

ВЛИЯНИЕ ИЗМЕНЕНИЙ КЛИМАТА НА ФОРМИРОВАНИЕ ПОКОЛЕНИЙ ЕЛИ СИБИРСКОЙ В ПОДГОЛЬЦОВЫХ ДРЕВОСТОЯХ ЮЖНОГО УРАЛА

© 2004 г. П. А. Моисеев*, М. Ван дер Меер**, А. Риглинг**, И. Г. Шевченко*

* Уральский государственный лесотехнический университет
620100 Екатеринбург, ул. Сибирский тракт, 37

** Swiss Federal Research Institute WSL
Zurcherstrasse 111, CH-8903 Birmensdorf, Switzerland

Поступила в редакцию 05.06.2003 г.

Проведено сопоставление изменений климата и количества деревьев в поколениях ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), появившихся в подгольцовых древостоях Южного Урала в последние 200 лет. Наиболее многочисленные поколения ели появились в 1809–1816, 1821–1827, 1839–1845, 1850–1867, 1875–1887, 1891–1896, 1900–1904, 1911–1918, 1923–1932, 1944–1952, 1958–1966, 1975–1995-х годах. Показано, что формирование этих поколений было связано с периодами улучшения термических условий теплого периода года в течение 5–7 лет до и после появления деревьев и холодного периода в год их появления, а также с периодами увеличения мощности снегового покрова на конец апреля на 27–32-й год роста.

Ключевые слова: верхняя граница леса, лесовозобновление, изменения климата, *Picea obovata*, Южный Урал.

В связи с существенным потеплением во многих районах нашей планеты в XX в. значительно увеличился интерес мировой научной общественности к изучению реакции экосистем и их отдельных компонентов на изменения климата. Наиболее чувствительны экосистемы, расположенные в высокогорных и высокоширотных районах мира, чье существование в наибольшей степени зависит от изменений климатической обстановки. Этот широко известный факт подтверждают результаты изучения процессов лесовозобновления на верхней и полярной границах леса в различных регионах мира: в Канаде (Kearney, 1982; Lavoie, Payette, 1992), в различных районах США (Denton, Karlen, 1977; Jakubos, Romme, 1993; Taylor, 1995; Weisberg, Baker, 1995; Woodward et al., 1995; Lloyd, Graumlich, 1997), в Северной Европе (Kullman, 1986; Kullman, Engelmark, 1997), в России (Шиятов, 1967, 1983; Shiyatov, 1993), в Новой Зеландии (Wardle, Coleman, 1992). Полученные данные свидетельствуют о высокой степени зависимости изменений в структуре растительных сообществ в пределах лесотундрового экотона от изменений тех или иных климатических характеристик. В ряде работ (Kearney, 1982; Taylor, 1995; Jakubos, Romme, 1993; Woodward et al., 1995) показано, что эти процессы в наибольшей степени зависят от изменений климата в летний период, в частности от средних летних температур и количества осадков. Другие исследователи указывают на тесную

зависимость роста и выживания стволов и целых деревьев от погодных условий в холодный период года: мощности снежного покрова, температуры воздуха и скорости ветра, влияющих на степень промерзания почвы и обмораживание побегов, расположенных выше уровня снега (Lavoie, Payette, 1992; Weisberg, Baker, 1995; Kullman, Engelmark, 1997).

Исходя из анализа доступных метеоданных по Южному Уралу и литературных источников по климатогенной динамике сообществ в пределах лесотундрового экотона и особенностям биологии ели сибирской, мы предположили, что формирование поколений ели в древостоях подгольцового пояса этого региона должно определяться температурой и количеством осадков (как в теплые, так и в холодные периоды года), которые влияют на количество жизнеспособных семян и уровень смертности на различных стадиях развития возрастных генераций растений. Так, количество проростков в конкретном местообитании в тот или иной год определяется количеством попавших на почву жизнеспособных семян, которое в свою очередь зависит от благоприятности условий (в предшествующие несколько лет) для закладки цветочных почек и вызревания семян (Kearney, 1982; Jakubos, Romme, 1993). Количество молодого подроста первых лет жизни определяется не только общим количеством проростков, но и особенностями погодных условий в

предшествующий период роста (Cui, Smith, 1991; Soll, 1994). Подрост, поднявшийся выше среднего уровня травяно-кустарничкового яруса, страдает от резких изменений погоды в бесснежное время года, в то время как в слое приземной растительности это сглаживается формируемой здесь фитоценотической средой. Поэтому смертность в этой возрастной группе возрастает при наступлении неблагоприятных условий в последующие годы (Шиятов, 1965).

