05$) и значимо отрицательная ($r = -0.29$, $p < 0.05$) у фенофаз начала и полного распускания хвои с осадками июня.

Таблица 7.8. Коэффициенты корреляции Пирсона разных фенофаз хвойных с температурой (T) и осадками (P) по данным метеостанции «Столбы» для разных периодов (серым цветом выделены незначимые коэффициенты при $p > 0.05$)

Климатический фактор	Фенофаза					
	распускание почек		начало разворачивания хвои		полное разворачивание хвои	
	<i>Pinus syl.</i>	<i>Larix sib.</i>	<i>Pinus syl.</i>	<i>Larix sib.</i>	<i>Pinus syl.</i>	<i>Larix sib.</i>
	(n = 33)	(n = 32)	(n = 58)	(n = 56)	(n = 52)	(n = 49)
T апреля	-0.21	-0.68	-0.24	-0.48	0.02	-0.29
T мая	-0.44	-0.18	-0.49	-0.23	-0.56	-0.54
T июня	-0.19	-0.23	-0.28	-0.17	0.03	-0.09
$T > 0$ °C	-0.05	-0.58	-0.05	-0.38	-0.04	-0.22
$T > 5$ °C	-0.16	-0.47	-0.12	-0.27	-0.19	-0.48
P апреля	0.28	0.46	0.29	0.39	0.14	0.17
P мая	0.18	0.08	0.13	0.21	0.01	0.21
P июня	-0.11	0.03	-0.29	0.20	-0.29	-0.10

Сравнительный анализ длительных рядов наблюдений по динамике ширины годичного кольца лиственницы и сосны, произрастающих в районе изучения фенологических фаз растений, показал, что индексы прироста данных видов хвойных практически не связаны с датами наступления фенологических явлений начала и середины вегетационного периода. Это указывает на большое значение использования ассимилятов предыдущего года для инициации и развития древесного кольца текущего года (Рисунок 7.8). Наряду с этим выявлена слабая отрицательная связь радиального прироста сосны и лиственницы с фазой полного разворачивания

хвои ($r = -0.38$, значим при $p < 0.05$ для сосны; $r = -0.17$, незначим при $p < 0.05$ для лиственницы).

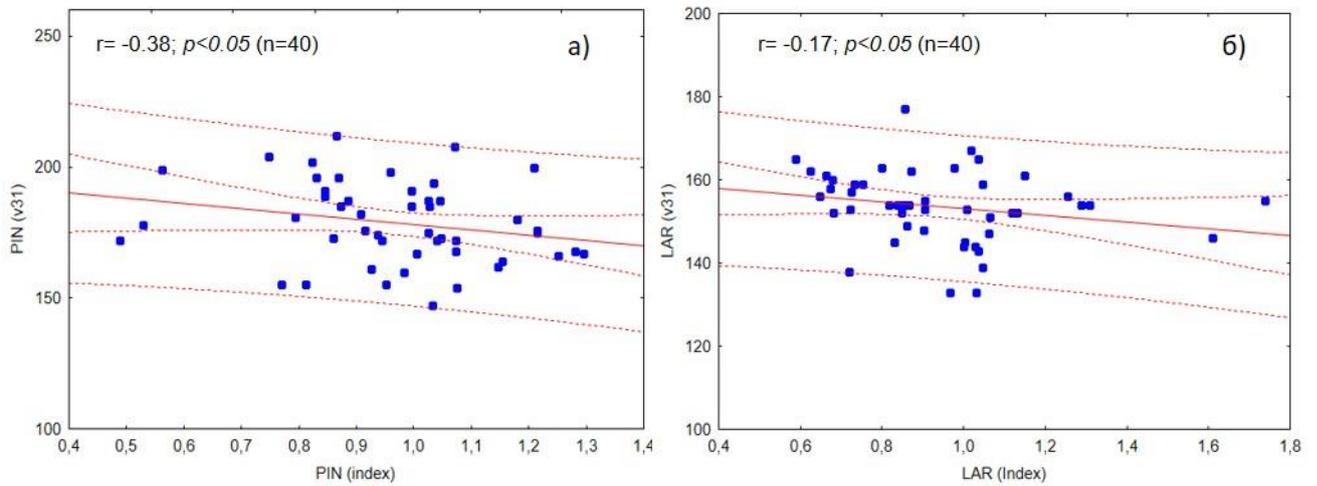


Рисунок 7.8. Взаимосвязь индексов прироста *Pinus syl.* (а) и *Larix sib.* (б) с датами наступления фазы полного развертывания хвои (v31) с линиями доверительного и прогнозируемого интервалов (0.95)

За последние 70 лет наблюдается увеличение фенологического сезона по метеоусловиям года, выраженное в росте дней со среднесуточными температурами воздуха выше $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ и $5\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Рисунок 7.9 а). Данные температурные границы соответствуют определенным датам фенологической периодизации сезонов года, переход среднесуточной температуры воздуха ($t_{\text{ср.сут.}}$) через $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ характеризует явление начала второго завершающего этапа весны (даже если речь идет только о термической границе), переход $t_{\text{ср.сут.}}$ через $5\text{ }^{\circ}\text{C}$ характеризует начало вегетации, т. е. необходимые условия возобновления активной вегетационной деятельности (Буторина, 1979).

В среднем суммы среднесуточных температур выше $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ фиксируются в течение 160 дней в году (непрерывные данные с апреля по октябрь), а выше $5\text{ }^{\circ}\text{C}$ (эффективные) – в течение 120 дней (Рисунок 7.9 б). Эти градиенты укладываются в значение сезона вегетации для условий горной тайги (п. Столбы), которое составляло 142 дня вплоть до 1980 года (Буторина, 1979). Вегетационный сезон по двум выбранным термическим показателям увеличился за рассматриваемый период с 1946

по 2020 год значительно, для $t_{\text{ср.сут.}} > 0 \text{ } ^\circ\text{C}$ от 116 (за период 1946–1979) до 122 (за период 1980–2020) дней, для $t_{\text{ср.сут.}} > 5 \text{ } ^\circ\text{C}$ от 157 до 168 дней соответственно.

Наряду со значительными изменениями в ходе многолетних температурных и фенологических явлений наблюдается общая тенденция сохранения либо увеличения вегетационного сезона в целом.

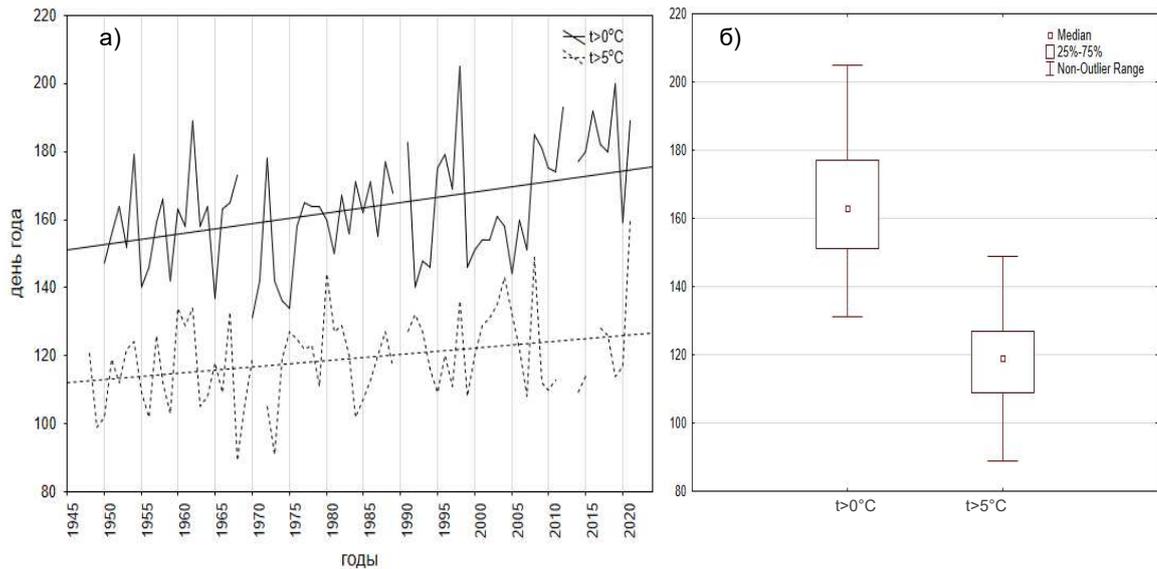


Рисунок 7.9. Динамика продолжительности сезона с $t_{\text{ср.сут.}} > 0 \text{ } ^\circ\text{C}$ и $t_{\text{ср.сут.}} > 5 \text{ } ^\circ\text{C}$ за период с 1946 по 2020 г. по данным метеостанции Столбы (а) и средние даты продолжительности соответствующих термических периодов с достоверными интервалами пределов изменений (б)

По данным моделирования роста и ключевых фенологических дат с помощью VS-Oscilloscope (VS-O) Ver. 1.32 (Shishov et al., 2016; Tychkov et al., 2019) были выявлены даты сезона роста годовых колец сосны обыкновенной с пограничными датами начала и конца вегетационного периода, которые соответствуют традиционным фазоиндикаторам (Arzac et al., 2021). Так, в условиях горной тайги Восточного Саяна на примере среднегорного пояса начало вегетации по модельным данным приходится на 142 ± 12 к. д. г. (21–22 мая), а заканчивается вегетация на 273 ± 8 к. д. г. (28–29 сентября), в среднем составляя 132 ± 14 дня для периода 1960–2017 (Рисунок 7.10).

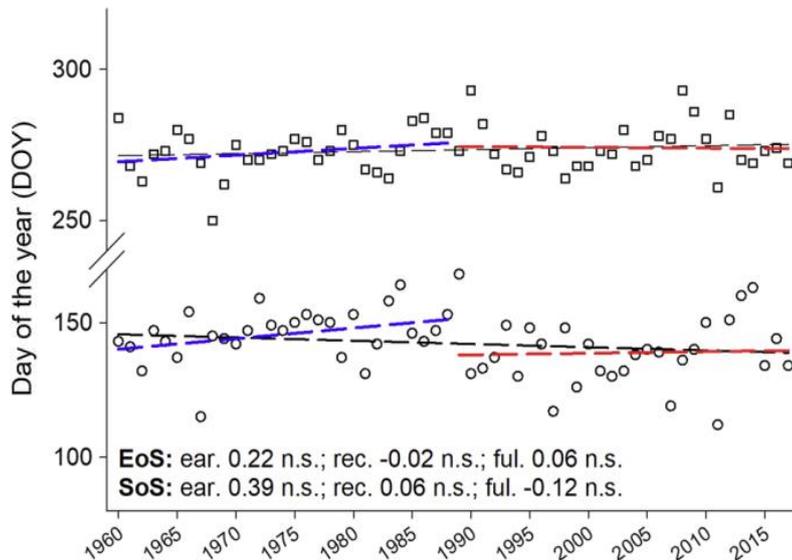


Рисунок 7.10. Фенологические тренды, полученные методом моделирования (VS-модель) для начала вегетационного периода *SoS* (кружки) и окончания вегетационного периода *EoS* (квадраты), и линейные регрессии за весь период (1960–2017, черные пунктирные линии), за период 1960–1988 (пунктирные линии синего цвета) и период 1989–2017 (пунктирные линии красного цвета). Коэффициенты регрессии (b_1) и значимость показаны на рисунках (Arzac et al., 2021)

Несмотря на положительную линейную регрессию моделированных фенологических дат начала вегетации с майской температурой воздуха ($R^2 = 0.39$, $p < 0.001$), наблюдаемые положительные тренды для разных периодов незначимы.

Для подтверждения адекватности моделирования сезонов роста мы провели сравнительный анализ данных, полученных с использованием VS-модели для сроков начала вегетационного периода (*SoS*), и реальных фенологических данных, характеризующих начало вегетации (распускание почек, начало разворачивания хвои и полное разворачивание). Для общего периода с 1959 по 2020 г. выявлена тесная связь модельных данных с фазой начала разворачивания хвои (v_2) на уровне $r = 0.44$, $p < 0.001$ (Таблица 7.9).

Крайние сроки начала вегетации, такие как распускание почек и полное разворачивание, показали слабую связь с модельными данными старта вегетации.

Таблица 7.9. Основная статистика множественной регрессии для моделированных переменных (VS-модель) начала сезона (*SoS*) и наблюдаемых в природе фенологических фаз начала вегетации (*v(2*, *v2*, *v31*) за периоды с наличием данных вплоть до 2020 года (цветом выделена фаза со статистически значимой связью)

Фенофаза	<i>n</i>	<i>R</i>	<i>R</i> ²	<i>F</i> -критерий	<i>SD</i>	<i>p</i>
<i>V(2</i>	37	0.22	0.05	1.78	12.16	0.19
<i>V2</i>	56	0.44	0.19	12.76	10.88	0.00
<i>V31</i>	54	0.29	0.08	4.61	11.81	0.04

К сожалению, использование данных натуральных наблюдений не дает возможности оценить конец и, соответственно, длину вегетационного сезона именно для сосны вследствие невозможности определить четкие границы периода из-за отсутствия выраженного единого срока опадения хвои. Но мы посмотрели аналогичные сроки для лиственницы сибирской и выявили тесные корреляционные связи между моделированными данными конца вегетации у сосны (*EoS*) и датами, характеризующими начало листопада ($r = 0.32$, $p < 0.05$), а также между длиной вегетационного сезона (*DoS*), рассчитанной для сосны, и периодом вегетации лиственницы, рассматриваемым как промежуточный период между началом распускания хвои *v(2* и началом листопада ($r = 0.51$, $p < 0.05$) для общего временного ряда ($n = 41$). При этом разница между сроками окончания и длины сезона варьирует у двух видов. Так, по модельным данным окончание сезона вегетации (*EoS*) наступает в 85 % случаев позже в среднем на 9 дней по сравнению с натурными данными о начале листопада у лиственницы и в 15 % случаев на неделю раньше. Смоделированная длина вегетационного периода (*DoS*) также преимущественно (75 %) длиннее у сосны (в среднем на 9 дней) по сравнению с периодом вегетации лиственницы, а в 25 % случаев длина сезона у сосны короче на 9 дней.

7.3.2. Использование фенологических рядов при крупномасштабном анализе влияния климата

Понимание того, в какой степени сдвиги фенологических явлений изменяются в пространстве (Menzel et al., 2006; Primack et al., 2009) и во времени (Ovaskainen et al., 2013), возможно лишь при достаточной выборке, обеспечивающей долгосрочную и крупномасштабную сеть данных. Анализ таких данных позволяет дать оценку влияния на фенологию видов как абиотических, так и биотических факторов (Pau et al., 2011; Elzinga et al., 2007; Vilela et al., 2018).

Такой анализ был выполнен группой исследователей по данным фенологической сети, созданной в формате «Летописи природы» для заповедников и нацпарков территории бывшего СССР. Перед проведением крупномасштабного анализа были выполнены предварительные работы по оценке качества и унификации терминологии полученных данных. Максимальная длина временных рядов составила более 120 лет (1890–2018), однако 96 % данных относятся к периоду с 1960 г. В базе фенологических данных (БФД) представлены явления для таких групп живых организмов, как растения, птицы, насекомые, земноводные, рептилии и грибы, а также климатические явления. БФД включает несколько событий для каждого вида, например, даты начала распускания и опадания листьев для растений, а также даты прилета (весеннее событие) и отлета (осеннее событие) для птиц. Данные были получены стандартными методами (Филонов, Нухимовская, 1990) сотрудниками национальных парков и заповедников (87 % данных), а также членами сети фенологических наблюдений (13 % данных). Все представленные данные, их наполненность видами и приуроченность к территории отражены на Рисунке 7.11. База данных создана для анализа реакции видов на изменение климата в широком масштабе и дальнейшей интерпретации возможных реакций отдельных видов либо сообществ в целом на климатические изменения (Ovaskainen et al., 2020).

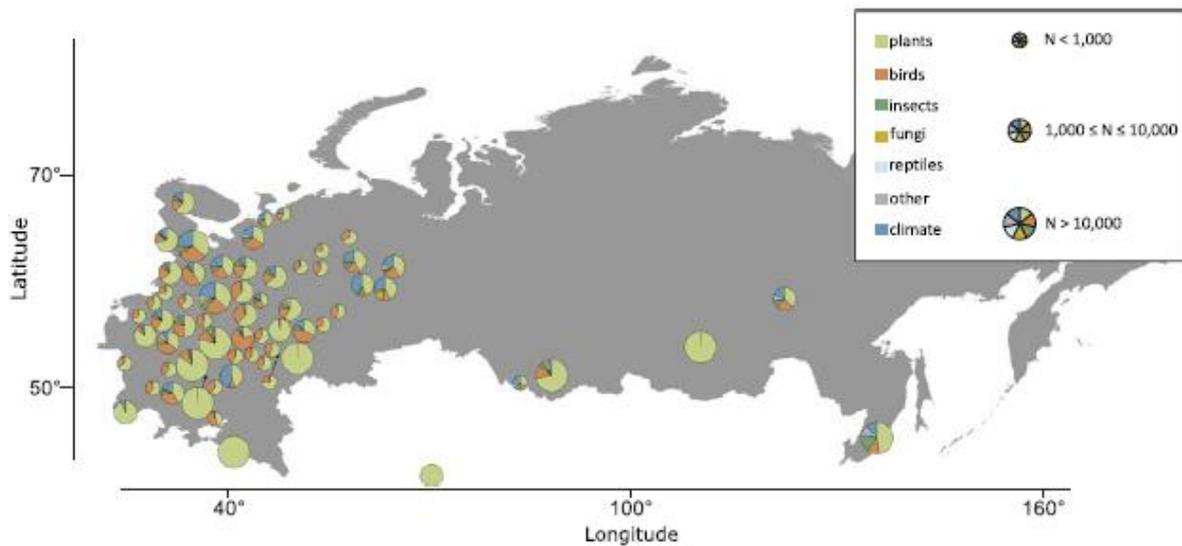


Рисунок 7.11. Пространственное и таксономическое распределение данных. Размер каждого кружка показывает общее количество фенологических наблюдений, а цветные секторы – пропорции наблюдений, относящихся к каждой таксономической группе. Количество отдельных пунктов наблюдений в базе данных составляет 471, но на рисунке приведены 63 местоположения, объединенные по принципу расположения на расстоянии не менее 100 км друг от друга (Ovaskainen et al., 2020)

Столь большой разброс анализируемых фенологических данных при известной неоднородности изменения климата как в широтном, так и долготном направлениях ставит вопрос о географической вариации в наступлениях фенособытий, которые в целом отражают адаптивную дифференциацию. Поэтому способность отдельных видов к адаптации при неоднородном в пространстве климатическом воздействии будет влиять на скорости отставания реакции видов на изменения среды.

Считается, что географическая вариация в фенологии отражает локальную адаптивную дифференциацию, когда по мере изменения климата фенологические взаимодействия могут нарушаться из-за отставания феносроков (Anderson et al., 2012; Valladares et al., 2014). Синхронность видов в реакции на климатические изменения в пространственном масштабе должна зависеть от степени воздействия локальных условий на разные виды и события.

Анализ данных, проведенный с целью выявить различия в нормах пространственной и временной реакции для крайних в фенологическом отношении

(весенних и осенних) событий, дал несколько интересных результатов (Delgado et al., 2020). Один из них показывает, что большинство значений, полученных при расчетах потепления или похолодания (в суммах градусо-дней), сильно коррелируют между собой. Эта модель преобладала как в пространстве, так и во времени (Рисунок 7.12). Так, более теплые участки в течение нескольких лет характеризуются как более ранней весной, так и поздней осенью (Рисунок 7.12 а), т. е. если местная весна наступает рано, то осень – поздно, что также характеризует продолжительность летнего периода (Рисунок 7.12 б).

