

Реакция хвойных экотона альпийской лесотундры Кузнецкого Алатау на изменение климата

И. А. ПЕТРОВ¹, В. И. ХАРУК^{1,2}, М. Л. ДВИНСКАЯ¹, С. Т. ИМ^{1,2}

¹ Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50
E-mail: petrovilsoran@gmail.com

² Сибирский федеральный университет
660041, Красноярск, просп. Свободный, 79

Статья поступила 27.10.2014

Принята к печати 27.11.2014

АННОТАЦИЯ

В течение последних десятилетий наблюдается возрастание радиального прироста *Larix sibirica* Ledeb., *Pinus sibirica* Du Tour и *Abies sibirica* Ledeb., произрастающих в экотоне альпийской лесотундры Кузнецкого Алатау. Прирост лиственницы положительно коррелирует с летними температурами; прирост кедра и пихты определяется температурой, осадками, а также продолжительностью солнечного сияния. Показано, что в настоящее время прирост припевающих деревьев лиственницы в среднем на 55 % превышает таковой у аналогичной возрастной группы, произраставшей 200 лет назад. Скорость продвижения лиственницы по градиенту высоты оценивается в 1 м/10 лет. Для пихты установлена периодичность лимитирования радиального прироста зимними и летними температурами; в настоящее время наиболее сильная корреляция наблюдается с летними температурами ($r = 0,9$). Для всех хвойных имеет место высокая корреляция величины прироста с концентрацией CO_2 в атмосфере ($r = 0,42 \dots 0,84$). Повышение зимних температур воздуха индуцировало трансформацию стланиковых форм лиственницы и кедра (начало 1970-х гг.), а позднее пихты (начало 1980-х гг.) в вертикальные формы.

Ключевые слова: альпийская лесотундра, *Larix sibirica*, *Pinus sibirica*, *Abies sibirica*, стланиковые формы, воздействие климата на прирост.

Экотон альпийской лесотундры является зоной, где воздействие климата на рост древесной растительности является наиболее значимым вследствие лимита роста по температуре [Holtmeier, 2009]. Действительно, в последние десятилетия наблюдалось продвижение древесной растительности по градиенту высоты в горах Евразии и Северной Америки [Моисеев, 2002; Klasner, Fagre, 2002; Munroe, 2003; Baker, Moseley, 2007;

Kullman, 2007; Kharuk et al., 2006, 2008, 2009; Lenoir et al., 2008]. Наряду с этим происходило возрастание сомкнутости древостоев [Shiyatov et al., 2007; Devi et al., 2008; Harsch et al., 2009]. Другим следствием повышения температуры стало изменение морфологии древесных растений, трансформация стелющихся и стланиковых форм в вертикальные [Holtmeier, 2009; Kharuk et al., 2009]. Наряду с влиянием собственно потеп-

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

ления климата в ряде исследований отмечено стимулирующее рост древесных растений возрастание концентрации CO_2 в атмосфере [Souza et al., 2010; Kharuk et al., 2011]. Данные модельных экспериментов также свидетельствуют о повышении продуктивности древесных с возрастанием уровня CO_2 [Hoch, Körner, 2005; Canadell et al., 2007; Norby et al., 2010].

Изменения климата, согласно прогнозам, повлияют на видовое разнообразие и продуктивность бореальных лесов, повлекут географическое по масштабам перераспределение древесных растений [Aitken et al., 2008; IPCC, 2007]. В этой связи актуальна проблема воздействия изменений климата на рост основных лесобразующих видов таежных лесов.

Цель данной работы – сравнительный анализ реакции кедра (*Pinus sibirica*), пихты (*Abies sibirica*) и лиственницы (*Larix sibirica*) на изменения климата в экотоне альпийской лесотундры Кузнецкого Алатау. Изучались следующие аспекты проблемы: 1) каков сравнительный отклик радиального прироста *Pinus sibirica*, *Abies sibirica* и *Larix sibirica* на изменения климата? 2) какова связь между климатическими переменными, а также концентрацией CO_2 в атмосфере и радиальным приростом?

Исследования выполнялись в экотоне горной лесотундры Кузнецкого Алатау (рис. 1). Кузнецкий Алатау включает несколько ориентированных с севера на юг хребтов длиной до 300 км с максимальными высотами до 2200 м. Хребты имеют относительно пологие склоны, сложенные известняками, кварцитами, глинистыми и кремнистыми сланцами с множественными интрузиями гранитов, диоритов, габбро и туфа.

В высокогорьях (1350–1500 м над ур. м.) растительность представлена тундровыми сообществами. Субальпийский пояс (1100–1350 м) занимают луга и редколесья, сформированные *Larix sibirica*, *Pinus sibirica*, *Abies sibirica* и *Betula tortuosa*. Верхняя и средняя части лесного пояса (600–1100 м) представлены преимущественно древостоями кедра с примесью пихты и ели. Древостои низкогогорий сформированы лиственницей и сосной с примесью кедра и березы. Остепненные участки встречаются на крутых южных склонах на высоте 500–600 м.

