

УДК 630.181.22.+630.181.65 +574.4+ 630*231

ДИНАМИКА ПОДГОЛЬЦОВЫХ ДРЕВОСТОЕВ НА СКЛОНАХ СЕРЕБРЯНСКОГО КАМНЯ (СЕВЕРНЫЙ УРАЛ) В ПОСЛЕДНИЕ СТОЛЕТИЯ

П.А. Моисеев², А.А. Бартыш¹, А.В. Горяева¹,
Н.Б. Кошкина², З.Я. Нагимов¹, В.А. Галакоз³

¹Уральский государственный лесотехнический университет, Екатеринбург, Россия

²Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия

³Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург, Россия

В пределах подгольцового пояса Серебрянского Камня (Северный Урал) изучены различия в составе, структуре, высотном положении древостоев и характеристиках шишек и семян урожая 2005 г доминирующей здесь (85%) *Larix sibirica* Ledeb., *Betula tortuosa* Ledeb., вторая по встречаемости порода (10%), приурочена в основном к нижней и средней части пояса. Участие *Picea obovata* Ledeb., *Pinus sibirica* (Rupr.) Mayr. и *Abies sibirica* Ledeb. в образовании древостоев невелико (2, 2,3 и 0,3% соответственно). При анализе таксационных показателей древостоев отмечено, что от нижней к верхней части пояса происходит значительное уменьшение (2,5-3 раза) средних значений диаметра на высоте груди (с 15,7 до 4,6 см), высоты (с 5,7 до 2 м), диаметра кроны (с 2,9 до 1,1 м) и возраста лиственниц (с 174 до 58).

Массовое заселение лиственницей нижних частей пояса происходило в 1770-1820 (37% деревьев, произрастающих в настоящее время) и 1880-1940 гг. (22%). Появление самых старых стволов берез здесь датируется началом 1860 гг., однако массовое ее заселение происходило в 1890-1935 гг. (40%), и 1945-1995 гг. (52%). Кедр и ель начали заселять эту часть пояса с начала 19 века, но их доля в составе так и осталась не высокой. Интенсивное заселение лиственницей средних частей пояса происходило в 1885-1960 гг. В конце 19 и начале 20 веков началось заселение этой части елью, кедром и березой, однако достаточно интенсивным этот процесс стал с середины 20 века. Активное внедрение лиственницы в сообщества верхней части пояса наблюдалось в 1940-1995 гг., когда появилось 83% деревьев. Ель, кедр и береза в этой части в основной своей массе появились позже и практически одновременно – в 1975-2000 гг.

В целом, результаты исследований показали, что с конца XVIII века и до нашего времени верхняя граница леса сместилась вверх по склону примерно на 100 м высоты. Из довольно большого числа древесных видов наиболее активно в последнем столетии внедрялась в состав лиственничных древостоев нижней части пояса береза извилистая. Это по нашему мнению связано с потеплением и увлажнением климата в последнем столетии, вызвавшим улучшение условий для возобновления и выживания березы в этой части пояса и ухудшение условий для выживания подростка лиственницы (из-за большого снегонакопления), не смотря на достаточно высокий процент всхожести ее семян (20-40%) здесь.

Ключевые слова: структура древостоев, размеры шишек и количество семян *Larix sibirica*, верхняя граница леса, изменения климата, Северный Урал

Differences in the composition, structure, altitudinal position of stands and characteristics of the mast 2005 year cones and seeds of dominated (85%) here *Larix sibirica* Ledeb. were studied at the subgoltzy belt in the Serebryanskii Kamen' (the North Urals). *Betula tortuosa* Ledeb., second by domination (10%), grows mainly in low and middle part of belt. Participation of *Picea obovata* Ledeb., *Pinus sibirica* (Rupr.) Mayr. and *Abies sibirica* Ledeb. in stands formation is insignificant (2, 2.3, 0.3% accordingly). By analysis of stands features it were marked, that from low to high part of the belt there are significant decreasing of larches diameters on breast height (from 15.7 to 4.6 cm), heights (from 5.7 to 2.0 m), crown diameters (from 2.9 to 1.1 m) and ages (from 174 to 58).

In low part of the belt intensive larches establishment were in 1770-1815 (37% of trees growing in present) and 1880-1940 yrs (22%). The birches oldest trunks appearance were dated by beginning of 1860 yrs here. However, mass establishment of birch were in 1895-1935 гг. (40%) and 1945-1995 yrs (52%). Stone pine and spruce started to occupy this part of belt since the beginning of 19 century, but their share in composition is still very low. In the middle part of the belt larches establishment were in 1885-1960 yrs. In the end of 19th and the beginning of 20th centuries spruce, stone pine and birch started to occupy this part, but this process became especially intensive since the middle of 20th century. In the high part of the belt larches establishment were in 1940-1995 yrs, when appeared 83% of trees. Spruce, stone pine and birch appeared here later and simultaneously in 1975-2000 yrs.