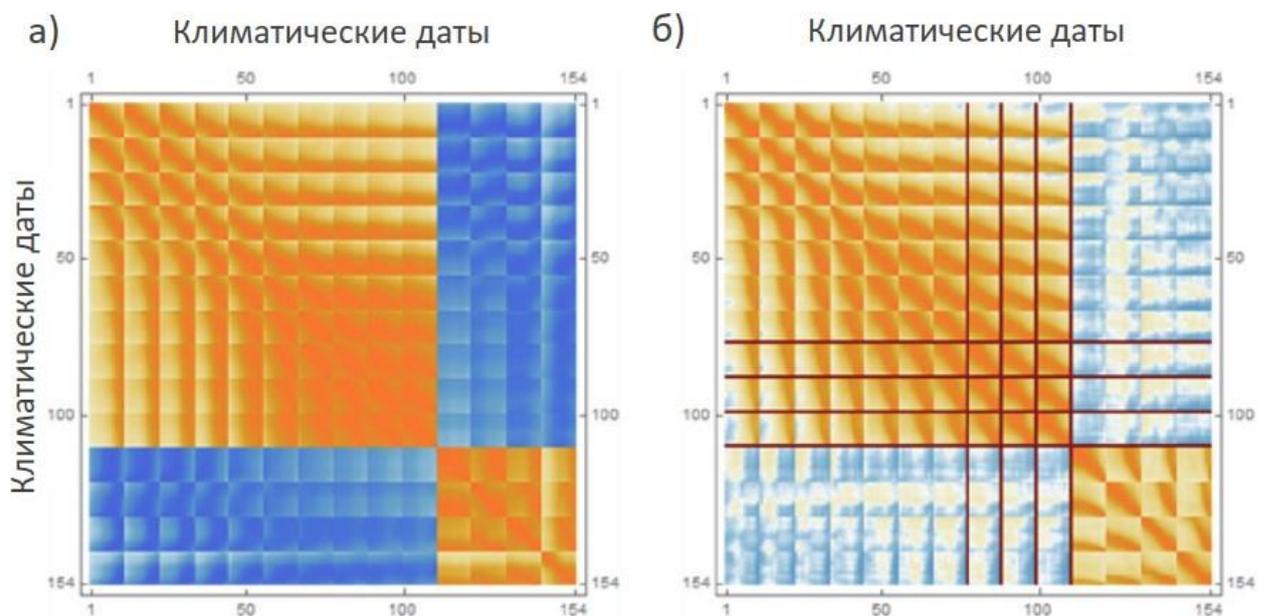


Рисунок 7.12. Ковариация климатических дат между участками (а) и внутри участков (б). На каждой панели показаны климатические даты с парами между ранними событиями в верхнем левом углу и парами поздних событий в правом нижнем углу. Положительные корреляции показаны оранжевым, отрицательные – синим, а оттенок пропорционален силе корреляции (темные цвета приближаются к 1) (подробное описание рис. см. Delgado et al., 2020, Appendix information)

Влияние температур повсеместно оказалось малозначимым фактором воздействия на среднюю продолжительность фенологически более ранних и более поздних событий даже несмотря на то, что в пространственном масштабе сроки этих событий сильно различались в зависимости от пространственных изменений

климата, и несмотря на существенные различия в сроках наступления событий (ранних, поздних). Такие закономерности говорят о достаточно слабой пластической реакции видов на суммы градусо-дней как в сторону потепления, так и в сторону похолодания. Одновременно выявлено, что события, отмечаемые в средние сроки сезона, имеют высокозначимую положительную связь с локальными температурами, что свидетельствует о сильной пластической реакции наряду с малой адаптивной способностью.

В целом рассмотренные виды показали достаточно хорошую приспособляемость к температурным условиям на локальном уровне с пространственным уклоном фенологии по сумме температур, как правило, близких (но все же ниже) к 1 (Рисунок 7.13 а). Другими словами, одномерный сдвиг в достижении заданной суммы температур обычно отражался в одномерном сдвиге в начале (или конце) активности видов, и, таким образом, фенология вида почти полностью соответствовала температурной фенологии и с географической точки зрения (Рисунок 7.13 б). Внутри же участков фенологическая пластичность была слишком мала, чтобы привести к подобному совпадению, при этом большинство временных наклонов были значительно меньше 1.

Таким образом, общее соответствие фенологии вида температурным условиям на локальном уровне определялось как фенотипической пластичностью, так и адаптацией к локальным условиям (Рисунок 7.13 в).

Для большинства видов 95-процентные пределы достоверности Δb (разница между пространственным и временным наклоном) не перекрывались с 0 (Рисунок 7.13 в). Эта закономерность мало различалась для различных типов событий.

Наиболее важным оказался результат выявленной сезонной закономерности в локальной адаптации к климату. Такая локальная адаптация оказалась наиболее сильной для событий, происходящих в начале и в конце сезона, но слабой для событий, происходящих в середине сезона (Рисунок 7.13 в).

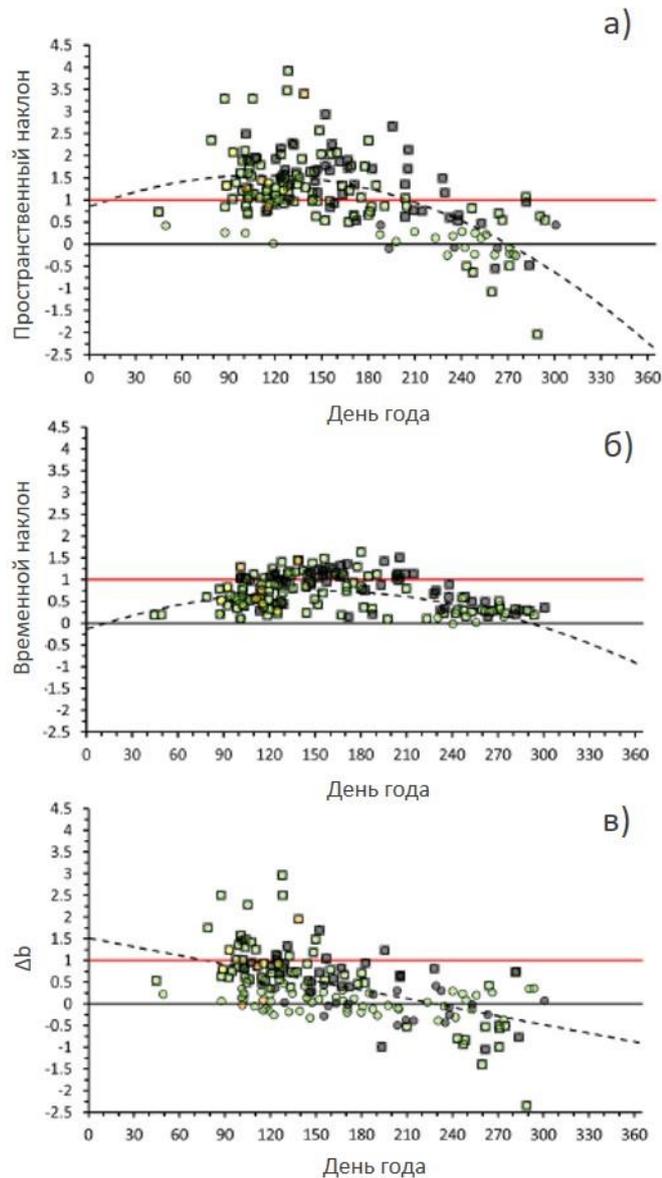


Рисунок 7.13. Связь между средней продолжительностью события (день в году) и наклоном фенологии в даты достижения определенных сумм градус-день. Показаны пространственные (а) и временные (б) уклоны (т. е. временные уклоны внутри популяций), при этом (в) демонстрирует разницу между ними, Δb , как оценку местной адаптации. Фенологические события показаны закрашенными кружками, а рассматриваемый трофический уровень обозначен цветом: первичные продуценты – зеленым, первичные консументы – желтым, вторичные консументы – черным, а сапротрофы – оранжевым. Черная линия – при значении наклона 0 (что указывает на отсутствие взаимосвязи), а красная линия – при значении наклона 1 (что указывает на идеальную взаимосвязь, т. е. сдвиг на 1 день во времени события со сдвигом на 1 день в дате достижения рассматриваемой суммы градус-день). Пунктирные кривые относятся к модельным оценкам (из Delgado et al., 2020, с сокращениями)

Вышеуказанные тенденции сохранялись и при широкомасштабном пространственном рассмотрении, с тем лишь уточнением, что в более южных регионах ($< 57^\circ$ с. ш.) уклон и R^2 были ниже, чем в северной половине ($> 57^\circ$ с. ш.), что, возможно, связано с более сложными экологическими различиями на юге (включая вариации температурных градиентов горных систем).

При использовании многофакторного и крупномасштабного анализа фенологических данных для экосистем северного и высотного направления также выявлено, что кроме явной и простой интерпретации данных относительно сдвига фенофаз на более ранние весенние и поздние осенние сроки существует ряд иных изменений, характеризующих реакцию видов (Roslin et al., 2021).

Среднегодовая температура воздуха оказалась лучшим предиктором (36 % объясненной дисперсии), определяющим наибольшие колебания фенофаз (наряду с другими показателями, такими как минимальная температура, длина светового дня, широта) для использования в моделировании процессов.

В результате выявлено, что весенние события, как правило, в более низких широтах или на возвышенностях происходят в более ранние сроки, а осенние – в более поздние, способствуя удлинению вегетационного периода, что отражается в сильном отрицательном влиянии температуры на время весенних событий и сильном положительном влиянии на осенние явления (Рисунок 7.14 а, б).

Для большей части (54 %) всех событий обнаружено значительное статистическое подтверждение (до 95 % объясненной дисперсии) сдвига в сторону более ранней даты, тогда как меньшее количество событий (10 %) продемонстрировало статистически значимое подтверждение сдвига в сторону более поздней даты (Рисунок 7.14 а). В качестве примеров событий, смещающихся на более раннюю дату, можно привести вскрытие льда в водоемах, начало цветения многих растений (от *Tussilago farfara* до *Convallaria majalis*), первый полет шмелей (*Bombus*), первое появление некоторых видов птиц (от *Apus apus* до *Grus grus*). К событиям, смещающимся к более поздней дате, можно отнести образование устойчивого снежного покрова (или ледостав), время появления осенней окраски и опадания листьев на некоторых деревьях (от *Populus tremula* до *Betula pendula*) и, как ни странно, весеннее событие – время пробуждения бурого медведя *Ursus arctos*. В частности, весенние события показали самый сильный сдвиг в сторону более ранних

дат, тогда как осенние события продемонстрировали самый сильный сдвиг в сторону более поздних дат (Рисунок 7.14 с).

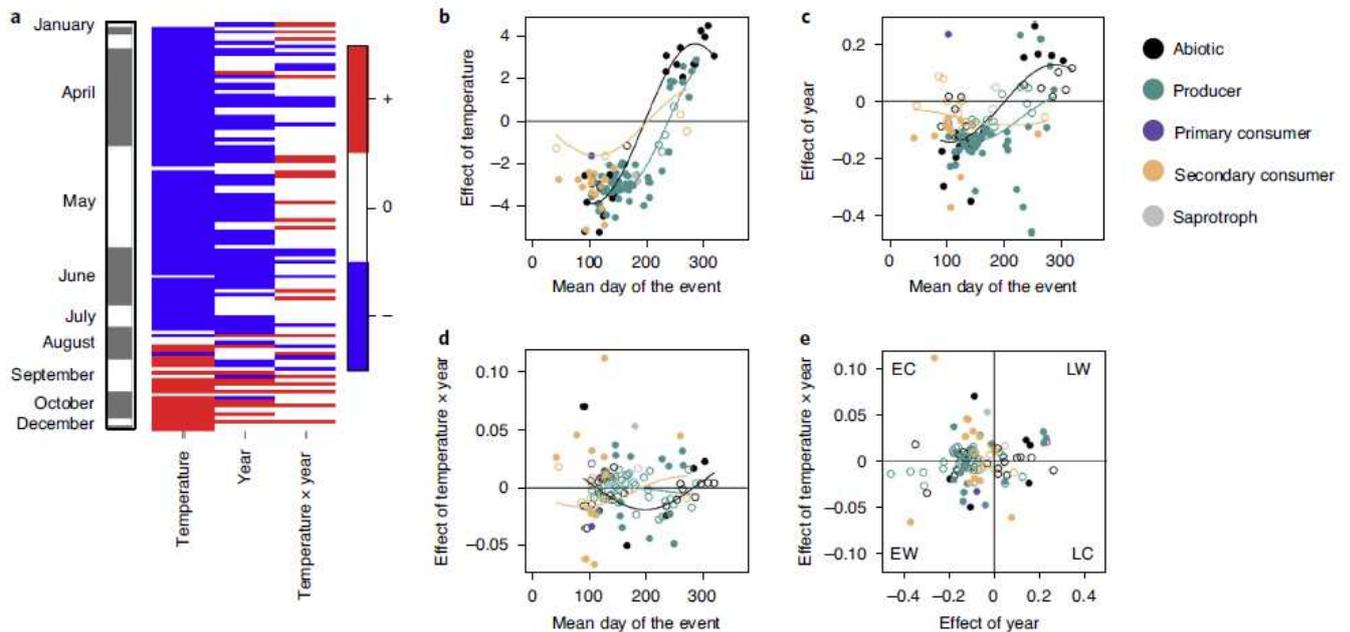


Рисунок 7.14. Реакции событий на фиксированные воздействия средней температуры и года: а) случаи, для которых ответ положительный (красный) или отрицательный (синий) с не менее чем 95%-й вероятностью, с событиями, упорядоченными в соответствии с их средней датой (возрастающей сверху вниз). Коварианты года и температуры нормализованы так, чтобы иметь нулевое среднее значение, поэтому основное влияние года относится к участку со средней температурой, а основное влияние температуры относится к точкам данных, собранных в середине периода исследования; зависимость реакции конкретного события от средней годовой температуры для конкретного участка (b), года (c) и года \times температура (d) от фенологического времени (средний день в году, когда происходит событие) и от трофического уровня организма, выражающего событие (показан разными цветами кривых для групп, в которых было не менее пяти событий). Четыре квадрата соответствуют событиям, которые сместились на более раннее время, особенно на холодных участках (EC), сместились на более раннее время, особенно на теплых участках (EW), смещены на более позднее время, особенно на холодных участках (LC), и смещены на более позднее время, особенно на теплых участках (LW). Закрашенные символы указывают на случаи, которые являются либо положительными, либо отрицательными с как минимум 95%-й вероятностью. Для эффекта года показаны ответы в днях в году, так что значение -0.2 представляет сдвиг на 2 дня раньше за десятилетие. Для влияния температуры единица измерения – дни на градус Цельсия, поэтому значение -4 означает, что событие происходит на 8 дней раньше в месте со средней температурой 4 °C по сравнению с местом со средней температурой 2 °C (из Roslin et al., 2021)

Абиотические явления, к примеру, показали еще более сильные сдвиги в обоих направлениях как для температурных, так и для годовых эффектов. Таким образом, изменения абиотические, а также изменения фенологических дат наступления тех или иных событий у организмов разного уровня (продуценты, консументы) расходятся, поскольку наступление весны смещается на более ранние сроки, а осени – на поздние.

Также выявлено, что для одних событий сдвиги были более положительными при изначально более теплых локальных условиях (18 %; Рисунок 7.14 d), но более отрицательными для холодных условий (15 %; Рисунок 7.14 d), без четкой картины во времени или по трофическим уровням. Среди тех событий, которые продемонстрировали статистически значимое подтверждение общего перехода к более раннему периоду, 17 % указали на более ранний период, особенно на холодных участках, и 16 % – на теплых участках, 11 % – на более позднее время, особенно в холодных регионах, и 22 % – в теплых местах (Рисунок 7.14 e). Как конкретные примеры событий, которые фактически сместились позже на холодных участках, но раньше – на теплых участках, можно привести первый весенний дождь, начало цветения *Pinus sylvestris* и *Ledum palustre*, первую песню *Alauda arvensis*. Среди событий, происходящих раньше на холодных участках, но позже на теплых участках, можно привести прилет *Corvus frugilegus* и созревание *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea*.

7.4. Заключение и выводы по Главе 7

Полученные для среднегорного пояса Восточного Саяна обобщенные древесно-кольцевые хронологии из различных местообитаний по видам *Pinus sylvestris*, *Larix sibirica*, *Picea obovata* и *Pinus sibirica* охватывают временной период с 1727 по 2011 год. Все хронологии значимо связаны друг с другом. Максимальная корреляционная связь наблюдается между хронологиями одного вида из разных местообитаний и хронологиями с плакорных участков хребтов.

При всей благоприятности климата трансекта Восточного Саяна все виды

показали видоспецифичную реакцию на изменения его параметров в зависимости от рельефа территории, отражая различия в сроках начала вегетационного периода. Наиболее чувствительными к климатическим факторам среды ожидаемо оказались хронологии лиственницы сибирской, произрастающей в наиболее верхней точке среднегорного пояса. Определяющими прирост хвойных факторами климатической природы для деревьев лиственницы являются температуры мая – июня; для сосны и кедра с благоприятными условиями роста (хребты и северо-восточные склоны) – весенние температуры и осенние осадки; для сосны, произрастающей на склонах южной экспозиции, – в основном осадки весеннего периода.

Для оценки реакции радиального прироста хвойных на климат в масштабе высотного трансекта, охватывающего несколько лесорастительных поясов от лесостепи до верхней границы леса, было получено шесть древесно-кольцевых хронологий по видам *Pinus sylvestris*, *Pinus sibirica* и *Larix sibirica*.

Разные виды хвойных на разных высотных поясах имеют отличную друг от друга реакцию радиального прироста на климатические условия. Определяющим фактором роста для деревьев, произрастающих в зоне лесостепи, является степень увлажнения начала вегетационного периода. На верхней границе леса определяющим фактором роста хвойных является температурный режим середины вегетационного периода. Тем самым показана смена лимитирующего прирост хвойных фактора климатической природы в зависимости от условий произрастания.

При оценке влияния климата на фенологию хвойных в масштабе отдельно взятого участка среднегорного пояса Восточного Саяна (заповедник «Столбы») выявлены разные реакции на климат у *Pinus sylvestris* и *Larix sibirica* за более чем 70-летний период. Так, высокие температуры весеннего сезона приводят к более ранним фенодатам начала вегетации, причем для вечнозеленой сосны значимыми являются температуры мая, тогда как для лиственницы – температуры апреля. Весенние осадки провоцируют более поздние сроки первых феноявлений у хвойных.

Длительные ряды фенонаблюдений (развертывание хвои, количество дней с положительными температурами воздуха) показывают смещение сезонов начала вегетации на более ранние сроки наряду с многолетним трендом увеличения теплого сезона года. Видоспецифичность динамики феноявлений начала и середины

вегетации выражена у сосны обыкновенной сменой направления тренда для фазы полного развертывания листвы (хвои) после 2008 года, что, возможно, является адаптацией вида к изменению климата на локальном уровне.

Модельные данные по основным срокам вегетации сосны обыкновенной – началу, окончанию и длине сезона – хорошо соотносятся с реальными данными отмечаемых в природе фенологических дат начала вегетации у сосны и значимо коррелируют с аналогичными сроками конца вегетации лиственницы сибирской.

В крупномасштабном аспекте изучения фенореакции различных организмов на изменение климата последних десятилетий выявлены большие различия между наступлением феноявлений на различных участках в весенний период и меньшие – в осенний.

При моделировании реакции феноиндикаторов на изменения среды по разным параметрам наиболее сильным предиктором местной фенологии оказалась средняя локальная температура. Величина и направление изменений варьировали в зависимости от трофического уровня и относительного времени события. Помимо колебаний, связанных с температурой, были выявлены большие различия между участками и годами, причем для некоторых участков характерны непропорционально длинные сезоны, тогда как для других – короткие, что подчеркивает неоднозначность целостности экосистемы и сложность прогнозирования последствий изменения климата.

Выводы

1. В масштабах единой экосистемы на примере участка слабонарушенной территории Восточного Саяна виды показали видоспецифичную реакцию на изменения климата в зависимости от рельефа территории, отражая различия в сроках начала вегетационного периода. Определяющими прирост хвойных факторами климатической природы для деревьев лиственницы являются температуры мая – июня; для сосны и кедра с благоприятными условиями роста (хребты и северо-восточные склоны) – весенние температуры и осенние осадки;

для сосны, произрастающей на склонах южной экспозиции, – в основном осадки весеннего периода.

2. В масштабах смены лесорастительных зон от лесостепи до высокогорий Западного Саяна реакция радиального прироста хвойных видов существенно зависит от характеристики климата самих зон и, как следствие, отражает смену лимитирующего (температура, осадки) фактора даже у одного вида при изменении изначальных условий роста (например, лесостепь – высокогорье).
3. Как на локальном, так и на крупномасштабном уровне реакция феноиндикаторов на изменение климата очевидна и в большей степени отражается на феноявлениях весеннего периода. Данные VS-моделирования основных фаз и длины сезона вегетации сосны хорошо соотносятся с натурными исследованиями по фиксации фенологических явлений вегетационного периода у хвойных на примере сосны обыкновенной и лиственницы сибирской.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Настоящая работа представляет собой исследование по различным тематикам, объединенное единым подходом – использованием измеряемых характеристик роста растений (годовые кольца деревьев и кустарников, линейные приросты мхов, фенологические фазы хвойных, биомасса) при оценке динамики экосистем. В работе приведены данные для широкого спектра экосистем Средней Сибири от лесостепных условий Хакасии (54° с. ш.) до высокоширотных горных притундровых лесов Таймыра (70° с. ш.).

