

А. А. КНОРРЕ, А. В. КИРДЯНОВ, Е. В. ФЕДОТОВА, М. М. НАУРЗБАЕВ

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ И НАДЗЕМНОЙ БИОМАССЫ
ВДОЛЬ ВЫСОТНОГО ТРАНСЕКТА СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ОКОНЕЧНОСТИ ПЛАТО ПУТОРАНА**

Обсуждаются вопросы, связанные со смещением границ ареалов лесорастительных зон под влиянием глобальных изменений климата. На основе данных по естественному возобновлению лесообразующих пород в пределах экотона лесотундры делаются выводы о продвижении границы леса вверх на горных территориях района Крайнего Севера и наступлении его на тундру.

We discuss the issues related to the displacement of the boundaries of forest vegetation zone areas under the influence of global climate changes. Based on the data on natural renewal of forest-forming species within the forest-tundra ecotone, it is concluded that the forest line is advancing upward in the mountainous territories of the Far North, and into the tundra.

© 2006 Кнорре А. А., Кирдянов А. В., Федотова Е. В., Наурзбаев М. М.

Глобальные изменения климата могут привести к значительным сдвигам границ лесорастительных зон и существенному изменению состава лесных сообществ [1, 2]. Одним из наиболее действенных методов оценки темпов этих процессов является мониторинг состояния экосистем, наиболее чувствительных к климатическим изменениям. Прежде всего к ним относятся лесотундровые экотопы северных и высокогорных районов азиатской части России с хорошо выраженной границей леса, формирующейся при минимальном антропогенном влиянии. Именно в таких районах наблюдается значительное увеличение площадей редколесий и сомкнутых лесов за счет облесения тундр и увеличения густоты и продуктивности ранее существовавших древостоев [3, 4].

Изучение пространственно-временной динамики растительных сообществ вдоль высотного градиента в высокоширотных регионах позволяет прогнозировать изменение параметров этих сообществ (видовой состав, изменение фитомассы различных компонентов экосистем и др.) при разных сценариях изменения климата на обширных территориях. Использование данных по естественному возобновлению основных лесообразующих пород в пределах экотона лесотундры дает возможность уже сейчас судить о направлении процессов в переходной зоне и изменении положения границы распространения древесной растительности [5].

Основная цель исследования — выявление закономерностей накопления и распределения фитомассы различных компонентов лесотундровой экосистемы и анализ данных по естественному возобновлению лиственницы вдоль высотного профиля для выявления реакции биоты на изменение климата.

Высотное распределение растительности и ее биомассы изучалось на примере репрезентативного участка в районе северо-западной оконечности плато Путорана. Горы Путорана относятся к наиболее высокой северо-западной части Среднесибирского плоскогорья, границы которого совпадают с границами древней Сибирской платформы [6].

Регион входит в субарктический климатический пояс и отличается суровым континентальным климатом (коэффициент континентальности — 232–251). Среднегодовая температура воздуха $-11,6^{\circ}\text{C}$, среднегодовое количество осадков 260 мм, причем более 50 % их приходится на теплый период (рис. 1). Большая часть осадков расходуется на сток, который практически полностью осуществляется в весенне-летний период.

На склоне юго-западной экспозиции в долине р. Большой Авам ($70^{\circ}29'$ с. ш., $92^{\circ}50'–93^{\circ}$ в. д.) был заложен высотный профиль с уклоном $6–7^{\circ}$ в нижней части и $15–17^{\circ}$ — в среднем по склону. Для профиля характерны крупные курумы, занимающие до 50 % площади. Характеристика почвенного горизонта вдоль профиля достаточно однородна. Почвы сформированы на делювиальных суглинках (от легких до тяжелых) с признаками криогенного выветривания и с полным отсутствием процессов оглеения и оподзоливания. Педокриотурбаций и тиксотропности нет, за исключением среднего высотного уровня, где почвенные разрезы полностью заполнялись водой. Общая мощность почв на профиле от 11 до 52 см, ниже — минеральная мерзлая толща. Глубина проникновения корней растений не более 25 см. Типичны тундровые подбуры и буроземы. Единственная лесообразующая порода данного региона — лиственница Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.).

Закладка профиля проводилась с учетом полного охвата лесотундрового экотона с явно выраженной верхней «термической» границей леса, т. е. продвижение древесной растительности выше по склону ограничено недостатком тепла. Вдоль профиля выделены четыре высотных уровня, представляющих характерную для данных условий смену основных типов древостоев.