Немаловажны также условия, складывающиеся в зимний период времени для подроста, чьи верхушечные побеги выросли выше среднего уровня снега, так как метелевый перенос у поверхности снежного покрова (до 50 см) сильно их иссушает и механически повреждает (Шиятов, 1965; Lavoie, Payette, 1992). Поэтому глубина снега, скорость ветра и температура в холодный период года определяют уровень смертности в этой возрастной группе. Уровень смертности среди старших поколений ниже, так как индивидуумы находятся на пике своего развития. Но с увеличением возраста они все более теряют устойчивость к неблагоприятным погодным условиям и поэтому во время последующих длительных холодных периодов (не менее 20–30 лет) (Shiyatov, 1993) постепенно исключаются из состава древостоя.

Для проверки изложенной выше гипотезы мы исследовали структуру подгольцовых древостоев Южного Урала в пределах 100–150 м высотного интервала ниже верхнего предела распространения отдельных куртин деревьев и произвели поиск связей между количеством деревьев в поколениях ели и изменениями указанных выше климатических параметров в течение последних столетий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Районы исследований находятся в северной (гора Дальний Таганай, 1146 м над ур. м.; 55°22'11" с.ш. и 59°54'28" в.д.) и центральной (массив Иремель, 1586 м над ур. м.; 54°30'–34' с.ш. и 58°49'–54' в.д.) частях Южного Урала. На склонах хребтов хорошо прослеживается несколько вертикальных поясов растительности: темнохвойно-широколиственных лесов с фрагментами сосновых лесов из *Pinus sylvestris* (до 700 м над ур. м. на горе Д. Таганай и до 900 м на горе Б. Иремель), горно-лесной (до 950 м и 1200 м), подгольцовый (до 1000–1050 м и 1400 м) и горно-тундровый (до 1146 м и 1586 м соответственно). Основными видами, образующими верхнюю границу леса, являются ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.) и береза извилистая (*Betula tortuosa* Ledeb.). Местами на верхний предел выходят лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.), сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) и пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.).

По данным метеостанции “Таганай-гора”, расположенной чуть выше границы леса на горе Дальний Таганай, средняя месячная температура июня равна $10.4 \pm 1.9^\circ\text{C}$, июля – $12.3 \pm 1.8^\circ\text{C}$, августа – $10.6 \pm 1.9^\circ\text{C}$, сумма положительных температур – от 1100 до 1850 град/дн., осадков выпадает 600–1300 мм в год, средняя мощность снегового покрова на конец апреля – около 123 см. В теплые периоды года наблюдаются большая облачность, частые туманы и длительные периоды ненастья. Наибольшая средняя месячная скорость ветра наблюдается в холодный период, когда на вершинах гор весьма часты ветры со скоростью больше 25–30 м/с.

На северо-западном склоне горы Дальний Таганай были заложены пять круговых пробных площадей радиусом 12.6 м (500 м²) в 1999 г. и пять – радиусом 8 м (200 м²) в 2001 г. вдоль высотного градиента от 950 до 1090 м над ур. м. В июле 2002 г. на юго-западном склоне горы Малый Иремель были заложены 18 пробных площадей 20 × 20 м вдоль высотного градиента от высоты 1250 до 1360 м над ур. м.

На каждой пробной площади для каждого дерева или единицы подроста, высотой более 20 см, описывали местоположение (азимут и расстояние от центра площади); высоту и диаметр ствола у основания и на высоте груди; протяженность, форму и диаметр проекции кроны; жизненность. Одновременно отбирали образцы древесины на высоте 20–30 см у каждого ствола с диаметром более 5 см при помощи возрастного бура (на Иремеле – в пределах двух, расположенных по диагонали, площадках 10 × 10 м). У каждого второго дерева высотой более 0.2 м, но диаметром менее 5 см был взят спил на уровне корневой шейки и на высоте 25 см. Количество подроста высотой менее 20 см учитывали или на 32 площадках 1 × 1 м (Иремель) или в целом на всей площадке.

Путем перекрестной датировки годичных колец был определен год образования самого старого годичного кольца у каждого из 779 (523 – на Таганая, 256 – на Иремеле) стволов одно- и многоствольных деревьев (керны и спилы). Если керн достигал центра ствола, то возраст дерева у основания (на высоте 20–30 см) считался равным разности между календарным годом взятия образца и годом образования самого старого годичного кольца. Если керн не достигал центра по причине эксцентричности нарастания ствола или присутствия небольшого участка гнили, то сначала рассчитывали расстояние до центра по радиусу трафарета окружности, совпадающей с формой дуги, образуемой самыми старыми годичными кольцами керна. В этом случае количество лет на последнем участке керна, равном полученному радиусу, считалось количеством лет, которое

нужно добавить, чтобы рассчитать возраст на высоте 20–30 см.