Проведен анализ динамики первичной продукции северных экосистем на примере участков северной тайги и лесотундры на основе данных годовичных приростов деревьев, кустарников и гипновых мхов. Выявлены положительное влияние летней температуры воздуха (положительная корреляция) на радиальный прирост деревьев и кустарников, а также видоспецифичность реакции, выраженная в продолжительности периода влияния значимого фактора внутри одного сезона. Динамика погодичного прироста мхов идет в противофазе с динамикой роста древесных видов. Различия в климатической реакции различных компонентов растительности лесных экосистем указывает на то, что экосистема стабилизирует продуктивность, компенсируя снижение продуктивности одного компонента увеличением у других компонентов. Ежегодная продукция мхов превышает продукцию стволовой древесины до 6 раз, что определяет ведущую роль напочвенного покрова северных широт в продуцировании биомассы при прогнозируемых климатических изменениях.

Напротив, в высокогорных экосистемах северной границы леса при скоротечном продвижении ВГЛ (верхней границы леса) в последние десятилетия роль напочвенного покрова может нивелироваться за счет быстрого освоения территории древесными видами. По нашим данным, различия в накоплении углерода от нижнего к верхнему профилю варьируют почти в 8 раз (по средним оценкам, от 19.1 до 2.4 т С га⁻¹), причем основной вклад в увеличение углерода в биомассе приходится на деревья.

Для болотных и лесоболотных экосистем Средней Сибири показана перспективность оценки продукции экосистем с использованием дендрохронологического метода. Так, по данным прироста сосны, произрастающей в условиях олиготрофных болот верхового типа, приведены оценки ежегодной продукции сфагновых мхов, рассчитанной теоретико-экспериментальным методом с определением годичного прироста мхов по ежегодному приросту сосны обыкновенной, произрастающей в данных сообществах, с учетом накопления торфа в нижних слоях торфяной залежи. Оценки показали хорошее соответствие данных по скорости накопления углерода ($\sim 50 \text{ г C м}^{-2} \text{ год}^{-1}$), рассчитанного предлагаемым способом, прямым измерениям в исследуемой экосистеме.

Метод оценки продукции моховых сообществ экосистем мерзлотной зоны по возрасту деревьев показал возможность не только расчетов ежегодной продукции мхов, но и ретроспективной оценки многолетней динамики сезонно-талого слоя почв после прохождения пожаров путем определения календарных дат прекращения камбиальной активности погребенных в мерзлоту стволов лиственницы Гмелина. По данным экспериментальных оценок, динамика многолетнего послепожарного снижения глубины оттаивания сезонно-талого слоя почв соответствует средней скорости нарастания мохового покрова, выполняющего роль теплоизолирующего слоя ($\sim 0.5 \text{ см/год}$).

Изменения в лесных экосистемах, отраженные в динамике роста основных средообразующих видов (по годичным кольцам деревьев, фенологическим фазам развития хвои), хорошо интерпретируются через взаимосвязь параметров (ширина и плотность годичных колец, стабильные изотопы) этих показателей с определяющими их величину факторами среды.

Так, данные по стабильным изотопам $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$ в древесных кольцах деревьев *Larix sibirica* и *Larix gmelinii* дали существенно новую информацию о реакции физиологического отклика деревьев на изменение экологических условий среды в зависимости от условий произрастания видов в контрастных лесорастительных условиях (лесостепная зона, мерзлотная зона). Выявлены закономерности динамики стабильных изотопов за последние 150 лет и ведущие факторы, определяющие тренды $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$. Использование данных по стабильным

изотопам расширяет возможности оценки и интерпретации закономерности реакции растений на изменения среды под воздействием различных факторов климатической и неклиматической природы.

Динамика радиального прироста деревьев и фенологические данные развития хвой древесных видов показали высокую видоспецифичность отклика на климатические параметры среды (температура, осадки), причем для видов широкоэкологического спектра при смене условий произрастания отмечается и смена ведущего климатического фактора, в большей степени определяющего радиальный прирост и, следовательно, продуктивность.

Структурные параметры годичных колец и фазы развития хвойных, а также параметры продуктивности экосистем являются важными и показательными индикаторами климатических изменений последних десятилетий.

ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ВЫВОДЫ

1. В северных экосистемах бореальной зоны Сибири динамика годового прироста и продуктивности основных компонентов растительного сообщества (деревья, кустарники, мхи) определяется температурным режимом июня и июля. Однако климатическая реакция древесных растений видоспецифична и значительно выражена в зависимости от условий произрастания. Динамика погодичного прироста мхов всегда противоположна динамике радиального прироста деревьев.
2. Накопление биомассы (углерода) в высокоширотных горных экосистемах варьирует значительно в зависимости от экотопа, формируя высокопродуктивные сообщества в пойменных участках и снижая биомассу до восьми раз на участках, приуроченных к верхней границе леса, где скорость связывания углерода незначительна. Однако при существенном продвижении ВГЛ в последние десятилетия (~30–50 м) и формировании благоприятных условий для дальнейшего формирования сомкнутых древостоев на месте ныне существующей разреженной лесотундровой растительности тенденция к увеличению общего пула углерода неоспорима.
3. В болотных экосистемах олиготрофного типа по возрасту сосны, произрастающей в данных условиях, можно адекватно оценить скорость депонирования углерода с учетом разложения нижних слоев торфа с применением теоретических расчетов и экспериментальных измерений.
4. Рост лиственницы Гмелина в мерзлотной зоне, определяющийся в значительной мере постпирогенной сукцессией, может служить источником информации о продуктивности мохового покрова в лесоболотных экосистемах на основе линейной связи между возрастом деревьев и глубиной мохового покрова с малой степенью разложения в нижних горизонтах.
5. Ухудшение гидротермических условий почв в экосистемах мерзлотной зоны через несколько лет после пожаров вследствие ежегодного снижения глубины сезонно-талого слоя провоцирует прекращение камбиальной активности стволовой древесины на глубине и активное формирование придаточных корней. Скорость возврата верхнего горизонта многолетней мерзлоты к предпожарному

состоянию соответствует темпам роста органического вещества напочвенного покрова.

6. Абсолютные значения стабильных изотопов $\delta^{13}C$ и $\delta^{18}O$ в древесных кольцах *Larix sibirica*, отражающих достаточно стабильную продуктивность стволовой древесины в средневозрастных насаждениях, изменяются существенно от лесостепной зоны к северной тайге мерзлотной зоны Средней Сибири в сторону преобладания в соотношениях ^{12}C и ^{16}O , а их динамика имеет разную направленность.
7. Для лесостепной зоны характерно устойчивое снижение $\delta^{13}C$ и $\delta^{18}O$, в большей степени обусловленное уменьшением и перераспределением атмосферных осадков, значимо влияющих на физиологические процессы (в т. ч. дискриминацию стабильных изотопов) в последние десятилетия. В мерзлотной зоне на соотношение стабильных изотопов годовых колец лиственницы значимо влияет температурный режим июля, определяющим же фактором долговременной динамики изотопного состава лиственницы является состояние (термический режим, глубина) сезонно-талого слоя почв, напрямую зависящее от продолжительности постпирогенной сукцессии.
8. Влияние климата на радиальный прирост хвойных в горных территориях практически всегда видоспецифично и зависит от топографической приуроченности произрастания видов. Реакция радиального прироста хвойных видов существенно зависит от характеристики локального или зонального климата и, как следствие, отражает смену лимитирующего (температура, осадки) фактора даже у одного вида при изменении изначальных условий роста (склоны южной и северной экспозиции на примере одной экосистемы; «лесостепь – высокогорье» на примере многозонального трансекта).
9. Как на локальном, так и на крупномасштабном уровне реакция феноиндикаторов на изменение климата очевидна и в большей степени отражается на феноявлениях весеннего периода. Фенологические сдвиги фенофаз различаются существенно в зависимости от изменений локального климата для разных групп организмов, включая растения. Данные VS-моделирования основных фаз и длины сезона вегетации сосны хорошо соотносятся с натурными исследованиями

по фиксации фенологических явлений вегетационного периода у хвойных на примере сосны обыкновенной и лиственницы сибирской.

10. Результаты работы стали частью международной сети наблюдений за фенологией и продуктивностью растений высоких широт и высотных трансект в горных условиях и органично подтвердили на региональном уровне более широкие континентальные тенденции в изменениях отдельных компонентов растительности в связи с текущими изменениями климата.

СПИСОК ОСНОВНЫХ СОКРАЩЕНИЙ

ППП	– постоянные пробные площади
IGBP	– Международная геосферно-биосферная программа (International Geosphere-Biosphere Programme)
IGBP-NES	– Международная геосферно-биосферная программа по изучению глобальных изменений в Северной Евразии
INTAS	– Международная ассоциация по содействию сотрудничеству с учеными России и государств бывшего Советского Союза (The International Association for the Promotion of Cooperation with Scientists from the New Independent States of the Former Soviet Union)
ISONET	– Международная сеть по оценке изотопного состава древесины
Pro	– обозначение участков по изучению продуктивности
Bog	– обозначение участков по исследованиям в болотных и лесоболотных экосистемах
Iso	– обозначение участков по изучению изотопного состава годовичных колец
Ing	– обозначение участков по изучению длительных рядов (древесно-кольцевые хронологии, фенологические ряды)
C	– сомкнутость
D/H	– диаметр/высота деревьев
ММП	– мощность мохового покрова
NPP	– первичная продукция (Net Primary Production)
СТС	– сезонно-талый слой
ШГК (TRW)	– ширина годовичного кольца (tree-ring width)
MXD	– максимальная плотность древесины (maximum wood density)
DBH	– диаметр на высоте груди (diameter at breast high)
ASWP	– годовичная продукция ствольной древесины (annual stem wood production)

- ИЛ СО РАН** – Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН
- $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$** – стабильные изотопы углерода и кислорода
- V-PDB** – международный стандарт для углерода (Pee Dee Belemnite)
- V-SMOW** – международный стандарт для кислорода (Vienna Standard Mean Ocean Water)
- VPD** – дефицит давления пара (vapor pressure deficit)
- RCID** – скользящие корреляции динамики изотопов (running correlation of isotope dynamics)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Адаменко, В.Н. Климат и озера / В.Н. Адаменко. – Л.: Гидрометеиздат, 1985. – 263 с.
2. Алексеев, В.А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев / В.А. Алексеев // Лесоведение. – 1989. – № 4. – С. 51–57.
3. Алексеев, В.А. Углерод в экосистемах лесов и болот России / В.А. Алексеев, Р.А. Бердси. – Красноярск: Институт леса СО РАН, 1994. – 201 с.
4. Алексеев, В.А. О некоторых коррелятивных зависимостях биомассы деревьев / В.А. Алексеев, Ю.Н. Рахманов // Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. – Л.: Наука, 1973. – С. 99–101.
5. Алехин, В.В. Казацкая степь Курского уезда в связи с окружающей растительностью / В.В. Алехин // Тр. СПб. общ. естествоисп. – 1910. – Вып. 41.
6. Алисов, Б.П. Климат СССР (учебное пособие для вузов) / Б.П. Алисов. – М.: Изд-во МГУ, 1956.
7. Андреев, С.Г. Изменчивость режима увлажнения степной зоны Западного Забайкалья по геоэкологическим данным (пространственно-временной анализ): автореф. дис. ... канд. геогр. наук: 25.00.36 / Андреев Сергей Геннадьевич. – Улан-Удэ, 2001. – 23 с.
8. Андреева, Е.Б. К вопросу о климатической характеристике заповедника «Столбы» / Е.Б. Андреева // Сборник статей по материалам всероссийской научно-практической конференции «Многолетние наблюдения в ООПТ. История. Современное состояние. Перспективы». – Красноярск, 2005. – С. 67–71.
9. Арбатская, М.К. Многолетняя изменчивость климата, прироста деревьев и частоты пожаров в тайге Средней Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Арбатская Мария Карловна. – Красноярск: Институт леса СО РАН, 1998. – 21 с.
10. Бабушкина, Е.А. Трансформация климатического отклика в радиальном приросте деревьев микроэкологическими условиями их произрастания / Е.А. Бабушкина, А.А. Кнорре, Е.А. Ваганов, М.В. Брюханова // География и природные ресурсы. – 2011. – № 1. – С. 159–166.

11. Базилевич, Н.И. Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии / Н.И. Базилевич. – М.: Наука, 1993. – 394 с.
12. Базилевич, Н.И. Географические закономерности структуры и функционирования экосистем / Н.И. Базилевич, О.С. Гребенщиков, А.А. Тишков. – М.: Наука, 1986. – 297 с.
13. Базилевич, Н.И. Методы изучения биологического круговорота в различных природных зонах / Н.И. Базилевич, А.А. Титлянова, В.В. Смирнов, Л.Е. Родин, Н.Т. Нечаева, Ф.И. Левин. – М.: Мысль, 1978. – 185 с.
14. Баринов, В.В. Дендрохронологическое датирование памятников истории и культуры п. Горноправдинск / В.В. Баринов, З.Ю. Жарников, Е.А. Зайцева, А.В. Кениг, В.С. Мыглан, М.О. Сидорова // Вестник угроведения. – 2016. – № 2. – С. 85–97.
15. Батманов, В.А. Фенологические наблюдения в походе / В.А. Батманов. – Свердловск: 1961. – 50 с.
16. Бегак, Д.А. О приросте торфяников / Д.А. Бегак // Торфяное дело. – 1927. – № 11–12. – С. 300–306.
17. Бегак, Д.А. Прирост торфяника «Галицкий мох» / Д.А. Бегак // Труды Научно-исслед. торфян. инст. – 1928. – Вып. 1.
18. Белокопытова, Л.В. Климатический отклик радиального прироста хвойных лесостепи юга Сибири: сравнение трех подходов / Л.В. Белокопытова, Е.А. Бабушкина, Д.Ф. Жирнова, И.П. Панюшкина, Е.А. Ваганов // Сибирский экологический журнал. – 2018. – № 4. – С. 411–424.
19. Битвинскас, Т.Т. Дендроклиматические исследования / Т.Т. Битвинскас. – Л.: Гидрометеиздат, 1974. – 172 с.
20. Болота Западной Сибири, их строение и гидрологический режим. – Л.: Гидрометеиздат, 1976. – 448 с.
21. Боч, М.С. Экосистемы болот СССР / М.С. Боч, В.В. Мазинг. – Л.: Наука, 1979. – 188 с.
22. Брюханова, М.В. Особенности ксилогенеза *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. в условиях криолитозоны Средней Сибири / М.В. Брюханова, А.В. Кирдянов, А.С. Прокушкин, П.П. Силкин // Экология. – 2013. – № 5. – С. 323–329.

23. Буторина, Т.Н. Сезонные ритмы природы Средней Сибири / Буторина, Т.Н., Крутовская Е.А. - М.: Наука, 1972. – 156 с.
24. Буторина, Т.Н. Биоклиматическое районирование Красноярского края / Т.Н. Буторина. – Новосибирск: Наука, 1979. – С. 232.
25. Буторина, Т.Н. Опыт применения фенологического интегрального метода при геоботанических и почвенных исследованиях / Т.Н. Буторина, Л.П. Крутовская, В.А. Молоков, В.И. Полякова // Фенологические методы изучения лесных биоценозов. – Красноярск, 1975. – С. 21–54.
26. Быков, Б.А. Геоботаника / Б.А. Быков. – 2-е изд. – Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1957. – 260 с.
27. Ваганов, Е.А. Механизмы и имитационная модель формирования структуры годовичных колец у хвойных / Е.А. Ваганов // Лесоведение. – 1996. – № 1. – С. 3–15.
28. Ваганов, Е.А. Рост древесных растений в субарктических районах Урала, Сибири и Дальнего Востока при глобальных изменениях среды и климата / Е.А. Ваганов. – Отчет НИР. – 1998.
29. Ваганов, Е.А. Изменчивость размеров клеток в годовичных кольцах лиственницы на северном пределе леса / Е.А. Ваганов, Л.Г. Высоцкая, А.В. Шашкин // Лесоведение. – 1994. – № 5. – С. 3–15.
30. Ваганов, Е.А. Гистометрический анализ роста древесных растений / Е.А. Ваганов, А.В. Шашкин, И.В. Свидерская, Л.Г. Высоцкая. – Новосибирск: Наука, 1985. – 101 с.
31. Ваганов, Е.А. Рост и структура годовичных колец хвойных / Е.А. Ваганов, А.В. Шашкин. – Новосибирск: Наука, 2000. – 232 с.
32. Ваганов, Е.А. Дендроклиматические и дендрозокологические исследования в Северной Евразии / Е.А. Ваганов, С.Г. Шиятов // Лесоведение. – 2005. № 4. – С. 18-27.
33. Ваганов, Е.А. Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике / Е.А. Ваганов, С.Г. Шиятов, В.С. Мазепа. – Новосибирск: Наука, 1996. – 244 с.

34. Васильев, С.В. Скорость торфонакопления в Западной Сибири / С.В. Васильев // Материалы симпозиума «Динамика болотных экосистем». – Петрозаводск, 2000. – С. 56–59.
35. Ведрова, Э.Ф. Структура органического вещества северотаежных экосистем Средней Сибири / Э.Ф. Ведрова, Ф.И. Плешиков, В.Я. Каплунов // Лесоведение. – 2002. – № 6. – С. 3–12.
36. Величко, А.А. К оценке изменений в состоянии растительного и почвенного покровов Восточно-Европейской равнины в XXI веке вследствие антропогенного изменения климата / А.А. Величко, О.К. Борисова, Э.М. Зеликсон, Т.Д. Морозова // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – СПб.: Гидрометеиздат, 2002. – Т. XVIII.
37. Вомперский, С.Э. Заболоченные органогенные почвы и болота России и запас углерода в их торфах / С.Э. Вомперский, А.И. Иванов, О.П. Цыганова, Н.А. Валяева, Т.В. Глухова, А.И. Дубинин, А.И. Глухов, Л.Г. Маркелова // Почвоведение. – 1994. – № 12. – С. 17–25.
38. Вомперский, С.Э. Оценка площади болотных и заболоченных лесов России / С.Э. Вомперский, А.А. Сиринов, А.А. Сальников, О.П. Цыганова, Н.А. Валяева // Лесоведение. – 2011. – № 5. – С. 3–11.
39. Вомперский, С.Э. Заболоченность территории России как фактор связывания атмосферного углерода / С.Э. Вомперский, О.П. Цыганова, А.Г. Ковалев, Т.В. Глухова, Н.А. Валяева // Избр. науч. труды по проблеме «Глобальная эволюция биосферы. Антропогенный вклад». – М.: Научный совет НТП «Глобальные изменения природной среды и климата», 1999. – С. 124–144.
40. Габеев, В.Н. Экология и продуктивность сосновых лесов / В.Н. Габеев. – Новосибирск: Наука, 1990. – 227 с.
41. Гавриков, В.Л. Концептуальная модель сравнительного анализа эколого-экономических ценностей леса / В.Л. Гавриков, Р.Г. Хлебопрос // Инженерная экология. – 2013. – Т. 5. – С. 38–47.
42. Гавриков, В.Л. Комплексная оценка углерододепонирующей функции сложных естественных лесов заповедника «Столбы»: монография / В.Л. Гавриков, О.М.