Наиболее продуктивные (до IV класса бонитета, сомкнутость крон до 0,5) пойменные леса в нижней части профиля (170 м над ур. моря) приурочены к островным конусам выноса речных отложений и представлены лиственничниками зеленомошными с хорошо развитым кустарниковым ярусом.

Средняя часть коренного склона сформирована лиственничными редколесьями, среди которых сделано разграничение между верхней границей редины (360 м над ур. моря) и верхней границей сомкнутых лесов (280 м над ур. моря). В нижней и средней частях склонов доминируют ерниковые голубично-лишайниково-зеленомошные лиственничные редины с подлеском из ольховника и ивы. Производные этого типа леса преобладают, занимая около 50 % лесов в долине р. Большой Авам. В верхней час-

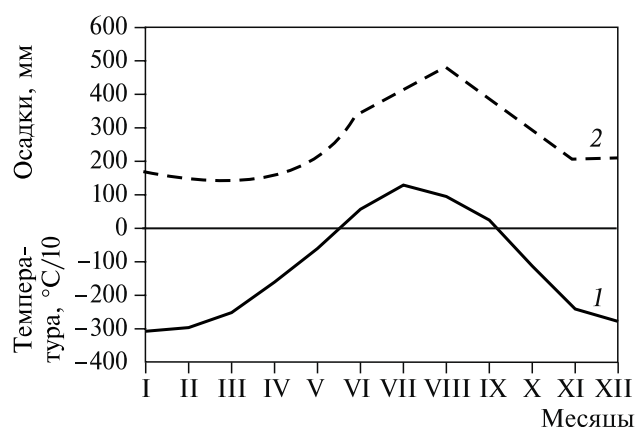


Рис. 1. Среднегодовой ход температуры (1) и осадков (2) по данным метеостанции Волочанка.

Характеристика основных типов растительности вдоль высотного градиента

Ландшафтные комплексы	Абсолютная высота, м над ур. моря	Фоновые уклоны, град.	Мезоформы рельефа	Типы фитоценозов
Кустарниковые речной поймы	168–170	2–3	Пойма среднего высотного уровня Надпойменные террасы	Пойменный участок ольхово-ивняковый разнотравно-злаковый Лиственничник ерниковый голубично-лишайниково-зеленомошный с подлеском из <i>Duschekia fruticosa</i> и <i>Salix</i> sp.
Кустарниково-лесные горных шлейфов	170–260	5–8 10–15	Горные шлейфы	Лиственничник ерниковый голубично-лишайниково-зеленомошный с подлеском из <i>Duschekia fruticosa</i> и <i>Salix</i> sp.
Лесные коренных склонов	260–380	15–17	Коренной склон среднего высотного орографического уровня	Лиственничник шикшево-лишайниково-зеленомошный Лиственничная редина мелкоотравно-зеленомошная Лиственничная редина осоково-зеленомошная с подлеском из <i>Duschekia fruticosa</i> и <i>Salix</i> sp. Лиственничная редина кустарничково-вейниково-зеленомошная
Тундровые вершин плато	380–400	15–17	Коренной склон высокого орографического уровня (выпуклые каменистые поверхности верхней части склона)	Горная каменистая разнотравно-дриадовая тундра

ти склона (390 м над ур. моря) происходит переход типов растительности от лиственничной редины кустарничково-вейниково-зеленомошной к высокогорной каменистой тундре разнотравно-дриадовой с мелкими стланиковыми формами лиственницы. Основные типы растительности и их приуроченность к ландшафтным комплексам представлены в табл. 1.

На всех четырех высотных уровнях, а также вдоль всего склона проведены таксационные описания древостоев и геоботанические описания растительности с учетом встречаемости (по шкале Друде) сосудистых растений, мхов и лишайников с использованием рамки Раменского [7]. Всего сделано 240 описаний. На каждом высотном уровне проведены также измерения надземной биомассы основных доминантов поярусной растительности.

Надземная фитомасса древостоев рассчитывалась в соответствии со стандартной методикой [8], с использованием 18 модельных деревьев, а также данных пересчета на пробных площадях, заложенных на трех нижних высотных уровнях. Для самого верхнего уровня оценка биомассы деревьев не проводилась, поскольку здесь преобладали подрост и деревья стланиковой формы, не образующие древесного полога.