On the whole, the results of our studies show that the treeline shifted upward on about 100 m of altitude since the end of 18th century. Among a fairly larger number of tree species growing in the subgoltzy belt, the birch incorporated most actively in the last century in structure of the larch stands situated in the low part of the belt. These changes are explained by climate warming and increasing humidity in the last century, which improve condition for regeneration and survival of the birches stems and deteriorate condition for larch sapling survival (due to greater snow accumulation), in spite of quite high germination capacity of larch seeds (20-40%) here.

Key words: stands structure, size and seeds number of *Larix sibirica* cones, mountain treeline, climate changes, North Urals

*Работа выполнена благодаря финансовой поддержке международного проекта ИНТАС-01-0052 и РФФИ-05-04-48466.

ТЕОРЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

Одной из важнейших научных проблем последних десятилетий стало изучение реакции экосистем и их отдельных компонентов на наблюдаемое в настоящее время значительное изменение климата нашей планеты. Особенно актуально проведение таких исследований в высокогорных лесотундровых экосистемах, где само существование древесных видов определяется суровыми климатическими условиями, и поэтому реакция их на изменение климата наиболее четко выражена (Holtmeier, 2003; Kullman, 2001).

В 20 веке усиление процесса лесовозобновления и увеличение сомкнутости редколесий и криволесий чуть ниже верхней границы леса было отмечено в различных районах мира (Kearney, 1982; Lavoie, Payette, 1992; Jakubos, Romme, 1993; Taylor, 1995; Woodward et al., 1995; Lloyd, Graumlich, 1997; Kullman, 2001). Выявлен факт расселения подроста выше границы леса и ее продвижение вверх на 30–80 м высоты в течение последних 60–80 лет на Южном (Моисеев и др., 2004) и Полярном Урале (Шиятов и др., 2005).

Капралов Д.С. и др. (2006), проанализировав аэрофотоснимки, ландшафтные фотографии и описания верхней границы леса в 1956 и 2005 гг., пришли к выводу о том, что за последние 50 лет произошло поднятие (в среднем на 40 м высоты) и изменение состава и структуры верхней границы мелколесий в горах Северного Урала (Тылайско-Конжаковский-Серебрянский горный массив). Однако, остается не ясным, когда начались подобные изменения (200, 100 или 50 лет назад), что произошло с верхней границей отдельных групп деревьев и сомкнутых лесов (граница мелколесий занимает промежуточное положение) и каков механизм этих изменений. Для выяснения поставленных вопросов вдоль высотного градиента в пределах подгольцового пояса Серебрянского Камня нами исследованы: состав и структура древостоев; размеры и вес шишек лиственницы (доминирующего здесь вида), количество и качество семян в них; количество и состояние подроста; максимальную мощность снежного покрова; температуру почвы и воздуха.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Тылайско-Конжаковско-Серебрянский горный массив (59°30' – 59°40' с. ш., 59°00' – 59°20' в. д.) расположен в южной части средневысотных североуральских горных хребтов на границе Северного и Среднего Урала. Климат района является холодным, избыточно влажным и характеризуется коротким и умеренно теплым летом, длинной и холодной зимой, очень ранним установлением снежного покрова (с конца сентября). Годовое количество осадков в горно-таежном поясе – 500–700 мм, а в выше лежащих поясах увеличивается и достигает 1200 мм. Средняя скорость ветра в течение года колеблется от 2,4 до 4,5 м/с и увеличивается с высотой до 8–9 м/с в гольцовой части, где не редки ветры со скоростью выше 15 м/с. Горно-лесной пояс поднимается

до высоты 850–900 м н. у. м., где преобладают темнохвойные леса с господством ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) и кедра сибирского (*Pinus sibirica* (Rupr.) Mayr.). От 900 до 1000 м расположен подгольцовый пояс, где произрастают эти же виды. Он представлен в нижней части куртинами сомкнутых лесов в сочетании с горными лугами, выше – островными мелколесьями и низкотравными пустошами и в самой верхней части – отдельными группами деревьев на фоне горно-тундровых сообществ. На склонах Серебрянского Камня к таежным доминантам присоединяется лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.), образующая редкостойные сообщества. Широко распространенная в горных лесах береза пушистая заменяется близкородственным видом березой извилистой (*Betula tortuosa* Ledeb.). Верхнюю часть гор (выше 1000 м) занимает горно-тундровый пояс.

В течение 2003–2004 гг. для характеристики древостоев на северо-западном, северном и юго-восточном склонах Серебрянского Камня было заложено 33 пробных площадей размером 20 на 20 м (общей площадью 1,32 га) по 2–5 в нижней (около 905 м над ур. м.), средней (около 950 м) и верхней (около 1000 м) частях подгольцового пояса. На каждой пробной площади для каждого живого или усохшего дерева определялись следующие характеристики: номер, точное местоположение, происхождение, форма дерева, высота, диаметр ствола у основания и на высоте 1,3 м, диаметр проекции кроны по двум направлениям, протяженность кроны, оценку состояния.

