

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)

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Красноярск – 2022

Работа выполнена в Федеральном государственном автономном образовательном учреждении высшего образования «Сибирский федеральный университет».

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

Официальные оппоненты: Воронин Виктор Иванович, доктор биологических наук, ФГБУН «Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН», директор

Исаев Александр Петрович, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, ФГБУН ФИЦ «Якутский научный центр СО РАН», обособленное подразделение Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, и.о. заместителя директора по научной работе

Румянцев Денис Евгеньевич, доктор биологических наук, Мытищинский филиал ФГБОУ ВО «Московский государственный технический университет им. Н.Э. Баумана», кафедра «Лесоводство, экология и защита леса» (ЛТ2-МФ), профессор

Ведущая организация: ФГБУН «Институт экологии растений и животных УрО РАН»

Защита диссертации состоится «14» марта 2023 г. в 10:00 часов на заседании диссертационного совета Д 99.0.036.02 на базе ФГАОУ ВО «Сибирский федеральный университет» и ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук» по адресу: 660041, г. Красноярск, пр. Свободный, 79, ауд. Р8-06.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ФГАОУ ВО «Сибирский федеральный университет» и на сайте организации <http://www.sfu-kras.ru>.

Автореферат разослан « » _____ 2023 г.

Ученый секретарь

диссертационного совета



Глушченко Лариса Александровна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

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; Kirdyanov 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; McGuire et al., 2002; Лесные экосистемы..., 2002; Vasander, Kettunen, 2006) свидетельствуют, что именно здесь происходит наибольшее аккумуляирование 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: 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 годовым кольцам деревьев.
4. Установить закономерности фракционирования стабильных изотопов углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и кислорода ($\delta^{18}\text{O}$) 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 $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$ 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. 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 постпирогенного восстановления экосистем в условиях многолетней мерзлоты на основе данных по стабильным изотопам ($\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$) 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.

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 послепожарной динамики сезонно-талого слоя в условиях мерзлотной зоны с использованием дендрохронологического подхода. Показана перспективность использования данных по стабильным изотопам ($\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$) 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.

Апробация результатов. 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 (26 работ проиндексированы в научных базах данных Web of Science и Scopus). Две работы представляют собой главы в коллективных монографиях.

Личный вклад автора. В работе представлены результаты многолетних работ автора (1999 – 2020) по разносторонним исследованиям динамики экосистем с применением дендрохронологических методов, использованных как для определения прямого воздействия различных факторов на реакцию хвойных видов, так и для оценки динамики экосистем. 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 личном 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.

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 64 рисунками. Список использованной литературы содержит 447 источников, включая 277 работы на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность академику, д.б.н. Е.А. Ваганову за бесценные рекомендации на протяжении всей научной деятельности; д.б.н. А.В. Кирдянову за совместные исследования и высокий научный профессионализм; руководству ИЛ СО РАН за предоставленную возможность проводить исследования на научных стационарах института; 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, д.б.н. Н.И. Кириченко, И.В. Егерю; 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. Saurter) за совместные исследования в области стабильных изотопов древесины; сотрудникам научного отдела нацпарка «Красноярские Столбы» за сохранение традиций многолетних исследований.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. Обзор существующих методов исследований

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 (Pech 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.

В Главе рассмотрены тенденции научных исследований и важные современные знания в изучении продукционного процесса наземных экосистем, приведены оценки депонирования углерода лесными и болотными территориями, дана характеристика индикаторной способности различных параметров хвойных, включая ширину и плотность годовых колец, изотопный состав древесины, фенологические фазы развития на изменение климата.

ГЛАВА 2. Материалы и методы исследований

Исследования проводились в разные годы (1999–2018) на площадях (Рисунок 1), входящих в сеть постоянных пробных площадей (ППП) комплексных исследований по Енисейскому трансекту IGBP (северная тайга, средняя тайга – Hant-pro, NT-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» (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-lng, Khak-lng).

Район исследований охватывает практически все разнообразие лесорастительных условий бореальной зоны Средней 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.

В Главе приведены подробные описания постоянных и временных пробных площадей, на которых проводились исследования по разным направлениям.

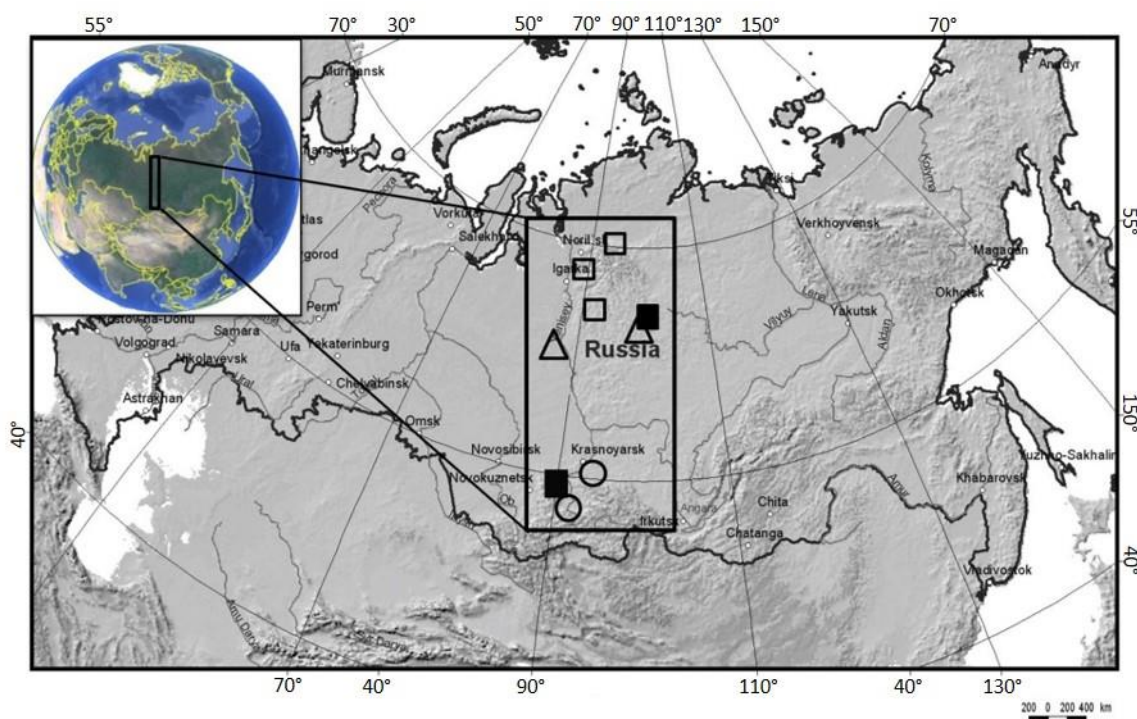


Рисунок 1. Карта-схема расположения участков исследования. Условные обозначения: участки по оценке продуктивности и динамики прироста древесины в лесных (pro – квадраты открытые), лесоболотных и болотных (bog – треугольники открытые) экосистемах; по оценке изотопного состава древесины (iso – квадраты черные); по длительным рядам (lng – круги открытые).

Для оценки продукции лесных экосистем, включая горные условия использовали следующие виды по основным доминантам растительности – лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.), лиственница Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.), ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.), душекия кустарниковая (*Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar), ива енисейская *Salix jenisseensis* (Fr. Schmidt) B. Floder, мох этажный *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. в B.S.G.

Для расчетов продукции болотных и лесоболотных экосистем использовали данные по радиальному приросту сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и лиственницы Гмелина, произрастающих в сфагновых сообществах (преимущественно из *Sphagnum fuscum* (Schmp.) Klinggr.) северных экосистем.

Оценку влияния регионального и локального климата на параметры годовых колец (ширина, максимальная плотность, изотопный состав), позволяющих выявить динамику прироста доминантов растительного покрова в разнообразных природно-климатических условиях Сибири рассматривали на примере таких видов как лиственница сибирская, лиственница Гмелина, сосна обыкновенная, сосна кедровая (*Pinus sibirica* Du Tour) и ель сибирская.

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 при помощи возрастного бура. В лабораторных условиях проводились стандартные процедуры обработки материала для дальнейших измерений (Methods of dendrochronology, 1990). Измерения

ширины годовичных колец были произведены на полуавтоматической установке LINTAB-3.0 с точностью 0.01 мм (RINNTECH e.K., Heidelberg, Germany). Кросс-корреляционный анализ был реализован в специализированном пакете для дендрохронологических исследований DPL-1998 (Holmes, 1998), графическая перекрестная датировка (Douglass, 1919) – 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 годовичных колец (Fritts, 1976) использовался основной в дендроклиматологии прием стандартизации.

Расчет продуктивности стволовой части древесного яруса и подлеска

Оценка продуктивности стволовой древесины проводилась отдельно для разных классов деревьев на основе данных по ширине и плотности колец. В основу расчетов легло предположение, что форма ствола дерева характеризуется формой конуса, тогда годовичная 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 годовичных колец, образованных в год. D и d были рассчитаны на основе данных о ширине колец деревьев (TRW).

Расчет плотности производили по профилю плотности каждого годовичного 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 годовичных 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).

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

Годичная продукция мхов определялась как средний прирост массы мхов из различных элементов микрорельефа, переведенный затем в общую площадь, покрытую мхами данного вида. В настоящей работе для изучения годовичного прироста мха с каждой площади собиралось по восемь-десять упаковок вида *Hylocomium splendens* для каждого из трех элементов микрорельефа (ровный – MRR, микроповышение – MPV, микропонижение – MPN) с заранее известной площадью изъятия (10.2 см²). В лабораторных условиях с помощью бинокуляра МБС-10 проводились замеры линейного годовичного прироста основного стебля у 25 образцов с каждого элемента микрорельефа для всех участков. Вес годовичных побегов определялся в воздушно-сухой массе на весах ВЛР-10 г, с точностью до 0.001 г.

Расчет продуктивности компонентов растительности вдоль высотного градиента и динамики экотона «лес – тундра»

Измерения надземной фитомассы основных доминантов поярусной растительности проводились для четырех уровней высотного профиля, характеризующих сомкнутый древостой (CF), разреженный древостой (OF), границу леса (TL) и границу растительности (SL). 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.

Фитомассу подлеска оценивали методом укосов 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.

Фитомассу напочвенного покрова определяли методом укосов, с площадью изъятия 0.05 м² 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. Биомасса пересчитывалась из расчета на абсолютно-сухой вес.

Расчет продукции сфагновых мхов

Продукцию оценивали методом теоретического расчета прироста мхов по данным возраста сфагновой колонки (слагающейся из собственно живой части последних лет роста сфагнов и торфяной образующейся залежи), оцененной экспериментально по абсолютному возрасту деревьев, произрастающих в ассоциации, с первоначальным утверждением (Borggreve, 1889; Дубах, 1926, 1927; Доктуровский, 1932). Образцы сосны отбирались для каждого класса возраста, начиная с проростков, в нескольких повторностях. Подробно комбинированный метод описан в результативной Главе 5 и основан на утверждении, что абсолютный возраст дерева соответствует времени формирования моховой толщи, сформированной выше корневой шейки (гипокотилия) дерева.