По разности количества годовых колец на спилах, взятых на уровне корневой шейки и высоте 25 см у 77 стволов с диаметром менее 5 см у основания был вычислен средний возраст, равный 10 ± 2 годам, в котором подрост достигает высоты отбора образцов (20–30 см). Добавив полученное среднее значение, мы вычислили расчетный возраст на уровне корневой шейки у каждого дерева диаметром более 5 см. Теоретически из-за вероятных ошибок в определении возраста на высоте 20–30 см у деревьев с эксцентричной формой роста ствола (по не достигшим центра буровым образцам) и различий во времени достижения подростом высоты 25 см вычисленный нами возраст нельзя считать определенным с точностью до года для всех деревьев выборки. Но, на наш взгляд, он является наиболее близким к реальному, и поэтому мы считаем возможным использовать осредненные 5-летней средней скользящей данные по количеству деревьев, появившихся в тот или иной год, для поиска связей с изменениями климатических характеристик.

В исследовании были использованы данные по средним температурам отдельных месяцев ($T_{\text{срм}}$) и суток ($T_{\text{срс}}$) и данные по месячным суммам осадков (О) метеостанции “Таганай-гора” (1932–1988 гг. $T_{\text{срм}}$, 1936–1987 гг. –О), Златоуст (1837–1915 и 1926–1999 гг. – $T_{\text{срм}}$; 1876–1917 и 1926–1996 гг. –О), Уфа (1891–1994 гг. – $T_{\text{срм}}$, 1900–1995 гг. – $T_{\text{срс}}$). На основе выявленных высоких связей между средними месячными температурами всех указанных выше станций и вычисленных уравнений регрессий были рассчитаны средние месячные температуры за период 1837–1931 гг. и средние суточные температуры за период 1900–1995 гг. для метеостанции “Таганай-гора”, что позволило вычислить суммы положительных температур за период 1900–1995 гг.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

При сопоставлении характеристик древостоев в пределах заложенных пробных площадей на северо-западном склоне горы Дальний Таганай отмечается постепенное увеличение в 4–5 раз морфометрических параметров деревьев по мере снижения высоты над уровнем моря (табл. 1). При этом количество живых деревьев ели высотой более 20 см (старше 8–10 лет) уменьшается в 10 раз (с 3600–3950 до 360–400 шт/га), а доля отмерших и поврежденных деревьев в общей выборке возрастает. Сумма площадей проекций крон елей сначала увеличивается в 1.5–2 раза в средней части профиля, потом снижается в его нижнем конце (5420 – 11670 – 5725 м²/га). Количество подроста высотой менее 20 см наибольшее в нижней и верхней частях профиля (2400–2500 шт/га), при

этом в средней части он практически отсутствует. Площадки с большей долей березы отмечаются в верхней части профиля (35%), на остальных она или отсутствует, или ее доля колеблется от 4 до 19%, хотя доля сумм площадей проекций крон на отдельных площадках составляет около 30%. Помимо ели и березы, в составе древостоев на верхней границе отмечаются также рябина (*Sorbus aucuparia* L. ssp. *sibirica* (Hedl.) Krylov), сосна обыкновенная, пихта, но их доля не превышает 1–2%. На остальной части профиля эти виды практически отсутствуют, и лишь на самой нижней площади отмечено несколько деревьев пихты.

Сравнение возрастных структур древостоев трех высотных уровней на горе Д. Таганай (рис. 1) показало, что в нижней части профиля (950–1005 м над ур. м.) поколения ели сформированы индивидуумами, в основном появившимися в период с 1810 по 1860 гг. (61%). При этом их возраст не превышает 320 лет, а один из предшествующих благоприятных периодов был в 1710–1750 гг. В средней части профиля (1050–1065 м над ур. м.) древостои состоят из деревьев, в основном возникшим в период с 1850 по 1936 гг. (85%), хотя возраст самых старых из них также около 300 лет. В верхней части профиля (1080–1095 м над ур. м.) древостои образованы индивидуумами, в основном сформировавшимся в период с 1915 г. по настоящее время (94%), но основная масса их появилась после 1970 г (64.5%), а возраст самых старых деревьев не более 150 лет. Исходя из этого становится ясным, что до середины XIX в. выше 1050 м над ур. м. лесные сообщества еще не были сформированы.