На всех рабочих (верхний левый и нижний правый угол) мезоплощадках 10 на 10 м у каждого живого дерева толще 5 см брали буровой образец древесины (кern) на высоте 25 см от основания с целью определения его возраста, а у усохшего – выпиливали диск у основания ствола и на высоте пня (25 см). На этих же площадках у каждого молодого дерева (ствола) (высотой более 0,2 м и с диаметром у основания менее 5 см) на уровне корневой шейки и на высоте 20–30 см от основания с помощью ножовки брали поперечные диски. Для учета возобновления в пределах каждой пробной площади на двух взаимно перпендикулярных центральных линиях двух мониторинговых мезоплощадок (10 на 10 м), противоположенных рабочим, было заложено по 4 микроплощадки размером 1 на 1 м (всего 16 на пробную площадь).

После определения возраста на всех макроплощадках устанавливались средние значения таксационных показателей деревьев: диаметры у основания и на высоте 1,3 м, высота ствола, возраст, диаметр кроны. Затем все деревья на площадках были сгруппированы на одноствольные и многоствольные, а каждая группа – разделена на 1-летние возрастные группы. Таким образом, для каждого года временной шкалы от 1760 до 2000 года было известно общее количество деревьев. На основе этих данных была построена кривая изменения количества деревьев лиственницы сибирской, ели сибирской, сосны сибирской и березы извилистой по годам появле-

ния.

Осенью 2005 года на северном, юго-западном и юго-восточном склонах г. Серебрянский Камень в нижней, средней и верхней частях подгольцового пояса были собраны образцы шишек с 10 деревьев лиственницы сибирской (с каждого дерева по 50 шишек). Шишки с каждого дерева собирались раздельно. Общая выборка составила 4500 шишек. В лабораторных условиях заготовленные образцы были высушены при температуре 25–30°C, а затем были определены длина, ширина, вес каждой шишки; количество и вес семян. Всхожесть семян определялась в соответствии с ГОСТом 13056.6-97.

С июля 2004 по сентябрь 2005 г для ежечасных измерений температуры были установлено 9 автономных датчиков (ТВ132-20+50 StowAway Tidbit) в кроне деревьев (на высоте 2 м от поверхности земли) в верхней, средней и нижней частях пояса на юго-восточном и северном склонах. На основе полученных данных были вычислены средние температуры отдельных месяцев. В марте 2005 г на юго-восточном склоне были проведены снегомерные работы.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Состав и структура древостоев. Как видно из данных таблицы 1 в пределах подгольцового пояса Серебрянского Камня доминирующей породой яв-

ляется лиственница (85% по площади сечения стволов). Причем она в основном представлена одноствольными деревьями (90%). Береза, вторая по встречаемости порода (10%), приурочена к нижней и средней части и имеет значительную долю многоствольных деревьев. Участие ели в образовании древостоев невелико (2%). Доля этой породы равномерно уменьшается с высотой (от 5 до 1%). Она, в основном, как и лиственница, представлена деревьями одноствольной формы. Кедр (2,3%) преимущественно представлен в верхней части пояса, в то время как пихта встречается лишь в нижней части (0,3%), и в половине случаев в многоствольной форме.

Данные таблицы 2 свидетельствуют о значительном изменении морфометрических параметров древостоев лиственницы, по мере увеличения высоты над уровнем моря. Средние значения диаметра, высоты, диаметра кроны, возраста деревьев уменьшаются примерно в три раза от нижней части подгольцового пояса к верхней, а сумма площадей проективного покрытия крон – в 4 раза. Наибольшее количество стволов отмечено на среднем уровне. Некоторое возрастание процента здоровых стволов с увеличением высоты над уровнем моря связано с уменьшением возраста деревьев в этом направлении и, видимо, поэтому снижением доли сухостойных и усыхающих стволов.

Таблица 1 – Долевое участие древесных пород в составе подгольцовых древостоев

| Часть пояса | Порода | | | | Всего | |
|--|-------------|------|------|-------|-------|--------|
| | лиственница | ель | кедр | пихта | | береза |
| Рассчитанное через сумму площадей сечений стволов на высоте 1,3 м | | | | | | |
| Верхняя | 96 | 1 | 2 | 0 | 0 | 100 |
| Средняя | 88 | 0 | 1 | 0 | 11 | 100 |
| Нижняя | 71 | 5 | 4 | 1 | 19 | 100 |
| В целом по поясу | 85,3 | 2,0 | 2,3 | 0,3 | 10,0 | 100 |
| Доля одноствольной формы | 90 | 90 | 92 | 47 | 82 | 88 |
| Рассчитанное через количество стволов | | | | | | |
| Верхняя | 49 | 8 | 39 | 1 | 4 | 100 |
| Средняя | 45 | 11 | 6 | 7 | 32 | 100 |
| Нижняя | 26 | 14 | 8 | 19 | 33 | 100 |
| В целом по поясу | 40,5 | 11,0 | 17,0 | 8,5 | 23,0 | 100 |
| Доля одноствольной формы | 81 | 91 | 94 | 66 | 83 | 84 |