Изотопный анализ годовичных колец при оценке реакции деревьев на изменения условий среды проводили по стандартным методам (Werner et al., 1999; Saurer et al., 1997). На каждом участке отбирались керны (по двум радиусам на высоте 1.3 DBH) у деревьев не моложе 200 лет (для элиминации возраста). Каждое дерево было предварительно кросс-датировано с обобщенной ДКХ для конкретного участка по ШГК, образцы подготовлены с годовичным разрешением путем нарезки отдельных колец. Изотопный анализ проводился как для древесины, так и отдельно для экстрагированной α -целлюлозы (Loader et al., 1997). 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. Полученные данные об изотопах углерода в отдельном случае были скорректированы с учетом уменьшения значения $\delta^{13}\text{C}$ атмосферного CO_2 . Поправка сделана на основе данных атмосферного $\delta^{13}\text{C}$ в кернах льда Антарктики (Francey et al., 1999). Для

физиологической интерпретации результатов рассчитаны скользящие корреляции динамики изотопов (RCID).

При оценке влияния климата на исследуемые параметры фитоценозов были использованы среднемесячные и суточные метеоданные по температуре воздуха и среднемесячные метеоданные по количеству осадков для метеорологических станций, территориально наиболее приближенных к исследуемым участкам.

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

ГЛАВА 3. Погодичная динамика продукции основных компонентов напочвенного покрова, обусловленная климатом (широтное направление)

В главе представлены материалы по оценке продукции различных компонентов лесных экосистем лесотундры (FT-1, FT-2) и северной тайги (NT), полученной с использованием расчетных данных по радиальному приросту древесных видов (деревья, кустарники) и прямых измерений зеленых мхов с оценкой климатического влияния на продукцию отдельных компонентов растительности.

Наиболее длительные хронологии (> 360 лет) получены для ели и лиственницы на участках лесотундры. Все хронологии имеют достаточно высокие показатели $rbar$ (0.66–0.78) и коэффициенты чувствительности (0.27–0.42), что говорит о значительном воздействии на прирост внешних факторов среды.

Несмотря на значительную удаленность участков исследований лесотундры и северной тайги (> 200 км), между древесно-кольцевыми хронологиями сохраняется тесная связь, наиболее выраженная у лиственницы с участков NT и FT-1 ($r = 0.56$), и немного слабее между хронологиями деревьев (как лиственницы, так и ели) с участков NT и FT-2 ($r = 0.47$).

Наиболее длительные древесно-кольцевые хронологии по кустарникам получены с участка NT для *Duschekia fruticosa* (69 лет), в лесотундре с участка FT-2 по иве (64 года) и душекии (63 года).

У кустарников в отличие от хвойных отмечается большая зависимость уровня $rbar$ от условий произрастания, так, для душекии, на влажных участках этот показатель не превышает значений 0.26, тогда как в более сухих условиях он варьирует от 0.46 на участке NT до 0.60 на участке FT-1. Такая закономерность сохраняется и в отношении коэффициентов чувствительности.

На трех обследованных участках лесотундры (FT-1 и FT-2) и северной тайги (NT) проведены прямые измерения (линейные, весовые) годовичного 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 мха в микрорельефе. 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. 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 отмечался на затопляемой террасе лесотундры (FT-2) и на участке северной тайги (NT) и составил 9–10 лет. Усредненные значения линейного прироста мха выявили наличие динамики в приросте за 10 лет измерений, характерное для каждого участка.

При оценке весовых показателей прироста мха не выявлено четкой зависимости данной величины от положения в микрорельефе в разных зонах. Однако, показатель максимального прироста увеличивается в направлении от FT (14.34 – 33.00 мг) к NT (42.43 мг).

Корреляция годовичного линейного прироста мхов с хронологиями древесных растений в большинстве случаев отрицательная (Таблица 1). Наиболее значимо это проявляется у мхов, произрастающих в более сухих условиях FT-1 лесотундры. Причем значимые корреляционные связи годовичного 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.

Таблица 1. 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.

Средняя продуктивность древесины у разных видов (лиственницы и ели) в лесотундре за 10-летний период (1990-2000) была схожей – около 0.05 т га⁻¹ год⁻¹ (SD составило 0.02 т га⁻¹ год⁻¹ для лиственницы и 0.01 т га⁻¹ 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 т га⁻¹ 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.

В целом 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 за рассматриваемый период не выявили однозначных трендов.

Климатический отклик различных видов хвойных показал, что 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 условиях большего почвенного увлажнения (FT-2) значимость температур июля возрастает как для прироста ели, так и для лиственницы ($r = 0.51 - 0.58$ соответственно). Роль июньских температур остается высокой.

В северной тайге (NT), в отличие от лесотундры, больший вклад вносят температуры июня ($r = 0.48$) и меньший – июля ($r = 0.27$). Также, отмечена отрицательная связь прироста лиственницы с температурами апреля ($r = -0.30$), что ранее уже упоминалось в работах некоторых авторов для данного региона (Panyushkina et al., 1996).

Влияние климата на радиальный прирост кустарников схоже с таковым для хвойных. В лесотундре определяющими прирост ивы енисейской в сухих условиях являются среднемесячные температуры июня и июля ($r = 0.49$ и 0.50 , соответственно), душейки кустарниковой – температуры 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 душейки и весенних температур марта и апреля текущего года ($r = -0.35$). Прирост ивы значимо связан с раннелетними температурами июня ($r = 0.33$).

При оценке сроков влияния температур на разные виды хвойных в течение вегетационного периода, выявлено, что наиболее растянут во времени период со значимыми температурами, рассчитанными по пятидневкам, в северной тайге, где начало инициации отмечается на 15 дней раньше, чем в лесотундре (Рисунок 2). Также существенно влияют на сроки инициации процессов радиального роста у деревьев и кустарников и гидрологические условия местопроизрастания видов, сдвигая на более поздние сроки вегетации (~ 5 дней) начало периода со значимыми температурами в более влажных условиях роста. Влияние осадков на годичный прирост лиственницы и ели на участках лесотундры незначимо.

Оценить прямое влияние климата на прирост гипновых мхов достаточно сложно. Однако, как показано выше, 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).

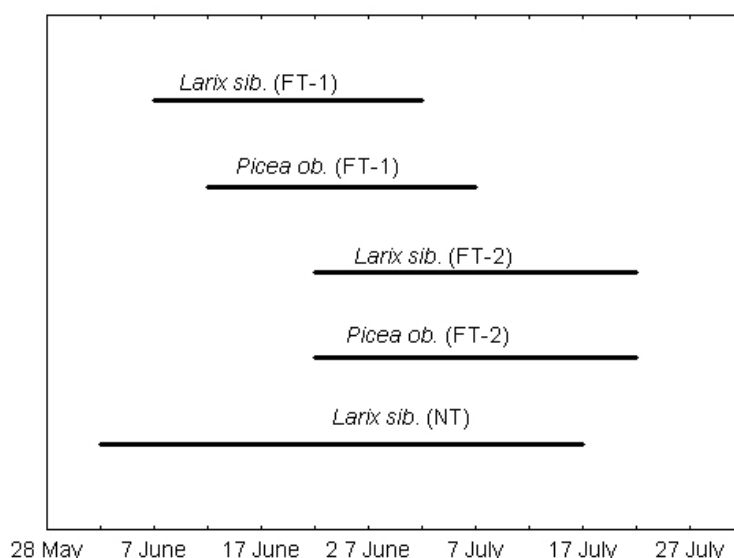


Рисунок 2. Периоды со значимым влиянием среднесуточных температур воздуха, рассчитанных для пентад, на прирост лиственницы и ели рассматриваемых участков.

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 ($-0.14 \text{ т га}^{-1} \text{ год}^{-1}$).

ГЛАВА 4. Оценка биомассы напочвенного покрова в горах Путорана с расчетом скорости накопления углерода (высотный трансект)

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, 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.

Ожидаемо, что средние таксационные характеристики древостоев (Н и DBH) уменьшались с увеличением высоты (Таблица 2). 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 2). 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 3). На границе распространения растительности (CF) плотность деревьев составляла менее 900 особей на гектар.

Таблица 2. Характеристика лиственных древостоев, включая естественное возобновление вдоль профиля

Участки	Сред. DBH деревьев, см	Сред. Н деревьев*, м	Возраст деревьев на 0.0 м*, годы		Средняя плотность живых/усохших, N/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 Н > 1.5 м (самосев и подрост Н < 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 стелющимися и многоствольными формами на высоте 390 м н. у. м.; DBH – диаметр на высоте груди; Н – высота.

Проективное покрытие лесной растительности, включая напочвенный покров (Рисунок 3), 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.

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.

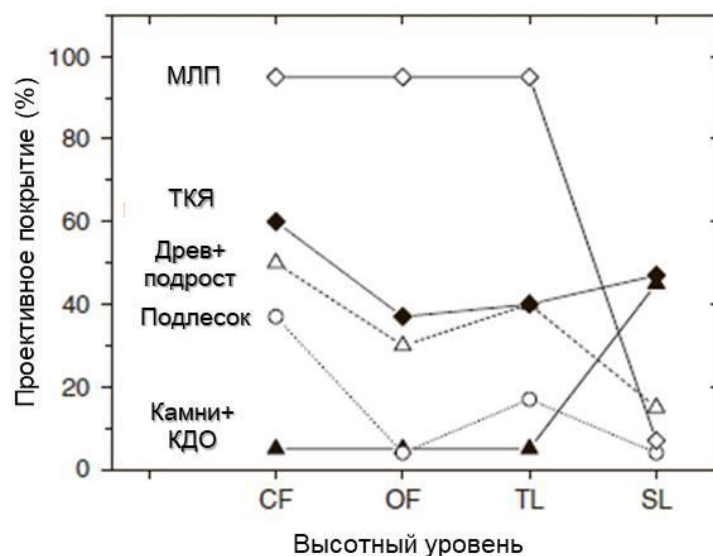


Рисунок 3. Проектное покрытие компонентов древостоев вдоль высотного трансекта, включая процент площади, покрытой камнями. МЛП – мохово-лишайниковый покров, ТКЯ – травяно-кустарничковый ярус; КДО – крупные древесные остатки.

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 а). На трех более низких высотных уровнях (CF-TL) изменения в биомассе древостоя происходят главным образом за счет снижения значений DBH и Н деревьев, не затрагивая плотность самого древостоя. 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 %.

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. Меньшая изменчивость показателя CV отмечалась для данных по надземной биомассе мхов и лишайников: 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 б), с большим их вкладом в проективное покрытие участков в надпойменной части сомкнутых лиственничников. 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.

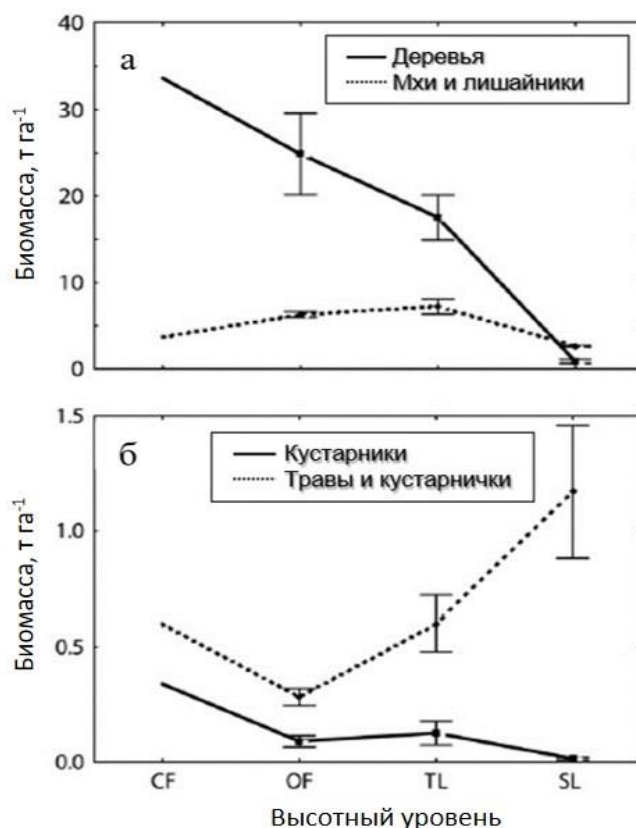


Рисунок 4. Распределение надземной биомассы в различных компонентах растительности лесотундровой экосистемы вдоль высотного градиента (в т га⁻¹): деревья, мхи и лишайники (а), кустарники, травы и кустарнички (б). Линии соединяют средние значения, полученные для трех участков 20 х 20 м² со стандартной ошибкой среднего для каждого участка.