В пределах заложенных пробных площадей на юго-западном склоне горы Малый Иремель отмечается увеличение в 2–3 раза средних значений морфометрических параметров деревьев по мере снижения на 100 м высоты (табл. 2). При этом также возрастают количество живых стволов ели высотой более 20 см (с 179 до 1450 шт.), сумма площадей проекций их крон (с 238 до 6083 м²/га) и доля отмерших и поврежденных стволов в общей выборке. Подрост высотой менее 20 см практически отсутствует. Доля стволов многоствольных деревьев во всей выборке составляет около 45%.

Площадки с большей долей стволов березы расположены в верхней части профиля (67%), на остальных площадках их доля колеблется от 10 до 48%. Помимо ели и березы, в составе древостоев, особенно на верхней границе, отмечаются также лиственница сибирская, сосна обыкновенная, пихта сибирская, но их доля не превышает 1%.

При сравнении возрастных структур еловых древостоев на трех высотных уровнях горы Малый Иремель (рис. 2) видно, что в нижней части профиля (1250–1275 м над ур. м.) они сформированы деревьями (как одно-, так и многоствольными



Рис. 1. Возрастная структура древостоев на различных высотных уровнях на северо-западном склоне горы Дальний Таганай.



Рис. 2. Возрастная структура древостоев на различных высотных уровнях на юго-западном склоне горы Малый Иремель.

ми), возраст стволов которых не превышает 127 лет. В средней и верхней частях профиля (1300 и 1325–1355 м над ур. м.) древостои состоят из деревьев, возраст стволов которых не превышает 112 и 92 лет соответственно. Следовательно до последней четверти XIX в. выше 1250 м над ур. м. лесные сообщества еще не были сформированы, а отдельные ели существовали в виде стлаников или невысоких экземпляров, появившихся предположительно в XIX столетии. Основная доля (96%) одноствольных деревьев возникли в

период с 1915 по 1990 гг., а пик семенного возобновления приходится на период с 1973 по 1990 гг. (около 60%).

Так как на горе Дальний Таганай зона перехода от разрозненных куртин к древостою с сомкнутостью крон более 50% составляет всего 10–30 м высоты, а на массиве Иремель она равна 100 м, правильнее будет сравнивать лесные сообщества всего профиля М. Иремеля с сообществами лишь верхней части профиля на Д. Таганая. Хотя в сомкнутости древостоев отмечаются существенные

Таблица 1. Характеристика древостоев на постоянных пробных площадях, заложенных на северо-западном склоне горы Дальний Таганай

Характеристика	Пробная площадь								
	А	В	1	2	С	3	5	Е	7
Высота пробной площади, м над ур. м.	1095	1085	1080	1065	1050	1050	1005	990	950
Диаметр у основания ствола, см									
средний	10.6 ± 0.7	9.3 ± 0.6	7.3 ± 0.4	13.4 ± 0.4	19.6 ± 1.1	18.5 ± 0.9	22.9 ± 0.8	34.7 ± 3.8	37.6 ± 4.6
максимальный	30.0	23.0	14.5	34.0	39.0	40.5	37.0	80.0	76.0
Диаметр на высоте груди, см									
средний	6.4 ± 0.5	5.4 ± 0.5	6.5 ± 0.5	11.3 ± 0.3	15.4 ± 0.8	15.1 ± 0.8	19.5 ± 0.6	28.8 ± 3.3	27.5 ± 3.0
максимальный	19.0	18.0	19.5	29.0	29.0	38.0	30.0	70.0	59.0
Высота ствола, м									
средняя	2.8 ± 0.1	2.7 ± 0.1	2.2 ± 0.1	4.6 ± 0.1	6.8 ± 0.3	6.6 ± 0.3	9.1 ± 0.4	8.4 ± 0.7	10.6 ± 0.9
максимальная	4.7	5.5	5.1	8.9	9.0	12.0	13.8	11	16.0
Возраст деревьев, лет									
средний	50 ± 4	27 ± 2	42 ± 3	106 ± 3	74 ± 3	127 ± 9	158 ± 4	198 ± 21	144 ± 11
максимальный	143	152	124	177	186	329	206	306	196
Диаметр кроны, м									
средний	1.3	1.8	1.6	1.9	2.5	2.6	2.7	4.0	5.0
максимальный	3.2	4.2	5.0	5.0	4.0	5.0	5.0	6.4	8.0
Количество, шт/га									
живых стволов ели	3950	3650	3900	3620	2400	1740	1120	400	360
живых стволов березы	2150	250	2120	160	0	400	140	75	80
подроста ели (>20 см)	2500	1600	700	0	0	100	460	0	2420
Количество стволов ели, %									
отмерших	15.9	3.3	1.9	15.8	35.6	20.2	30.0	11.1	5.3
поврежденных	13.4	8.2	30.3	19.1	18.6	31.2	18.8	38.9	10.5
неповрежденных	70.7	88.5	67.7	65.1	45.8	48.6	51.3	50.0	84.2
Сумма площадей проекций крон, м ² /га									
ели	5420	8515	7318	11670	11085	9904	6626	5725	7490
березы	3765	270	1008	434	0	3936	2756	978	758