Климат исследуемой территории континентальный, с холодной и длинной зимой и теплым или жарким летом. На склонах западной экспозиции сумма годовых осадков

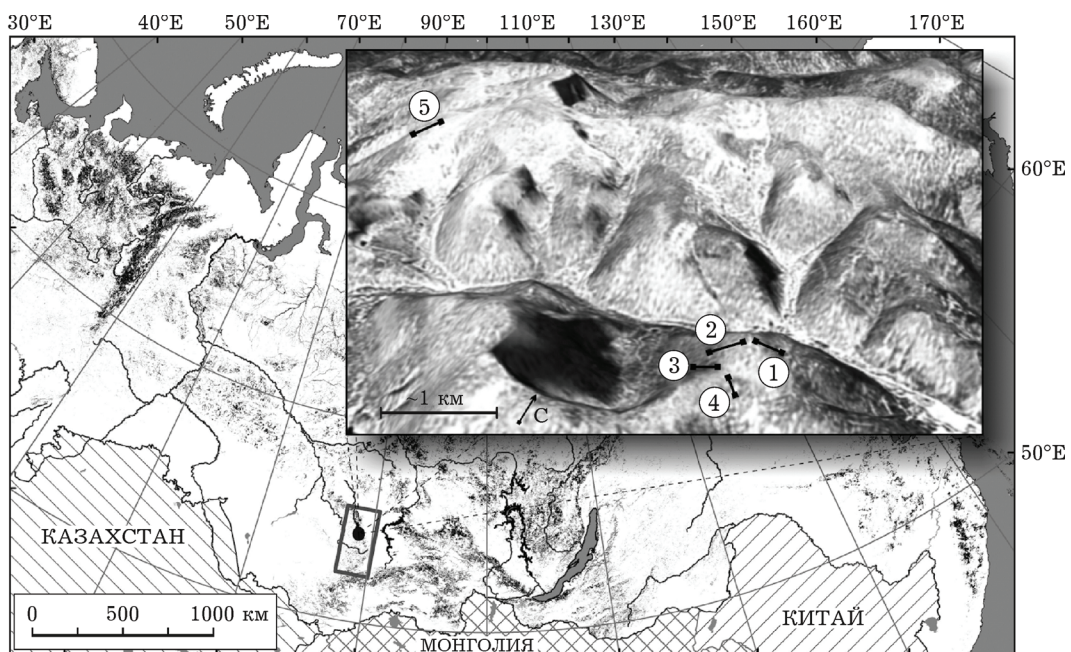


Рис. 1. Местоположение объекта исследований. Расположение пробных площадей показано линиями. 1–5: трансекты. Фон – вечнозеленые хвойные

Т а б л и ц а 1

Климатические данные для пробных площадей

Параметр	Годовая	Июнь– август	Декабрь– февраль
Средняя температура, °С (1940–2010 гг.)	-2,1	11,6	-14,7
Средняя сумма осадков, мм (1966–2010 гг.)	1603	381	341

составляет 600–800 мм, в то время как в центральной наветренной части гор выпадает до 1500 мм осадков в год. Средние температуры января и июля – $-15,3$ °С и $+13,4$ °С соответственно (табл. 1, рис. 2). В расчетах использованы данные с близлежащей (~10 км) метеостанции “Ненастная”.

Полевые исследования проведены в 2012–2013 гг. на двух участках экотона альпийской лесотундры ($54^{\circ}38'$ с. ш., $88^{\circ}41'$ в. д. и $54^{\circ}39'$ с. ш., $88^{\circ}37'$ в. д.; см. рис. 1). Следуя С. Г. Шиятову [Shiyatov et al., 2007], под “экотоном” понимается переходная зона между верхним пределом произрастания возобновления и границей сомкнутых древостоев (сомкнутость $\geq 0,3$). На участке № 1 (интервал высот 1270–1330 м) произрастали все исследуемые виды; на участке № 2 (высота 1370 м) – только пихта. Лиственница была представлена когортами старовозрастных (“рефугиумных”) деревьев ($A \sim 230$ лет) и относительно молодых деревьев ($A \sim 80$ лет). Кедр и пихта – относительно молодыми ($A < 100$) деревьями, включая так называемые “постстланики” (древесные растения, трансформированные из стланиковых форм в вертикальные). В экотоне лесотундры заложили пять градиентных трансект (четыре на участке № 1 и одна на участке № 2; см. рис. 1). Трансекты закладывались в интервале высот от 1290 до 1390 м над ур. м. На каждой из них через 10 м по градиенту высоты закладывались пробные площади (ПП), на которых выполнялись геоботаническое и почвенное описания, пересчет подроста и оценка его жизненного состояния (табл. 2). Подрост разделялся на две категории: жизнеспособный и (нежизнеспособный + погибший). ПП закладывались в трехкратной повторности; размер ПП варьировал от 3×3 до 10×10 м в зависимости от количе-