Таблица 2 – Основные таксационные характеристики древостоев лиственницы сибирской в различных частях подгольцового пояса г. Серебрянский Камень

| Показатель | Часть пояса | | |
|---|-------------|----------|----------|
| | нижняя | средняя | верхняя |
| Высота над уровнем моря, м | 905 | 950 | 1005 |
| Средний диаметр у основания, см | 20,4±0,6 | 9,6±0,2 | 6,7±0,2 |
| Максимальный диаметр у основания, см | 62,1 | 31,6 | 23,0 |
| Средний диаметр на высоте 1,3 м, см | 15,7±0,5 | 7,4±0,2 | 4,6±0,2 |
| Максимальный диаметр на высоте 1,3 м, см | 44,6 | 21,5 | 21,7 |
| Средняя высота, м | 5,7±0,2 | 3,0±0,1 | 2,0±0,1 |
| Максимальная высота, м | 12,5 | 8,5 | 6,0 |
| Средний возраст, лет | 174±5 | 93±2 | 58±2 |
| Максимальный возраст, лет | 331 | 345 | 211 |
| Высота до кроны, м | 1,4±0,06 | 0,7±0,02 | 0,3±0,01 |
| Средний диаметр кроны, м | 2,9±0,09 | 1,7±0,05 | 1,1±0,04 |
| Максимальный диаметр кроны, см | 8,6 | 7,0 | 5,9 |
| Число стволов выше 20 см, шт./га | 741 | 1514 | 868 |
| Сумма площадей проективного покрытия крон, м ² /га | 5694 | 4956 | 1506 |
| Процент мертвых или усыхающих стволов | 16,2 | 15,6 | 3,5 |
| Процент поврежденных стволов | 18,2 | 15,9 | 12,5 |
| Процент здоровых стволов | 65,6 | 68,5 | 83,9 |

Сравнительный анализ возрастной структуры древостоев лиственницы разных склонов и частей подгольцового пояса позволил выявить общие закономерности в смещении верхней гра-

ницы леса (в данном случае, заселения выше расположенных высотных уровней) и специфики этого процесса, связанной с экспозицией склонов.