- Шабалина, Р.А. Шарафутдинов, А.А. Кнорре, И.Н. Безкоровайная, И.В. Борисова, М.Г. Ерунова, А.Р. Митев, Н.В. Пахарькова. – Красноярск: СФУ, 2018. – 160 с.
43. Гарибова, Л.В. Водоросли, лишайники и мохообразные СССР. Определитель / Л.В. Гарибова и др.; ред. М.В. Горленко. – М.: Мысль, 1978. – 366 с.
44. Геоботаническая карта СССР. М 1:4000000 / под ред. Е.М. Лавренко, В.Б. Сачава - Л.: АН СССР, 1954. - 8 л.
45. Глебов, Ф.З. Динамика палеорастительности, палеоклимата, накопления торфа и углерода в междуречье Оби и Васюгана (Западно-Сибирская низменность) / Ф.З. Глебов, Л.С. Толейко, В.А. Климанов, Л.В. Карпенко, И.С. Дашковская // Материалы симпозиума «Динамика болотных экосистем». – Петрозаводск, 2000. – С. 16–19.
46. Головченко, А.В. Численность, биомасса, структура и активность микробных комплексов низинных и верховых торфяников / А.В. Головченко, Е.Ю. Тихонова, Д.Г. Звягинцев // Микробиология. – 2007. – Т. 76. – № 5. – С. 711–719.
47. Гончарова, Н.В. Основные тенденции изменений климата в заповеднике «Столбы» по данным собственной метеостанции за непрерывный период наблюдений 1947–2016 / Н.В. Гончарова, А.А. Кнорре // Научные исследования в заповедниках и национальных парках Южной Сибири. Вып. 8.– Новосибирск: СО РАН, 2018. – С. 15–20.
48. Горбатенко, В.М. Вес корневых систем в сосновых древостоях / В.М. Горбатенко // Средообразующая роль леса. – Красноярск, 1971. – С. 181–191.
49. Горожанкина, С.М. Географическая специфика гидроморфного растительного покрова на территории Центрально-Сибирского биосферного заповедника // Сиб. биол. журн. – 1993. – Вып. 1. – С. 8–18.
50. Грабовик, С.И. Динамика годичного прироста у некоторых видов *Sphagnum* L. в различных комплексах болот Южной Карелии / С.И. Грабовик // Растительные ресурсы. – 2002. – Вып. 4. – С. 62–68.
51. Грабовик, С.И. Линейный прирост и величина живой части некоторых видов сфагновых мхов и их связь с гидрометеорологическими показателями / С.И. Грабовик, В.К. Антипин // Эколого-биологические особенности и продуктивность растений болот. – Петрозаводск, 1982. – С. 195–203.

52. Гродницкая, И.Д. Микробная активность торфяных почв, заболоченных лиственничников и болота в криолитозоне Центральной Эвенкии / И.Д. Гродницкая, Д.В. Карпенко, А.А. Кнорре, С.Н. Сырцов // Почвоведение. – 2013. – № 1. – С. 1–13.
53. Гродницкая, И.Д. Почвенно-микробиологический мониторинг лесоболотных экосистем Западной Сибири / И.Д. Гродницкая, Н.Д. Сорокин // Почвоведение. – 2004. – № 8. – С. 945–951.
54. Добровольский, Б.В. Фенология насекомых: учебное пособие для ун-тов, пед. и с.-х. вузов / Б.В. Добровольский. – М.: Высшая школа, 1969. – 232 с.
55. Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2018 год. – Москва, 2019. – 79 стр.
56. Доктуровский, В.С. Торфяные болота: курс лекций по болотоведению / В.С. Доктуровский. – М.-Л.: Гос. науч.-техн. горное изд-во, 1932. – 192 с.
57. Дубах, А.Д. Нарастание мха и торфа на болотах / А.Д. Дубах // Научно-исследовательские работы 1925 года. – Минск, 1926. – Вып. 1. – С. 21–59.
58. Дубах, А.Д. Рост мохового покрова, торфа и сосны на болоте в Горецкой лесной даче в элементарной обработке / А.Д. Дубах // Записки Горецкого с.-х. института. – Т. III. – Горки: Типолитография Белорусской академии с. х., 1926. – С. 200–213.
59. Дубах, А.Д. Нарастание мха и торфа на болотах Белоруссии / А.Д. Дубах // Известия Ленинградского лесного института. – Вып. XXXV. – Л., 1927. – С. 190–199.
60. Дюльдин, А.А. Коэффициент вариации и аллометрии / А.А. Дюльдин // Экология. – 1973. – № 6. – С. 97–99.
61. Ершов, Ю.И. Географо-генетическая систематизация и характеристика почв Субарктики Средней Сибири / Ю. И. Ершов // География и природные ресурсы. – 1994. – № 1. – С. 117–124.
62. Ершов, Ю.И. Закономерности почвообразования в пределах Среднесибирского плоскогорья / Ю.И. Ершов // Почвоведение. – 1995. – № 7. – С. 805–810.
63. Ефремов, С.П. Запасы углерода в экосистемах болот / С.П. Ефремов, Т.Т. Ефремова, Т.М. Меленьтева; под ред. В.А. Алексеева, Р.А. Бердси // Углерод в экосистемах лесов и болот России. – Красноярск, 1994. – С. 128–139.

64. Закревский, П.Б. Изменение объемного веса ствола и кроны растущих деревьев по высоте / П.Б. Закревский. – Труды ЦНИИМЭ. – 1970. – Т. 123. – С. 92–102.
65. Замолодчиков, Д.Г. Динамика баланса углерода в лесах федеральных округов Российской Федерации / Д.Г. Замолодчиков, В.И. Грабовский, О.В. Честных // Вопросы лесной науки. – 2018. – № 1. – DOI: 10.31509/2658-607x-2018-1-1-1-24.
66. Замолодчиков, Д.Г. Влияние пожаров и заготовок древесины на углеродный баланс лесов России / Д.Г. Замолодчиков, В.И. Грабовский, П.П. Шуляк, О.В. Честных // Лесоведение. – 2013. – № 5. – С. 36–49.
67. Замолодчиков, Д.Г. Современное сокращение стока углерода в лесах России / Д.Г. Замолодчиков, В.И. Грабовский, П.П. Шуляк, О.В. Честных // Доклады Академии наук. – 2017. – Т. 476. – № 6. – С. 719–721.
68. Замолодчиков, Д.Г. Определение запасов углерода по зависимым от возраста насаждений конверсионным коэффициентам / Д.Г. Замолодчиков, А.И. Уткин, Г.Н. Коровин // Лесоведение. – 1998. – № 3. – С. 84–93.
69. Иваненко, Б.И. Фенология древесных и кустарниковых пород / Б.И. Иваненко. – М.: Сельхозиздат, 1962. – 184 с.
70. Иванова, Г.А. Экстремальные пожароопасные сезоны в лесах Эвенкии / Г.А. Иванова // Сибирский экологический журнал. – 1996. – № 1. – С. 29–34.
71. Ильинский, А.П. Об одном новом способе весового анализа травостоя / А.П. Ильинский // Сов. ботаника. – 1934. – № 4.
72. Ильинский, А.П. К вопросу об ассоциированности растений / А.П. Ильинский, М.А. Посельская // Труды бюро по прикл. ботан., генет. и селекц. – 1929. – Т. XX.
73. Исаев, А.С. Углерод в лесах Северной Евразии / А.С. Исаев, Г.Н. Коровин // Круговорот углерода на территории России: избр. науч. труды. – М., 1999. – С. 63–95.
74. Исаев, А.С. Экологические проблемы поглощения углекислого газа посредством лесовосстановления и лесоразведения в России: аналитический обзор / А.С. Исаев, Г.Н. Коровин, В.И. Сухих, С.П. Титов, А.И. Уткин, А.А. Голуб, Д.Г. Замолодчиков, А.А. Пряжников. – М., 1995. – 156 с.

75. Исаев, А.С. Оценка запасов годичного депонирования углерода в фитомассе лесных экосистем России / А.С. Исаев, Г.Н. Коровин, А.И. Уткин, А.А. Пряжников, Д.Г. Замолодчиков // Лесоведение. – 1993. – № 5. – С. 3–10.
76. Исаева, Л.Н. Влажность и плотность древесины основных лесообразующих пород Сибири: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.00.00 / Исаева Лидия Николаевна. – Красноярск, 1970. – 30 с.
77. Исаева, Л.Н. Физико-химические свойства древесины основных лесообразующих пород Сибири / Л.Н. Исаева. – Красноярск, 1975. – 21 с.
78. Карманова, И.В. Математические методы изучения роста и продуктивности растений / И.В. Карманова. – М.: Наука, 1976. – 222 с.
79. Карпенко, Л.В. Растительный покров и стратиграфия торфяной залежи болот в долине Нижней Тунгуски / Л.В. Карпенко, А.А. Кнорре // География и природные ресурсы. – 2011. – № 2. – С. 97–100.
80. Кац, Н.Я. Болота земного шара / Н.Я. Кац. – М.: Наука, 1971. – 295 с.
81. Кац, Н.Я. Движение поверхности сфагновых болот и формирование их микрорельефа / Н.Я. Кац, М.М. Кириллович, Н.В. Лебедева // Землеведение. – 1936. – Т. XXXVIII. – Вып. 1.
82. Кирдянов, А.В. Сравнительный анализ роста и структуры годичных колец хвойных в лесотундре, в северной и средней тайге Средней Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Кирдянов Александр Викторович. – Красноярск, 1999. – 23 с.
83. Кирдянов, А.В. Радиальный прирост хвойных в лесотундре и северной тайге Средней Сибири. Роль факторов внешней среды: автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.02.08 / Кирдянов Александр Викторович. – Красноярск, 2017. – 38 с.
84. Климатические паспорта экорегионов. Вып. 1. Алтай-Саянский экорегион. – М., 2001. – 25 с.
85. Кнорре, А.А. Динамика продуктивности древостоев в зависимости от климатической составляющей среды / А.А. Кнорре, Е.А. Бабушкина, А.В. Кирдянов // Эколого-географические аспекты лесообразовательного процесса: материалы всероссийской конференции. – Красноярск, 2009. – С. 256-259.

86. Кнорре, А.А. Теоретико-экспериментальный способ оценки аккумуляции углерода в болотных экосистемах / А.А. Кнорре, Е.А. Ваганов, А.В. Шашкин, Э.-Д. Шульце // ДАН. – 2003. – Т. 388 (1). – С. 49–51.
87. Кнорре, А.А. Динамика снежного покрова в национальном парке «Красноярские Столбы» за период 1950–2020 годов / А.А. Кнорре, Н.В. Гончарова, М.Г. Ерунова // Научные исследования в заповедниках и национальных парках Южной Сибири. Вып. 10. – Новосибирск: СО РАН, 2021. – С. 50–55.
88. Кнорре, А.А. Изменчивость видового разнообразия и надземной биомассы вдоль высотного трансекта северо-западной оконечности гор Путорана / А.А. Кнорре, А.В. Кирдянов, Е.В. Федотова, М.М. Наурзбаев // География и природные ресурсы. – 2006. – № 3. – С. 75–81.
89. Колищук, В.Г. Морфогенез и динамика прироста зеленой ольхи (*Alnus viridis* D.C.) в Украинских Карпатах / В.Г. Колищук // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. – 1965. – Т. LXX (1). – С. 103–110.
90. Коломыцев, В.А. Современные изменения климата и динамика растительности болот в среднетаежной подзоне Карелии / В.А. Коломыцев, А.Г. Лядинский // Материалы симпозиума «Динамика болотных экосистем». – Петрозаводск, 2000. – С. 20–27.
91. Корчагин, А.А. Определение возраста и длительности жизни мхов и печеночников / А.А. Корчагин // Полевая геоботаника. – Т. 2. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1960. – С. 279–314.
92. Костина, М.В. О росте *Pleurozium schreberi* (Bryophyta) в Московской области / М.В. Костина, Г.А. Сафронова, П.А. Агапов // Arctoa. – 2013. – Т. 22. – С. 15–22.
93. Косых, Н.П. К методике определения линейного прироста и продукции сфагновых мхов на мезо-олиготрофных болотах Западной Сибири / Н.П. Косых // Болота и заболоченные леса в свете устойчивого природопользования: материалы конференции. – М.: ГЕОС, 1999. – С. 121–122.
94. Крейер, Г.К. Качественное и количественное изучение травостоя / Г.К. Крейер // Материалы по орг. и культ. корм. площ. – М., 1915. – Вып. 12.

95. Крутовская, Е.А. О корреляции некоторых феноиндикаторов с температурой / Е.А. Крутовская, Т.Н. Буторина // Труды государственного заповедника «Столбы». – Красноярск: Красноярское книжное изд-во, 1958. – С. 33–70.
96. Кузьмичев, В.В. Закономерности роста древостоев / В.В. Кузьмичев. – Новосибирск: Наука, 1977. – 157 с.
97. Кушев, С.Л. Рельеф и геологическое строение / С.Л. Кушев, Б.Н. Леонов // Средняя Сибирь. – М., 1964.
98. Левина, В.И. Влияние опада на формирование почвенного профиля в разных типах сосновых лесов на Кольском полуострове / В.И. Левина // Вопросы бот. и почвовед. в Мурманской обл. – М.-Л., 1962.
99. Лесные экосистемы Енисейского меридиана. – Новосибирск, 2002. – 356 с.
100. Ловелиус, Н.В. Изменчивость прироста деревьев. Дендроиндикация природных процессов и антропогенных воздействий / Н.В. Ловелиус. – Л.: Наука, 1979. – 230 с.
101. Лупачев, А.В. Участие почвообразования в формировании и организации переходного слоя многолетнемерзлых пород / А.В. Лупачев, С.В. Губин // Криосфера Земли. – 2008. – Т. XII. – № 2. – С. 75–83.
102. Магда, В.Н. Радиальный прирост древесных растений как показатель увлажнения на юге Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Магда Валерий Николаевич. – Красноярск, 2003. – 17 с.
103. Макаревский, М.Ф. Запасы и баланс органического вещества в лесных и болотных биогеоценозах Карелии / М.Ф. Макаревский // Экология. – 1991. – № 3. – С. 3–10.
104. Малышева, Н.В. Дендроклиматический анализ ленточных боров Западной Сибири / Н.В. Малышева, Н.И. Быков // Изв. Российской академии наук. Сер. географическая. – 2011. – № 6. – С. 68–77.
105. Малышева, Т.В. К методике разграничения живых и отмерших частей у мхов при учете их фитомассы / Т.В. Малышева // Бот. журнал. – 1970. – Т. 55. – Вып. 5. – С. 704–709.
106. Марков, М.В. Общая геоботаника / М.В. Марков. – М.: Высшая школа, 1962. – 305 с.

107. Мелентьева, Н.В. Почвы осушенных болот / Н.В. Мелентьева. – Новосибирск: Наука, 1980. – 126 с.
108. Мина, М.В. Рост животных / М.В. Мина, Г.А. Клевезаль. – М.: Наука, 1976. – 291 с.
109. Моисеев, П.А. Программа мониторинга экотона верхней границы древесной растительности на особо охраняемых природных территориях Алтае-Саянского экорегиона / П.А. Моисеев, С.Г. Шиятов, Н.М. Дэви. – Красноярск, 2010. – 86 с.
110. Молчанов, А.А. Методика изучения прироста древесных растений / А.А. Молчанов, В.В. Смирнов. – М.: Наука, 1967. – 95 с.
111. Наурзбаев, М.М. Дендроклиматический анализ длительных изменений температурного режима в Субарктике Евразии: автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.16 / Наурзбаев Мухтар Мухаметович. – Красноярск: Ин-т леса СО РАН, 2005. – 257 с.
112. Овчинникова, Т.М. Анализ изменений сроков сезонных явлений у древесных растений заповедника «Столбы» / Т.М. Овчинникова, В.А. Фомина, Е.Б. Андреева, Н.П. Должковая, В.Г. Суховольский // Хвойные бореальной зоны. – 2011. – Т. XXVIII. – № 1–2. – С. 54–59.
113. Ойдупаа, О.Ч. Длительные изменения летней температуры воздуха и радиальный рост лиственницы на верхней границе леса в Алтае-Саянской горной стране / О.Ч. Ойдупаа, Е.А. Ваганов, М.М. Наурзбаев // Лесоведение. – 2004. – № 6. – С. 14–24.
114. Онучин, А.А. Опыт таксации фитомассы сосновых древостоев / А.А. Онучин, А.Н. Борисов. – Лесоведение. – 1984. – № 6. – С. 66–71.
115. Пальникова, Е.Н. Сосновая пяденица в лесах Сибири: экология, динамика численности, влияние на насаждения / Е.Н. Пальникова, И.В. Свидерская, В.Г. Суховольский; отв. ред. А.С. Исаев. – Новосибирск: Наука. 2002. – 232 с.
116. Панюшкина, И.П. Дендрохронологический подход в исследовании горимости лесов Эвенкии / И.П. Панюшкина, М.К. Арбатская // Сибирский экологический журнал. – 1999. – № 2. – С. 167–173.

117. Плешиков, Ф.И. Географическое положение / Ф.И. Плешиков // Лесные экосистемы Енисейского меридиана / ред. Ф.И. Плешиков. – Новосибирск: СО РАН, 2002. – С. 10–11.
118. Плешиков, Ф.И. Структура фитомассы и годовая продукция северных лесов / Ф.И. Плешиков, В.Я. Каплунов, С.В. Токмаков, А.В. Бенькова, С.Д. Титов, В.А. Первунин // Лесные экосистемы Енисейского меридиана / ред. Ф.И. Плешиков. – Новосибирск: СО РАН, 2002. – С. 73–84.
119. Поликарпов, Н.П. Формирование сосновых молодняков на концентрированных вырубках / Н.П. Поликарпов. – М.: Наука, 1962. – 171 с.
120. Поликарпов, Н.П. Климат и горные леса Южной Сибири / Н.П. Поликарпов, Н.М. Чебакова, Д.И. Назимова. – Новосибирск: Наука, 1986. – 226 с.
121. Полубояринов, О.И. Плотность древесины / О.И. Полубояринов. – Л.: ЛТА, 1973. – 77 с.
122. Полубояринов, О.И. Плотность древесины / О.И. Полубояринов. – М.: Лесн. пром-сть, 1976. – 160 с.
123. Прокушкин, А.С. Продуктивность мхов и накопление органического вещества в подстилке лиственничника сфагнового в криолитозоне / А.С. Прокушкин, А.А. Кнорре, А.В. Кирдянов, Е.-Д. Шульце // Экология. – 2006. – № 4. – С. 252–260.
124. Прокушкин, С.Г. Температурный режим в лиственничниках на мерзлотных почвах / С.Г. Прокушкин, А.П. Абаимов, А.С. Прокушкин; под ред. Ф.И. Плешикова // Лесные экосистемы Енисейского меридиана. – Новосибирск: Наука, 2002. – С. 34–45.
125. Прокушкин, С.Г. Структурно-функциональные особенности лиственницы Гмелина в криолитозоне Центральной Эвенкии / С.Г. Прокушкин, А.П. Абаимов, А.С. Прокушкин. – Красноярск: ИЛ СО РАН, 2008. – 161 с.
126. Пьявченко, Н.И. К изучению болот Красноярского края / Н.И. Пьявченко // Заболоченные леса и болота Сибири. – М.: Изд-во АН СССР, 1963а. – С. 5–32.
127. Пьявченко, Н.И. Степень разложения торфа и методы ее определения / Н.И. Пьявченко. – Красноярск, 1963б. – 55 с.

128. Ремезов, Н.П. Методические указания к изучению биологического круговорота зольных веществ и азота надземных растительных сообществ в основных природных зонах умеренного пояса / Н.П. Ремезов, Л.Е. Родин, Н.И. Базилевич // Бот. журнал. – 1963. – № 48 (6).
129. Родин, Л.Е. Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара / Л.Е. Родин, Н.И. Базилевич. – М.-Л.: Наука, 1965. – 254 с.
130. Савич-Любицкая, Л.И. Определитель листостебельных мхов СССР. Верхоплодные мхи / Л.И. Савич-Любицкая, З.Н. Смирнова. – Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1970. – 824 с.
131. Савич-Любицкая, Л.И. Определитель сфагновых мхов СССР / Л.И. Савич-Любицкая, З.Н. Смирнова. – Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1968. – 112 с.
132. Семечкина, М.Г. Структура фитомассы сосняков / М.Г. Семечкина. – Новосибирск: Наука, 1978. – 164 с.
133. Серебряков, И.Г. О морфогенезе жизненной формы кустарника на примере орешника / И.Г. Серебряков, Н.П. Доманская, Л.С. Родман // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. – 1954. – Т. LIX. – Вып. 1.
134. Синнот, Э. Морфогенез растений / Э. Синнот. – М.: Мир, 1963. – 603 с.
135. Софронов, М.А. О «тепловой мелиорации» лиственничников на севере Сибири / М.А. Софронов, А.В. Волокитина // Лесное хозяйство. – 1998. – № 5. – С. 26–28.
136. Стаканов, В.Д. Распределение органического вещества в различных частях деревьев сосны обыкновенной / В.Д. Степанов // Лесоведение. – 1990. – № 4. – С. 25–33.
137. Сукачев, В.Н. Болота, их образование, развитие и свойства / В.Н. Сукачев. – 3-е изд. – Л.: Лесной ин-т, 1926.
138. Сукачев, В.Н. Зоринские болота Курской губернии / В.Н. Сукачев. – Изв. Лесного ин-та. – 1906. – Вып. XIV.
139. Сукачев, В.Н. Княжедворский луговой стационарный пункт в 1914 и 1915 г. / В.Н. Сукачев, А.И. Савенкова, Е.В. Наливкина. – Пг., 1916. – Вып. 14.