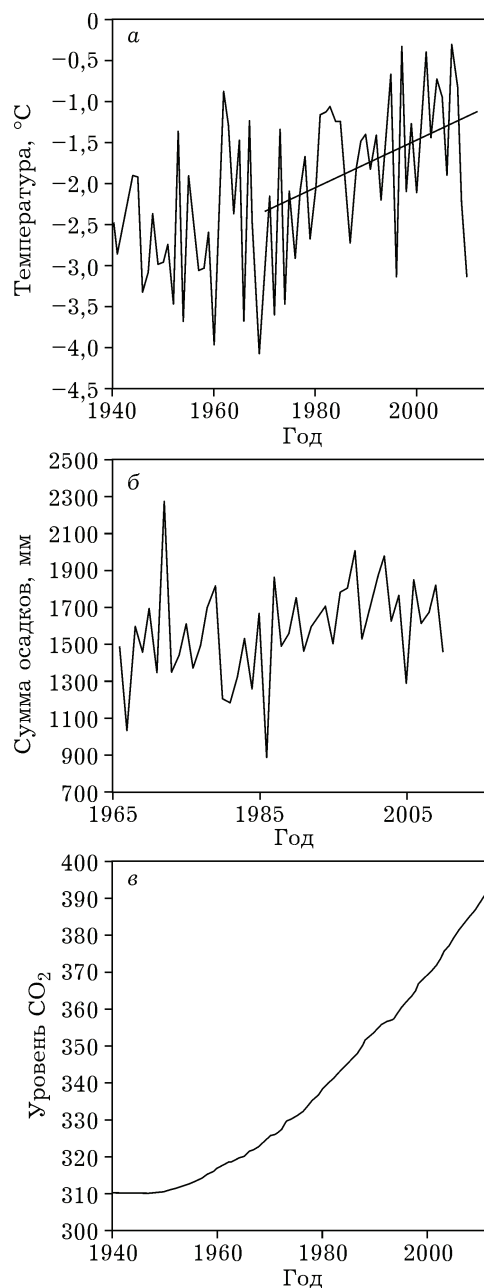


Рис. 2. Многолетняя динамика среднегодовых температур (а), годовой суммы осадков (б) на исследуемой территории; аномалии концентрации уровня CO_2 (в)

ства подроста. Возраст подроста определялся подсчетом годичных колец на уровне корневой шейки.

Дендрохронологический анализ. Для построения хронологий собрано 57 образцов лиственницы, 20 образцов кедра и 32 образца пихты (по 16 на каждом участке). Поверхность каждого образца полировалась, подре-

Характеристики пробных площадей

Участок	Трансекта	Длина, м	Разница высот, м	Количество пробных площадей	Высота (max-min)	Направление, град.
№ 1	K1	190	58	7	1368–1310	60
	K2	200	50	6	1340–1290	250
	K3	110	16	4	1313–1297	300
	K4	110	19	5	1315–1296	100
№ 2	K5	140	30	4	1390–1360	240

залась и обрабатывалась порошком мела для увеличения контраста. Ширина древесных колец измерялась на станции LINTAB-III с разрешением 0,01 мм. Перекрестная датировка проводилась по общепринятой методике [Шиятов, 2000]. Для статистической проверки перекрестной датировки и построения обобщенных древесно-кольцевых хронологий использовались программы COFECHA, ARSTAN, TSAP [Holmes, 1983; Rinn, 1996]. После проведения перекрестной датировки построено по три хронологии для каждого вида: усредненная, стандартная и остаточная. Усредненные хронологии строились путем простого усреднения индивидуальных хронологий. Стандартные хронологии построены в программе ARSTAN с помощью метода двойного детрендинга для устранения низкочастотных колебаний. В результате получены безразмерные индексы радиального прироста. Остаточные хронологии строились на основе стандартных путем удаления автокорреляционной составляющей, таким образом усиливая климатический сигнал [Cook, Holmes, 1986]. Для анализа выбраны участки хронологий с 1940 по 2012 г., нижняя граница интервала соответствует началу достоверных измерений метеопараметров. Для усиления климатических сигналов использовались усредненные хронологии, пройденные 5-летним фильтром. Длина фильтра подбиралась таким образом, чтобы удалить высокочастотную составляющую, максимально усилив низкочастотные климатические сигналы. Климатические данные для анализа также проходились 5-летним фильтром. Для статистического анализа использовались программы Excel и StatSoft [StatSoft, 2001]. Для анализа климатических сигналов использовались

коэффициенты корреляции (r_{yx}) между усредненными хронологиями и метеоданными, а также коэффициенты корреляции между метеоданными и стандартными (r_{sx}) и остаточными (r_{ox}) хронологиями. С помощью программы STATISTICA рассчитаны коэффициенты корреляции между индексами прироста и среднемесячными климатическими данными.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Численность подроста (участок № 1) достигает у кедра 2,0–2,5 тыс./га, для лиственницы эта величина существенно (примерно десятикратно) ниже (рис. 3). Погибших или поврежденных экземпляров среди подроста лиственницы не обнаружено. Подрост пихты представлен единичными особями.