Таблица 2. Характеристика древостоев на постоянных пробных площадях, заложенных на юго-западном склоне горы Малый Ирмель

Характеристика	Высотный уровень				
	I	II	III	IV	V
Высота пробной площади, м над ур. м.	1355	1325	1300	1275	1250
Диаметр у основания ствола, см					
средний	6.5 ± 1	5.9 ± 0.6	10.6 ± 0.7	12.9 ± 0.9	13.5 ± 0.7
максимальный	24.8	25.8	44.9	40.1	50.3
Диаметр на высоте груди, см					
средний	3.1 ± 0.6	3.3 ± 0.4	7.5 ± 0.5	9.4 ± 0.7	10.4 ± 0.6
максимальный	11.8	19.7	27.4	32.5	36.6
Высота ствола, м					
средняя	1.7 ± 0.2	2.1 ± 0.1	3.3 ± 0.2	4.4 ± 0.2	5.3 ± 0.2
максимальная	4.1	7.0	9.2	9.5	13.0
Возраст деревьев, лет					
средний	38 ± 4	31 ± 3	48 ± 3	52 ± 5	74 ± 3
максимальный	72	88	105	112	124
Диаметр кроны, м					
средний	1.25	1.0	1.7	2.3	2.75
максимальный	4.6	6.2	7.2	7.5	7.2
Количество, шт/га					
живых стволов ели	179	1025	1417	1100	1450
живых стволов березы	367	375	633	1033	158
Количество стволов ели, %					
отмерших	0.0	3.9	8.6	2.9	11.2
поврежденных	9.3	16.4	29.6	22.8	19.4
неповрежденных	90.7	79.7	61.8	74.3	69.4
Сумма площадей проекций крон, м ² /га					
ели	238	1092	4467	3875	6083
березы	442	638	1725	3242	725

различия, обусловленные разными условиями местообитаний (степенью ветрообдуваемости, экспозицией и крутизной склона), видно большое сходство во времени формирования поколений ели в этих районах (см. рис. 1 и 2). Так, в последние 30 лет на обеих вершинах шло интенсивное семенное лесовозобновление, когда появилось около 60–65% особей всей выборки: на Ирмеле (в пределах всего профиля) оно было приурочено к 1975–1989 гг., а на Д. Тагане (в пределах лишь верхней части) – к 1980–1995 гг.; после 1995 г. возобновление везде прекратилось. Три предшествующих поколения ели появились в пределах современного лесотундрового экотона в 1915–1932 гг. (8.3–9.3%), 1944–1952 гг. (4.8–8.8%) и 1958–1966 гг. (8–8.4%).

В средней части профиля на горе Д. Таганай, где на начало XX в. проходила граница редколесий (55.5% появились после 1900 г.), формирова-

ние поколений было приурочено к периодам 1854–1867 гг. (7.7%), 1875–1887 гг. (14.2%), 1891–1896 гг. (5.2%), 1900 по 1904 гг. (3%), 1910–1917 гг. (9.5%), 1921–1936 гг. (33.3%). Последние три из них большей своей частью совпадают с первыми периодами формирования древостоев в верхних частях профилей Д. Таганая и Ирмеля, т.е. на современной границе редколесий и криволесий. До 1850 г. трудно точно выделить подобные периоды, так как количество особей более старших возрастных групп крайне низкое (9.1%).

После 1936 г. возобновление практически прекратилось (9%), вероятно, из-за значительного смыкания крон и вследствие этого сильного затенения поверхности почвы, затрудняющее выживание новых всходов.

В нижней части профиля на горы Д. Таганай, где на начало XX в. проходила граница сомкну-