140. Терсков, И.А. Рост одновозрастных древостоев / И.А. Терсков, М.И. Терскова. – Новосибирск: Наука, 1980. – 204 с.
141. Тюремнов, С.Н. Торфяные месторождения и их разведка / С.Н. Тюремнов. – 2-е изд. – М.-Л.: Госэнергоиздат, 1949. – 45 с.
142. Углерод в экосистемах лесов и болот России. – Красноярск, 1994. – 201 с.
143. Усольцев, В.А. Фитомасса лесов Северной Евразии: База данных и география = Forest biomass of Northern Eurasia: database and geography / В.А. Усольцев; отв. ред. С.Г. Шиятов. – Рос. Акад. наук, Урал. отд-ние, Ботан. сад., Урал. гос. лесотехн. ун-т. – Екатеринбург: УрО РАН, 2001. – 708 с.
144. Усольцев, В.А. Фитомасса лесов Северной Евразии. Нормативы и элементы географии / В.А. Усольцев. – Екатеринбург, 2002. – 763 с.
145. Уткин, А.И. Биологическая продуктивность лесов: методы изучения и результаты / А.И. Уткин // Итоги науки и техники. Лесоведение и лесоводство. – М.: ВИНТИ. – 1975. – Т. 1. – С. 9–189.
146. Уткин, А.И. Методика исследований первичной продуктивности лесов / А.И. Уткин // Биологическая продуктивность лесов Поволжья. – М.: Наука, 1982. – С. 59–72.
147. Уткин, А.И. Углеродный цикл и лесоводство / А.И. Уткин // Лесоведение. – 1995. – № 5. – С. 3–19.
148. Уткин, А.И. Биопродуктивность лесных экосистем / А.И. Уткин, Т.А. Гульбе, А.И. Гульбе, Е.С. Ермолаева // Компьютерная база данных. – М.: ИЛ СО РАН-ЦЭПЛ РАН, 1994.
149. Уткин, А.И. Конверсионные коэффициенты для определения площади листовой поверхности насаждений основных лесообразующих пород России / А.И. Уткин, Л.С. Ермолаева, Д.Г. Замолотчиков // Лесоведение. – 1997а. – № 3. – С. 74–78.
150. Уткин, А.И. Определение запаса углерода насаждений на пробных площадях: сравнение аллометрического и конверсионно-объемного методов / А.И. Уткин, Д.Г. Замолотчиков, Г.Н. Коровин, В.В. Нефедьев, Т.А. Гульбе, А.И. Гульбе, С.П. Гамбург // Лесоведение. – 1997б. – № 5. – С. 51–66.

151. Федоров, Б.Г. Поглощающая способность лесов России и выбросы углекислого газа энергетическими объектами / Б.Г. Федоров, Б.Н. Моисеев, Ю.В. Синяк // Проблемы прогнозирования. – 2011. – № 3. – С. 127–142.
152. Филипчук, А.Н. Аналитический обзор методик учета выбросов и поглощения лесами парниковых газов из атмосферы / А.Н. Филипчук, Н.В. Малышева, Б.Н. Моисеев, В.В. Страхов В.В. // Лесохозяйственная информация. – 2016. – № 3. – С. 36–85.
153. Филипчук, А.Н. Новые аспекты оценки поглощения парниковых газов лесами России в контексте Парижского соглашения об изменении климата / А.Н. Филипчук, Б.Н. Моисеев, Н.В. Малышева // Лесохозяйственная информация. – 2017. – № 1. – С. 88–98.
154. Филонов, К.П. Летопись природы в заповедниках СССР: методическое пособие / К.П. Филонов, Ю.Д. Нухимовская. – М.: Наука, 1990. – 145 с.
155. Хантемиров, Р.М. Дендроклиматический потенциал можжевельника сибирского / Р.М. Хантемиров, С.Г. Шиятов, Л.А. Горланова // Лесоведение. – 1999. – № 6. – С. 33–38.
156. Харук, В.И. Пространственно-временная динамика пожаров в лиственных лесах северной тайги Средней Сибири / В.И. Харук, М.Л. Двинская, К.Дж. Рэнсон // Экология. – 2005. – № 5. – С. 334–343.
157. Харук, В.И. Реакция экотона «лес – тундра» на изменение климата / В.И. Харук, С.Г. Шиятов, Е. Касишке, Е.В. Федотова, М.М. Наурзбаев // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – Т. XVIII. – СПб.: Гидрометеиздат, 2002.
158. Швиденко, А.З. Опыт агрегированной оценки биопродукционного процесса и углеродного бюджета наземных экосистем России. 1. Запасы растительной органической массы / А.З. Швиденко, С. Нильсон, В.С. Столбовой, М. Глюк, Д.Г. Щепаченко, В.А. Рожков // Экология. – 2000. – № 6. – С. 403–410.
159. Швиденко, А.З. Опыт агрегированной оценки основных показателей биопродукционного процесса и углеродного бюджета наземных экосистем России. 2. Нетто-первичная продукция экосистем / А.З. Швиденко, С. Нильсон, В.С. Столбовой, В.А. Рожков, М. Глюк // Экология. – 2001. – № 2. – С. 83–90.

160. Швиденко, А.З. Углеродный бюджет лесов России / А.З. Швиденко, Д.Г. Щепаченко // Сибирский лесной журнал. – 2014. – № 1. – С. 69–92.
161. Шенников, А.П. Общие замечания к методике маршрутного геоботанического исследования / А.П. Шенников // Методика полевых геоботанических исследований: сборник. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1938.
162. Шенников, А.П. Из результатов исследования строения и изменчивости луговых сообществ / А.П. Шенников, Е.П. Баратынская // Журнал Русск. ботан. общ-ва. – 1923. – Т. 8. – № 19.
163. Шиятов, С.Г. Дендрохронология верхней границы леса на Урале / С.Г. Шиятов. – М.: Наука, 1986. – 136 с.
164. Шиятов, С.Г. Методические основы организации системы дендроклиматического мониторинга в лесах азиатской части России / С.Г. Шиятов, Е.А. Ваганов // Сибирский экологический журнал. – 1998. – Т. 5. – № 1. – С. 31–38.
165. Шиятов, С.Г. Пространственно-временная динамика лесотундровых сообществ на полярном Урале / С.Г. Шиятов, М.М. Терентьев, В.В. Фомин // Экология. – 2005. – № 2.
166. Шиятов, С.Г. Дендрохронологическая датировка древесины кустарников из археологического поселения Ярте VI на полуострове Ямал / С.Г. Шиятов, Р.М. Хантемиров // Древности Ямала. – Екатеринбург – Салехард, 2000. – Вып. 1. – С. 112–120.
167. Шнелле, Ф. Фенология растений = Pflanzen-phänologie. Von Fritz Schnelle. Leipzig, Akad. Verlagsgesellschaft, 1955 / Ф. Шнелле; пер. с нем. М.Д. Денисовой и Е.В. Эллади; под ред. д-ра геогр. наук И.А. Гольцберг. – Л.: Гидрометеиздат, 1961. – 260 с.
168. Юрьев, М.М. К вопросу о быстроте нарастания сфагнового ковра в связи с составом древесной растительности на болотах / М.М. Юрьев // Труды студ. науч. кружка физ.-мат. фак. СПб. унив. – 1910. – Вып. II.
169. Юрьев, М.М. О росте сфагновых болот / М.М. Юрьев // Труды студ. науч. кружка физ.-мат. фак. СПб. унив. – 1925–1927. – Вып. III.
170. Ярошенко, П.Д. Геоботаника / П.Д. Ярошенко. – М.-Л.: АН СССР, 1961.

171. Abaimov, A.P. Forest ecosystems of the Cryolithic zone of Siberia: regional features, mechanisms of stability and pyrogenic changes / A.P. Abaimov, O.A. Zyryanova, S.G. Prokushkin, T. Koike, Y. Matsuura // *EurJFR*. – 2000. – V. 1. – P. 1–10.
172. Adams, H.D. Drought responses of conifers in ecotone forest of northern Arizona: tree ring growth and leaf $\delta^{13}C$ / H.D. Adams, T.E. Kolb // *Oecologia*. – 2004. – V. 140. – P. 217–225.
173. Aguilera, M. A map of autumn precipitation for the third millennium BP in the Eastern Iberian Peninsula from charcoal carbon isotopes / M. Aguilera, C. Espinar, J.P. Ferrio, G. Pérez, J. Voltas // *Journal of Geochemical Exploration*. – 2009. – V. 102. – P. 157–165.
174. Anderson, J.T. Phenotypic plasticity and adaptive evolution contribute to advancing flowering phenology in response to climate change. / J.T. Anderson, D.W. Inouye, A.M. McKinney, R.I. Colautti, T. Mitchell-Olds // *Proc. R Soc. B Biol. Sci.* – 2012. – V. 279. – P. 3843–3852.
175. Andreyashkina, N.I. Changes in plant cover structure and productivity along an altitudinal gradient (the Polar Urals) / N.I. Andreyashkina, N.V. Peshkova // *Russian Journal of Ecology*. – 2005. – V. 36. – P. 354–357.
176. Anisimov, O.A. Potential feedback of thawing permafrost to the global climate system through methane emission / O.A. Anisimov // *Environ. Res. Lett.* – 2007. – V. 2. – P. 045016.
177. Apps, M.J. Boreal forests and tundra / M.J. Apps, W.A. Kurz, R.J. Luxmoore, L.O. Nilsson, R.A. Sedjo, R. Schmidt, T. L.G. Simpson, S. Vinson // *Water, Air, and Soil Pollution*. – 1993. – V. 70 (1–4). – P. 39–53.
178. Arneth, A. Response of central Siberian Scots pine to soil water deficit and long-term trends in atmospheric CO₂ concentration / A. Arneth, J. Lloyd, H. Santruckova, M. Bird, S. Grigoryev, Y.N. Kalaschnikov, G. Gleixner, E.D. Schulze // *Global Biogeochem. Cycles*. – 2002. – V. 16. – № 1. – DOI: 10.1029/2000GB001374.
179. Arzac, A. Phenological shifts compensate warming-induced drought stress in southern Siberian Scots pines / A. Arzac, I. Tychkov, A. Rubtsov, M.A. Tabakova, R. Brezhnev, N. Koshurnikova, A. Knorre, U. Büntgen // *European Journal of Forest Research*. – 2021. – DOI: 10.1007/s10342-021-01412-w.

180. Barber, V.A. Reconstruction of summer temperature in interior Alaska from tree ring proxies: evidence for changing synoptic climate regimes / V.A. Barber, G.P. Juday, B.P. Finney, M. Wilmking // *Climatic Change*. – 2004. – V. 63. – P. 91–120.
181. Barbour, M. Factors affecting the Oxygen isotope ratio of plant organic matter / M. Barbour, L.A. Cernusak, G.D. Farquhar; eds. L.B. Flanagan, J.R. Ehleringer, D.E. Pataki // *Stable isotopes and biosphere – atmosphere interactions: processes and biological controls*. – Amsterdam: Elsevier Academic Press, 2005.
182. Barbour, M.M. Seasonal variation in $\delta^{13}C$ and $\delta^{18}O$ of cellulose from growth rings of *Pinus radiata* / M.M. Barbour, A.S. Walcroft, G.D. Faquhar // *Plant Cell Environ.* – 2002. – V. 25. – P. 1483–1499.
183. Beauverd, G. Sur la longevite des quelques plantes frutescentes dans les hautes altitudes / G. Beauverd, F. Kanngiesser // *Bull. de la Soc. Botan. de Geneve*. – 1915. – V. VII.
184. Becker, A. Global change and mountain regions: the Mountain research initiative / A. Becker; eds. H. Bugmann // *IGBP Report*. – Stockholm: IGBP Secretariat, 2001. – V. 49. – 86 p.
185. Bekker, M.F. Positive feedback between tree establishment and patterns of subalpine forest advancement, Glacier National Park, Montana, U.S.A. / M.F. Bekker // *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. – 2005. – V. 37. – P. 97–107.
186. Bellard, C. Impacts of climate change on the future of biodiversity / C. Bellard, C. Bertelsmeier, P. Leadley, W. Thuiller, F. Courchamp // *Ecol. Lett.* – 2012. – V. 15. – P. 365–377.
187. Berdsi, P. Climate change of nature / P. Berdsi, R. Birdsey, Y. Pan // *Nature Climate Change*. – 2011. – P. 444–445.
188. Bernoulli, M. Dry matter allocation in treeline trees / M. Bernoulli, C. Körner // *Phyton – Annales Rei Botanicae*. – 1999. – V. 39. – P. 7–11.
189. Boreal Peatland Ecosystems / eds. D.H. Vitt, R.K. Wieder. – Germany: Springer Berlin Heidelberg, 2006. – 436 p.
190. Borella, S. Reducing uncertainties in $\delta^{13}C$ analysis of tree rings: pooling, milling, and cellulose extraction / S. Borella, M. Leuenberger, M. Saurer // *J. Geophys. Res.* – 1998. – V. 103 (D 16). – P. 19519–19526.

191. Borggreve, B. Über die Messung des Wachstums von Hochmooren / B. Borggreve // Mittelungen des Vereins zur Förderung der Moorkultur im Deutschen Reich. – 1889. – V. 7. – P. 20–23.
192. Both, C. Climate change and unequal phenological changes across four trophic levels: Constraints or adaptations? / C. Both, M. Van Asch, R.G. Bijlsma, A.B. Van Den Burg, M.E. Visser // *J. Anim. Ecol.* – 2009. – V. 78. – P. 73–83.
193. Bradshaw, C.J.A. Global estimates of boreal forest carbon stocks and flux / C.J.A. Bradshaw, I.G. Warkentin // *Glob. Planet. Change.* – 2015. – V. 128. – P. 24–30.
194. Braswell, B.H. The response of global terrestrial ecosystems to interannual temperature variability / B.H. Braswell, D.S. Schimel, E. Linder, B. Moor // *Science.* – 1997. – V. 278.
195. Briffa, K.R. Basic chronology statistics and assessment / K.R. Briffa, P.D. Jones; eds. E.R. Cook, L.A. Kairiurstis // *Methods of dendrochronology: application in the environmental sciences.* – International Institute for Applied Systems Analysis, Boston, MA. – Dordrecht: Kluwer Academic, 1990.
196. Briffa, K.R. Low frequency temperature variations from a northern tree-ring density network / K.R. Briffa, T.J. Osborn, F.H. Schweingruber, I.C. Harris, P.D. Jones, S.G. Shiyatov, E.A. Vaganov // *Journal of Geophysical Research.* – 2001. – V. 106. – P. 2929–2941.
197. Briffa, K.R. Tree-ring width and density data around the Northern Hemisphere: Part 1, local and regional climate signals / K.R. Briffa, T.J. Osborn, F.H. Schweingruber, P.D. Jones, S.G. Shiyatov, E.A. Vaganov // *Holocene.* – 2002. – V. 12. – No. 6. – P. 737–757.
198. Bugmann, H. Impacts of interannual climate variability on past and future forest composition / H. Bugmann, C. Pfister // *Regional Environmental Change.* – 2000. – V. 1. – P. 112–125.
199. Bulow, K. Allgemeine Moorgeologie / K. Bulow. – Berlin: Handb. d. Moorkunde, 1929. – Bd. I.
200. Bunn, A.G. Northern high-latitude ecosystems respond to climate change / A.G. Bunn, S.J. Goetz, J.S. Kimball, K. Zhang // *EOS, Transactions American Geophysical Union.* – 2007. – V. 88. – P. 333–335.

201. Büntgen, U. Placing unprecedented recent fir growth in a European-wide and Holocene-long context / U. Büntgen, W. Tegel, J.O. Kaplan, M. Schaub, F. Hagedorn, M. Bürgi, et al. // *Front. Ecol. Environ.* – 2014. – V. 12. – P. 100–106.
202. Burkett, V.R. Nonlinear dynamics in ecosystem response to climatic change: Case studies and policy implications / V.R. Burkett, R. Stottlemyer, W. Barrow, D. Fagre, J. Baron, J. Price, C.D. Allen, D.L. Peterson, G. Ruggerone, T. Doyle // *Ecological Complexity.* – 2005. – V. 2. – I. 4. – P. 357–394.
203. Carbon and nitrogen cycling in European forest ecosystems / eds. E.D. Schulze // *Ecological studies.* V. 142. – Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag, 2000. – 500 p.
204. Certini, G. Effects of fire on properties of forest soils: a review / G. Certini // *Oecologia.* – 2005. – V. 143 (1). – P. 1–10.
205. Chadburn, S.E. An observation-based constraint on permafrost loss as a function of global warming / S.E. Chadburn, E.J. Burke, P.M. Cox, P. Friedlingstein, G. Hugelius, S. Westermann // *Nature Climate Change.* – 2017. – V. 7. – P. 340–345.
206. Chapin III, F.S. Arctic and boreal ecosystems of western North America as components of the climate system / F.S. Chapin III, A.D. McGuire, J. Randerson, R. Pielke Sr., D. Baldocchi, S.E. Hobbie, N. Roulet, W. Eugster, E. Kasischke, E.B. Rastetter, S.A. Zimov, W.C. Oechel, S.W. Running // *Global Change Biology.* – 2005. – V. 6. – P. 211–223.
207. Chapin III, F.S. Role of land-surface changes in arctic summer warming / F.S. Chapin III, M. Sturm, M.C. Serreze, J.P. McFadden, J.R. Key, A.H. Lloyd, A.D. McGuire, T.S. Rupp, A.H. Lynch, J.P. Schimel, J. Beringer, H.E. Epstein, L.D. Hinzman, G. Jia, C.-L. Ping, K. Tape, W.L. Chapman, E. Euskirchen, C.D. Thompson, D.A. Walker, J.M. Welker // *Nature.* – 2005. – V. 310. – P. 657–660.
208. Chapin III, F. Consequences of changing biodiversity / F. Chapin III, E. Zavaleta, V. Eviner, et al. // *Nature.* – 2000. – V. 405. – P. 234–242. – DOI: 10.1038/35012241.
209. Churchill, A. The response of plant community structure and productivity to changes in hydrology in Alaskan boreal peatlands / A. Churchill. – University of Alaska Fairbanks, 2011. – 220 p.

210. Clements, F.E. Research methods in ecology / F.E. Clements. – Carnegie Inst. Wash. – 1905. – Publ. 190.
211. Clymo, R.S. The limits to peat growth / R.S. Clymo // *Phylos. Transact. Royal Soc.* – London, B., 1984. – V. 303. – P. 605–654.
212. Clymo, R.S. Carbon accumulation in peatland / R.S. Clymo, J. Turunen, K. Tolonen // *Oikos*. – 1998. – V. 81 – P. 368–388.
213. Conard, S.G. Wildfire in Russian boreal forests – potential impacts of fire regime characteristics on emissions and global carbon balance estimates / S.G. Conard, G.A. Ivanova // *Environmental Pollution*. – 1997. – V. 98 (3). – P. 305–313.
214. Cook, E.R. ARSTAN v. 41d: A tree-ring standardization program based on detrending and autoregressive time series modeling, with interactive graphics / E.R. Cook, P. Krusic // Tree-ring laboratory, Lamont-Doherty Earth Obs. of Columbia University. – 2005. – URL: www.ldeo.columbia.edu/trl
215. Cook, E.R. Methods of Dendrochronology. Applications in the Environmental Sciences. International Institute for Applied Systems Analysis / Cook, E.R. and Kairiukstis, L.A. - Kluwer Academic Publishers, Dordrecht/ – 1990. – 394 p.
216. Cooper, W.S. Reproduction by layering among conifers / W.S. Cooper // *Bot. Gaz.* – 1911. – V. 52. – P. 369–379.
217. D'Arrigo, R.D. Tree-ring width and maximum latewood density at the North American tree line: parameters of climatic change / R.D. D'Arrigo, G.C. Jacoby, R.M. Free // *Canad. J. Forest Res.* – 1992. – V. 22. – № 9. – P. 1290–1296.
218. D'Arrigo, R.D. Northern Hemisphere temperature variability for the past three centuries: Tree-ring and model estimates / R.D. D'Arrigo, G.C. Jacoby, M. Free, A. Robock // *Climatic Change*. – 1999. – V. 42 – P. 663–675.
219. D'Arrigo, R. Boreal forests and atmosphere-biosphere exchange of carbon dioxide / R. D'Arrigo, G.C. Jacoby, I.Y. Fung // *Nature*. – 1987. – V. 329. – P. 321–323.
220. Dai, A. Can climate variability contribute to the «missing» CO₂ sink? / A. Dai, I.Y. Fung // *Global Biogeochemical Cycles*. – 1993. – V. 7 (3). – P. 599–609.
221. Dawson, T.E. Isotopes as indicators of ecological change / T.E. Dawson, R.T.W. Siegwolf. – San Diego: Elsevier, 2007. – 417 p.