Популяция лиственницы представлена двумя когортами: “рефугиумной”, сформировавшейся в малый ледниковый период (МЛП; $A \sim 230$ лет), и относительно молодой ($A \sim 80$ лет) популяцией, сформировавшейся после окончания МЛП (~ 1850 г.). Деревья в первой когорте представлены криволесьем с поврежденными или усохшими вершинами, тогда как во второй преобладают прямоствольные формы. Возраст лиственницы уменьшается с высотой над уровнем моря, что отображает динамику ее продвижения по градиенту высоты с потеплением климата (рис. 4, а). В когорте молодых деревьев выделяются быстро и медленно растущие индивидуумы; последние локализовались преимущественно на верхней границе произрастания, а также в наименее защищенных от ветра элементах рельефа. Динамика прироста этих деревьев согласовывалась с

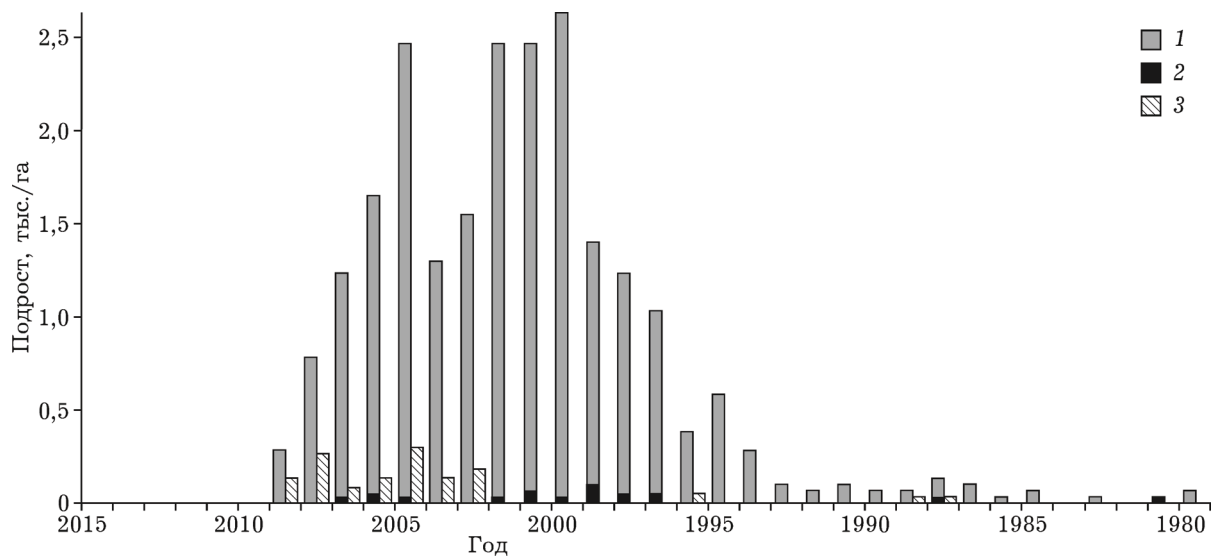


Рис. 3. Количество и возрастная структура подроста на участке № 1. Кедр (1 – жизнеспособные, 2 – нежизнеспособные), лиственница (3)



Рис. 4. Зависимость возраста лиственницы от высоты произрастания (а). Интегральные кривые роста лиственницы (б): 1 – старовозрастные ($A > 200$ лет) деревья, 2 – быстрорастущие и 3 – медленно растущие “молодые” деревья ($A \sim 80$ лет)

таковой для “рефугиумных” деревьев (см. рис. 4, б). Поскольку наблюдалась высокая скоррелированность динамики прироста указанных групп лиственниц ($r = 0,82 \dots 0,92$), для них составлена обобщенная хронология.

У всех исследованных видов наблюдалась трансформация стланиковых форм в вертикальные. Однако на верхней границе произрастания кедр и пихта представлялись стланиковыми формами, тогда как лиственница – вертикальной.

Дендрохронологический анализ. Сравнительные характеристики усредненных хронологий представлены в табл. 3. Наблюдается синхронность динамики радиального прироста исследуемых видов и динамики температуры воздуха (рис. 5). Корреляционный анализ показал следующее.

Прирост *Abies sibirica* коррелирует с продолжительностью вегетационного периода (количество дней со среднесуточной температурой $> +5$ °C) ($r_{yx} = 0,41 \dots 0,46$, $p < 0,01$). С осадками мая наблюдается отрицательная корреляция ($r_{cx} = -0,33$, $p < 0,05$). У пихты с участка № 1 наиболее сильный коэффициент корреляции проявился между среднегодовой температурой и усредненной хронологией ($r = 0,48$, $p < 0,01$, см. рис. 5, а). Применение к данным 5-летней скользящей средней позволило значительно усилить климатический сигнал ($r_{yx} = 0,86$, $p < 0,01$). Даль-

Характеристики усредненных хронологий исследуемых видов за период с 1940 по 2012 г.