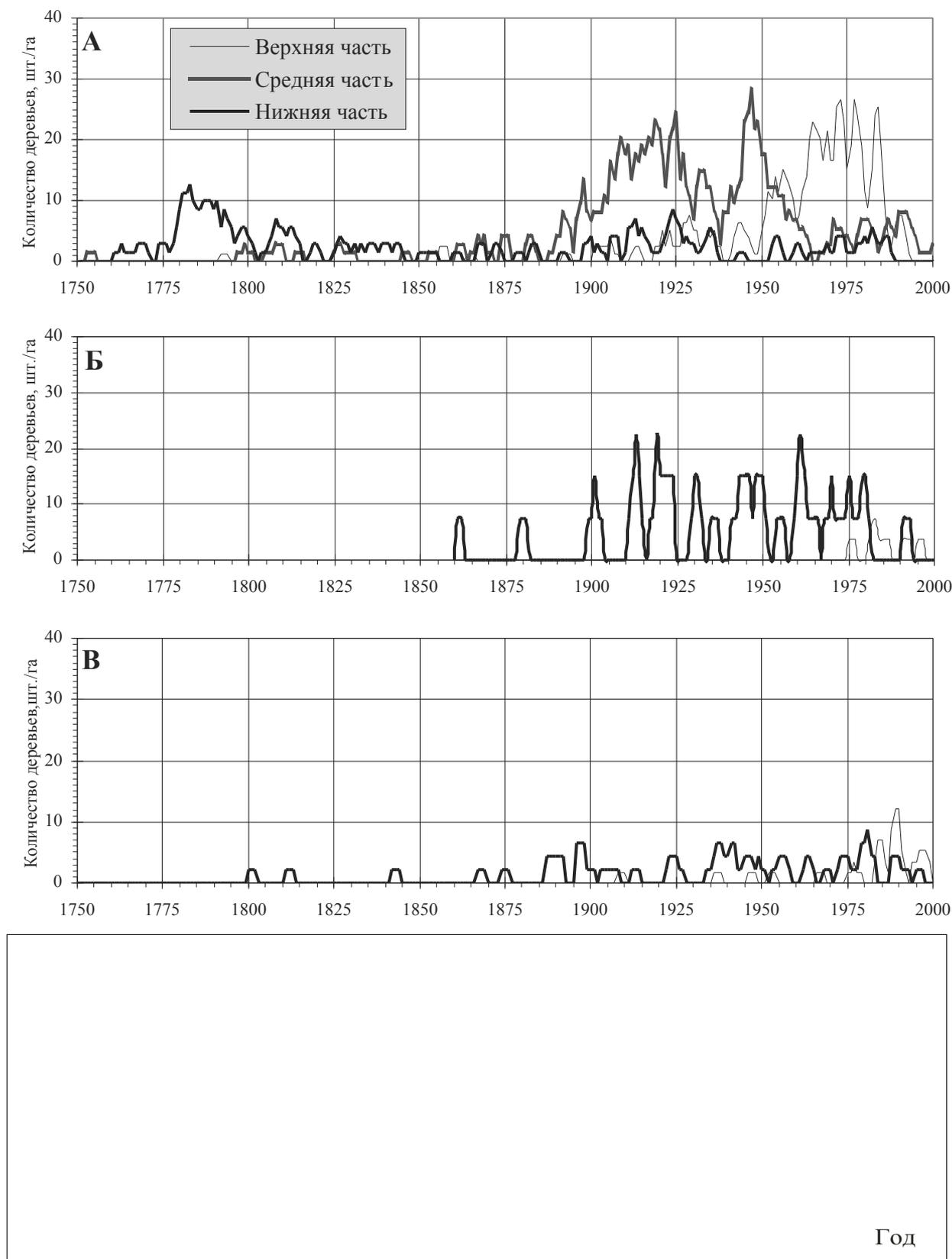


Рисунок 1 – Распределение количества деревьев лиственницы (А), березы извилистой (Б), ели (В), кедра (Г) одностовольной формы по периодам их появления на склонах Серебрянского Камня

Выявлено, что заселение нижних частей подгольцового пояса лиственницей происходило на ру-

беже 18-19 столетий (см. рис. 1а). Однако этот процесс на разных склонах имел отличительные особенности. Наиболее быстро он протекал на северо-западном склоне, где за пятилетний период (с 1779 по 1783 год) появилось 40% деревьев, произрастающих здесь в настоящее время. На северном склоне процесс заселения был растянут почти на столетие – с 1763 по 1845 год (48%). Юго-восточный склон по интенсивности заселения его нижнего уровня занимает промежуточное положение между двумя ранее описанными. В целом, для нижней части характерны два периода массового заселения лиственницы: 1774-1815 гг. (37% деревьев, произрастающих в настоящее время) и 1881-1937 гг. (22%). Ель в нижней части стала заселяться значительно позднее – с 1861 г (рис. 1в). С этого периода по настоящее время здесь наблюдается относительно равномерное возобновление этой породы. Береза начала появляться на данной части одновременно с елью, однако у нее можно выделить два периода массового заселения: 1898-1936 гг. (40%), и 1946-1993 гг. (52%) (рис. 1б). Кедр на нижнем уровне появился в начале 19 века, т.е. раньше чем ель и береза, но позднее, чем лиственница (рис. 1г). Однако наиболее активное возобновление кедра происходит в последние десятилетия, начиная с 1980 г.

Массовое заселение лиственницей средних частей пояса всех трех склонов происходило в 1886-1960 гг. (рис. 1а), причем на юго-восточном склоне снижение процесса возобновления было в 1925-1927 гг., а на северных склонах в 1936-1940 гг. С конца 19 века началось заселение этой части елью, однако достаточно ощутимым этот процесс стал в середине 20 века (рис. 1в). Начало заселения кедром средней части (рис. 1г) приходится на первое десятилетие 20 столетия, значительно увеличилось его присутствие в 1980-2000 гг. Береза начала появляться на данном уровне практически одновременно с елью и кедром, однако основная часть ее деревьев (87%) возникла в 1946-1993 гг. (рис. 1б).

Верхние части северных склонов в основном заселялись лиственницей после 1950 г., а на юго-восточном этот процесс был без явных скачков растянут на все 20 столетие. В итоге, массовое ее появление наблюдалось в 1941-1992 гг., когда появилось 83% особей данной породы. Ель, кедр и береза в этой части в основной своей массе появились позже и практически одновременно – в 1975-2000 гг.

Параметры шишек и семян лиственницы. Чтобы лучше понять, как происходил процесс заселения лиственницей подгольцового пояса в последние столетия, были изучены особенности ее семеношения вдоль высотного градиента, так как наличие жизнеспособных семян является главной предпосылкой успешного возобновления любого древесного вида.

Поскольку количество семян в шишках связано с их размерами (длиной, массой) были проанализированы закономерности изменения этих параметров. В результате было установлено, что средняя длина шишек лиственницы сибирской изменяется в пределах 1,9–2,5 см (табл. 3). В целом же варьирование длины шишек значительно больше. Однако как очень мелкие (1,0–1,2 см), так и очень крупные (до 4,0 см) шишки встречаются редко. При этом мелкие шишки характерны, прежде всего, для верхней границы распространения лиственницы. В то же время шишки длиной 1–1,5 см могут встречаться на верхней границе сомкнутых лесов, а длиной 3,0–3,5 см – на верхней границе редины. Таким образом, абсолютная длина шишек изменяется в пределах 1,0–4,0 см. Прослеживается определенная зависимость размеров шишек от высоты произрастания дерева. Так на нижней части подгольцового пояса их длина равна в среднем 2,2–2,4 см. В верхней части редины размер шишек уменьшается и достигает в среднем только 1,9–2,1 см. Масса шишек также уменьшается с увеличением высоты произрастания деревьев лиственницы.