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).

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 изначально значительно меньше.

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 надземной 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 надземной 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.

ГЛАВА 5. Использование данных динамики радиального прироста хвойных при оценке развития экосистем заболоченных территорий

Расчеты скорости торфонакопления и аккумуляирования углерода болотными экосистемами в условиях средней тайги Приенисейской Сибири

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

Измерения высоты мха до уровня корневой шейки деревьев сосны 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.

В теоретическом анализе максимально опирались на измеряемые характеристики торфяной залежи, преимущественно в ее деятельном слое.

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.

В случае, когда ежегодная продукция мха постоянна и равна средней многолетней величине, а скорость накопления (прироста) зависит только от возраста, 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 приведены сопоставление массы колонки в зависимости от ее возраста $M(\tau)$ при двух вариантах расчета и измеренные данные.

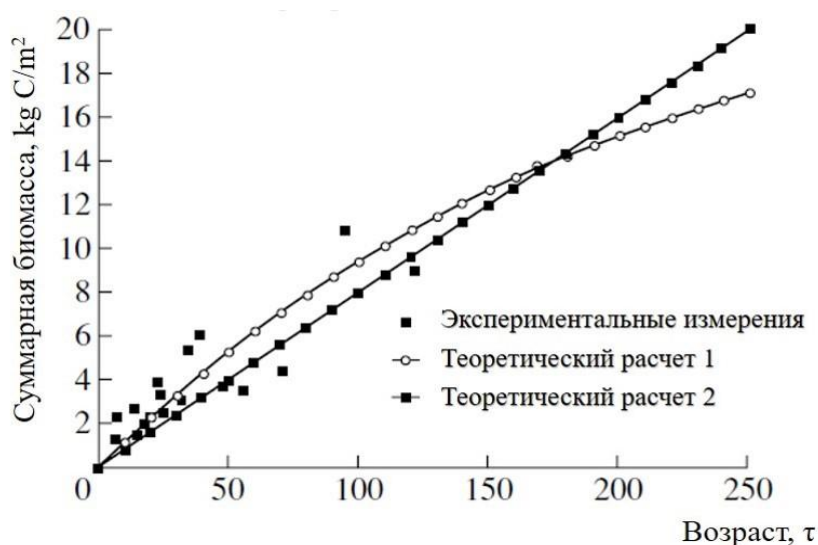


Рисунок 5. Биомасса сфагновой колонки $M(\tau)$ в зависимости от возраста τ . Прямые измерения и два варианта расчета: теоретический расчет 1 (при $p = 0.12$ и $\lambda = 0.005$) и теоретический расчет 2 (при $p = 0.08$ и $\lambda = 0$).

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.

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. Для более влажных мезотрофных и смешанных болот возраст сосны изменяется в пределах от 5–7 (для проростков) до 120–140 лет. На болотах мезотрофного типа, но с меньшей степенью увлажнения 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 годового 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.

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) годовичного прироста мха; б) годовичного накопления торфа, что соответствует линейным участкам кривой аппроксимации на начальном и конечном ее этапе (Рисунок 6).

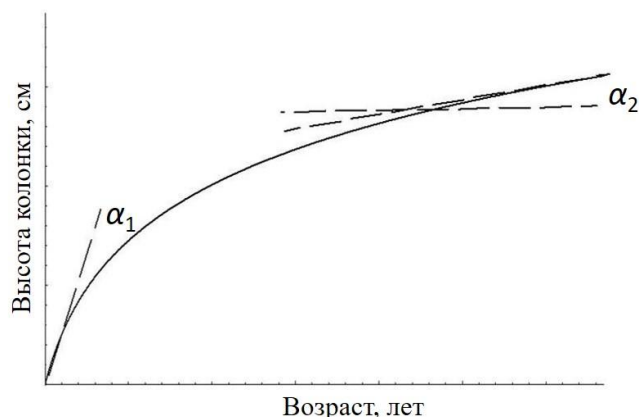


Рисунок 6. Оценка годовичного прироста мха (α_1) и торфонакопления (α_2) по возрасту торфяной колонки.

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.

Расчет долгосрочной динамики сезонно-талого слоя (СТС) почв после пожаров в условиях многолетней мерзлоты

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 мерзлотного горизонта может занимать несколько десятилетий.

На выбранном участке определена точная дата (1899 год) крупного пожара в прошлом путем датировки спилов деревьев с явно выраженными пожарными подсушинами.

После прохождения пожара была уничтожена вся растительность, включая древесные виды, кустарники и весь моховой слой, сложенный как гипновыми, так и сфагновыми мхами (по данным описаний 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 напочвенного (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. 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 напочвенного покрова, уничтоженного пожаром и являющегося главным сдерживающим фактором возобновления лиственницы в данных условиях (Abaimov et al., 2000). Все всходы лиственницы из анализируемых образцов появились в течение первых 34 лет после пожара, т. е. между 1899 и 1932 годом, прорастание 50 % из них датируется первыми 10 годами после пожара. Возраст всех деревьев лиственницы, использованных в анализе, варьирует от 71 до 103 лет, в среднем он составляет 91 ± 9.4 года.

Послепожарное 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.

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

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 7).

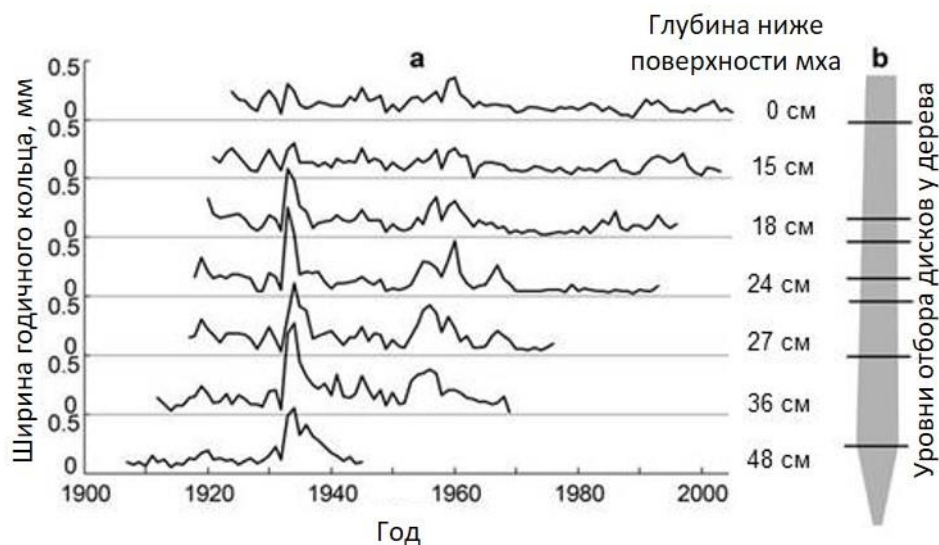


Рисунок 7. Древесно-кольцевые хронологии, полученные для семи секций дерева № 5 на разных глубинах от верхнего горизонта моховой подушки (а), методическое пояснение отбора секций (дисков) вдоль ствола-корня, по которым построены индивидуальные ДКХ (б).

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 годовых колец на разных уровнях погребенного в моховую толщу ствола показала, что наблюдается сдвиг в датах формирования центрального и последнего из колец на разных глубинах (Рисунок 7).

Для дисков на меньшей глубине характерны более поздние даты формирования как первого, так и последнего годовых 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 существенные 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 годовых слоев на уровнях поверхности мха (настоящее время) и наиболее глубоком (начало роста) составила 35.6 (± 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 7). 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 сформировавшихся колец на поверхности и на максимальной глубине совпадают (Trumbore, Harden, 1997; Schulze et al., 2002).

Таким образом, деятельность камбия на все более близких к поверхности уровнях корня постепенно прекращается под влиянием подступания мерзлоты. По датам прекращения активности камбия на разных глубинах от поверхности органогенного 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 8) подтверждает доминирующую роль низкой температуры как запускающего фактора прекращения этой активности.

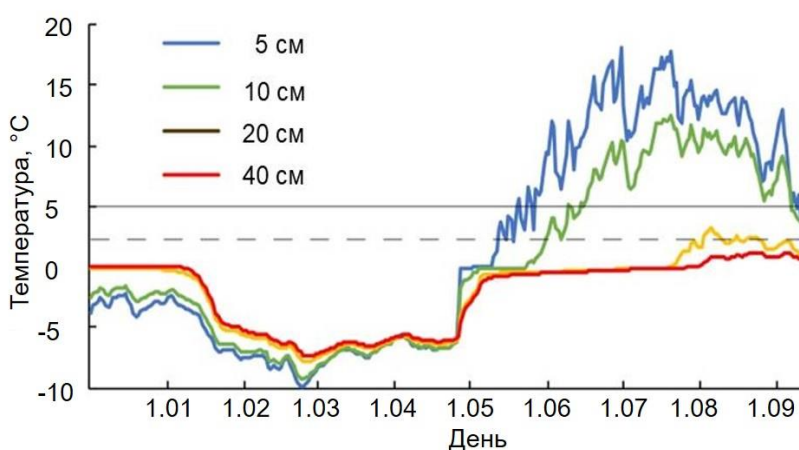


Рисунок 8. Пример динамики температуры на разной глубине мохового покрова (5, 10, 20 и 40 см) исследуемого участка. Температурные сенсоры были инсталлированы в конце лета 2007 года. Прерывистая горизонтальная линия показывает уровень физиологически минимального порога для роста корневой системы мерзлотно 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; Kirdyanov et al., 2013, 2016).

Вследствие удаления наземной растительности и лесного полога после пожара сезонное таяние многолетней мерзлоты начинается в более ранние сроки весны, 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.). Дополнительный поток тепла из атмосферы в почву обеспечивается прямым поступлением атмосферных осадков при отсутствии наземной растительности. Эти благоприятные условия стимулируют успешную регенерацию лиственницы (плотность древостоя составляет 5700 шт./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 (этап I на Рисунке 9). В этот период скорость разложения подстилки высока благодаря оптимальным гидротермическим условиям, а вертикальные темпы роста мхов низкие. В дальнейшем эта ситуация меняется.