Вид	Средняя	Максимальная	Стандартное отклонение	Автокоррекция	Чувствительность
	ШГК	ШГК			
	мм				
<i>Abies sibirica</i> (участок № 1)	0,63	1,17	0,22	0,79	0,18
<i>Pinus sibirica</i>	0,72	1,01	0,18	0,83	0,12
<i>Larix sibirica</i>	0,70	1,29	0,26	0,55	0,28
<i>Abies sibirica</i> (участок № 2)	0,75	2,28	0,53	0,93	0,21

нейший анализ показал, что в разные периоды времени прирост лимитируется либо зимними, либо летними температурами. Так, с 1940-х до конца 1980-х гг. преобладающим фактором, влияющим на радиальный прирост, являлась сумма среднемесячных температур холодного периода (ноябрь – март, $r_{yx} = 0,83$, $p < 0,01$). С начала 1990-х гг. лимитирующим фактором становится сумма температур в мае – июне ($r_{yx} = 0,78$, $p < 0,01$).

Аналогичная модель наблюдается и у пихты с участка № 2 (см. рис. 5, б): коэффициент корреляции между усредненной хронологией и среднегодовой температурой составляет 0,79 ($r_{yx} = 0,79$, $p < 0,01$). До середины 1980-х гг. основным лимитирующим фактором является сумма температур холодного периода ($r_{yx} = 0,62$, $p < 0,01$), после чего она сменяется суммой температур теплого периода ($r_{yx} = 0,66$, $p < 0,01$).

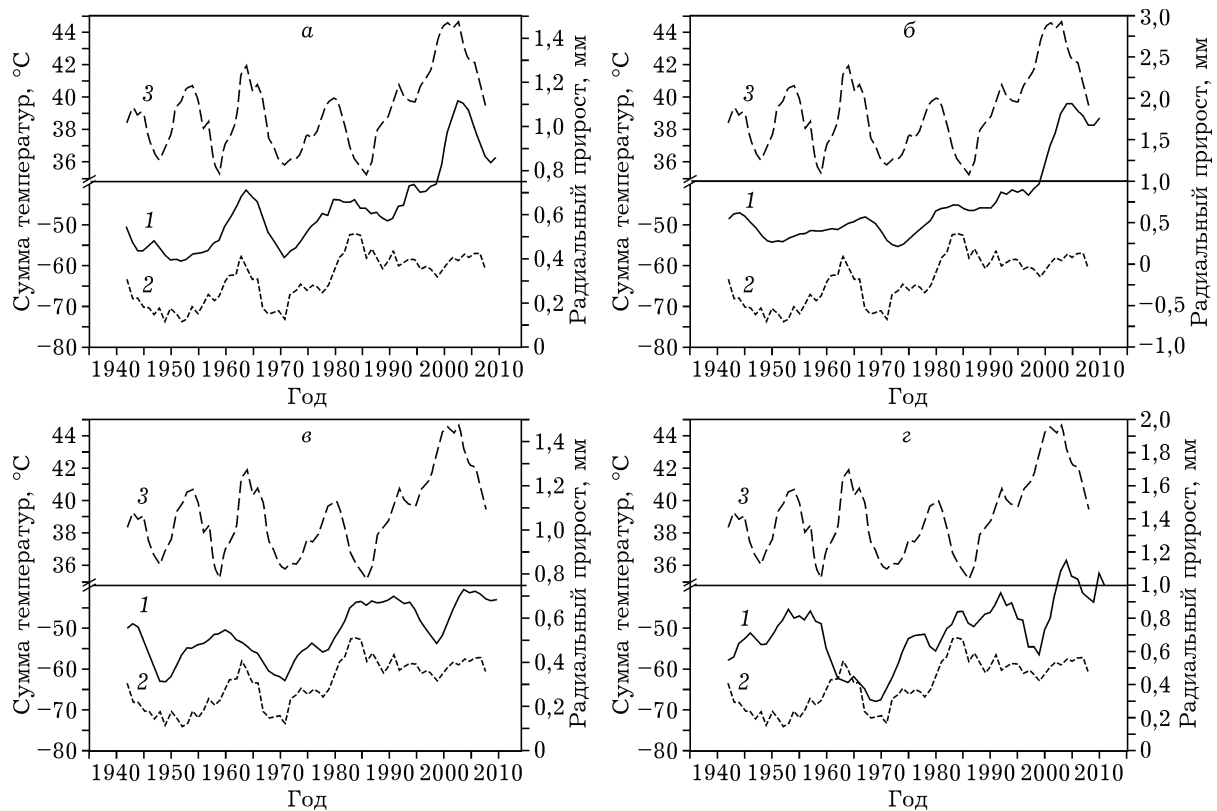


Рис. 5. Сравнение усредненных хронологий с климатическими факторами: *Abies sibirica* (а – участок № 1, б – участок № 2), *Pinus sibirica* (в), *Larix sibirica* (г). 1 – хронология, 2 – сумма температур теплого периода, 3 – сумма температур холодного периода