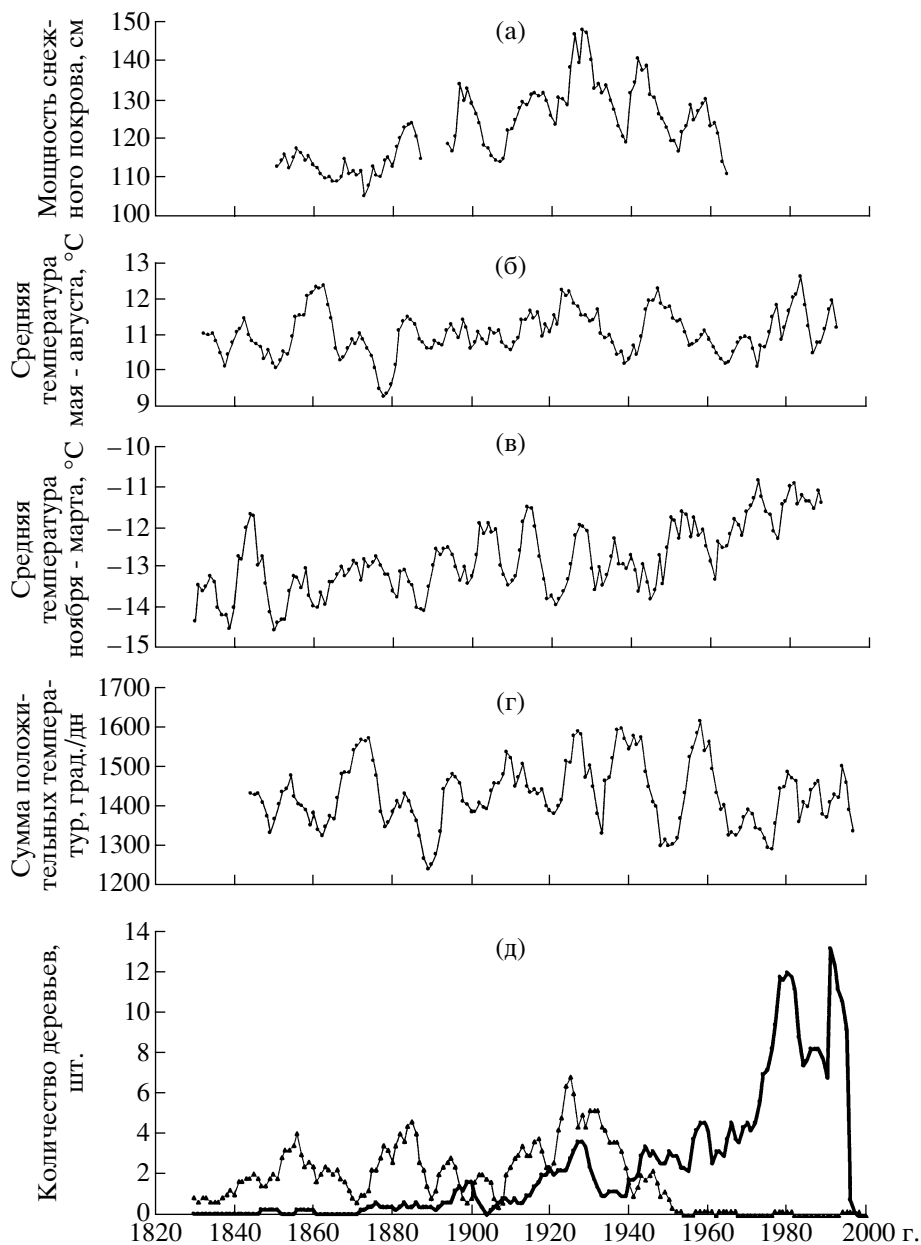


Рис. 3. Осредненные 5-летней средней скользящей: а – количество осадков за период с октября по апрель на 29-й год после появления деревьев; б – средняя температура мая – августа на 7-й год после появления деревьев; в – средняя температура холодного периода (ноябрь – март) в год появления деревьев; г – сумма положительных температур на 5-й год до появления деревьев; д – количество одноствольных деревьев в поколениях ели (1 – на высоте 1080–1095 м над ур. м. на горе Д. Таганай и всем профиле горы М. Иремель; 2 – на высоте 950–1065 м над ур. м. на горе Д. Таганай).

тых лесов (9.3% появились после 1900 г.), формирование поколений было приурочено к периодам с 1809 по 1816 гг. (9.1%), с 1821 по 1827 гг. (7.7%), с 1839 по 1845 гг. (11.2%), с 1850 по 1855 гг. (16.5%) и с 1873 по 1886 гг. (5.6%). Последний период приходится на начальный этап формирования древостоев в средней части профиля. Доля деревьев, появившихся до 1809 г., составляет 20 %.