222. Dawson, T.E. Stable isotopes in plant ecology / T.E. Dawson, S. Mambelli, A.H. Plamboeck, P.H. Templer, K.P. Tu // *Annual review of ecology and systematics*. – 2002. – V. 33. – P. 507–559.
223. Delbart, N. Spring phenology in boreal Eurasia over a nearly century time scale / N. Delbart, G. Picard, T. Le Toan, L. Kergoat, S. Quegan, I. Woodward, D. Dye, V. Fedotova // *Global Change Biology*. – 2008. – V. 14. – P. 603–614. – DOI: 10.1111/j.1365-2486.2007.01505. x.
224. Delgado, M. Differences in spatial versus temporal reaction norms for spring and autumn phenological events / M. Delgado, T. Roslin, G. Tikhonov, E. Meyke, C. Lo, E. Gurarie, A. Knorre, et al. // *Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS)*. – 2020. – V. 117 (49). – P. 31249–1258. – DOI: 10.1073/pnas.2002713117.
225. 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. – V. 14. – P. 1581–1591.
226. Dobbertin, M. The upward shift in altitude of pine mistletoe (*Viscum album* ssp. *austriacum*) in Switzerland - The result of climate warming? / M. Dobbertin, N. Hilker, M. Rebetz, N.E. Zimmermann, T. Wohlgemuth, A. Rigling // *International Journal of Biometeorology*. – 2005. – V. 50 (1). – P. 40 – 7.
227. Doi, H. Latitudinal patterns in the phenological responses of leaf colouring and leaf fall to climate change in Japan / H. Doi, M. Takahashi // *Glob. Ecol. Biogeogr.* – 2008. – V. 17. – P. 556–561.
228. Douglass, A.E. Climatic cycles and tree-growth / A.E. Douglass // *Carnegie Institution of Washington Publication*. – 1919. – V. 1 – № 289.
229. Dubakh, A.D. Moss growth and peat accumulation in Byelorussian bogs (in Russian) / A.D. Dubakh // *Izv. Leningrad. Les. Inst.* – 1927. – V. 35. – P. 190–199.
230. Elzinga, J.A. Time after time: flowering phenology and biotic interactions / J.A. Elzinga, et al. // *Trends Ecol. Evol.* – 2007. – V. 22. – P. 432–439.

231. Esper, J. Large-scale treeline changes recorded in Siberia / J. Esper, F.H. Schweingruber // *Geophysical Research Letters*. – 2004. – V. 31. – L. 06202. – DOI: 10.1029/2003GL019178.
232. Farquhar, G.D. Carbon isotope discrimination and photosynthesis / G.D. Farquhar, J.R. Ehleringer, K.T. Hubick // *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. – 1989. – V. 40. P. – 503–537.
233. Farquhar, G.D. Carbon and oxygen isotope effects in the exchange of carbon dioxide between plants and the atmosphere / G.D. Farquhar, J. Lloyd; eds. J.R. Ehleringer, A.E. Hall, G.D. Farquhar // *Stable isotope and plant carbon-water relations*. – San Diego: Academic Press, 1993. – P. 47–70.
234. Fath, B.D. Long-term ecosystem dynamics: Theoretical concepts of environmental change / B.D. Fath, F. Müller, C. Baessler, H. Schubert; eds. S. Klotz // *Long-Term Ecological Research*. – Dordrecht: Springer, 2010. – DOI: 10.1007/978-90-481-8782-9_3.
235. Flanagan, L.B. Stable isotopes and biosphere-atmosphere interactions / L.B. Flanagan, J.R. Ehleringer; eds. D.E. Pataki. – San Diego: Elsevier Academic Press, 2005.
236. Fosberg, M.A. Climate changes and forest fires / M.A. Fosberg; eds. J.C. Topping // *Coping with climate change: A cooperative approach*. – Washington: Climate Inst., 1989. – P. 292–296.
237. Francey, R.J. A 1000-year high precision record of $\delta^{13}C$ in atmospheric CO_2 / R.J. Francey, C.E. Allison, D.M. Etheridge // *Tellus B*. – 1999. – V. 51. – P. 170–193.
238. Fritts, H.C. *Reconstructing large-scale climatic patterns from tree-ring data: A diagnostic analysis*; 1st ed. – University of Arizona Press, 1991.
239. Fritts, H.C. *Tree-rings and climate* / H.C. Fritts. – London; New York; San Francisco: Acad. Press, 1976. – 567 p.
240. Frolik, Cr.L. Native vegetation in the prairie hay district of North Central Nebraska / Cr.L. Frolik, F.D. Keim // *Ecology*. – 1933. – V. 12. – № 3. – P. 7–9.
241. Fry, B. *Stable isotopes ecology* / B. Fry. – New-York: Springer-Verlag, 2006. – 370 p.
242. Gagen, M. Latewood width, maximum density, and stable carbon isotope ratios of pine as climate indicators in a dry subalpine environment French Alp / M. Gagen, D. McCarroll, J.-L. Edouard // *Arct. Antarct. Alp. Res.* – 2004. – V. 36 (2). – P. 166–171.

243. Gagen, M.H. Exorcising the 'segment length curse' summer temperature reconstruction since AD 1640 using non de-trend stable carbon isotope ratios from line trees in northern Finland / M.H. Gagen, D. McCarrol, N.J. Loader, I. Robertson, R. Jalkanen, K.J. Anchukaitis // *The Holocene*. – 2007. – V. 17. – P. 433–444.
244. Gavrikov, V.L. Estimating carbon content using two methods for spatial averaging: a case study within complex, native Siberian forests / V.L. Gavrikov, M.G. Erunova, A.R. Mitev, R.A. Sharafutdinov, A.A. Knorre // *Applied GIS*. – 2017. – V. 13 (1). – P. 1–15.
245. Global peatland database. International mire conservation group [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://www.imcg.net>.
246. Goulden, M.L. Exchange of carbon dioxide by a deciduous forest: Response to interannual climate variability / M.L. Goulden, J.W. Munger, S.M. Fan, B.C. Daube, S.C. Wofsy // *Science*. – 1996. – V. 271. – P. 1576–1578.
247. Gower, S.T. Direct and indirect estimation of leaf area index and net primary production of terrestrial ecosystems / S.T. Gower, C.J. Kucharik, J.M. Norman // *Remote Sensing of Environment*. – 1999. – V. 70. – P. 29–51.
248. Grabherr, G. Climate effects on mountain plants / G. Grabherr, M. Gottfried, H. Pauli // *Nature*. – 1994. – P. 369, 448.
249. Grosse, G. Changing permafrost in a warming world and feedbacks to the Earth system / G. Grosse, S. Goetz, A.D. McGuire, V.E. Romanovsky, E.A.G. Schuur // *Environ. Res. Lett.* – 2016. – V. 11. – P. 040201.
250. Hamburg, S.P. Estimating the carbon content of Russian forests; a comparizon of fhitomass/volume and allometric projections / S.P. Hamburg, D.G. Zamolodchicov, G.N. Korovin, V.V. Nefedjev, J.I. Gulbe, T.A. Gulbe // *Mitigaton and adaption strategies for Global Change*. – Kluwer Academic Publishers, 1997. – V. 2. – № 2–3. – P. 247–265.
251. Hanson, H.C. A comparison of methods of botanical analysis of the native prairie in western North Dakota / H.C. Hanson // *J. Agric. Res.* – 1934. – V. 49. – № 9. – P. 22–29.
252. Hantemirov, R.M. Extreme temperature events in summer in northwest Siberia since AD 742 inferred from tree rings / R.M. Hantemirov, L.A. Gorlanova, S.G. Shiyatov //

- Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 2004. – V. 209. – № 1–4. – P. 155–164.
253. Harrington, J.B. Climate change and the Canadian forests / J.B. Harrington; eds. J.C. Topping // *Coping with climate change: Proc. Second North Amer. conf. on preparing for climate change: A cooperative approach.* – Washington: Climate Inst, 1989. – P. 297–302.
254. Häsler, R. Shoot and root growth of young *Larix decidua* in contrasting microenvironments near the alpine timberline / R. Häsler, A. Streule, H. Turner // *Phyton.* – 1999. – V. 39. – P. 47–52.
255. Helle, G. Beyond CO₂–fixation by Rubisco – an interpretation of ¹³C/¹²C variations in tree rings from novel intra-seasonal studies on broad-leaf trees / G. Helle, G.H. Schleser // *Plant Cell Environ.* – 2004. – V. 27. – P. 367–380.
256. Hersbach, H. The ERA5 global reanalysis / H. Hersbach, et al. // *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society.* – 2020. – DOI: 10.1002/qj.3803.
257. Hijmans, R.J. Geosphere: Spherical trigonometry / R.J. Hijmans, E. Williams, C. Vennes // R package version 1.5–10 (R Foundation for Statistical Computing, 2019).
258. Holmes, R.L. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement / R.L. Holmes // *Tree-Ring Bull.* – 1983. – V. 44. – P. 69–75.
259. Holmes, R.L. Dendrochronology program library – user’s manual / R.L. Holmes. – Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona. – USA: Tucson, Arizona, 1998. – Updated September 1998 – electronic version.
260. Holtmeier, F.-K. Mountain Timberlines. Ecology. Patchiness and Dynamics / F.-K. Holtmeier. – Dordrecht: Kluwer, 2003. – 369 p.
261. Houghton, R.A. Above-ground forest biomass and the global carbon balance / R.A. Houghton // *Global Change Biology.* – 2005. – V. 11. – P. 945–958.
262. Huxley, J. Problems of relative growth / J. Huxley. – L.: Methuen. – 1932. – 296 p.
263. Innes, J. Air pollution and forestry / J. Innes // *Forestry Commission Bulletin.* – № 70. – London: Forestry Commission, HMSO Books, 1987.
264. IPCC. Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change / M.L. Parry, O.F. Canziani, J.P. Palutikof, P.J.: eds. van der Linden

- and C.E. Hanson. - United Kingdom, Cambridge, Cambridge University Press. – 976 p.
265. IPCC. Climate change 2013: The physical science basis. Contribution of working Group I to the Fifth assessment report of Intergovernmental panel on climate change / T.F. Stoker, D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex; eds. P.M. Middley. – United Kingdom, Cambridge, Cambridge University Press, and USA, New York, 2013. – 1535 p.
266. IPCC, 2018: Global Warming of 1,5 °C. An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1,5 °C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty / V. Masson-Delmotte, P. Zhai, H.-O. Pörtner, D. Roberts, J. Skea, P.R. Shukla, A. Pirani, W. Moufouma-Okia, C. Péan, R. Pidcock, S. Connors, J.B.R. Matthews, Y. Chen, X. Zhou, M.I. Gomis, E. Lonnoy, T. Maycock, M. Tignor; eds. T. Waterfield. – In press.
267. Isaev, A. Carbon stock and deposition in phytomass of the Russian forests / A. Isaev, G. Korovin, D. Zamolodchikov, A. Utkin, A. Pryazhnikov // *Water, Air and Soil Pollution*. – 1995. – V. 82. – № 1–2. – P. 247–257.
268. Jacoby, G.C. Tree-ring width and density evidence of climatic and potential forest change in Alaska / G.C. Jacoby, R.D. D'Arrigo // *Global Biogeochemical Cycles*. – V. 9 – P. 227–234.
269. Janssens, I.A. Europe's terrestrial biosphere absorbs 7 to 12 % of European anthropogenic CO₂ emissions / I.A. Janssens, A. Freibauer, P. Ciais, P. Smith, G.-J. Nabuurs, G. Folberth, B. Schlamadinger, R.W.A. Hutjes, R. Ceulemans, E.-D. Schulze, R. Valentini, A.J. Dolman // *Science*. – 2003. – V. 300 (5625). – P. 1538–1542.
270. Jarvis, P.G. Constraints to growth of boreal forests / P.G. Jarvis, S. Linder // *Nature*. – 2000. – V. 405. – P. 904–905.
271. Jones, P.D. High resolution paleoclimatic records for the last millennium: interpretation, integration and comparison with general circulation model control run temperatures / P.D. Jones, K.R. Briffa, T.P. Barnett, S.F.B. Tett // *The Holocene*. – 1998. – № 8. – P. 467–473.

272. Jonsson, M. Structural equation modeling reveals plant-community drivers of carbon storage in boreal forest ecosystems / M. Jonsson, D.A. Wardle // *Biol. Lett.* – 2010. – V. 6. – P. 116–119.
273. Kagawa, A. Effects of spatial variability in soil moisture on widths and $\delta^{13}\text{C}$ values of eastern Siberian tree rings / A. Kagawa, D. Naito, A. Sugimoto, T.C. Maximov // *J. Geophys. Res.* – 2003. – V. 108 (D. 16). – P. 4500.
274. Kagawa, A. Seasonal course of translocation, storage and remobilization of ^{13}C pulse-labeled photoassimilate in naturally growing *Larix gmelinii* saplings / A. Kagawa, A. Sugimoto, T.C. Maximov // *New Phytologist.* – 2006. – V. 171 (4). – P. 793–804.
275. Kajimoto, T. Root system development of larch trees growing on permafrost / Kajimoto, T.; A. Osawa, et al. (eds.)// *Permafrost Ecosystems: Siberian Larch Forests. Ecological studies.* – 2010. – V. 209. – P. 303–330.
276. Kajimoto, T. Root system development of *Larix gmelinii* trees affected by micro-scale conditions of permafrost soils in central Siberia / T. Kajimoto, Y. Matsuura, A. Osawa, A.S. Prokushkin, M.A. Sofronov, A.P. Abaimov // *Plant Soil.* – 2003. – V. 255. – P. 281–292.
277. Kanngiesser, F. *Über Ericaceen der alpinen Zone* / F. Kanngiesser. – *Mitt. d. Deutsch. Dendrol. Gesellsch.* – 1934. – № 46.
278. Kanngiesser, F. *Über Lebensdauer von Zwergstrauchern aus hohen Hohen des Himalaya* / F. Kanngiesser. – *Vierteljahresschr. Naturforsch. Gesellsch.* – Zurich, 1913. – Bd. 58.
279. Kanngiesser, F. *Ein Beitrag zur Kenntnis der Lebensdauer von Zwergstrauchern aus hohen Hohen der Schweiz* / F. Kanngiesser, A. Jaques. – *Mitt. d. Deutsch. Dendrol. Gesellsch.* – 1917. – № 26.
280. Kasischke, E.S. Boreal ecosystems in the global carbon cycle / E.S. Kasischke; eds. B.J. Stocks // *Fire, climate change, and carbon cycling in the boreal forest. Ecological studies (analysis and synthesis).* – New York: Springer, 2000. – V. 138. – DOI: 10.1007/978-0-387-21629-4_2.
281. Kelly, J. *Carbon exchange in boreal ecosystems: upscaling and the impacts of natural disturbances* / J. Kelly. – Lund: Lund University, 2021. – 188 p.

282. Keyser, A.R. Simulating the effects of climate change on the carbon balance of North American high latitude forests / A.R. Keyser, J.S. Kimball, R.R. Nemani, S.W. Running // *Global Change Biology*. – 2000. – V. 6. – P. 185–195.
283. Kharuk, V.I. Fire return intervals within the northern boundary of the larch forest in Central Siberia / V.I. Kharuk, M.L. Dvinskaya, K.J. Ranson // *International Journal of Wildland Fire*. – 2013. – V. 22 (2). – P. 207–211.
284. Kharuk, V.I. Forest-tundra larch forests and climatic trends / V.I. Kharuk, K.J. Ranson, S.N. Im, M.M. Naurzbaev // *Russian Journal of Ecology*. – 2006. – V. 37. – P. 291–298.
285. Kindermann, J. Interannual variation of carbon exchange fluxes in terrestrial ecosystems / J. Kindermann, G. Wurth, G.H. Kohlmaier, F.W. Badeck // *Glob Biogeochem Cycles*. – 1996. – V. 10 – P. 737–755.
286. Kirdyanov, A.V. Dendrochronological research of trees growing on permafrost in Siberia, Russia / A.V. Kirdyanov, M.V. Bryukhanova, A.A. Knorre, M.A. Tabakova, A.S. Prokushkin // *Conference Proceedings of the 16th International Multidisciplinary Scientific GeoConference SGEM, 2016 June 30 – July 7, Albena, Bulgaria*. – STEF92 Technology Ltd. – B. 3. – V. II. – P. 517–524.
287. Kirdyanov, A.V. 20th century tree-line advance and vegetation changes along an altitudinal transect in the Putorana Mountains, northern Siberia // A.V. Kirdyanov, F. Hagerdon, A.A. Knorre, E.V. Fedotova, E.A. Vaganov, M.M. Naurzbaev, P.A. Moiseev, A. Rigling // *Boreas*. – 2011. – V. 214. – DOI: 10.1111/j.1502-3885.2011.00214.x.
288. Kirdyanov, A.V. The importance of early summer temperature and date of snow melt for tree growth in Siberian Subarctic / A. Kirdyanov, H. Hughes, E. Vaganov, F. Schweingruber, P. Silkin // *Trees*. – 2003. – Vol. 17. – P. 61-69.
289. Kirdyanov, A.V. Ecological and conceptual consequences of Arctic pollution / A.V. Kirdyanov, P.J. Krusic, V.V. Shishov, E.A. Vaganov, A.I. Fertikov, V.S. Myglan, V.V. Barinov, J. Browse, J. Esper, V.A. Ilyin, A.A. Knorre, M.A. Korets, V.V. Kukarskikh, D.A. Mashukov, A.A. Onuchin, A. Piermattei, A.V. Pimenov, A.S. Prokushkin, V.A. Ryzhkova, A.S. Shishikin, K.T. Smith, A.V. Taynik, M. Wild, E. Zorita, U. Buntgen // *Ecology Letters*. – 2020a. – V. 23. – P. 1827–1837. – DOI: 10.1111/ele.13611.

290. Kirdyanov, A.V. Tree-ring growth of Gmelin larch under contrasting local conditions in the north of Central Siberia / A.V. Kirdyanov, A.S. Prokushkin, M.A. Tabakova // *Dendrochronologia*. – 2013. – V. 31 (2). – P. 114–119.
291. Kirdyanov, A.V. Long-term ecological consequences of forest fires in the continuous permafrost zone of Siberia / A.V. Kirdyanov, M. Saurer, R. Siegwolf, A.A. Knorre, A.S. Prokushkin, O.V. Churakova (Sidorova), M.V. Fonti, U. Büntgen // *Environ. Res. Lett.* – 20206. – V. 15. – A. 034061.
292. Kirdyanov, A.V. Climatic signals in tree ring width, density and $\delta^{13}\text{C}$ from larches in Eastern Siberia (Russia) / A.V. Kirdyanov, K.S. Treydte, A. Nikolaev, G. Helle, G.H. Schleser // *Chemical Geology*. – 2008. – V. 252. – P. 31–41.
293. Knorre, A.A. Climatically-induced interannual variation in aboveground biomass productivity in the forest-tundra and northern taiga of Central Siberia / A.A. Knorre, A.V. Kirdyanov, E.A. Vaganov // *Oecologia*. – 2006. – V. 147. – P. 86–95.
294. Knorre, A.A. Estimation of rate of elevating permafrost table under Larch stands in the cryolithozone of Central Evenkia by dendrochronological methods (in Russian) / A.A. Knorre, A.V. Kirdyanov, A.S. Prokushkin // *Lesovedenie*. – 2009. – V. 2. – P. 77–80.
295. Knorre, A.A. Tree ring-based reconstruction of the long-term influence of wildfires on permafrost active layer dynamics in Central Siberia / A.A. Knorre, A.V. Kirdyanov, A.S. Prokushkin, P.J. Krusic, U. Büntgen // *Science of the Total Environment*. – 2019. – V. 652. – P. 314–319.
296. Knorre, A.A. 20th century trends in tree ring stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$) of *Larix sibirica* under dry conditions in the forest-steppe in Siberia / A.A. Knorre, R. Siegwolf, M. Saurer, O.V. Sidorova, E.A. Vaganov, A.V. Kirdyanov // *J. Geophys. Res.* – 2010. – V. 115. – G. 03002. – DOI: 10.1029/2009JG000930.
297. Kohn, M. Precipitation and $\text{d}18\text{O}$ -temperature relations: A reexamination / M. Kohn, J.M. Welker // *Earth Planet. Sci. Lett.* – 2005. – V. 231. – P. 78–96.
298. Kolchugina, T.P. Carbon sources and sinks in forest biomes of the former Soviet Union / T.P. Kolchugina, T.S. Vinson // *Global Biogeochemical Cycles*. – 1993. – V. 7. – № 2. – P. 291–304.
299. Körner, C. *Alpine Plant Life* / C. Körner. – Berlin: Springer, 1999. – 344 p.