Прирост *Pinus sibirica* коррелирует с продолжительностью вегетационного периода ($r_{yx} = 0,36$, $p < 0,01$), с суммой среднемесячных температур холодного периода ($r = 0,52$, $p < 0,01$) и среднегодовой температурой ($r = 0,50$, $p < 0,01$). Для данного набора данных также применялся 5-летний фильтр. После фильтрации коэффициенты корреляции стали 0,82 и 0,83 ($p < 0,01$) для температуры холодного периода и среднегодовой температуры соответственно.

Прирост *Larix sibirica* положительно коррелирует с температурами июня ($r_{cx} = 0,28$, $r_{ox} = 0,44$, $p < 0,05$) и отрицательно – с температурой апреля ($r_{cx} = -0,33$, $r_{ox} = -0,34$, $p < 0,05$) и осадками мая ($r_{cx} = -0,32$, $p < 0,05$).

Наблюдается высокий коэффициент корреляции между продолжительностью солнечного сияния (ПСС) в мае – июне и индексами прироста *Pinus sibirica* ($r_{cx} = 0,33$, $p < 0,05$ и $r_{ox} = 0,46$, $p < 0,01$) и *Abies sibirica* ($r_{cx} = 0,42$, $p < 0,01$, $r_{ox} = 0,32$, $p < 0,05$ на участке № 1; $r_{cx} = 0,31$, $p < 0,05$, $r_{ox} = 0,47$, $p < 0,01$ на участке № 2). Связь ПСС с хронологиями лиственницы не проявляется.

Для всех хвойных наблюдаются высокие корреляции с концентрацией CO_2 в атмосфере ($r = 0,42...0,84$; $p < 0,01$).

За период с 1990 по 2010 г. по сравнению с предшествующим аналогичным периодом (1950–1970 гг.) прирост кедра увеличился на ~40 %, лиственницы – на ~35 %. Пихта увеличила прирост на 60 % на участке № 1 и на 210 % на участке № 2; последнее связано с трансформацией стланиковых форм в вертикальные. За период с 1990 по 2010 г. сумма температур теплого и холодного периодов возросла на 2,5 °C и 7 °C соответственно.

Все хвойные экотона лесотундры значительно увеличили радиальный прирост в последние десятилетия: положительные корреляции наблюдаются как с температурами теплого, так и холодного периодов. Для пихты установлена периодичность лимитирования прироста зимними и летними температурами, наблюдавшаяся за исследуемый период (с 1940 г.) трижды (рис. 6). При сумме зимних температур выше средних многолетних на +2 °C прирост определялся преимущественно летними температурами ($r = 0,8...0,9$). Понижение зимних температур ниже средних многолетних на -7 °C приводило к воз-

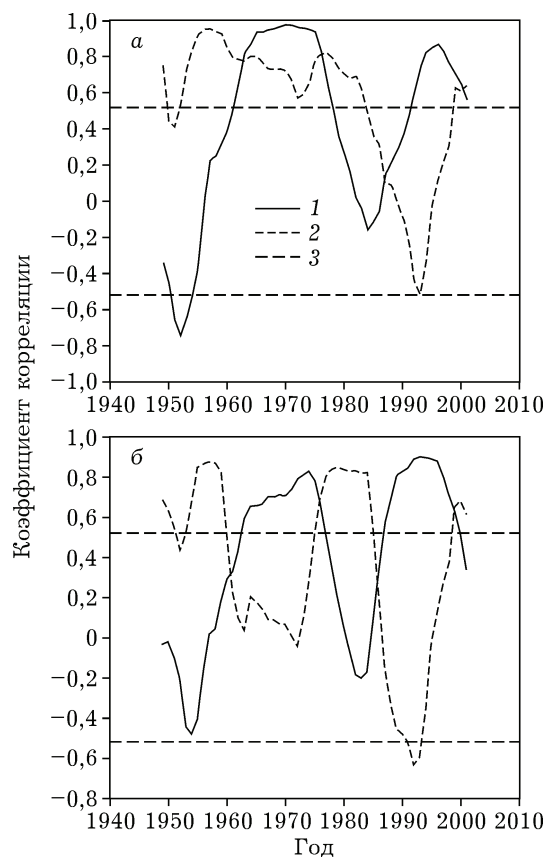


Рис. 6. Скользящие 11-летние функции отклика хронологий пихты с участков № 1 (а) и № 2 (б). 1 – корреляции с суммой температур теплого периода, 2 – корреляции с суммой температур холодного периода, 3 – доверительный интервал ($p < 0,05$)

растанию корреляции с температурами холодного периода ($r = 0,8...0,9$; см. рис. 6). Эффект периодичности обусловлен зависимостью величины десикации от температуры: известно, что низкие температуры в синергизме с ветром влекут повреждение и отмирание хвои и апикального прироста, ведут к формированию стланиковых форм. Среди хвойных пихта отличается наименьшей холодостойкостью: для кедра и лиственницы указанный эффект не выявлен.