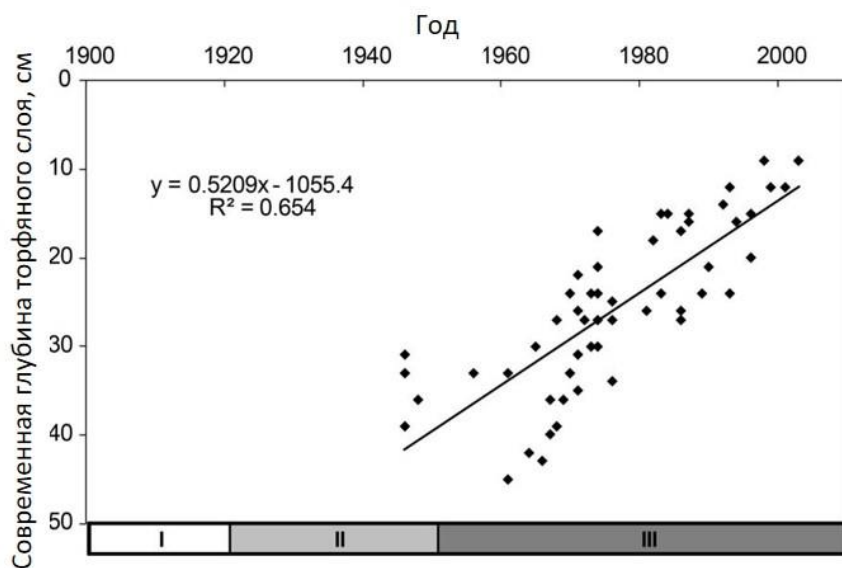


Рисунок 9. Даты прекращения камбиальной активности погребенных в мох частей ствола в зависимости от глубины нахождения участка ствола в моховой подушке. Линия представляет метод наименьших квадратов скорости «поднятия» многолетней мерзлоты. I – период максимальной глубины сезонного оттаивания мерзлоты и «горизонтального» разрастания мохового покрова, II – период вертикального роста мхов до высоты около 15 см, III – период активного снижения глубины сезонно-талого слоя к допожарным значениям, следующий за ростом мохового слоя.

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 болотных комплексах бассейнов рек Кочечум и Н. Тунгуска микробиологическая активность напрямую зависит от близости расположения горизонта многолетней мерзлоты.

Формирование сплошного растительного покрова изолирует почву. Вертикальный рост сфагнома 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 в моховой толще.

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 9). Поскольку слой торфа продолжает расти, уровень мерзлоты 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 9).

Приведенные графические данные позволяют оценить 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 постепенного уменьшения глубины 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).

Полученные данные по возрасту пожара, началу лесовосстановления, возрасту деревьев послепожарной генерации, процессам приостановки камбиальной активности стволов на разных глубинах современного напочвенного покрова, а также скорости формирования напочвенного мохового покрова после пожара позволяют теоретически реконструировать изменения глубины сезонного оттаивания верхнего слоя многолетней мерзлоты и динамику конкретной лесоболотной экосистемы за последнее столетие.

Полученные расчетные результаты подтверждаются 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 сохраняется в течение нескольких десятилетий. Это подразумевает долгосрочные последствия для углеродного, питательного и водного балансов экосистемы, что приводит к увеличению микробной и зообиотической активности в более глубоком и более теплом активном слое почвы.

ГЛАВА 6. Данные некоторых параметров годичных колец лиственницы при оценке изменения климата в контрастных условиях Сибири за 150 лет

В Главе представлен анализ данных по соотношению стабильных изотопов углерода и кислорода, ширине и плотности древесных колец для оценки реакции

данных параметров, как индикаторов продукционного процесса лесных экосистем, на крайние условия роста деревьев при ограниченном ресурсе важнейших факторов среды (температура, влажность, минеральное питание).

Реакция TRW, MXD, $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$ лиственницы сибирской на климат в лесостепных условиях юга Сибири

Получены древесно-кольцевые хронологии по ширине (TRW) и максимальной плотности (MXD) колец длительностью 229 лет и временные ряды стабильных изотопов для более ограниченного периода времени - 156 лет (Рисунок 10 а-с). Средние показатели радиального прироста дерева и максимальной плотности составили 0.78 ± 0.79 мм и 0.99 ± 0.16 г/см³ соответственно. Такие параметры годовичных 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 ($\text{EPS} = 0.93$ для 12 деревьев).

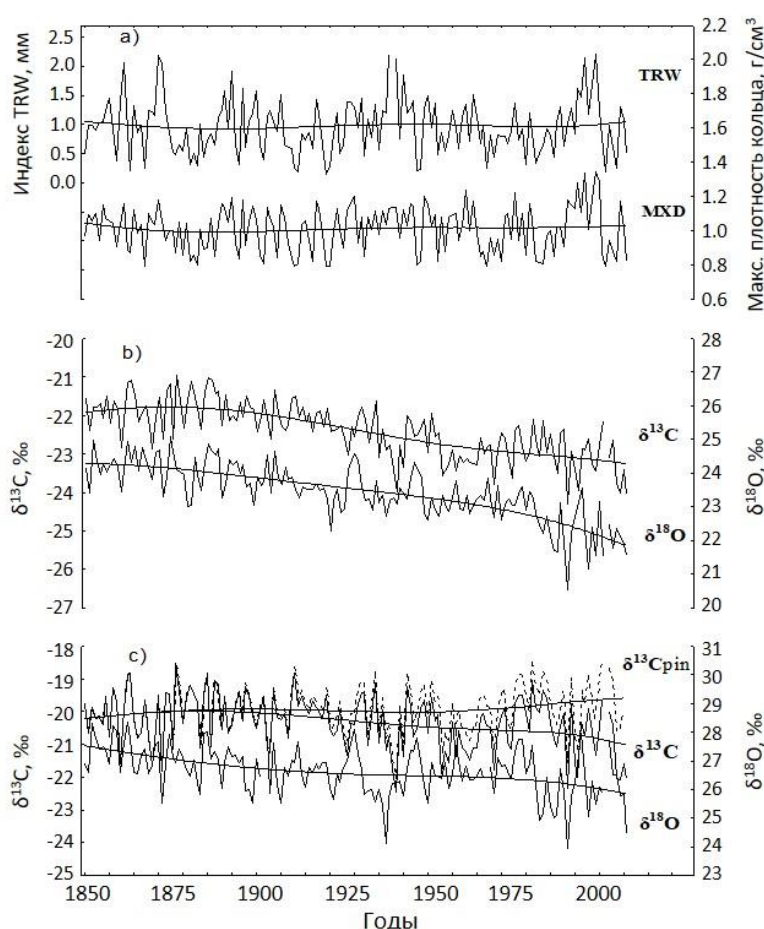


Рисунок 10. Древесно-кольцевые серии индекса ширины (TRW) и максимальной плотности (MXD) годовичных колец (а), $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$ в древесине (б) и целлюлозе (с), сглаженные негативной экспонентой (процедура негативно экспоненциально-взвешенного сглаживания). $\delta^{13}\text{C}_{\text{pin}}$ – данные скорректированы с учетом $\delta^{13}\text{C}$ в атмосферном CO_2 .

Средние значения $\delta^{13}\text{C}$ составляют -22.40 ± 0.71 ‰ в древесине и -20.31 ± 0.82 ‰ в целлюлозе. 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 $\delta^{18}\text{O}$ в годовичных кольцах составляют 23.44 ± 0.84 ‰ в древесине и 26.64 ± 0.82 ‰ в целлюлозе. Различия между содержанием $\delta^{18}\text{O}$ в древесине и целлюлозе также увеличиваются со временем: с 2.9 ‰ в период 1850–1900 гг. до 3.7 ‰ в 1950–2000 гг.

В показателях ширины годовичных колец отражена значительная изменчивость, однако без выраженных долгосрочных тенденций последних 156 лет (Рисунок 10). Данные по максимальной плотности наряду со значительной погодичной вариабельностью с возрастом заметно возрастают.

Динамика соотношения изотопов углерода и кислорода за последнее столетие отрицательная, более выраженная в целом для древесины и менее – для экстрагированной целлюлозы. Скорость изменения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$, определенная из линейных регрессий, составляет 0.73 ‰ (для $\delta^{13}\text{C}_{\text{cell}}$), 1.26 ‰ (для $\delta^{13}\text{C}_{\text{wood}}$), 1.68 ‰ (для $\delta^{18}\text{O}_{\text{wood}}$) и 0.58 ‰ (для $\delta^{18}\text{O}_{\text{cell}}$) на 100 лет.

Для выявления возможных причин одновременного долговременного падения значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$ проведена оценка соотношения стабильных изотопов С и О отдельно для ранней и поздней древесины (Рисунок 11 а, б) при имеющемся положительном тренде соотношения EWW/LWW. По данным Ли с соавт. (Li et al., 2005) предполагается, что в разных частях годовичного кольца могут наблюдаться разные соотношения стабильных изотопов. Однако в нашем случае средние значения $\delta^{13}\text{C}$ в ранней древесине составляют -21.93 ± 0.89 ‰, в поздней древесине -22.01 ± 0.87 ‰ и статистически не различаются. Для $\delta^{18}\text{O}$ эти значения также очень близки: 22.60 ± 1.14 ‰ и 22.71 ± 1.22 ‰ для ранней и поздней древесины соответственно.

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.

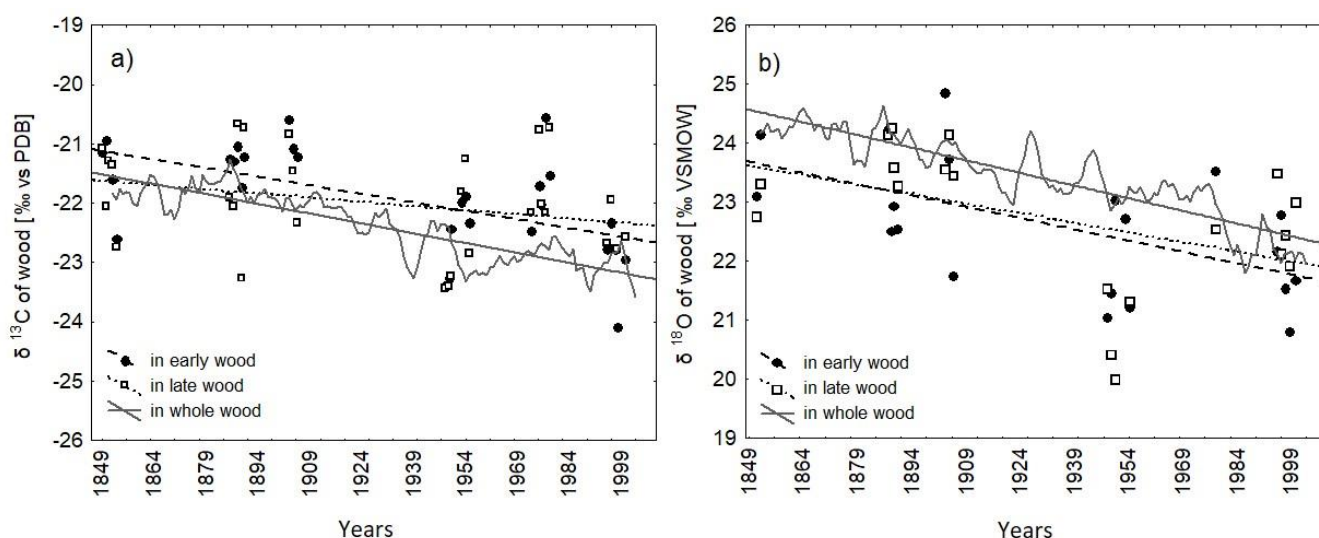


Рисунок 11. Значения $\delta^{13}\text{C}$ (а) и $\delta^{18}\text{O}$ (б) для ранней древесины (темные кружки) и поздней древесины (белые квадраты), полученные для отдельных лет и сглаженные 5-летней средней. Также показаны линии регрессии (незначимые при $p < 0.05$).

Анализ связи TRW и MXD с климатическими данными показал положительную взаимосвязь между шириной и плотностью кольца с осадками июня ($r = 0.36, p < 0.05$) и сентября предыдущего года ($r = 0.38, p < 0.05$), при одновременной отрицательной связи 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 во времени. Значения EWD и LWD демонстрируют аналогичную MXD реакцию на погодные условия сентября прошлого года. 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 ($r = 0.36, p < 0.05$).