300. Körner, C. Alpine treelines: functional ecology of the global high elevation tree limits / C. Körner. – Berlin: Springer, 2012.
301. Körner, C. Carbon flux and growth in mature deciduous forest trees exposed to elevated CO₂ / C. Körner, R. Asshoff, O. Bignucolo, S. Hättenschwiler, S.G. Keel, S. Pelaez-Riedl, S. Pepin, R.T.W. Siegwolf, G. Zotz // *Science*. – 2005. – V. 309. – P. 1360–1362.
302. Körner, C. A world-wide study of high altitude treeline temperatures / C. Körner, J. Paulsen // *Journal of Biogeography*. – 2004. – V. 31. – P. 713–732.
303. Kostyakova, T.V. Precipitation reconstruction for the Khakassia region, Siberia, from tree rings / T.V. Kostyakova, R. Touchan, E.A. Babushkina, L.V. Belokopytova // *The Holocene*. – 2017. – V. 28. – № 3. – P. 377–385.
304. Koven, C.D. Permafrost carbon-climate feedbacks accelerate global warming / C.D. Koven, B. Ringeval, P. Friedlingstein, P. Ciais, P. Cadule, D. Khvorostyanov, G. Krinner, C. Tarnocai // *PNAS*. – 2011. – V. 108 (36). – P. 14769–14774.
305. Krause, C. Adventive-root development in mature black spruce and balsam fir in the boreal forests of Quebec, Canada / C. Krause, H. Morin // *Can. J. For. Res.* – 2005. – V. 35. – P. 2642–2654.
306. Kullman, L. Rapid recent range-margin rise of tree and shrub species in the Swedish Scandes / L. Kullman // *Journal of Ecology*. – 2002. – V. 90. – P. 68–77.
307. Kullman, L. Recent tree-limit history of *Picea abies* in the southern Swedish Scandes / L. Kullman // *Canadian Journal of Forest Research*. – 1986. – V. 16. – P. 761–771.
308. Lakida, P. Forest phytomass and carbon in European Russia / P. Lakida, S. Nilsson, A. Shvidenko // *Biomass and Bioenergy*. – 1997. – V. 12. – № 2. – P. 91–99.
309. Lapenis, A. Acclimation of Russian forests to recent changes in climate / A. Lapenis, A. Shvidenko, D. Shepaschenko, S. Nilsson, A. Aiyyer // *Global Change Biology*. – 2005. – V. 11. – P. 2090–2102. – DOI: 10.1111/j.1365-2486.2005.01069.x.
310. Lawrence, D.M. A projection of severe near-surface permafrost degradation during the 21st century / D.M. Lawrence, A.G. Slater // *Geoph. Res. Lett.* – 2005. – V. 32. – L. 24401. – DOI: 10.1029/2005GL025080.
311. Leavitt, S.W. Southwestern U.S. tree-ring carbon isotope indices as a possible proxy for reconstruction of greenness of vegetation / S.W. Leavitt, T.N. Chase, B.

- Rajagopalan, E. Lee, P.J. Lawrence // *Geophysical Research Letters*. – 2008. – V. 35. – DOI: 10.1029/2008G1033894.
312. Leavitt, S.W. Method for batch processing of small wood samples to holocellulose for stable carbon isotope analysis / S.W. Leavitt, S.R. Danzer // *Analytical Chemistry*. – 1993. – V. 65. – P. 87–89.
313. Leavitt, S.W. South American trees show declining $\delta^{13}C$ trend / S.W. Leavitt, A. Lara // *Tellus B*. – 1994. – V. 46. – P. 152–157.
314. Leavitt, S.W. Trends of $^{13}C/^{12}C$ ratios in pinyon tree rings of the American Southwest and the global carbon cycle / S.W. Leavitt, A. Long // *Radiocarbon*. – 1986. – V. 28. – P. 376–382. – DOI: 10.1017/S0033822200007487.
315. Li, Z.-H. Influence of earlywood-latewood size and isotope differences on long-term tree-ring $\delta^{13}C$ trends / Z.-H. Li, S.W. Leavitt, I.M. Claudia, R.-M. Liu // *Chem. Geol.* – 2005. – V. 216. – P. 191–201.
316. Linderholm, H.W. Twentieth-century Scots pine growth variations in the central Scandinavian Mountains related to climate change / H.W. Linderholm // *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. – 2002. – V. 34. – P. 440–449.
317. Lindholm, M. A reconstruction of mid-summer temperatures from ring-widths of Scots pine since AD50 in northern Fennoscandia / M. Lindholm, M.A. Eronen // *Geografiska Annaler: Series A, Physical Geography*. – 2000. – V. 82. – № 4. – P. 527–535.
318. Lloyd, A.H. Ecological histories from Alaskan tree lines provide insight into future change / A.H. Lloyd // *Ecology*. – 2005. – V. 86. – P. 1687–1695.
319. Lloyd, A.H. Spatial and temporal variability in the growth and climate response of tree line trees in Alaska / A.H. Lloyd, C.L. Fastie // *Climatic Change*. – 2002. – V. 52. – P. 481–509.
320. Loader, N.J. Improved technique for the batch processing of small whole wood samples to alpha-cellulose / N.J. Loader, I. Robertson, A.C. Barker, V.R. Switsur, J.S. Waterhouse // *Chem. geol.* – 1997. – V. 136. – P. 313–317.
321. Luyssaert, S. Old-growth forests as global carbon sinks / S. Luyssaert, E.-D. Schulze, A. Börner, A. Knohl, D. Hessenmoll, B.E. Law, P. Ciais, J. Grace // *Nature*. – 2008. – V. 455. – P. 213–215. – DOI: 10.1038/nature07276.

322. Lydolph, P.E. Climates of the Soviet Union. World survey of climatology / P.E. Lydolph. – Amsterdam: Elsevier, 1977. – V. 7. – 417 p.
323. Malhi, Y. Climate change and ecosystems: threats, opportunities and solutions / Y. Malhi, J. Franklin, N. Seddon, M. Solan, M.G. Turner, C.B. Field, N. Knowlton // The Royall Society. – 2020. – DOI: 10.1098/rstb.2019.0104.
324. Mann, M.E. Proxy-based reconstructions of hemispheric and global surface temperature variations over the past two millennia / M.E. Mann, Zh. Zhang, M.K. Hughes, R.S. Bradley, S.K. Miller, S. Rutherford, F. Ni // PNAS. – 2008. – V. 105. – P. 13252–13257.
325. McCarroll, D. Correction of tree ring stable carbon isotope chronologies for changes in the carbon dioxide content of the atmosphere / D. McCarroll, M.H. Gagen, N.J. Loader, I. Robertson, K.J. Anchukaitis, S. Los, G.H. Young, R. Jalkanen, A. Kirchhefer, J.S. Waterhouse // Geochimica et Cosmochimica Acta. – 2009. – V. 73 (6). – P. 1539–1547.
326. McCarroll, D. Stable isotopes in tree rings / D. McCarroll, N.J. Loader // Quat. Sci. Rev. – 2004. – V. 23. – P. 771–801.
327. McCarroll, D. Stable carbon isotope ratios of *Pinus sylvestris* from northern Finland and the potential for extracting a climate signal from long Fennoscandian chronologies / D. McCarroll, F. Pawellek // The Holocene. – 2001. – V. 11. – P. 517–526.
328. McGuire, A.D. Carbon balance of the terrestrial biosphere in the twentieth century: Analysis of CO₂, climate and land-use effects with four process-based models / A.D. McGuire, S. Sitch, J.S. Clein, R. Dargaville, G. Esser, J. Foley, M. Heimann, F. Joos, J. Kaplan, D.W. Kicklighter, R.A. Meier, J.M. Melillo, B. Moore III, I.C. Prentice, N. Ramankutty, T. Reichenau, A. Schloss, H. Tian, L.J. Williams, U. Wittenberg // Glob Biogeochem Cycles. – 2001. – V. 15. – P. 183–206.
329. McGuire, A.D. Environmental variations, vegetation distribution, carbon dynamics and water/energy exchange at high latitudes / A.D. McGuire, C. Wirth, M. Apps, J. Beringer, J. Clein, H. Epstein, D.W. Kicklighter, J. Bhatti, F.S. Chapin III, B. de Groot, D. Efremov, W. Eugster, M. Fukuda, T. Gower, L. Hinzman, B. Huntley, G.J. Jia, E. Kasischke, J. Melillo, V. Romanovsky, A. Shvidenko, E. Vaganov, D. Walker // J. Veg. Sci. – 2002. – V. 13. – P. 301–314.

330. Menzel, A. Altered geographic and temporal variability in phenology in response to climate change / A. Menzel, T.H. Sparks, N. Estrella, D.B. Roy // *Glob. Ecol. Biogeogr.* – 2006. – V. 15. – P. 498–504.
331. *Methods of dendrochronology. Applications in the Environmental Sciences* / eds. E.R. Cooc, L.A. Kairiukstis. – Dordrecht, Boston, London: Kluwer Academic Publishers, 1990. – 339 p.
332. Mironov, V.L. Growth of Sphagnum is strongly rhythmic: contribution of the seasonal, circalunar and third components / V.L. Mironov, A.Y. Kondratev, A.V. Mironova // *Physiologia Plantarum.* – 2020. – V. 168. – №. 4. – P. 765–776.
333. Moiseev, P.A. Effect of climatic changes on the formation of Siberian spruce generations in subglotsy tree stands of the Southern Urals / P.A. Moiseev, M. van der Meer, A. Rigling, I. Shevchenko // *Russian Journal of Ecology.* – 2004. – V. 35. – P. 135–143.
334. Myneni, R.B. Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991 / R.B. Myneni, C.D. Keeling, C.J. Tucker, G. Ascrar, R.R. Nemani // *Nature.* – 1997. – V. 386. – P. 698–702.
335. Naurzbaev, M.M. Variation of summer and annual temperature in the east of Taymir and Putoran (Siberia) over the last two millennia inferred from tree-rings / M.M. Naurzbaev, E.A. Vaganov // *Journal of Geophysical research.* – 2000. – V. 105. – № 6. – P. 7317–7327.
336. Nelson, F.E. Subsidence risk from thawing permafrost / F.E. Nelson, O.A. Anisimov, N.I. Shiklomanov // *Nature.* – 2001. – V. – 410. – P. 889–890.
337. Oechel, W.C. Transient nature of CO₂ fertilization in Arctic tundra / W.C. Oechel, S. Cowles, N. Grulke // *Nature.* – 1994. – V. 371 (6). – P. 500–503.
338. Okland, R.H. Age-depth relationships in Scandinavian surface peat: a quantitative analysis / R.H. Okland, M. Ohlson // *Oikos.* – 1998. – V. 82. – P. 29–36.
339. Olson, J.S. Carbon in live vegetation of major world ecosystems / J.S. Olson, J.A. Watts, L.J. Allison // *Oak Ridge Nat. Lab. (ORNT – 5862): Environ. Sci. Div. Publ.* – 1983. – № 1997. – 164 p.

340. Osawa, A. Reconstruction structural development of even-aged larch stands in Siberia / A. Osawa, A.P. Abaimov, O.A. Zyryanova // *Can. J. For. Res.* – 2000. – V. 30. – P. 580–588.
341. Ovaskainen, O. Community-level phenological response to climate change / O. Ovaskainen, et al. // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* – 2013. – V. 110. – P. 13434–13439.
342. Ovaskainen, O. Chronicles of Nature Calendar: A long-term and large-scale multitaxon database on phenology / O. Ovaskainen, E. Meyke, C. Lo, G. Tikhonov, M. Delgado, T. Roslin, ... A. Knorre, et al. // *Scientific Data.* – 2020. – V. 7. – № 47.
343. Ovchinnikova, T. Analysis of changes in the timing of seasonal events in woody plants of the Stolby Reserve in connection with climatic factors / T. Ovchinnikova, V.A. Fomina, N.P. Dolzhkovaja, E.B. Andreeva, V.G. Sukhovolskii // *Conifers Boreal Zo.* – 2011. – V. XXVIII. – P. 54–59.
344. Panyushkina, I.P. Spatial-temporal variation of radial tree growth in relation to climate in the north of middle Siberia / I.P. Panyushkina, E.A. Vaganov, V.V. Shishov // *Dendrochronologia.* – 1996. – V. 14. – P. 115–126.
345. Parmesan, C. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems / C. Parmesan, G. Yohe // *Nature.* – 2003. – V. 421. – P. 37–42.
346. Parmesan, C. Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming / C. Parmesan // *Glob. Chang. Biol.* – 2007. – V. 13. – P. 1860–1872.
347. Pastor, J. Influence of climate, soil moisture and succession on forest carbon and nitrogen cycles / J. Pastor, W.M. Post // *Biogeochemistry.* – 1986. – V. 2. – P. 3–28.
348. Pau, S. Predicting phenology by integrating ecology, evolution and climate science / S. Pau, et al. // *Glob. Change Biol.* – 2011. – V. 17. – P. 3633–3643.
349. Payette, S. The subarctic forest-tundra: The structure of a biome in a changing climate / S. Payette, M.-J. Fortin, I. Gamache // *Bioscience.* – 2001. – V. 51.
350. Payette, S. White spruce expansion at the tree-line and recent climatic change / S. Payette, L. Filion // *Canadian Journal of Forest Research.* – 1985. – V. 15. – P. 241–251.
351. Payette, S. Contrasted dynamics of northern Labrador tree lines caused by climate change and migration lag / S. Payette // *Ecology.* – 2007. – V. 88. – P. 770–780.

352. Pechanec, J.F. A weight estimate method for the determination of range pasture production / J.F. Pechanec, G.D. Pickford // *Ecology*. – 1937. – V. 16. – № 3. – P. 12–23.
353. Pelz, O. Microbial assimilation of plant-derived carbon in soil traced by isotope analysis / O. Pelz, W.-R. Abraham, M. Saurer, R. Siegwolf, J. Zeyer // *Biol. Fert. Soils*. – 2005. – V. 41. – P. 153–162.
354. Permafrost Subcommittee: Glossary of permafrost and related ground-ice terms. – Associate Committee on Geotechnical Research, National Research Council of Canada, Ottawa, Technical Memorandum № 142. – 1988. – 156 p.
355. Pokrovsky, O.S. Basalt weathering in Central Siberia under permafrost conditions / O.S. Pokrovsky, J. Schott, D.I. Kudryavtzev, B. Dupré // *Geochimica et Cosmochimica Acta*. – 2005. – V. 69 (24). – P. 5659–5680.
356. Pollard, D. Climate change and its effects on forests / D. Pollard // *Can. For Ind.* – 1989. – V. 109 (5). – P. 56–61.
357. Post, E. The timing of life history events in a changing climate / E. Post, M.C. Forchhammer, N.C. Stenseth, T.V. Callaghan // *Proc. R. Soc.* – 2001. – B. 268. – P. 15–23.
358. Primack, R.B. Spatial and interspecific variability in phenological responses to warming temperatures / R.B. Primack, et al. // *Biol. Conserv.* – 2009. – V. 142. – P. 2569–2577.
359. Prokushkin, A.S. Permafrost regime affects the nutritional status and productivity of larches in Central Siberia / A.S. Prokushkin, F. Hagedorn, O.S. Pokrovsky, J. Viers, A.V. Kirdeyanov, O.V. Masyagina, M.P. Prokushkina, W.H. McDowell // *Forests*. – 2018. – V. 9. – P. 314.
360. Prokushkin, A.S. Behavior of dissolved organic carbon in larch ecosystems / A.S. Prokushkin, S. Hobara, S.G. Prokushkin; eds. A. Osawa, O.A. Zyryanova, Y. Matsuura, T. Kajimoto, R.W. Wein // *Permafrost Ecosystems: Siberian Larch Forests*. – Germany: Springer, Science+Business Media B.V., 2010. – V. 209. – P. 205–228.
361. Prokushkin, A.S. Productivity of mosses and organic matter accumulation in the litter of sphagnum larch forest in the permafrost zone / A.S. Prokushkin, A.A. Knorre, A.V.

- Kirdyanov, E.-D. Schulze // *Russian Journal of Ecology*. – 2006. – V. 37 (4). – P. 225–232.
362. Prokushkin, A. The outgassing of carbon dioxide from aquatic ecosystems of Western Siberia (ZOTTO area) and implications for the regional carbon budget / A. Prokushkin, A. Panov, D. Polosukhina, A. Urban, J. Karlsson // *EGU 2020-12485*. – DOI: 10.5194/egusphere-egu2020-12485.
363. R Core Team R: A language and environment for statistical computing. – R Foundation for statistical computing, 2018.
364. Regel, K. Statistische und physiognomische Studien an Wiesen / K. Regel. – Dorpat, 1921.
365. Robertson, I. The dating of dipterocarp tree rings: establishing a record of carbon cycling and climatic change in the tropics / I. Robertson, C.A. Froyd, R.P.D. Walsh, D.M. Newbery, S. Woodborne, R.C. Ong // *J. Quaternary Sci.* – 2004. – V. 19 (7). – P. 657–664.
366. Root, T. Fingerprints of global warming on wild animals and plants / T. Root, J. Price, K. Hall, S. Schneider // *Nature*. – 2003. – V. 421. – P. 57–60.
367. Roslin, T. Phenological shifts of abiotic events, producers and consumers across a continent / T. Roslin, L. Antão, M. Hallfors, A. Knorre, O. Ovaskainen, et al. // *Nature Climate Change*. – 2021. – V. 488. – №. 40. – DOI: 10.1038/s41558-020-00967-7.
368. Rossi, S. Evidence of threshold temperatures for xylogenesis in conifers at high altitudes / S. Rossi, A. Deslauriers, T. Anfodillo, V. Carraro // *Oecologia*. – 2007. – V. 152. – P. 1–12.
369. Rossi, S. Critical temperatures for xylogenesis in conifers of cold climates / S. Rossi, A. Deslauriers, J. Gricar, J.-W. Seo, C.B.K. Rathgeber, T. Anfodillo, H. Morin, T. Levanic, P. Oven, R. Jalkanen // *Glob. Ecol. Biogeogr.* – 2008. – V. 17. – P. 696–707.
370. Safronov, M.A. Wildfire ecology in continuous permafrost zone / M.A. Safronov, A.V. Volokitina; eds. A. Osawa, O.A. Zyryanova, Y. Matsuura, T. Kajimoto, R.W. Wein // *Permafrost Ecosystems: Siberian Larch Forests*. – Germany: Springer, Science+Business Media B.V, 2010. – V. 209. – P. 59–83.