При учете фитомассы подлеска использовались метод укоса для мелких кустарников (например, таких как *Betula nana*) с площадью изъятия 0,25 м² (50 × 50 см) и метод «модельного куста» для крупных видов (например, *Duschekia fruticosa*), основанный на определении массы средней по морфометрическим показателям ветви.

Для учета фитомассы напочвенного покрова использовался метод укосов: при помощи рамки (20 × 25 см) производился срез живой части всех растений внутри рамки. Надземная фитомасса мхов отбиралась по границе зеленой и бурой частей. Для каждой ассоциации проводились измерения не менее чем в трех повторностях. В среднем на один высотный уровень сделано по 12 измерений.

Возраст деревьев и подростов определялся по стандартным методикам, принятым в дендрохронологии. Для этого буровые образцы были взяты на фиксированных высотах (1,3 м) от уровня корневой шейки. У модельных деревьев и подростов возраст определен на уровне корневой шейки. Измерения ширины годичных колец проведены на полуавтоматической установке «LINTAB-3.0» с точностью 0,01 мм. Для моделей с двумя и более радиусами измерений произведено усреднение абсолютных значений погодичного радиального прироста [9].

В лабораторных условиях все отобранные образцы высушивались при температуре 110 °С, после чего производился пересчет на абсолютно сухую фитомассу для всех объектов. Распределение запасов органического вещества вдоль профиля рассматривалось для всех компонентов растительности (табл. 2).

Распределение биомассы вдоль высотного профиля, абс. сух. масса, т/га

Высотный уровень	Древостой			Подлесок					Напочвенный покров			Общая биомасса
	стволовая часть	крона	Σ	<i>Duschekia fruticosa</i>	<i>Salix</i> sp.	<i>Betula nana</i>	<i>Juniperus sibirica</i>	Σ	травяно-кустарничковый ярус	мохово-лишайниковый покров	Σ	
I	—	—	—	—	0,15	0,52	—	0,67	1,88	5,15	7,03	7,70
III	5,07	2,51	7,57	0,10	0,13	0,66	—	0,89	1,04	7,59	8,63	17,09
V	11,63	3,61	15,24	—	—	—	0,20	0,20	1,15	6,11	7,26	22,70
VII	26,68	6,75	33,44	0,15	1,41	0,52	—	2,08	1,00	3,87	4,87	40,39

При продвижении к верхней границе леса общий запас фитомассы живого напочвенного покрова уменьшается от 40,39 до 7,70 т/га. Причем снижение данных показателей происходит в основном за счет значительного уменьшения биомассы древостоя. Так, в хорошо дренированных условиях надпойменной террасы формируется лиственничный древостой с запасом 54 м³/га при средней высоте стволов 7,7 м и диаметре 13 см. В средней части склона при незначительном уменьшении высоты (6 м) и диаметра ствола (12 см) деревьев запас снижается более чем в два раза и составляет 23 м³/га. На верхней границе редколесий, на высоте 360 м над ур. моря, запасы древесины в объеме 10 м³/га составляют лишь пятую часть от запасов нижнего высотного уровня.

Большая часть биомассы деревьев приходится на стволовую древесину. В зрелых лиственничниках пойменной (нижней) и средней частей профиля, средний возраст которых составляет 190 лет, ее доля достигает 75–80 % от всей надземной биомассы дерева. В верхней части склона при возрасте сомкнутого древостоя 120 лет этот процент снижается до 65. Общая биомасса древостоя также снижается по направлению к верхней границе редколесий от 33,4 до 7,6 т/га, т. е. более чем в четыре раза.

Распределение биомассы кустарников по всему профилю крайне неравномерно. Наиболее продуктивный древостой надпойменной нижней части профиля формирует под собой хорошо развитый подлесок в силу благоприятных эколого-эдафических условий. Продвижение кустарников выше по профилю ограничено высокой степенью присутствия крупнообломочного материала (курумов). Кустарники выше по профилю редко формируют подлесок, чаще встречаются лишь отдельными куртинами, поэтому их фитомасса в среднем составляет 2,1 т/га в нижней его части и незначительна выше по профилю — от 0,2 до 0,9 т/га. Фитомасса всего подлеска составляет не более 5 % от всей надземной фитомассы.