Основным фактором, влияющим на соотношение изотопов углерода в кольце, является количество осадков середины вегетационного периода и декабря предыдущего года. $\delta^{13}\text{C}_{\text{wood}}$ отрицательно связано с осадками июля ($r = -0.47, p < 0.05$), $\delta^{13}\text{C}_{\text{cell}}$ – с осадками июня и июля ($r = -0.34, p < 0.05$; $r = -0.47, p < 0.05$ соответственно). Значимой связи $\delta^{13}\text{C}$ в древесных кольцах лиственницы с температурным режимом сезонов не выявлено.

Связи $\delta^{18}\text{O}$ с климатическими параметрами менее значимы и не устойчивы во времени. $\delta^{18}\text{O}_{\text{cell}}$ имеет 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 показало, что с 1936 по 1968 год значения $\delta^{18}\text{O}$ 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 $\delta^{18}\text{O}$.

Анализ сезонного изменения климата показал, что после 1968 года вегетационный период начинается примерно на пять дней раньше, чем в предыдущие годы (Рисунок 12 а). Среднемесячные температуры мая, по данным метеостанций Минусинск и Шира, за этот же период повысились в среднем на 2 °С (Рисунок 12 б).

Рассчитанные с помощью линейной регрессии временные тренды суммарного количества осадков по месяцам года с 1936 по 2000 год (Рисунок 12 с) показали, что наблюдается очевидное уменьшение количества всех летних осадков, особенно значимо выраженное для июля, с одновременным увеличением осадков октября месяца.

В целом, выявлено, что наиболее важным климатическим фактором, влияющим на дискриминацию стабильных изотопов в древесине лесостепной зоны, является количество осадков летнего периода, а именно июнь-июльские для $\delta^{13}\text{C}$ и июльские для $\delta^{18}\text{O}$ (при одновременной положительной связи с температурами этого месяца). А одним из возможных факторов долговременного снижения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$ в лесостепной зоне может быть увеличение вклада количества предзимних (октябрь) осадков с более «легким» изотопным составом и возможность их использования деревьями при более ранней вегетации, наблюдаемой в последние десятилетия.

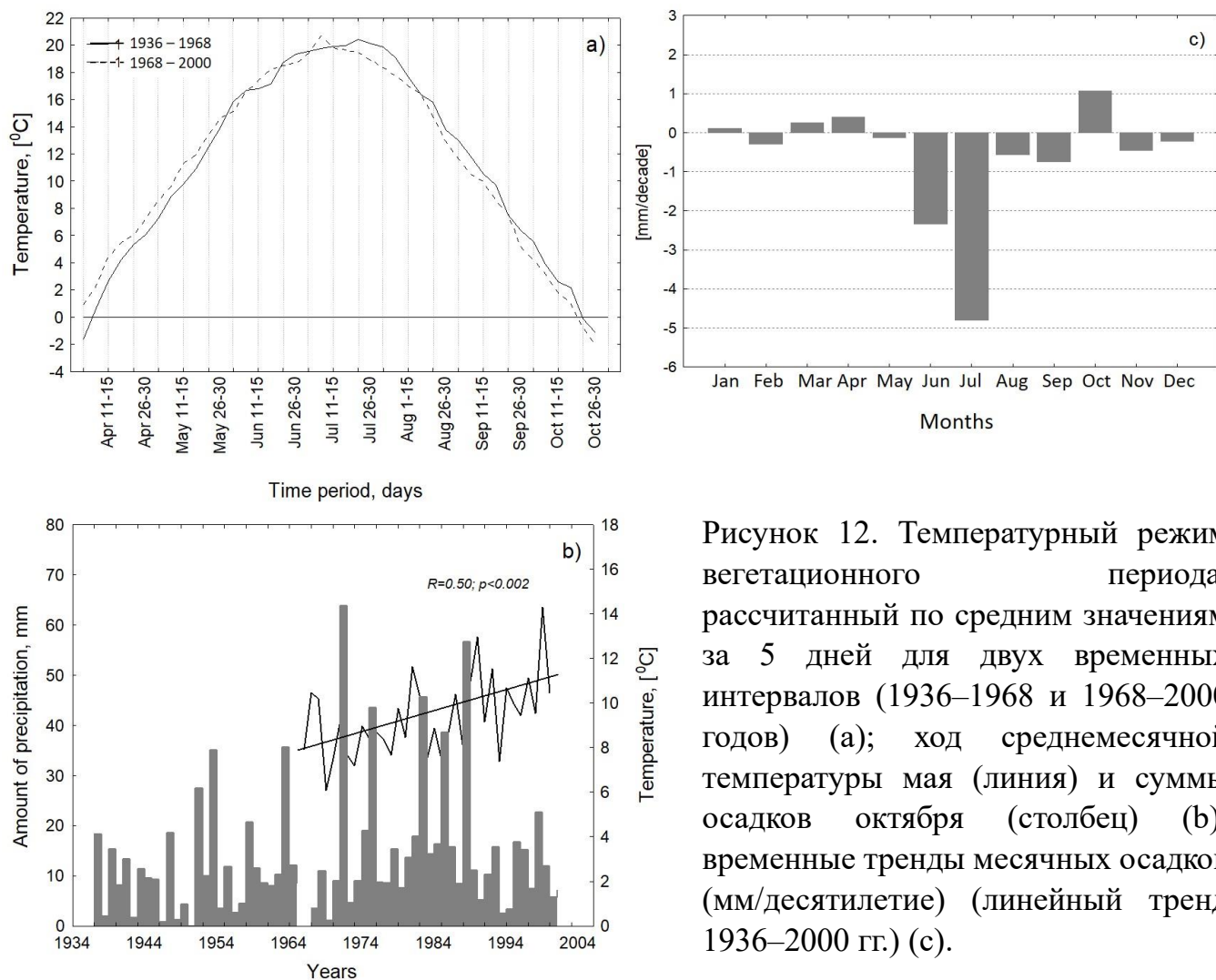


Рисунок 12. Температурный режим вегетационного периода, рассчитанный по средним значениям за 5 дней для двух временных интервалов (1936–1968 и 1968–2000 годов) (а); ход среднемесячной температуры мая (линия) и суммы осадков октября (столбец) (б); временные тренды месячных осадков (мм/десятилетие) (линейный тренд 1936–2000 гг.) (с).

Реакция TRW, $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$ лиственницы Гмелина после пожаров на климат в условиях мерзлотной зоны севера Сибири

Проведено сравнения реакции параметров годовых колец деревьев, произрастающих на двух отличающихся по условиям местообитания (относительно влажные WS, относительно сухие DS) участках пройденных пожарами в разные годы.

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 13а).

Реакция на пожар на разных участках схожа. Сразу после пожара наблюдается кратковременное 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 различия наблюдаются в длительности периода с высокими показателями индексов прироста (более продолжительный на DS) и интенсивности «всплеска» прироста (более выражен на участке WS) после пожаров.

Хронология по содержанию стабильных изотопов углерода на DS в целом показывает положительную динамику (Рисунок 13б). На участке WS характерен рост $\delta^{13}\text{C}$ вплоть до 1960-х годов, после чего отмечается стабильный негативный тренд. 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 различаются не существенно между двумя участками и варьируют от $-22.93 \pm 0.44 \text{ ‰}$ (WS) до $-23.32 \pm 0.57 \text{ ‰}$ (DS) как за весь период наблюдения, так и в периоды до и после события.

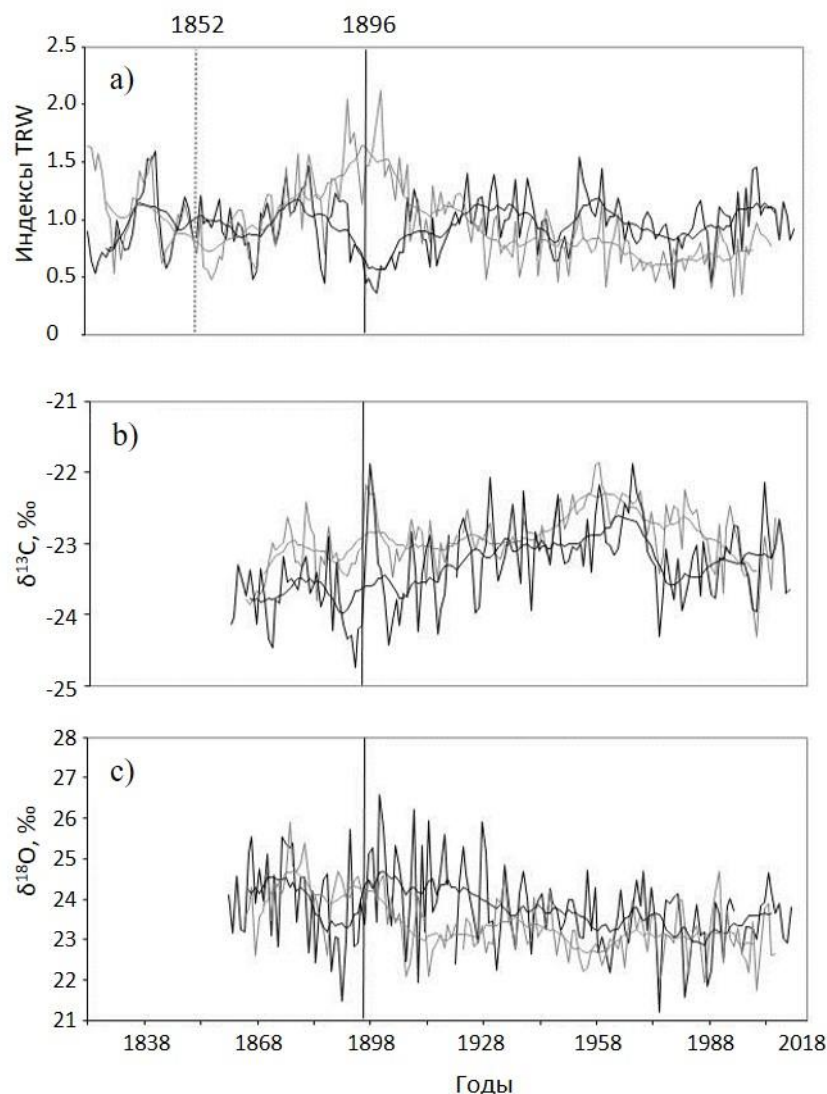


Рисунок 13. Динамика индексов ширины годичного кольца (a), $\delta^{13}\text{C}$ (b) и $\delta^{18}\text{O}$ (c) для двух контрастных участков (черная линия – DS, серая линия – WS, сглаживание 11-летней средней). Вертикальная черная линия указывает дату пожара 1896 года для DS, вертикальная пунктирная линия указывает дату пожара 1852 года для WS.

Динамика соотношений изотопов кислорода показывает общую отрицательную тенденцию в течение последних 150 лет на обоих участках (Рисунок 13c). Послепожарный эффект в хронологии $\delta^{18}\text{O}$ проявляется в увеличении ^{18}O в древесине в течение более 32 лет после пожара, что является явным отражением изменения водного баланса почв. Средние значения $\delta^{18}\text{O}$ 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.

Для оценки характера динамики исследуемых параметров и их реакции на изменение состояния локальной экосистемы после пожара, проведен статистический

анализ скользящих корреляций с применением 32-летнего окна. Соотношения между TRW, $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$ годовичных колец лиственницы на DS и WS для общего периода с 1864 по 2005 г. приведены на Рисунке 14.