371. Saurer, M. Stable carbon isotopes in tree rings of beech: climatic versus site-related influences / M. Saurer, S. Borella, F. Schweingruber, R. Siegwolf // *Tree*. – 1997. – V. 11. – P. 291–297.
372. Saurer, M. An investigation of the common signal in tree ring stable isotope chronologies at temperate sites / M. Saurer, P. Cherubini, C.E. Reynolds-Henne, K.S. Treydte, W.T. Anderson, R.T.W. Siegwolf // *Journal of Geophysical research*. – 2008. – V. 113 (G. 04035). – 11 p. – DOI: 10.1029/2008JG000689.
373. Saurer, M. The impact of an inverse climate-isotope relationship in soil water on the oxygen-isotope composition of *Larix gmelinii* in Siberia / M. Saurer, A.V. Kirdyanov, A.S. Prokushkin, K.T. Rinne, R.T.W. Siegwolf // *New Phytologist*. – 2016. – V. 209. – P. 955–964.
374. Saurer, M. The climate-carbon isotope relationship in tree rings and the significance of site conditions / M. Saurer, U. Siegenthaler, F. Schweingruber // *Tellus B*. – 1995. – V. 47. – P. 320–330.
375. Saurer, M. Spatial and temporal oxygen isotope trends at the northern tree-line in Eurasia / M. Saurer, F. Schweingruber, E.A. Vaganov, S.G. Shiyatov, R. Siegwolf // *Geophys. Res. Lett.* – 2002. – V. 29 (9). – DOI: 10.1029/2001GL013739.
376. Saurer, M. Human impacts on tree ring growth reconstructed from stable isotopes / M. Saurer, R.T.W. Siegwolf; eds. T.E. Dawson, R.T.W. Siegwolf // *Stable isotopes as indicators of ecological change*. Terr. Ecol. Ser. – Amsterdam: Elsevier, 2007. – P. 49–62.
377. Saurer, M. Carbon isotope discrimination indicates improving water-use efficiency of trees in northern Eurasia over the last 100 years / M. Saurer, R. Siegwolf, F. Schweingruber // *Global Change Biology*. – 2004. – V. 10. – P. 2109–2120. – DOI: 10.1111/j.1365-2486.2004.00869. x.
378. Schaefer, K. Amount and timing of permafrost carbon release in response to climate warming / K. Schaefer, T. Zhang, L. Bruhwiler, A.P. Barrett // *Tellus*. – 2011. – B. 6. – P. 165–180.
379. Scheidegger, Y. Linking stable isotopes with stomatal conductance and photosynthetic capacity: a conceptual model / Y. Scheidegger, M. Saurer, M. Bahn, R. Siegwolf // *Oecologia*. – 2000. – V. 125. – P. 350–357.

380. Schenker, G. Physiological minimum temperatures for root growth in seven common European broad-leaved tree species / G. Schenker, A. Lenz, C. Körner, G. Hoch. // *Tree Physiol.* – 2014. – V. 34. – P. 302–313. – DOI: 10.1093/treephys/tpu003.
381. Schimel, D.S. Contribution of increasing CO₂ and climate to carbon stock by ecosystems in the United States / D.S. Schimel, J. Melillo, H. Tian, A.D. McGuire, D. Kicklighter, T. Kittel, N. Rosenbloom, S. Running, P. Thornton, D. Ojima, W. Parton, R. Kelly, M. Sykes, R. Neilson, B. Rizzot // *Science.* – 2000. – V. 287. – P. 2004–2006.
382. Scholze, M. Climate and interannual variability of the atmosphere-biosphere ¹³CO₂ flux / M. Scholze, J.O. Kaplan, W. Knorr, M. Heimann // *Geophys Res Letts.* – 2003. – DOI: 10.1029/2002GL015631.
383. Schulze, E.-D. Net ecosystem productivity and peat accumulation in a Siberian Aapa mire: a comparison of methods / E.-D. Schulze, A. Prokuschkin, A. Arneth, A. Knorre, E.A. Vaganov // *Tellus B.* – 2002. – V. 54 (5). – P. 531–536.
384. Schulze, E.-D. Above-ground biomass and nitrogen nutrition in a chronosequence of pristine Dahurian *Larix* stands in Eastern Siberia / E.-D. Schulze, W. Schulze, F.M. Kelliher, N.N. Vygotskaya, W. Ziegler, K.I. Koba, A. Arneth, W.A. Kuznetsova, A. Sogachev, A. Isajev, G. Bauer, D.Y. Hollinger // *Can. J. Res.* – 1995. – V. 25. – P. 943–960.
385. Schuur, E.A.G. Climate change and the permafrost carbon feedback / E.A.G. Schuur, A.D. McGuire, C. Schädel, G. Grosse, J.W. Harden, D.J. Hayes, G. Hugelius, C.D. Koven, P. Kuhry, D.M. Lawrence, S.M. Natali, D. Olefeldt, V.E. Romanovsky, K. Schaefer, M.R. Turetsky, C.C. Treat, J.E. Vonk // *Nature.* – 2015. – V. 520. – P. 171–179.
386. Schwartz, M.D. Onset of spring starting earlier across the northern hemisphere / M.D. Schwartz, R. Ahas, A. Aasa // *Global Change Biol.* – 2006. – V. 12. – P. 343–351.
387. Schweingruber, F.H. *Tree ring: Basics and applications of dendrochronology* / F.H. Schweingruber. – Dordrecht: Reidel. Publ., 1988. – 276 p.
388. Schweingruber, F.H. *Tree rings and environment* / F.H. Schweingruber // *Dendrochronology.* – Berne; Stuttgart; Vienna: Paul Haupt: Birmensdorf, Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research, 1996. – 609 p.

389. Sedjo, R.A. Climate, forest and fires on North American perspective / R.A. Sedjo // *Environm. Int.* – 1991. – № 17 (2–3). – P. 163–168.
390. Sedjo, R.A. Temperate forest ecosystems in the global carbon cycle/ R.A. Sedjo // *Ambio.* – 1992. – V. 21. – № 4. – P. 274–277.
391. Serreze, M.C. Observational evidence of recent change in the northern high-latitude environment / M.C. Serreze, J. E. Walsh, F.S. Chapin III, T. Ostercamp, M. Dyurgerov, V. Romanovsky, W.C. Oechel, J. Morison, T. Zhang, R.G. Barry // *Climatic Change.* – 2000. – V. 46. – P. 159–207.
392. Sharp, Z.D. Principles of stable isotope geochemistry / Z.D. Sharp. – 2nd edition. – 2017. – DOI: 10.25844/h9q1-0p82.
393. Shaver, G.R. Global warming and terrestrial ecosystems: a conceptual framework for analysis / G.R. Shaver, J. Canadell, F.S. Chapin III, J. Gurevitch, J. Harte, G. Henry, P. Ineson, S. Jonasson, J. Melillo, L. Pitelka, L. Rustad // *Bioscience.* – 2000. – V. 50. – P. 871–882.
394. Shepashenko, D. Phytomass (live biomass) and carbon of Siberian Forest / D. Shepashenko, A. Shvidenko, S. Nilsson // *Biomass and Bioenergy.* – 1998. – V. 14. – № 1. – P. 21–31.
395. Shestakova, T.A. Forests synchronize their growth in contrasting Eurasian regions in response to climate warming / T.A. Shestakova, E. Gutiérrez, A.V. Kirdeyanov, J.J. Camarero, M. Génova, A.A. Knorre, J.C. Linares, V.R. de Dios, R. Sánchez-Salguero, J. Voltas // *PNAS.* – 2016. – V. 113. – № 3. – P. 662–667.
396. Shiyatov, S.G. Rates of change in the upper treeline ecotone in the Polar Ural Mountains / S.G. Shiyatov // *PAGES News.* – 2003. – V. 11. – P. 8–10.
397. Shiyatov, S.G. Spatial-temporal dynamics of forest tundra communities in the Polar Ural Mountains / S.G. Shiyatov, M.M. Terent'ev, V.V. Fomin // *Russian Journal of Ecology.* – 2005. – V. 36. – P. 69–75.
398. Shvidenko, A. Possibilities for increased carbon sequestration through the implementation of rational forest management in Russia / A. Shvidenko, S. Nilsson, V. Rozchkov // *Water, Air and Soil.* – 1997. – V. 94. – № 1–2. – P. 137–162.

399. Shvidenko, A.Z. Climate change and wildfires in Russia / A.Z. Shvidenko, D.G. Schepaschenko // *Contemp. Probl. Ecol.* – 2013. – V. 6. – P. 683–692. – DOI: 10.1134/S199542551307010X.
400. Siccama, T.G. Decline of red spruce in the Green Mountains of Vermont / T.G. Siccama, M. Bliss, H.W. Vogelmann // *Bull. Torrey Bot. Club.* – 1982. – V. 109. – P. 162–168.
401. Sidorova, O.V. Isotopic composition ($\delta^{13}C$, $\delta^{18}O$) in wood and cellulose of Siberian larch trees for early Medieval and recent periods / O.V. Sidorova, R.T.W. Siegwolf, M. Saurer, M. Naurzbaev, E.A. Vaganov // *J. Geophys. Res.* – 2008. – V. 113. – G. 02019. – DOI: 10.1029/2007JG000473.
402. Sidorova, O.V. Spatial patterns of climatic changes in the Eurasian north reflected in Siberian larch tree-ring parameters and stable isotopes / O.V. Sidorova, R.T.W. Siegwolf, M. Saurer, M.M. Naurzbaev, A.V. Shashkin, E.A. Vaganov // *Global Change Biology.* – 2010. – V. 16. – P. 1003–1018.
403. Sidorova, O.V. Do centennial tree-ring and stable isotope trends of *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. indicate increasing water shortage in the Siberian north? / O.V. Sidorova, R.T.W. Siegwolf, M. Saurer, A.V. Shashkin, A.A. Knorre, A.S. Prokushkin, E.A. Vaganov, A.V. Kirdyanov // *Oecologia.* – 2009. – V. 161. – P. 825–835.
404. Smith, N.V. Trends in high latitude soil freeze and thaw cycles from 1988 to 2002 / N.V. Smith, S.S. Saatchi, J.T. Anderson // *J. Geophys. Res.* – 2004. – V. 109. – D. 12101. – DOI: 10.1029/2003JD004472.
405. Sofronov, M.A. Wildfire ecology in continuous permafrost zone / M.A. Sofronov, A.V. Volokitina; eds. A. Osawa, O.A. Zyryanova, Y. Matsuura, T. Kajimoto, R.W. Wein // *Permafrost Ecosystems: Siberian Larch Forests, Ecological Studies.* – 2010. – V. 209. – P. 59–82.
406. Solomon, S. Observations: Surface and atmospheric climate change / S. Solomon, D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor; eds. H.L. Miller // *IPCC. Climate change 2007: The physical science basis. Contribution of working group I to the Fourth assessment report of IPCC.* – 2007a. – P. 433–497.

407. Solomon, S. Contribution of working group I to the Fourth assessment report of the Intergovernmental panel on climate change / S. Solomon, et al.; eds. // Cambridge: Cambridge University Press, 2007. – P. 764–770.
408. Street, R.B. Climate change and forest fires in Ontario / R.B. Street // Downsview, Ontario: Manuscript of Canad. Climate Centre, 1989. – 9 p.
409. Sturm, M. Winter biological processes could help convert Arctic tundra to shrubland / M. Sturm, J. Schimel, G. Michaelson, J.M. Welker, S.F. Oberbauer, G.E. Liston, J. Fahnestock, V.E. Romanovsky // *BioScience*. – 2005. – V. 55. – P. 17–26.
410. Suarez, F. Expansion of forest stands into tundra in the Noatak National Preserve, northwest Alaska / F. Suarez, D. Binkley, M.W. Kaye, R. Stottlemyer // *Ecoscience*. – 1999. – V. 6. – P. 465–470.
411. Sugimoto, A. Importance of permafrost as a source of water for plants in east Siberian taiga / A. Sugimoto, N. Yanagisawa, D. Naito, N. Fujita, T.C. Maximov // *Ecol. Res.* – 2002. – V. 17. – P. 493–503.
412. Tansley, A.G. Aims and methods in the study of vegetation / A.G. Tansley, T.F. Chipp. – London, 1926. – 124 p.
413. Thackeray, S.J. Phenological sensitivity to climate across taxa and trophic levels / S.J. Thackeray, et al. // *Nature*. – 2016. – V. 535. – P. 241–245.
414. Thackeray, S.J. Trophic level asynchrony in rates of phenological change for marine, freshwater and terrestrial environments / S.J. Thackeray, et al. // *Global Change Biology*. – 2010. – V. 16. – P. 3304–3313.
415. Thomasius, H. Untersuchungen über die Brauchbarkeit einiger Wachstumsgrossen von Baumen und Beständen für die quantitative Standortsbeurteilung / H. Thomasius // *Archiv Forst.* – 1963. – Bd. 12. – H. 12. – S. 1267–1323.
416. Timokhina, A.V. Long-term trend in CO₂ concentration in the surface atmosphere over Central Siberia / A.V. Timokhina, A.S. Prokushkin, A.A. Onuchin, A.V. Panov, G.B. Kofman, S.V. Verkhovets, M. Heimann // *Russian Meteorology and Hydrology*. – 2015. – V. 40. – № 3. – P. 186–190.
417. Treydte, K. Signal strength and climate calibration of a European tree ring isotope network / K. Treydte, D. Frank, J. Esper, L. Andreu, Z. Bednarz, F. Berninger, T.

- Böttger, et al. (36 co-authors) // *Geophys. Res. Lett.* – 2007. – V. 34. – L. 24302. – DOI: 10.1029/2007GL031106.
418. Trumbore, S.E. Accumulation and turnover of carbon in organic and mineral soils of the BOREAS northern study area / S.E. Trumbore, J.W. Harden // *J. Geophys. Res.* – 1997. – V. 102 (D. 24). – P. 28817–28830.
419. Turunen, J. Estimations carbon accumulation rates of untrained mires in Finland – application to boreal and subarctic regions / J. Turunen, E. Tomppo, K. Tolonen, A. Reinikainen // *Holocene.* – 2002. – 12. – P. 69–80.
420. Unkovich, M. The application of stable isotope techniques to study biological process and the functioning of ecosystems / M. Unkovich, A. McNeill, J. Pate, J. Gibbs; eds. – Boston: Kluwer Academic Press, 2001.
421. USDA keys to soil taxonomy: eight edition. – Washington, D.C., 1998. – 326 p.
422. 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. – V. 4. – № 4. – P. 1–15.
423. Vaganov, E.A. Influence of snowfall and melt timing on tree growth in subarctic Eurasia / E.A. Vaganov, M.K. Hughes, A.V. Kirilyanov, F.H. Schweingruber, P.P. Silkin // *Nature.* – 1999. – V. 400. – P. 149–151.
424. Vaganov, E.A. Growth Dynamics of Conifer Tree Rings: Images of Past and Future Environments / E.A. Vaganov, M.K. Hughes, A.V. Shashkin. – Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2006. – 358 p.
425. Vaganov, E.A. Dendrochronology of Larch trees growing on Siberian permafrost / E.A. Vaganov, A.V. Kirilyanov; eds. A. Osawa, et al. // *Permafrost Ecosystems: Siberian Larch Forests. Ecological studies.* V. 209. – Springer Science + Business Media B.V., 2010. – P. 347–363.
426. Valladares, F. The effects of phenotypic plasticity and local adaptation on forecasts of species range shifts under climate change / F. Valladares, et al. // *Ecol. Lett.* – 2014. – V. 17. – P. 1351–1364.
427. Van Cleve, K. Evidence of temperature control of production and nutrient cycling in two interior Alaska black spruce ecosystems / K. Van Cleve, R. Barney, R. Schleutner // *Canad. J. Forest. Res.* – 1981. – V. 11. – P. 258–273.

428. Vasander, H. Carbon in boreal peatlands / H. Vasander, A. Kettunen; eds. R.K. Wieder, D.H. Vitt // *Boreal peatland ecosystems. Ecological studies (analysis and synthesis)*. – Berlin, Heidelberg: Springer, 2006. – V. 188. – DOI: 10.1007/978-3-540-31913-9_9.
429. Vilela, A.A. Climate changes affecting biotic interactions, phenology, and reproductive success in a savanna community over a 10-year period / A.A. Vilela, V.T.S. del Claro, H.M. Torezan-Silingardi, K. Del-Claro // *Arthropod Plant Interact.* – 2018. – V. 12. – P. 215–227.
430. Voltas, J. Shared drought responses among conifer species in the middle Siberian taiga are uncoupled from their contrasting water-use efficiency trajectories / J. Voltas, M. Aguilera, E. Gutiérrez, T.A. Shestakova // *Science of The Total Environment*. – 2020. – V. 720. – 137590.
431. Vompersky, S.E. Bog organic soils and bogs of Russia and carbon pool of their peats / S.E. Vompersky, A.I. Ivanov, O.P. Tsyganova, N.A. Valyaeva, A.I. Dubinin, A.I. Glukhov, L.G. Markelova // *Eurasian Soil Science*. – 1996. – V. 28. – № 2. – P. 91–105.
432. Vukicevic, T. A diagnostic study of temperature controls on global terrestrial carbon exchange / T. Vukicevic, B.H. Braswell, D.A. Schimel // *Tellus B*. – 2001. – V. 53. – P. 150–170.
433. Walther, G.-R. Ecological responses to recent climate change / G.-R. Walther, E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T.J.C. Beebee, J.-M. Fromentin, O. Hoegh-Guldberg, F. Bairlein // *Nature*. – 2002. – V. 416. – P. 389–395.
434. Weaver, J.E. *Plant ecology* / J.E. Weaver, F.E. Clements. – 2nd. ed. – N.Y., 1938. – 267 p.
435. Weber, G. *Über die Vegetation und Entstehung des Hochmoores v. Augusumal im Memeldelta* / G. Weber. – Berlin, 1902.
436. Welker, J.M. Arctic and North Atlantic Oscillation phase changes are recorded in the isotopes (^{18}O and ^{13}C) of *Cassiope tetragona* plants / J.M. Welker, S. Rayback, G.H.R. Henry // *Global Change Biology*. – 2005. – V. 11. – P. 997–1002.

437. Werner, R.A. ConFlo III – An interface for high precision $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ analysis with an extended dynamic range. Rapid commun. / R.A. Werner, B.A. Bruch, W.A. Brand // Mass Spectrom. – 1999. – V. 13. – P. 1237–1241.
438. West, C. Method and significant relations in the quantitative analysis of plant growth / C. West, G.E. Briggs, F. Kidd // New Phytologist. – 1920. – V. XIX. – № 7–8. – P. 36–42.
439. Wigley, T.M.L. On the average value of correlated time series, with applications in dendroclimatology and hydrometeorology / T.M.L. Wigley, K.R. Briffa, P.D. Jones // Journal of Climate and Applied Meteorology. – 1984. – V. 23. – P. 201–213.
440. Wilmking, M. Effect of tree line advance on carbon storage in NW Alaska / M. Wilmking, J. Harden, K. Tape // Journal of Geophysical Research. – 2006. – V. 111. – G. 02023.
441. Winget, C.H. Forest management strategies to address climate change / C.H. Winget // Preparing for climate change: A cooperative approach. Proc. First North. Amer. Conf. on Preparing for climate change. – Washington: The Climate Inst., 1987. – P. 328–333.
442. Wirth, C. Beyond annual budgets: carbon flux at different temporal scales in fir-prone Siberian Scots pine forests / C. Wirth, C.I. Czimczik, E.-D. Schulze // Tellus B. – 2002a – V. 54B (5). – P. 611–630.
443. Wirth, C. Comparing the influence of site quality, stand age, fire and climate on aboveground tree production in Siberian Scots pine forest / C. Wirth, E.-D. Schulze, V. Kuznetova, I. Milyukova, G. Hardes, M. Siry, B. Schulze, N.N. Vygodskaya // Tree Physiology. – 2002b. – V. 22 (8). – P. 537–552.
444. Zhang, T. Statistics and characteristics of permafrost and ground-ice distribution in the Northern Hemisphere / T. Zhang, R.G. Barry, K. Knowles, J.A. Heginbottom, J. Brown // Polar Geography. – 1999. – V. 23 (2). – P. 132–154.
445. Zhang, T. Further statistics on the distribution of permafrost and ground ice in the Northern Hemisphere / T. Zhang, J.A. Heginbottom, R.G. Barry, J. Brown // Polar Geography. – 2000. – V. 24 (2). – P. 126–131.
446. Zhou, L. Variations in northern activity inferred from satellite data of vegetation index during 1981 to 1999 / L. Zhou, C.J. Tucker, R.K. Kaufman, D. Slayback, N. Shabanov, R.B. Myneni // Journal of Geophysical Research. – 2001. – V. 106. – P. 20069–20083.

447. Zyryanova, O.A. Pyrogenic transformation of species diversity in larch forests of the permafrost zone / O.A. Zyryanova, T.N. Bugaenko, A.P. Abaimov, N.N. Bugaenko; eds. F.I. Pleshikov // Forest ecosystems of the Yenisei meridian (in Russian). – Novosibirsk: Sib. Otd. Ross. Akad. Nauk, 2002. – P. 135–146.

<http://data.gov.ru>.