В напочвенном покрове рассматривалось изменение фитомассы отдельно для травяно-кустарничкового яруса и мохово-лишайникового покрова (см. табл. 2). Вдоль всего высотного профиля доминируют мхи. Их доля (как по обилию, так и по биомассе) составляет более 75 %. Вариации в распределении фитомассы группы трав и кустарничков по профилю связаны с изменением видового разнообразия вдоль высотного градиента, когда одни фитоценологические группы сменяются другими. Снижение массы отдельных видов, произрастающих ближе к верхней границе леса, компенсируется увеличением их проективного покрытия, что ведет к увеличению фитомассы на верхнем уровне.

Вдоль всего высотного градиента были выделены основные группы сосудистых растений: лугово-альпийская, горно-тундровая, лесолуговая, объединенная с лугово-лесной, боровотаежная и мохово-болотная, объединенная с приручейной. Наиболее представлены вдоль высотного профиля виды горно-тундровой растительности (*Arctous alpina* (L.) Niedenzu, *Dryas octopetala* L., *Pedicularis lapponica* L. и др.). Их участие в составе напочвенного покрова увеличивается от 37 % в нижней части склона до 53 % вдоль верхней границы. Лугово-альпийские (*Thalictrum alpinum* L., *Carex ensifolia* Turcz. ex V. Krecz., *Saxifraga punctata* L. и др.), лесолуговые (*Polygonum viviparum* L., *P. bistorta* L., *Orthilia obtusata* (Turcz.) Jurtz.) и мохово-болотные (*Ledum palustre* L., *Vaccinium uliginosum* L., *Pedicularis palustris* L. и др.) виды встречаются примерно в равных соотношениях на всех четырех высотных уровнях с небольшим преимуществом гигромезофитов из мохово-болотной группы. Доля бореальных видов, к которым относятся *Vaccinium vitis-idaea* L., *Linnaea borealis* L., *Pyrola rotundifolia* L. и др., снижается с 18 до 4 % при продвижении к верхней границе леса.

Фитомасса напочвенного покрова изменяется незначительно вдоль всего профиля и составляет в среднем 7–8 т/га. Исключением является пойменная часть профиля, где фитомасса напочвенного покрова значительно ниже (4,9 т/га) за счет высокого проективного покрытия подлеска, зачастую образующего под своим пологом мертвопокровные участки. Однако с высотой профиля суммарная доля напочвенного покрова в общей надземной фитомассе значительно увеличивается — от 15 до 50 % на участках с древостоем.

Вклад каждого отдельного яруса в общий запас растительной биомассы на разных высотных уровнях вдоль профиля имеет следующий вид. Среди основных компонентов растительного покрова, т. е. напочвенного покрова, подлеска и древостоя, доля (биомасса) последнего снижается к верхней границе леса от 83 до 67 % и даже 44 %. Вклад подлеска изменяется незначительно — соответственно 5, 1 и 5 %, но существенно возрастает доля напочвенного покрова — 12, 32 и 51 %. Причем в зоне экотона (верхняя граница древесной растительности) на долю напочвенного покрова приходится до 90 % всей биомассы.

Для выявления тенденций в изменении положения верхней границы распространения древесной растительности проведен анализ естественного возобновления и возрастной структуры деревьев лиственницы. На верхнем высотном уровне возрастная структура определялась для всех деревьев, поскольку большинство из них имеет стланиковую форму. На более низких высотных уровнях подсчитывался подрост (деревья от 0,2 м до 1,5 м). Причем количество подраста возрастает с 250 шт/га на нижнем уровне до 650 шт/га на верхней границе редколесий и до 2050 шт/га на границе распространения древесной растительности. Возраст большинства деревьев на верхней границе экотона составляет менее 60 лет.

В возрастной структуре подраста наблюдается периодичность, отмечающаяся как для данного региона, так и для северных территорий в целом [10]. Правомерно считать, что на процессы возобновления в высоких широтах влияет целый комплекс биотических и абиотических факторов, наиболее важными из которых являются корневая конкуренция эдификаторного яруса, подлеска и напочвенного покрова. Однако температурный режим вегетационного периода, оказывающий лимитирующее воздействие на прирост взрослого древостоя, также влияет на степень естественного возобновления. Для исследуемого района наибольшее количество подраста отмечалось в 1970–1980-х гг. (рис. 2).

Этот период характеризуется более высокими значениями летних температур и, как следствие, значительным увеличением радиального прироста лиственницы основного яруса ($R^2 = 0,46$ при $p < 0,05$). Наличие данного эффекта можно объяснить началом массового плодоношения первых укороенившихся деревьев лиственницы на верхней границе, возраст которых к тому времени достиг 50-ти и более лет. Со временем произойдет естественный вывал большого числа молодых деревьев, тем не менее наблюдаемая тенденция свидетельствует о продвижении верхней границы распространения древесной растительности вверх в течение прошлого столетия.