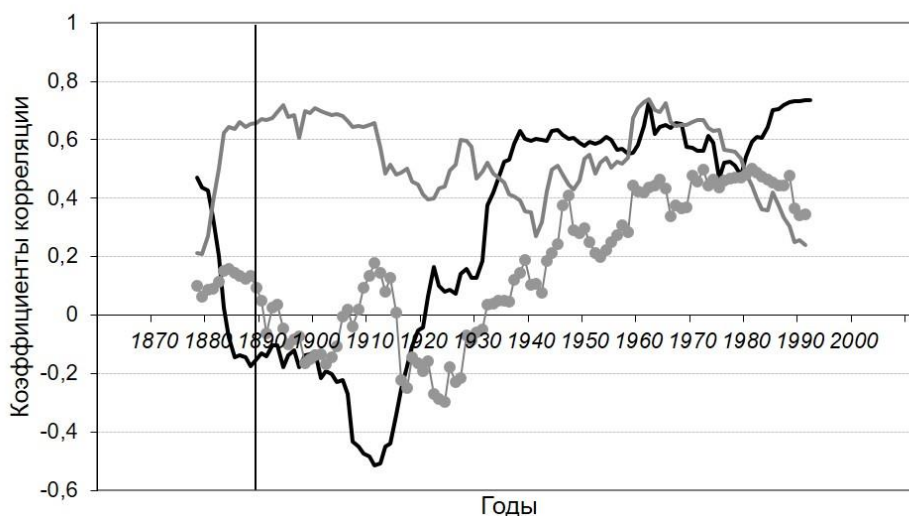


Рисунок 14. Скользящая корреляция между двумя участками (WS и DS) для хронологий TRW (черная линия), $\delta^{13}\text{C}$ (серая линия) и $\delta^{18}\text{O}$ (серая линия с темными кружками) с применением 32-летнего окна (вертикальная линия указывает на пожарное событие 1896 года на участке DS).

Анализ корреляционных связей между TRW на двух участках показал значимую положительную связь двух хронологий, за исключением послепожарного периода (1897–1929), с выраженной отрицательной корреляцией ($r = -0.47$, $p < 0.05$). Скользящие коэффициенты корреляции между хронологиями $\delta^{18}\text{O}$ не постоянны во времени и меняются от положительной до отрицательной в разные периоды. Связь между хронологиями $\delta^{13}\text{C}$ имеет стабильно положительные значения в течение всего времени ($r = 0.57$, $p < 0.05$), что свидетельствует о более консервативных механизмах дискриминации изотопов углерода менее зависящих от условий роста, по сравнению с TRW и $\delta^{18}\text{O}$.

Анализ RCID показал длительные отрицательные тренды между $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$ как на DS, так и на WS, однако при относительно сухих условиях роста r всегда остаются в границах положительных значений, тогда как на участке с более влажными условиями r падает от значимо положительных ($r = 0.6$, $p < 0.05$) до значимо отрицательных значений ($r = -0.6$, $p < 0.05$) с дальнейшим переходом к положительной связи, что возможно является следствием постепенного восстановления экосистемы после пожаров, которая возвращается к исходному состоянию в течение 70–90 лет (Zyuganova et al., 2002, Knorre et al., 2009).

Результаты дендроклиматического анализа свидетельствуют о том, что на влажных участках (WS) определяющим TRW фактором является температура июня, а сумма летних осадков отрицательно влияет на $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$. В сухих местообитаниях (DS) температуры июля наиболее значимы при дискриминации изотопов углерода, а осадки значимо влияют на изотопный состав за счет их зимних фракций и на TRW в конце сезона вегетации (Рисунок 15).

Проведенный анализ показывает, что несмотря на значительное влияние климатических факторов на параметры годичных колец, долговременная динамика $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$ в лесных экосистемах, находящихся на определенной стадии послепожарной сукцессии, в значительной степени определяется состоянием сезонно-талого слоя почв (глубина оттаивания, температурный режим), обеспечивающего деревья доступной водой (атмосферной, мерзлотной).

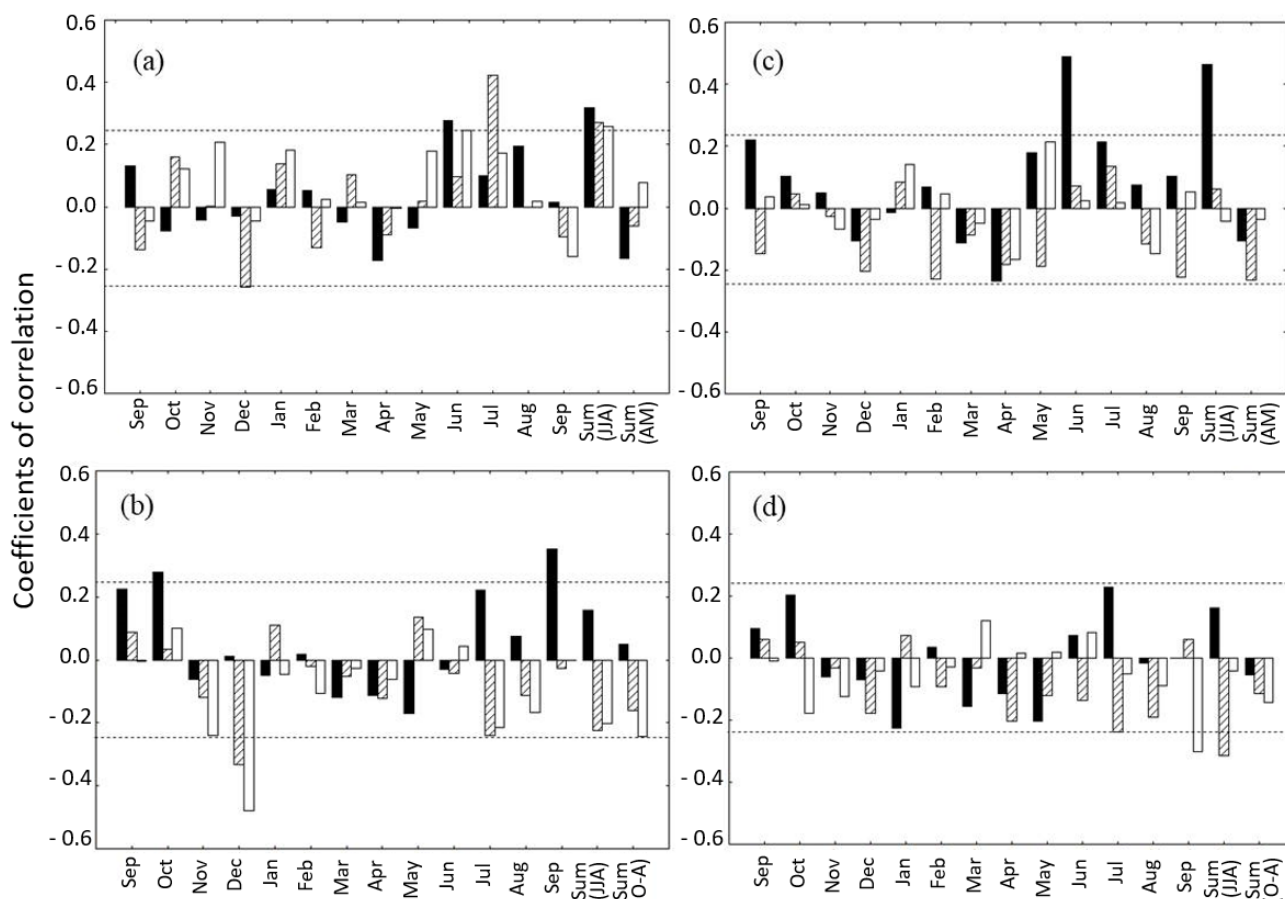


Рисунок 15. Реакция деревьев на климат в DS (левые панели) и WS (правые панели) за период 1936–2005 гг. Взаимосвязь с климатом основана на коэффициентах корреляции Пирсона между параметрами годичных колец, соответствующими каждому участку, и средней температурой (а, с) и общим количеством осадков (b, 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 ($\delta^{13}\text{C}_{\text{cell}}$) и белыми ($\delta^{18}\text{O}_{\text{cell}}$) колонками. Горизонтальные пунктирные линии указывают на порог значимости при $p < 0.05$ ($r = 0.24$, $n = 70$).

ГЛАВА 7. Использование длительных дендро- и фенорядов при оценке региональных и глобальных изменений среды

В Главе представлен анализ дендрохронологических и фенологических временных рядов высокого разрешения (год, сезон) по пространственным трансектам

для выявления закономерностей реакции видов на изменения климата в зависимости от условий роста.

Реакция радиального прироста хвойных на примере одной лесорастительной зоны проанализирована для среднегорного пояса горно-таежных экосистем Восточного Саяна (ST), не подверженных хозяйственному воздействию вследствие особой охраны территории последние 100 лет (федеральная ООПТ).

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

Сравнительный анализ показал, что существует тесная корреляционная связь как между хронологиями одного вида, так и разных видов. 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 между хронологиями сосны кедровой ($r = 0.29$, $p < 0.05$).

Оценка влияния климатических факторов на радиальный прирост хвойных показал, что минимальные температуры июня значимо ($r = 0.33$ – 0.34 при $p < 0.05$) влияют на радиальный прирост лиственницы с участков Кайдынского и Центрального хребтов (Таблица 3). Повышение минимальных температур апреля и июня негативно сказывается на радиальном приросте кедра ($r = -0.29$ и -0.30 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.

Таблица 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 южный макросклон	LAR		0.34		0.42				
	PINS	-0.29	-0.30					0.28	
	PIN			0.30			0.28	0.35	
	PIN					0.33			0.29
Центральный хребет	PIC			0.30*					
	PS			0.42					
	PIN								
	LAR		0.33						-0.29

*Примечание. LAR – *Larix sibirica*, PINS (PS)- *Pinus sibirica*, PIN – *Pinus sylvestris*, PIC – *Picea obovate*.

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 на участке Центрального хребта ($r = 0.42-0.30$ соответственно при $p < 0.05$). Радиальный прирост лиственницы с сев.-вост. макросклона лимитируется температурой июня ($r = 0.42$ при $p < 0.05$).

Влияние количества осадков на рост разных видов 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 сев.-вост. макросклона 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.

Подобное разнообразие реакции у разных видов дает основание говорить о разнонаправленном накоплении углерода (через пересчет продукции) 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) на биомассу живых деревьев приходится от 80 до 99 % (в зависимости от плотности древостоя). А наибольший вклад в общую продукцию углерода живых деревьев вносит древесина сосны обыкновенной и лиственницы сибирской ($210-250\text{ C mass (kg m}^{-3}\text{)}$ 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 (Рисунок 18), 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.

Реакция радиального прироста хвойных на примере многозонального высотного трансекта рассмотрена для видов *Larix sibirica*, *Pinus sylvestris* (либо *Pinus sibirica* в высокогорье), произрастающих вдоль всего трансекта от равнинных до высокогорных экосистем Западного Саяна (КНАК) и имеющего перепад высот от 600 м н. у. м. (лесостепь) до 1863 м н. у. м. (высокогорье) с промежуточным участком горной тайги.

Практически все хронологии отражают увеличение индексов прироста последней трети XX века, наиболее выраженное для 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 характерен только для высокогорных условий.

ДКХ 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 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.

Динамика радиального прироста анализируемых хронологий с основными параметрами климата имеет свою особенность для разных участков лесорастительных зон. 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.