У всех хвойных произошла трансформация стланиковых форм в вертикальные. Исключение составляют деревья кедра и пихты на верхней границе их произрастания. Верхний предел произрастания пихты расположен на 10–20 м ниже, чем у кедра. Лиственница представлена только вертикальными формами. Начало трансформации стла-

никовых форм в вертикальные относится к 1970-м гг., причем эта дата разнится для разных видов. Ранее других видов трансформация началась у лиственницы (около 1970 г.) и кедра (начало 1970-х гг.); начало трансформации стлаников пихты в вертикальные формы относится к 1980-м гг. (см. рис. 5). Переход в вертикальные формы индуцировался уменьшением повреждения апикального прироста десикацией и снежной абразией: ветер в сочетании с низкими температурами представляет основную причину образования стланиковых форм [Holtmeier, Broll, 2010]. Временная последовательность указанной трансформации (лиственница – кедр – пихта) отображает морозостойкость перечисленных видов. Переход стлаников кедра, пихты и лиственницы в вертикальные формы описан также для горной лесотундры Алтая и Западного Саяна [Kharuk et al., 2008, 2009]. Примечательно, что в аналогичный временной период началась трансформация стлаников сосны (*Pinus sylvestris*) на западе Евразии – в горной лесотундре Скандинавии [Kullman, 2007].

Повышение зимних температур способствовало продвижению хвойных по градиенту высоты, а также выживанию подроста в последние десятилетия (см. рис. 4); этот эффект описан и для других частей Алтае-Саянского региона [Kharuk et al., 2010]. На пределе произрастания выживание подроста сильно зависит от микротопографии рельефа: подрост встречается исключительно на подветренных, защищенных от ветра элементах рельефа.

Возрастное распределение лиственницы указывает на то, что ее продвижение по градиенту высоты началось ~150 лет назад, с потеплением после малого ледникового периода. Важная роль в этом процессе принадлежала старовозрастным (“рефугиумным”) деревьям как источникам семян; вблизи этих деревьев создавались также более благоприятные условия (защита от десикации, накопление снега) для формирования возобновления. Скорость продвижения лиственницы, рассчитанная по возрасту лиственницы в зоне рефугиума и на верхней границе ее произрастания, оценивается в 1 м/10 лет. В сравнении с другими породами лиственница максимально продвинулась по градиенту

высоты, за ней следуют кедр и пихта. Следствием потепления стало возрастание радиального прироста лиственницы: в настоящее время прирост приспевающих ($A \sim 50$ лет) деревьев лиственницы в среднем на 55 % превышает таковой у аналогичной возрастной группы, произраставшей 200 лет назад. Соотношение численности подроста лиственницы и кедра (см. рис. 4) указывает на возможность формирования под пологом лиственницы кедрового древостоя с последующим вытеснением лиственницы. Отрицательная связь между радиальным приростом лиственницы и температурой апреля ($r_{cx} = -0,33$, $r_{ox} = -0,34$, $p < 0,05$) обусловлена, вероятно, провоцированием вегетации лиственницы при наличии снежного покрова. Следующие за потеплением поздние заморозки способствуют повреждению хвои – как непосредственно, так и вследствие водного стресса. Негативное воздействие ранних оттепелей на прирост наблюдалось также в высокогорных лиственничниках Прибайкалья [Глызин, 1993].

Прирост *Pinus sibirica* и *Abies sibirica* определяется не только температурой и осадками, но и продолжительностью солнечного сияния в мае – июне. Для листопадной *Larix sibirica* указанный эффект не обнаружен, что обусловлено, вероятно, формированием хвои, тогда как вечнозеленые хвойные уже способны фотосинтезировать. Корреляция радиального прироста кедра с зимними осадками ($r_{cx} = -0,46$, $r_{ox} = -0,44$) может быть обусловлена удлинением времени схода снежного покрова и, соответственно, сокращением периода вегетации.