Подобные закономерности можно наблюдать не только в горных системах [3], но и в широтном направлении [4], когда отмечаются продвижение лиственницы в зону тундры и увеличение показате-

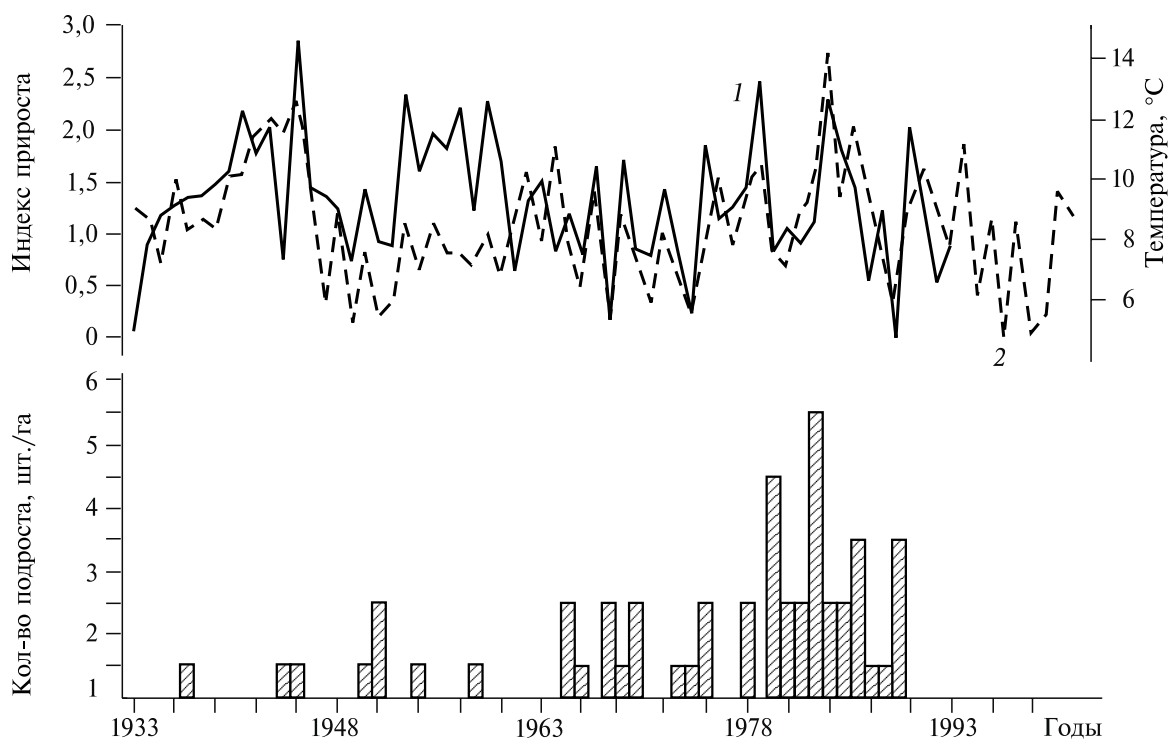


Рис. 2. Соотношение количества подраста лиственницы Гмелина (столбики) с ходом июнь-июльских температур воздуха (1) и индексами прироста древостоя (2) на верхней границе редколесий.

лей сомкнутости древостоев. Использование временных рядов и космоснимков подтверждает, что в последние десятилетия произошло увеличение площадей лиственничников в зоне лесотундры более чем в два раза, а скорость их проникновения в зону тундры составляет от 3 до 60 м в год [11].

Безусловно, скорость миграции древостоев значительно ограничена по причине более длительного периода роста деревьев по сравнению с другой растительностью. Поэтому при оценке границ растительности и изменения ее биомассы надо учитывать, что в ближайшее время основные изменения произойдут в составе более мелких форм: трав, кустарников и подростов [2]. Если в качестве сценария изменения климата использовать средние оценки изменения температуры и осадков, рассчитанные по шести различным моделям общей циркуляции атмосферы с повышением на 2 °С летней температуры и 20 %-ным увеличением годовых осадков [12], то можно предположить, что в приросте древесной растительности при условии наличия четко выраженного лимитирующего фактора (летние температуры) будет наблюдаться увеличение радиального прироста у деревьев и кустарников. В то же время увеличение годовых осадков незначительно скажется на их приросте, но положительно повлияет на увеличение биомассы напочвенного покрова, в особенности мхов.