На примере полученных взаимосвязей прироста основных хвойных видов высотного трансекта и климатических параметров (осадки, температуры) просматривается смена лимитирующих факторов прироста (Рисунок 19). Ранее сходные результаты были получены для сосновых боров Минусинской котловины и лиственницы высокогорных районов Тывы (Магда, 2003).

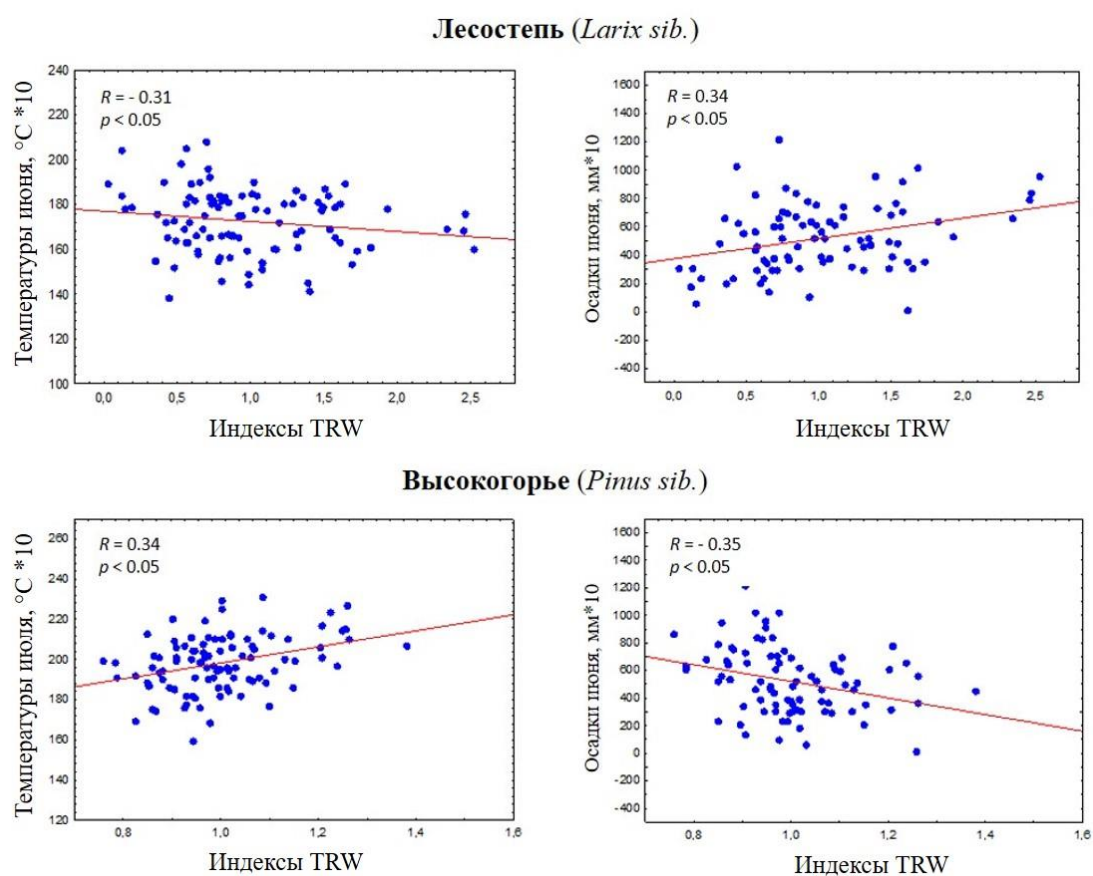


Рисунок 16. Пример смены лимитирующих радиальный прирост лиственницы сибирской и сосны сибирской (кедровой) факторов на крайних по условиям роста участках за период 1930–2002.

Использование фенологических рядов наблюдения при оценке влияния климата на биосистемы рассмотрено как на примере отдельного участка Восточного Саяна, так и при его включении в крупномасштабный анализ реакции феноиндикаторов на глобальные изменения климата.

Для двух видов хвойных показана динамика начальных фенологических фаз (распускание почек - $v(2)$, разворачивания хвои - $v(2)$, полное разворачивание хвои $v(31)$)

развития ассимилирующего аппарата сосны обыкновенной и лиственницы сибирской в зависимости от климатических факторов за период наблюдений с 1946 по 2020 год в условиях среднегорной тайги (ST).

Отмечено, что начиная с 1970-х и вплоть по 2005 года наблюдались ярко выраженные тренды сдвига сроков наступления начальных фенологических фаз на более ранние даты для обоих видов. Фазы v_2 и v_2 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 v_{31} , 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. 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 гг.) до 13 ± 10.9 (после 2000-х гг.), в период между этими годами сроки межфазового перехода сократились до 7.3 ± 5.6 дней.

Влияние погодных условий конкретных лет значимо выражено в корреляционных связях начальных фенологических фаз вегетационного сезона с параметрами климата (Таблица 4).

Таблица 4. Коэффициенты корреляции Пирсона разных фенофаз хвойных с температурой (Т) и осадками (Р) 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)
Т апреля	-0.21	-0.68	-0.24	-0.48	0.02	-0.29
Т мая	-0.44	-0.18	-0.49	-0.23	-0.56	-0.54
Т июня	-0.19	-0.23	-0.28	-0.17	0.03	-0.09
Т > 0 °C	-0.05	-0.58	-0.05	-0.38	-0.04	-0.22
Т > 5 °C	-0.16	-0.47	-0.12	-0.27	-0.19	-0.48
Р апреля	0.28	0.46	0.29	0.39	0.14	0.17
Р мая	0.18	0.08	0.13	0.21	0.01	0.21
Р июня	-0.11	0.03	-0.29	0.20	-0.29	-0.10

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°C и 5°C . В то же время увеличение количества осадков в апреле положительно связано с фенологическими датами распускания почек и начала разворачивания хвои у лиственницы.

Анализ данных натурных исследований и моделирования сезонов роста сосны обыкновенной (Shishov et al., 2016; Tykhov et al., 2019) показало хорошее соответствие (значимое при $p < 0.001$) между расчетными рядами дат начала вегетационного периода (SoS) и наблюдаемой фазой начала разворачивания хвои $v2$ на уровне $r = 0.44$, для $n=56$.

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 (Рисунок 17).

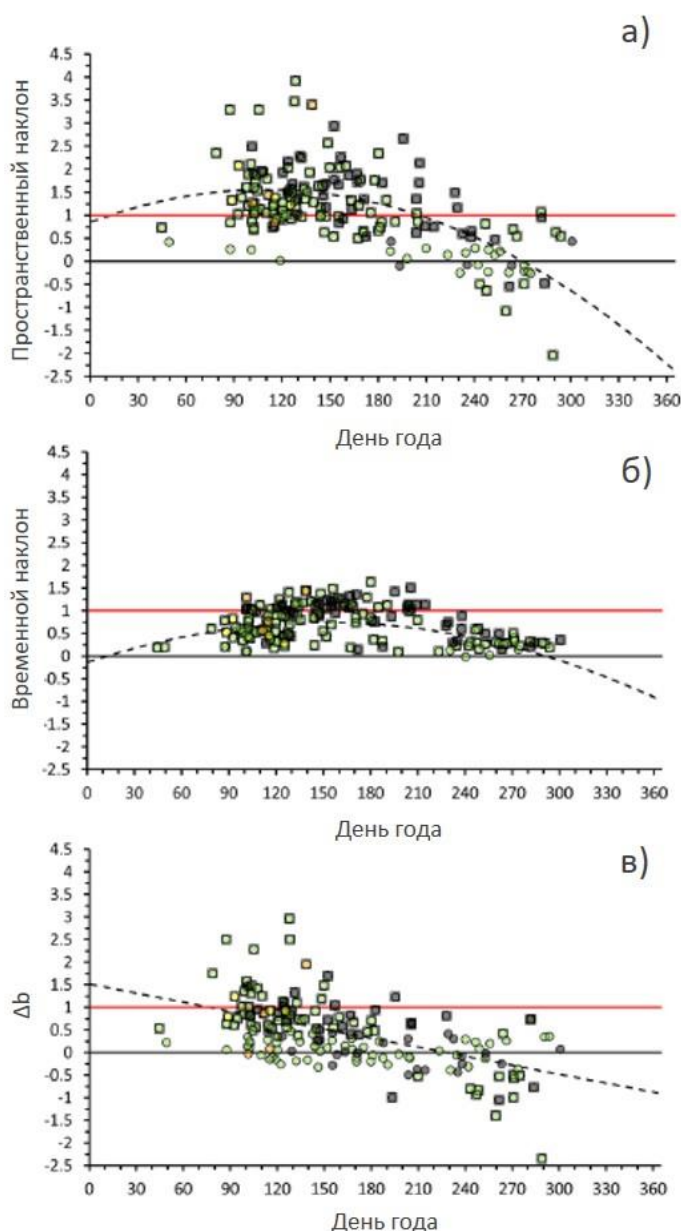


Рисунок 17. Связь между средней продолжительностью события (день в году) и наклоном фенологии в даты достижения определенных сумм градус-день.

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).

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.

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 $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$ в древесных кольцах лиственницы, 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 $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$, 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 изотопов 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 фактора (температура, осадки) 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 ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых научных изданиях, входящих в Перечень ВАК (и приравненных к ним)

1. Schulze, E.D. Net ecosystem productivity and peat accumulation in a Siberian Aapa mire / Schulze E.D., Prokuschkin A., Arneth A., **Knorre A.**, Vaganov E.A. // *Tellus, series B.* – 2002. – 54(5). – P.531-536.
2. **Кнорре, А.А.** Теоретико-экспериментальный способ оценки аккумуляции углерода в болотных экосистемах / Кнорре А.А., Ваганов Е.А., Шашкин А.В., Шульце Э.-Д. // *ДАН.* – 2003. – № 388(1). – С.135-137.
3. **Кнорре, А.А.** Особенности роста мха *Hylocomium splendens* (Hedw.) Br. Et Sch. и оценка его годичной продукции в северных экосистемах / Кнорре А.А., Ваганов Е.А. // *Растительные ресурсы.* – 2005. – №4. – С. 12-22.
4. **Кнорре, А.А.** Использование измерений радиального прироста для оценки годичной продукции древостоев / Кнорре А.А., Кирдянов А.В., Круглов В.Б., Силкин П.П. // *Вестник КГУ.* – 2005. – №5. – С. 74-79.
5. Кирдянов, А.В. Региональные особенности климатической реакции радиального прироста лиственницы на севере средней Сибири и на Урале / Кирдянов А.В., Силкин П.П., **Кнорре А.А.**, Круглов В.Б. // *Вестник КГУ.* – 2005. – №5. – С. 79-85.
6. Силкин, П.П. Коррекция измерений толщины клеточной стенки в переходной зоне годичных колец лиственницы / Силкин П.П., Кирдянов А.В., Круглов В.Б., **Кнорре А.А.** // *Вестник КГУ.* – 2005. – №5. – С. 85-89.
7. **Кнорре, А.А.** Изменчивость видового разнообразия и надземной биомассы вдоль высотного трансекта северо-западной оконечности гор Путорана / Кнорре А.А., Кирдянов А.В., Федотова Е.В., Наурзбаев М.М. // *География и природные ресурсы.* – 2006. – №3. – С. 75-81.
8. Прокушкин, А.С. Продуктивность мхов и накопление органического вещества в подстилке лиственничника сфагнового в криолитозоне / Прокушкин А.С., **Кнорре А.А.**, Кирдянов А.В., Шульце Е.-Д. // *Экология.* – 2006. – №4. – С. 252-260.
9. **Knorre, A.A.** Climatically induced inter-annual variations of productivity of aboveground biomass in forest-tundra and northern taiga of Central Siberia / Knorre A.A., Kirdyanov A.V., Vaganov E.A. // *Oecologia.* – 2006. – V. 147. – P. 86-95. doi: 10.1007/s00442-005-0248-4.
10. **Кнорре, А.А.** Климатически обусловленная изменчивость годичной продукции надземной фитомассы высокоширотных экосистем центральной Сибири / Кнорре А.А., Кирдянов А.В., Ваганов Е.А. // *Растительные ресурсы.* – 2007. – Т.43. – № 1. – С.3-17.
11. Кирдянов, А.В. Многолетняя мерзлота как фактор, определяющий продуктивность лесов / Кирдянов А.В., **Кнорре А.А.**, Прокушкин А.С. // *Лесное хоз-во.* – 2008. – №3. – С. 13-14.
12. **Кнорре, А.А.** Оценка скорости подъема мерзлоты в лиственничниках криолитозоны центральной Эвенкии методами дендрохронологии / Кнорре А.А., Кирдянов А.В., Прокушкин А.С. // *Лесоведение.* – 2009. – №2. – С.77-80.
13. Sidorova, O. V. Do larch trees respond to a slowly developing water shortage in the North of Central Siberia? / O. V. Sidorova, R.T. W. Siegwolf, M. Saurer, A. V. Shashkin, **A. A.**