Таблица 3 – Параметры шишек и семян лиственницы сибирской в различных частях подгольцового пояса г. Серебрянский Камень

| Вершина | г. Серебрянский Камень | | | | | | | | |
|---|------------------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| | Склон | Северный | | | Юго-восточный | | | Юго-западный | |
| Высота над ур. м. | 1005 | 950 | 905 | 1030 | 980 | 950 | 1030 | 960 | 920 |
| Средняя длина шишки, см. | 2,15 ±0,02 | 2,41 ±0,02 | 2,45 ±0,02 | 1,93 ±0,02 | 2,39 ±0,02 | 2,40 ±0,02 | 2,08 ±0,01 | 2,28 ±0,02 | 2,22 ±0,02 |
| Средняя ширина шишки, см. | 1,59 ±0,01 | 1,78 ±0,01 | 1,99 ±0,02 | 1,45 ±0,01 | 1,84 ±0,01 | 1,93 ±0,01 | 1,93 ±0,01 | 1,80 ±0,01 | 1,71 ±0,02 |
| Средний вес пустой шишки, гр. | 1,24 ±0,02 | 1,69 ±0,02 | 1,79 ±0,04 | 0,95 ±0,02 | 1,80 ±0,02 | 1,65 ±0,02 | 1,18 ±0,02 | 1,56 ±0,02 | 1,47 ±0,03 |
| Среднее количество семян в одной шишке, шт. | 23,4 ±2,2 | 36,8 ±2,10 | 44,0 ±2,15 | 12,0 ±1,25 | 30,6 ±1,88 | 29,0 ±1,81 | 24,1 ±1,93 | 26,5 ±1,9 | 25,1 ±1,36 |
| Средний вес семян в одной шишке, гр. | 0,14 ±0,01 | 0,29 ±0,02 | 0,36 ±0,02 | 0,07 ±0,01 | 0,24 ±0,02 | 0,24 ±0,02 | 0,16 ±0,01 | 0,22 ±0,02 | 0,20 ±0,02 |
| Вес 1000 шт. семян, гр. | 6,2 | 7,8 | 8,1 | 5,7 | 7,9 | 8,3 | 6,3 | 8,4 | 8,2 |
| Всхожесть семян, % | 4,9 | 41,8 | 36,4 | 2,0 | 21,7 | 36,5 | 26,8 | 42,7 | 42,0 |
| Энергия прорастания семян, % | 2,1 | 17,2 | 18,8 | 0,5 | 7,4 | 13,6 | 14,5 | 22,3 | 25,2 |
| Число исследуемых шишек, шт. | 504 | 503 | 251 | 481 | 663 | 491 | 537 | 522 | 466 |

Количество семян в одной шишке варьирует в связи с разнообразием их размеров (табл. 3.). По мере увеличения длины шишки увеличивается и количество семян в ней. Если в крупных шишках

(длиной более 2,5 см) находят в среднем 40 семян, то в средних шишках (длиной 2–2,5 см) – 27 семян, а в мелких (длиной менее 2 см) – 17 семян. Однако, встречаются отклонения от этой закономерности

(табл. 3). Так, в верхней части северного склона среднее число семян в шишке длиной 2,15 см составляет 23 шт, в верхней же части юго-западного профиля в шишке длиной 2,08 см – 24 шт. Это связано с тем, что некоторые шишки имеют повышенную смолистость, искривления, а также неполное формирование семян в верхней и нижней частях шишки, поэтому выход семян из таких шишек уменьшается.

Следовательно, если количество семян в шишках зависит от их размеров, то по мере увеличения высоты над уровнем моря содержание семян в шишках, их размеры и вес уменьшаются. Все это связано, в первую очередь, с ухудшением условий прорастания лиственницы в лесотундровом экотоне.

Абсолютный вес семян (1000 шт. сухих семян) изменяется от 5,7 гр. до 8,4 гр., в зависимости от высоты над уровнем моря. Видимо, в более жестких условиях местообитаний значительная часть особей не способна продуцировать качественные

семена. Здесь образуется группа особей с относительно низкими значениями средней массы семян. Можно полагать, что большая часть семян, продуцируемых этими деревьями, нежизнеспособна, так как масса нормальных семян лиственницы составляет 6–9 мг. Этот вывод подтверждается данными лабораторной всхожести семян, которая составляет 2,0% в верхней части, 21,7% – в средней и 36,5% – в нижней части юго-восточного профиля. Энергия прорастания равна соответственно 0,5%, 7,4% и 13,6%. Но большее значение имеет грунтовая всхожесть семян, которая всегда ниже лабораторной. Практически всходов будет, конечно еще меньше, так как под пологом леса семена не всегда попадают в благоприятные для прорастания условия.

Высотный градиент температур воздуха и мощности снежного покрова. При анализе данных, полученных температурными датчиками в 2004-2005 гг. было установлено, что не существует больших различий средних месячных температур воздуха (отличие средних всего 0,3-0,5°C) в различных частях экотона для большинства месяцев года (табл. 4).