К сожалению, на примере одного участка (высотного профиля) невозможно судить о скорости и сроках смещения границ существующих растительных зон. Однако наблюдаемые тенденции в увеличении количества жизнеспособного подростов деревьев и формировании хорошо развитого мохового покрова под их пологом могут свидетельствовать о явной долговременной экспансии древесных пород на верхней границе леса горных территорий Крайнего Севера. Продвижение границы леса вверх и наступание его на тундру будут осуществляться по мере формирования на верхних террасах сомкнутого древостоя, характерного для типичного горного ландшафта.

Изучение реакции растительности на изменение какого-либо внешнего фактора вдоль его градиента дает возможность прогнозировать «поведение» растительных экосистем при наличии подобных изменений. При этом необходим комплексный подход, основанный на оценке роли каждого растительного компонента экосистемы в аккумуляции углерода. Результаты этой работы, проведенной в одном из наиболее удаленных регионов севера Средней Сибири, но в то же время и перспективных для изучения реакции биоты на изменения климата, подтвердили полученные другими исследователями данные о расширении в течение XX–XXI столетий площадей, занимаемых древесной растительностью.

Основной причиной для продвижения границы распространения лиственницы вверх стало улучшение условий роста, в нашем случае — термического режима вегетационного периода. Однако для оценки скорости этого процесса необходимы ретроспективный анализ с использованием обширного материала по возрастной структуре древостоев и повторный учет через достаточно продолжительные периоды.

В заключение следует отметить, что данные по накоплению и распределению фитомассы вдоль высотного профиля на северо-западной оконечности плато Путорана получены впервые.

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов ИНТАС (01–0052), Российского фонда фундаментальных исследований (05–04–97706) и ККФН (15J074).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Braswell B. H., Schimel D. S., Linder E., Moor B. The response of Global Terrestrial Ecosystems to Interannual Temperature variability // Science. — 1997. — Vol. 278.
2. Величко А. А., Борисова О. К., Зеликсолн Э. М., Морозова Т. Д. К оценке изменений в состоянии растительного и почвенного покровов Восточно-Европейской равнины в XXI веке вследствие антропогенного изменения климата // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. — СПб: Гидрометеоиздат. — 2002. — Т. 18.
3. Шиятов С. Г., Терентьев М. М., Фомин В. В. Пространственно-временная динамика лесотундровых сообществ на полярном Урале // Экология. — 2005. — № 2.
4. Харук В. И., Шиятов С. Г., Касишке Е. и др. Реакция экотона «лес–тундра» на изменение климата // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. — СПб: Гидрометеоиздат. — 2002. — Т. 18.
5. Payette S., Fortin M.-J., Gamache I. The Subarctic Forest-Tundra: The Structure of a Biome in a Changing Climate // Bioscience. — 2001. — № 51.
6. Кушев С. Л., Леонов Б. Н. Рельеф и геологическое строение // Средняя Сибирь. — М., 1964.
7. Ремезов Н. П., Родин Л. Е., Базилевич Н. И. Методические указания к изучению биологического круговорота зольных веществ и азота надземных растительных сообществ в основных природных зонах умеренного пояса // Ботан. журн. — 1963. — № 48 (6).
8. Семечкина М. Г. Структура фитомассы сосняков. — Новосибирск: Наука, 1978.
9. Methods of dendrochronology. Applications in the Environmental Sciences / Eds. E. R. Cooc and L. A. Kairiukstis. — Dordrecht; Boston; London: Kluwer Acad. Publ., 1990.
10. Абаимов А. П., Бондарев А. И., Зырянова О. А., Шитова С. А. Леса Красноярского Заполярья. — Новосибирск: Наука, 1997.

11. **Харук В. И., Им С. Т., Рэнсон К. Дж., Наурзбаев М. М.** Временная динамика лиственницы в экотоне лесотундры // Докл. РАН. География. — 2004. — Т. 398, № 3.
12. **Climate** change 1995. Impacts, Adaptations and Mitigation of Climate Change: Scientific-Technical Analysis / Eds. R. T. Watson, M. C. Zinyowera, and R. H. Moss. — Cambridge, 1996.

*Институт леса СО РАН,
Красноярск*

*Поступила в редакцию
28 июля 2005 г.*