При помощи простого регрессионного анализа были выявлены значимые связи между количест-

вом одноствольных деревьев ели в однолетних генерациях (рис. 3д) и суммой температур выше 0°C на 5-й год до появления деревьев (рис. 3г). Для появившихся в 1880–1930 гг. деревьев в средней части профиля Д. Таганая коэффициент корреляции был равен +0.46, а для возникших в 1890–1930 гг. и 1974–1990 гг. в верхней части профиля Д. Таганая и на всем профиле Малого Иремеля – +0.47 и +0.65 соответственно. В остальные периоды значимых связей с данным температурным

фактором не обнаружено. Это, вероятно, связано с более сильным воздействием других факторов, влияющих на появление и выживание всходов и подроста; факторов, которые в последующем в различной степени влияли на снижение количества деревьев в поколениях ели, чем значительно искажали значимость связи с данным температурным параметром. Влияние суммы температур выше 0°C на пятый год до появления деревьев на формирование поколений, объясняется зависимостью количества жизнеспособных семян от благоприятности термического режима в период закладки цветочных почек и вызревания семян в шишках (Kearney, 1982; Мамаев, Попов, 1989). Сдвиг на 5 лет может быть объяснен эффектом накопления семян в верхнем горизонте почвы и массовым прорастанием в один из ближайших, наиболее благоприятных летних периодов (в лабораторных условиях семена ели сибирской теряют всхожесть лишь на 7–25% в первые 5 лет, в последующем всхожесть значительно уменьшается; Мамаев, Попов, 1989).

Значимые связи обнаружены (рис. 3в) между количеством одноствольных деревьев ели, возникших в 1865–1927 гг. в средней части профиля Д. Таганая ($r = +0.68$) и в 1940–1995 гг. в верхней части профиля Д. Таганая и на профиле Малого Ирмеля ($r = +0.74$), и средней температурой холодного периода (ноябрь–март). Влияние данного температурного фактора на формирование поколений ели объясняется как зависимостью количества выжившего подроста от степени промерзания почвы (Kullman, Engelmark, 1997), так и, вероятно, отрицательным влиянием низких зимних температур на всхожесть семян.

Также выявлены положительные связи между количеством одноствольных деревьев ели, появившихся в 1882–1938 гг. в средней части профиля Д. Таганая ($r = +0.66$) и в 1910–1954 гг. и 1955–1990 гг. в верхней части профиля Д. Таганая и на профиле Малого Ирмеля ($r = +0.57$ и $+0.74$), и средней температурой мая – августа на 7-й год после появления деревьев (рис. 3б). Влияние данного температурного фактора на формирование поколений ели объясняется зависимостью количества выжившего подроста от термических условий в период, когда подрост становится выше средней высоты травяно-кустарничкового яруса (Шиятов, 1965).

Отмечено, что наиболее высокие значения коэффициентов корреляции между количеством одноствольных деревьев ели, возникших в 1860–1938 гг. в средней части профиля Д. Таганая, а в 1910–1960 гг. в верхней части профиля Д. Таганая и на профиле Малого Ирмеля, и количеством осадков за период с октября по апрель приходятся на 27–32-й год после появления деревьев (максимальное значение на 29-й год: $+0.68$ и $+0.42$ соот-

ветственно) (см. рис. 3а). Влияние данного климатического параметра на формирование возрастной структуры может быть объяснено зависимостью количества выжившего подроста от мощности снежного покрова в период, когда высота подроста приближается или становится выше его фоновой глубины (Шиятов, 1965). Если в этот период его глубина выше средней многолетней, то верхушки молодых деревьев переживают неблагоприятный зимний период под снежным покровом. Когда в последующие годы глубина снежного покрова понижается, верхушки становятся значительно выше наиболее опасного высотного промежутка (50 см над уровнем снега, где наблюдается наибольшая скорость метелевого переноса и вследствие этого наиболее сильная шлифовка побегов кристаллами снежной пыли (снежная абразия)).

Множественный регрессионный анализ показал, что множественный коэффициент корреляции между количеством деревьев в однолетних возрастных группах во всех изученных древостоях и описанными выше четырьмя климатическими факторами равен $+0.64$. Это указывает на высокую степень предсказуемости процессов формирования поколений ели в подгольцовых древостоях и зависимость изменений этих процессов от выявленных нами климатических факторов.

Уравнение множественной регрессии имеет следующий вид:

$$\text{Log}(N) = 10.8 - 1.19\text{Log}(\text{Sum } T_w^{-5}) - 2.93 \text{Log}(-T_c) + 0.16T_w^{+7} + 0.038\text{Pr}_c^{+29},$$

где N – количество деревьев в однолетних возрастных группах; $\text{Sum } T_w^{-5}$ – сумма температур выше 0°C на 5-й год до появления деревьев; T_c – средняя температура в холодный период (ноябрь–март); T_w^{+7} – средняя температура мая – августа на 7-й год после появления деревьев; Pr_c^{+29} – сумма осадков с октября по апрель на 29-й год после появления деревьев.