Таблица 4 – Средняя месячная температура воздуха в различных частях подгольцового пояса на склонах г. Серебрянский Камень в 2004-2005 гг.

| Часть пояса | 2004 год | | | | | | 2005 год | | | | | | | |
|-------------|-------------|-----|-----|------|------|-------|----------|-------|-------|------|-----|-----|------|------|
| | месяцы года | | | | | | | | | | | | | |
| | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
| верхняя | 17,5 | 9,3 | 4,1 | -4,3 | -9,0 | -13,0 | -10,2 | -12,8 | -11,8 | -1,2 | 9,1 | 9,1 | 15,1 | 11,3 |
| средняя | 17,5 | 9,5 | 4,3 | -4,1 | -8,8 | -13,1 | -10,3 | -12,9 | -11,4 | -1,2 | 9,2 | 9,4 | 15,2 | 11,7 |
| нижняя | 17,1 | 9,6 | 4,5 | -3,9 | -8,5 | -13,1 | -10,0 | -12,6 | -11,2 | -2,0 | 9,1 | 9,4 | 14,9 | 11,7 |

Результаты снегомерных работ в марте 2005 г показали, что с увеличением высоты над уровнем моря происходит резкое уменьшение средней мощности снежного покрова от 130-170 см до 40-50 см в интервале высот между 950 и 1030 м над ур. м. Выше этого интервала средняя мощность снежного покрова изменяется крайне мало. Хотя в понижениях микро- и мезорельефа скапливается снег глубиной до 80 см. Ниже этого интервала (на 900 м) мощность снежного покрова незначительно увеличивается (до 160-200 см), что связано с постепенным увеличением сомкнутости крон лиственниц и берез от 20-40% до 50-60%, оказывающих влияние на снижение скорости ветра и задержку снега, сдуваемого с вышерасположенных частей склонов. Столь резкое изменение мощности снега при переходе от верхней к средней части пояса (в 3-4 раз) может быть объяснено сильным снегозадерживающим эффектом крон деревьев.

ОБСУЖДЕНИЕ

Как показали результаты наших исследований, в подгольцовом поясе Серебрянского Камня наблюдается дефицит качественных семян лиственницы, что ограничивает скорость ее расселения выше по склонам. Особенно недостаток семян отмечается в верхней части пояса, так как здесь количество семяносеющих деревьев значительно ниже, меньше коли-

чество шишек на дереве, шишки мельче, семена мелкие и их количество и качество низкие. Это не может быть объяснено лишь разреженностью древостоев и даже изменениями термических условий воздушной среды (средние температуры месяцев слабо различаются (см. табл. 4)), а, на наш взгляд, зависит от степени промерзания почв. Исследования зависимости температуры почвы от мощности снежного покрова в лиственничных редколесьях и редианах Полярного Урала (Моисеев, не опубликованные данные) показали, что при мощности снега 40-50 см температура почвы опускается до -6--9°C, а при мощности 130-160 см не бывает ниже -1,5°C. Исследования (Моисеев и др., 2004) в еловых древостоях на верхней границе леса Южного Урала показали, что температура почв в марте в верхней части пояса была -5--6°, в то время как в средней части не ниже -0,5°C, что так же было связано со значительными различиями в мощности снежного покрова (75-90 см в средней части против 10-25 см в нижней). По данным Тиерней и др. (Tierney et al., 2001) понижение температуры почвы ниже -4°C и ее промерзание до 25-30 см приводит к увеличению в два раза доли отмерших мелких корней (с 14 до 28%) и нарушению симбиотических взаимоотношений с микоризными грибами, что значительно уменьшает количество всасываемых из почвы минеральных веществ (азота, фосфора). Связывание воды в кристаллы льда при сильном понижении

температуры почвы снижает зимнюю активность криофильных бактерий и замедляет высвобождение дополнительных к летним порциям минеральных веществ. Глубокое промерзание почвы приводит к более длительному отогреванию почв после зимы и более низким температурам почв в летние месяцы и как следствие, понижению бактериальной активности и замедлению кругооборота минеральных веществ. Излишние потери части фракций мелких корней и ухудшение минерального питания деревьев, вероятно, оказывают существенное воздействие на нетто-фотосинтез, запасание питательных веществ, количество и размер репродуктивных органов, в конечном счете, на количество и качество продуцируемых семян. Из всего этого можно заключить, что интенсивное возобновление лиственницы возможно в верхних частях склонов лишь в отдельные благоприятные годы (обязательно с многоснежными и мягкими зимами), когда древостой продуцирует в большем количестве жизнеспособные семена и одновременно складываются подходящие условия для их прорастания, выживания всходов и роста подроста.