- Knorre**, A. S. Prokushkin, A. V. Kirdyanov // *Oecologia*. – 2009. – V. 161 (4). – P. 825-835. doi: 10.1007/s00442-009-1411-0.
14. **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 / Knorre A.A., R. Siegwolf, M. Saurer, O. V. Sidorova, E.A. Vaganov and A. V. Kirdyanov // *J. Geophys. Res.* – 2010. – V. 115 (G3). doi:10.1029/2009JG000930.
 15. Герасимова, О.В. Дендроклиматический анализ в природном парке Ергаки / Герасимова, О.В., Жарников З.Ю., **Кнорре А.А.**, Мыглан В.С. // *Журнал СФУ*. – 2010. – Т.3. – № 1. – С.18-30.
 16. Kirdyanov, A.V. 20th century tree-line advance and vegetation changes along an altitudinal transect in the Putorana Mountains, northern Siberia / Kirdyanov A.V., F. Hagerdon, **A.A. Knorre**, E.V. Fedotova, E.A. Vaganov, M.M. Naurzbaev, P.A. Moiseev, A. Rigling // *Boreas*. – 2011. – V. 41 (1). – P. 56-67. doi: 10.1111/j.1502-3885.2011.00214.x.
 17. Карпенко, Л.В. Растительный покров и стратиграфия торфяной залежи болот в долине Нижней Тунгуски / Карпенко Л.В., **Кнорре А.А.** // *География и природные ресурсы*. – 2011. – №2. – С. 97-100.
 18. Бабушкина, Е.А. Трансформация климатического отклика в радиальном приросте деревьев микроэкологическими условиями их произрастания / Бабушкина Е.А., **Кнорре А.А.**, Ваганов Е.А., Брюханова М.В. // *География и природные ресурсы*. – 2011. – №1. – С.159-166.
 19. Тихонова, И.В. Вклад генотипических и метеорологических факторов в изменчивость годовых приростов древесины на клоновой плантации сосны / Тихонова И.В., Тараканов В.В., **Кнорре А.А.** // *Экология*. – 2012. – № 3. – С. 163–169.
 20. Ваганов, Е. А. Дендрохронология элементного состава как перспективное направление биогеохимии / Ваганов, Е. А., Грачев А. М., Шишов В. В., Панюшкина И. П., Левит С. У., **Кнорре А. А.**, Чебыкин Е. П., Меняйло О. В. // *ДАН*. – 2013. – Т. 453. – № 6. – С. 1–5. doi: 10.7868/S0869565213360279.
 21. Grachev, A.M. Methodology for Development of a 600-Year Tree-Ring Multi-Element Record for Larch from the Taymir Peninsula, Russia / Grachev A.M., Vaganov E.A., Leavitt S.W., Panyushkina I.P., Chebykin E.P., Shishov V.V., Zhuchenko N.A., **Knorre A.A.**, Hughes M.K. and Naurzbaev M.M. // *Journal of Siberian Federal University*. – 2013. – *Biology* 1 (6). – P. 61-72.
 22. Гродницкая, И. Д. Микробная активность торфяных почв заболоченных лиственничников и болота в криолитозоне Центральной Эвенкии / Гродницкая И. Д., Карпенко Л. В., **Кнорре А. А.**, Сырцов С. Н. // *Почвоведение*. – 2013. – № 1. – С. 1–13.
 23. Кирдянов, А.В. Динамика усыхания лиственницы сибирской в зоне влияния техногенных эмиссий предприятий Норильского промышленного района / Кирдянов А.В., Мыглан В.С., Пименов А.В., **Кнорре А.А.**, Экарт А.К., Ваганов Е.А. // *Сибирский экологический журнал*. – 2014. – №6. – С.945-952.
 24. Gavrikov, V. L. How much carbon can the Siberian boreal taiga store: a case study of partitioning among the above-ground and soil pools / Gavrikov V. L., R.A. Sharafutdinov, **A. A. Knorre**, N. V. Pakharkova, O. M. Shabalina, I. N. Bezkorovaynaya, I. V. Borisova, M. G. Erunova, R. G. Khlebopros // *Journal of Forestry Research*. – 2015. – V. 27 (4). – P. 907–912. doi: 10.1007/s1 1676-015-0189-7.

25. Hellmann, L. Timber logging in central Siberia is the main source for recent Arctic driftwood / Hellmann, L., Tegel W., Kirdyanov A.V., Eggertsson Ó., Esper J., Agafonov L., Nikolaev A.N., **Knorre A.A.**, Myglan V.S., Churakova (Sidorova) O., Schweingruber F.H., Nievergelt D.A., Büntgen V. and U. // *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. – 2015. – Vol. 47 (3). – P. 449–460.
26. Panushkina, I.P. Trends in elemental concentrations of tree rings from the Siberian Arctic / Panushkina, I.P., V.V. Shishov, A. M. Grachev, **A.A. Knorre**, A.V. Kirdyanov, S. W. Leavitt, E.A. Vaganov, E.P. Chebykin, N.A. Zhuchenko, and M.K. Hughes // *Tree-ring research*. – 2016. – Vol. 72(2). – P. 67-77. doi: <http://dx.doi.org/10.3959/1536-1098-72.02.67>.
27. Shestakova, T. A. Forests synchronize their growth in contrasting Eurasian regions in response to climate warming / Shestakova T. A., E. Gutiérrez., A.V. Kirdyanov, J. J. Camarero, M. Génova, **A. A. Knorre**, J. C. Linares, V. R. de Dios, R. Sánchez-Salguero, J. Voltas // *PNAS*. – 2016. – Vol. 113 (3). – P. 662-667.
28. Gavrikov, V.L. Estimating carbon content using two methods for spatial averaging: a case study within complex, native Siberian forests / Gavrikov, V.L., Erunova, M.G., Mitev, A.R., Sharafutdinov, R.A. & Knorre, A.A. // *Applied GIS*. – 2017. – V. 13(1). – P. 1-15.
29. **Knorre, A. A.** Tree ring-based reconstruction of the long-term influence of wildfires on permafrost active layer dynamics in Central Siberia / Knorre A. A., A. V. Kirdyanov, A. S. Prokushkin, P. J. Krusic U. Büntgen // *Science of the Total Environment*. – 2019. – V. 652. – P. 314-319.
30. Калинина, Е. В. Сезонное формирование годичных колец лиственницы сибирской и сосны обыкновенной в зоне южной тайги Средней Сибири / Калинина Е. В., **А. А. Knorre**, М. В. Фонти, Е. А. Ваганов // *Экология*. – 2019. – № 3. – С. 182-188.
31. Delgado, M. Differences in spatial versus temporal reaction norms for spring and autumn phenological events / Delgado M, Roslin T, Tikhonov G, Meyke E, Lo C, Gurarie E... **Knorre, A** et al. // *Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS)*. – 2020. – V. 117 (49). – P. 31249-31258. doi: 10.1073/pnas.2002713117.
32. Kirdyanov, A.V. Long-term ecological consequences of forest fires in the continuous permafrost zone of Siberia / Kirdyanov A.V., Saurer M., Siegwolf R., **Knorre A.A.**, Prokushkin A.S., Churakova (Sidorova) O.V., Fonti M.V., Büntgen U. // *Environ. Res. Lett.* – 2020. – V. 15 (034061).
33. Kirdyanov, A. V. Ecological and conceptual consequences of Arctic pollution / Kirdyanov A. V., 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 and U. Buntgen // *Ecology Letters*. – 2020. – V. 23. – P. 1827-1837. doi: 10.1111/ele.13611.
34. Ovaskainen, O. Chronicles of Nature Calendar: A long-term and large-scale multitaxon database on phenology / Ovaskainen, O., Meyke, E., Lo, C., Tikhonov, G., Delgado, M., Roslin, T., ... **Knorre, A.** et al. // *Scientific Data*. – 2020. – V. 7 (47).
35. Churakova (Sidorova), O. V. Response of Temperature-limited Forests to Recent Moisture Changes Derived from Tree-ring Stable Carbon Isotopes / Churakova (Sidorova) O. V., M. V. Fonti, R. T. W. Siegwolf, A. V. Kirdyanov, **A. A. Knorre**, T. V. Trushkina, V. S. Myglan, E. A. Vaganov and M. Saurer // *Russian Journal of Ecology*. – 2021. – V. 52 (5). – P. 368-375.

36. Arzac, A. Phenological shifts compensate warming-induced drought stress in southern Siberian Scots pines / Arzac A., · I. Tychkov, · A. Rubtsov, · M.A. Tabakova, · R. Brezhnev, N. Koshurnikova, · **A. Knorre**, · U. Büntgen // European Journal of Forest Research. – 2021. – V. 140. – P. 1487-1498. doi: 10.1007/s10342-021-01412-w.
37. Roslin, T. Phenological shifts of abiotic events, producers and consumers across a continent / Tomas Roslin, Laura Antão, [...**A. Knorre**...], Otso Ovaskainen // Nature Climate Change. – 2021. – V. 11. – P. 241-248. doi: 10.1038/s41558-020-00967-7.

Монографии и главы в коллективных монографиях

1. Бляхарчук, Т.А. Климатическая обусловленность разнообразия флоры и растительного покрова Алтае-Саянского экорегиона / Бляхарчук Т.А., Куприянов А.Н., Артемов И.А., **Кнорре А.А.** //Изменение климата и биоразнообразие российской части Алтае-Саянского экорегиона. Под ред. Н.Н. Михайлова. – Красноярск, 2013. – С. 161-200. ISBN 978-5-904314-69-9 (РИНЦ).
2. Гавриков, В. Л. Комплексная оценка углероддепонирующей функции сложных естественных лесов заповедника «Столбы»: монография / Гавриков В. Л., Шабалина О. М., Шарафутдинов Р. А., **Кнорре А. А.**, Безкоровайная И. Н., Борисова И. В., Ерунова М. Г., Митев А. Р., Пахарькова Н. В. – Красноярск: Сиб. федер. ун-т, 2018 – 160 с (РИНЦ).