При сравнении хода изменений всех четырех климатических факторов с кривыми изменения количества деревьев видно, что в периоды увеличения количества деревьев в поколениях все четыре фактора достигали оптимальных значений для появления и выживания подроста или были близки к ним, а в периоды уменьшения как минимум два или три фактора приближались к пессимальным значениям.

Приведенные выше результаты подтверждают правильность нашей гипотезы относительно совместного влияния как летних, так и зимних климатических факторов на формирование поколений ели в подгольцовых древостоях Южного

Урала, а именно влияния термических условий теплого периода года в течение 5–7 лет до и после появления деревьев и холодного периода в год появления, а также мощности снегового покрова на конец апреля на 27–32-й год роста. Эти результаты позволяют оценить реакцию подобных сообществ в ответ на изменения климатических условий в высокогорьях Южного Урала и предсказать будущие изменения в возрастной структуре древостоев лесотундрового экотона.

Работа выполнена в рамках совместного проекта Уральского государственного лесотехнического университета (УГЛТУ) и Швейцарского Федерального научно-исследовательского института леса, снега и ландшафтов (WSL), а также международного проекта INTAS–01–0052.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Шиятов С.Г.* Колебания климата и возрастная структура древостоев лиственничных редколесий в горах Полярного Урала // Растительность тундр и пути ее освоения. Л., 1967. С. 271–278.
- Шиятов С.Г.* Опыт использования старых фотоснимков для изучения смен лесной растительности на верхнем пределе ее произрастания // Флористические и геоботанические исследования на Урале. Свердловск, 1983. С. 76–109.
- Шиятов С.Г.* Рост лиственницы в высоту в течение вегетационного периода на верхней границе леса в горах Полярного Урала // Труды Ин-та биологии УФАИ СССР. Свердловск, 1965. Вып. 43. С. 249–253.
- Cui M., Smith W.K.* Photosynthesis, water relations and mortality in *Abies lasiocarpa* seedling during natural establishment // Tree physiology. 1991. № 8. P. 37–46.
- Denton G.H., Karlen W.* Holocene glacial and tree-line variation in the White River valley and Skolai Pass, Alaska and Yukon Territory // Quant. Res. 1977. № 7. P. 63–111.
- Jakubos B., Romme W.H.* Invasion of subalpine meadows by lodgepole pine in Yellowstone National Park, Wyoming, U.S.A. // Arctic and Alpine Res. 1993. № 25. P. 382–390.
- Kearney M.S.* Recent seedling establishment at timberline in Jasper National Park, Alberta // Canad. J. Botany. 1982. № 60. P. 2282–2287.
- Kullman L.* Recent tree-limit history of *Picea abies* in the southern Swedish Scandes // Canad. J. For. Res. 1986. № 16. P. 761–771.
- Kullman L., Engelmark O.* Neoglacial climate control of subarctic *Picea abies* stand dynamics and range limit in Northern Sweden // Arc. Alp. Res. 1997. V. 29. № 3. P. 315–326.
- Lavoie C., Payette S.* Black spruce growth forms as a records of a changing winter environment at treeline, Quebec, Canada // Arc. Alp. Res. 1992. V. 24. № 1. P. 315–326.
- Lloyd A. H., Graumlich L.J.* Holocene dynamic of treeline forests in the Sierra Nevada // Ecology. 1997. № 78. P. 1199–1210.
- Shiyatov S.G.* The upper timberline dynamics during the last 1100 years in the Polar Ural Mountains // Oscillation of the alpine and polar tree limits in the Holocene. Ed. Burkhard Frenzel. Stuttgart, Jena, New York: Gustav Fischer Verlag, 1993. P. 195–203.
- Soll J. A.* Seed number, germination and first year survival of subalpine fir (*Abies lasiocarpa*) in subalpine meadows of the northeastern Olympic Mountains: M.S. thesis, University of Washington, 1994. 120 p.
- Taylor A.H.* Forest expansion and climate change in the mountain hemlock (*Tsuga mertensiana*) zone, Lassen Volcanic National Park, California, U.S.A. // Arc. Alp. Res. 1995. V. 27. P. 207–216.
- Wardle P., Coleman M.C.* Evidence for rising upper limits of four native New Zealand forest trees // New Zealand J. Botany. 1992. № 30. P. 303–314.
- Weisberg P.J., Baker W.L.* Spatial variation in tree seedling and krummholz growth in the forest-tundra ecotone of Rocky Mountain National Park, Colorado // Arc. Alp. Res. 1995. V. 27. № 2. P. 40–49.
- Woodward A., Schreiner E.G., Silsbee D.G.* Climate, geography, and tree establishment in subalpine meadows of the Olympic Mountains, Washington, U.S.A. // Arc. Alp. Res. 1995. V. 27. P. 217–225.