Анализ возрастной структуры древостоев в средней и нижней частях подгольцового пояса (см. рис. 1) показал, что в последние 30–40 лет возобновление лиственницы здесь было крайне неудовлетворительным, несмотря на то, что за это период (см. рис. 1а) средняя температура мая–сентября возросла на 0,4°C (с 12,1 до 12,5°C), а октября–апреля – на 2,0°C (с – 9,9 до – 7,9°C), количество осадков увеличилось на 72 мм (с 360 до 432 мм) и 105 мм (с 302 до 407 мм) соответственно (данные метеостанций Карпинск и Бисер, расположенных в предгорьях Северного Урала).

В эти годы здесь происходило массовое появление березы, ели и кедра (рис. 1 б, в, г). Данное явление может быть объяснено тем, что 150 см на переувлажненных и 300 см на сухих почвах являются максимально допустимой мощностью снежного покрова для выживания подростов лиственницы (Шиятов, 1969). С увеличением сомкнутых древостоев в предшествующие периоды возросла их снегозадерживающая способность, что и определило резкое ухудшение условий для выживания подростов лиственницы. Напротив, эти условия (влажные и слабо промерзающие почвы) стали благоприятны для возобновления других пород, особенно для березы, которая способна произрастать на многоснежных местообитаниях с укороченным периодом вегетации (Kullman, 2001).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В целом, результаты выполненных исследований позволяют констатировать, что активное заселение лиственницей *нижней части подгольцового пояса* началось в конце 18 столетия, а другими породами лишь в начале 20 века. В *средней части пояса* лиственница хотя и появлялась весь 19 век, но

лишь в конце этого века ее численность здесь стала резко увеличиваться. Другие породы активно стали заселять эту территорию лишь во второй половине 20 века. Формирование древостоев *верхней части пояса* началось достаточно давно (отдельные деревья появились в конце 19 столетия), но всплеск возобновления всех пород, особенно лиственницы, произошел лишь в последние 30–50 лет. В итоге, с конца 18 столетия по настоящее время смещение вверх верхней границы леса составило примерно 100 м высоты. Лиственница в этом процессе, как более устойчивая к суровым условиям высокогорий, выступала пионерной породой, а береза, ель, кедр и пихта появлялись позже под ее “защитой”.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Капралов, Д.С. Изменения в составе, структуре и высотном положении мелколесий на верхнем пределе их произрастания в горах Северного Урала / Д.С. Капралов, и др. // Экология. - 2006. - № 6. - С. 403-409.
- Моисеев, П.А. Влияние изменений климата на формирование поколений ели сибирской в подгольцовых древостоях Южного Урала / П.А. Моисеев и др. // Экология. - 2004. - № 3. - С. 1–9.
- Шиятов, С.Г. Снежный покров на верхней границе леса и его влияние на древесную растительность / С.Г. Шиятов // Труды института экологии растений и животных. - 1969. - Вып. 69. - С. 141-157.
- Шиятов, С.Г. Пространственно-временная динамика лесотундровых сообществ на Полярном Урале / С.Г. Шиятов, М.М. Терентьев, В.В. Фомин // Экология. - 2005. - № 2. - С. 1–8.
- Holtmeier, F.-K. Mountain Timberlines. Ecology, Patchiness, and Dynamics / F.-K. Holtmeier - Dordrecht, Boston, London: Kluwer Academic Publishers, 2003. - 369 p.
- Jakubos, B. Invasion of subalpine meadows by lodgepole pine in Yellowstone National Park, Wyoming, U.S.A. / B. Jakubos, W.H. Romme // Arctic and Alpine Res. - 1993. - № 25. - P. 382-390.
- Kearney, M.S. Recent seedling establishment at timberline in Jasper National Park, Alberta / M.S. Kearney // Canadian Journal of Botany. - 1982. - № 60. - P. 2282-2287.
- Kullman, L. 20th century climate warming and tree-limit rise in the Southern Scandes of Sweden / L. Kullman // Ambio. - 2001- Vol. 30. - № 2.. - P. 72–80.
- Lavoie, C. Black spruce growth forms as a records of a changing winter environment at treeline, Quebec, Canada / C. Lavoie, S. Paeytte // Arc. Alp. Res. - 1992. - Vol. 24, № 1. - P. 315-326.
- Lloyd, A.H. Holocene dynamic of treeline forests in the Sierra Nevada / A.H. Lloyd, L.J. Graumlich // Ecology. - 1997. - № 78. - P. 1199-1210.
- Taylor, A.H. Forest expansion and climate change in the mountain hemlock (*Tsuga mertensiana*) zone, Lassen Volcanic National Park, California, U.S.A. / A.H. Taylor // Arctic and Alpine Res. - 1995. - Vol. 27. P. 207-216.
- Tierney, G.L. Soil freezing alters fine root dynamics in a northern hardwood forest / Tierney, G.L. et al. // Biogeochemistry. - 2001. - Vol. 56. - P. 175-190.
- Woodward, A. Climate, geography, and tree establishment in subalpine meadows of the Olympic Mountains, Washington, U.S.A. / A. Woodward, E.G. Schreine, D.G. Silsbee // Arctic and Alpine Res. - 1995. - Vol. 27. - P. 217-225.