Значимые корреляции между концентрацией CO_2 в атмосфере ($r = 0,42...0,84$; $p < 0,01$) и радиальным приростом, установленные для всех хвойных, вероятно, не случайны. Известно, что концентрация углекислого газа, значительно (на 70 ppmv (parts per million by volume)) повысившаяся за последние пятьдесят лет, до сих пор не достигла уровня насыщения для фотосинтеза и является одним из лимитирующих рост факторов [Norby et al., 2010]. Более того, в горах лимит по CO_2 выше вследствие падения барометрического давления. Так, в исследуемой зоне концентрация CO_2 на ~25 % ниже по сравнению с таковой в предгорьях. Следовательно, именно в экотоне альпийской лесотундры

должен наблюдаться наибольший отклик древесных растений на повышение концентрации CO₂ в окружающем воздухе. Корреляционная связь, конечно, не доказывает существования функциональной зависимости, однако полученные данные согласуются как с экспериментами по CO₂-лимитированию роста древесных растений [Hoch, Körner, 2005; Canadell et al., 2007; Norby et al., 2010], так и с исследованиями *in situ* [Souza et al., 2010; Kharuk et al., 2011].

В заключение следует отметить, что в то время как в высокогорьях в условиях достаточного (>800 мм) увлажнения наблюдается возрастание радиального прироста кедра и пихты, в среднегорьях и низкогорьях Алтае-Саянского региона описаны многочисленные случаи угнетения и усыхания темнохвойных древостоев [Kharuk et al., 2013]. Последнее индуцировано возрастанием аридности климата, повышением частоты и интенсивности засух, а также с воздействием насекомых-вредителей на ослабленные водным стрессом древостои.

Работа поддержана Российским Научным Фондом, Проект № 14-24-00112.

ЛИТЕРАТУРА

- Глызин А. В. Изменчивость радиального прироста лиственницы сибирской в высокогорьях Прибайкалья // Лесоведение. 1993. № 6. С. 20–26.
- Моисеев П. А. Влияние изменений климата на радиальный прирост и формирование возрастной структуры высокогорных лиственничников Кузнецкого Алатау // Экология. 2002. № 1. С. 10–17.
- Шиятов С. Г. Методы дендрохронологии / под ред. С. Г. Шиятова и др. Красноярск: КрасГУ, 2000. Ч. I: Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации: учебно-методическое пособие. 80 с.
- Aitken S. N., Yeaman S., Holliday J. A., Wang T., Curtis-McLane S. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations // *Evol. Appl.* 2008. Vol. 1, N 1. P. 95–111.
- Baker B. V., Moseley R. K. Advancing treeline and retreating glaciers: implications for conservation in Yunnan, P. R. China // *Arctic, Antarctic and Alpine Research*. 2007. Vol. 39, N 2. P. 200–209.
- Canadell J. G., Pataki D. E., Gifford R., Houghton R. A., Luo Y., Raupach, M. R., Smith P., Steffen W. Saturation of the Terrestrial Carbon Sink / eds J. G. Canadell, D. Pataki, L. Pitelka. *Terrestrial Ecosystems in a Changing World. The IGBP Series*, Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 2007. P. 59–78.
- Cook E. R., Holmes R. L. Chronology development, statistical analysis, Guide for computer program ARSTAN // Lab. of Tree Ring Res., the University of Arizona. 1986. P. 50–65.
- Devi N., Hagedorn F., Moiseev P., Bugmann H., Shiyatov S., Mazepa V., Rigling A. Expanding forests and changing growth forms of Siberian larch at the Polar Urals treeline during the 20th century // *Global Change Biol.* 2008. Vol. 14, N 7. P. 1581–1591.
- Harsch M., Hulme P., McGlone M., Duncan R. Are treelines advancing? A global meta-analysis of tree-line response to climate warming // *Ecol. Lett.* 2009. Vol. 12, N 1. P. 1040–1049.
- Hoch G., Körner C. Growth, demography and carbon relations of *Polylepis* trees at the world's highest treeline // *Functional Ecol.* 2005. Vol. 19, N 6. P. 941–951.
- Holmes R. L. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement // *Tree-Ring Bulletin*. 1983. Vol. 43. P. 69–78.
- Holtmeier F. K. *Mountain Timberlines: Ecology, Patchiness, and Dynamics*. Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2009. 438 p.
- Holtmeier F.-K., Broll G. Wind as an ecological agent at treelines in North America, the Alps, and the European Subarctic // *Phys. Geography*. 2010. Vol. 31, N 3. P. 203–233.
- IPCC, 2007: *Climate Change 2007: Synthesis Report*. Valencia, Spain. <http://www.ipcc.ch/pdf/assessment-report/ar4/syr/ar4_syr_spm.pdf>. Last accessed on 14 December 2009.
- Kharuk V. I., Ranson K. J., Im S. T., Dvinskaya M. L. Forest-tundra larch forests and climatic trends // *Rus. Journ. Ecol.* 2006. Vol. 37, N 5. P. 291–298.
- Kharuk V. I., Dvinskaya M. L., Im S. T., Ranson K. J. Tree vegetation of the forest-tundra ecotone in the Western Sayan Mountains and climatic trends // *Ibid.* 2008. Vol. 39, N 1. P. 8–13.
- Kharuk V. I., Ranson K. J., Im S. T., Dvinskaya M. L. *Pinus sibirica* and *Larix sibirica* response to climate change in Southern Siberian alpine forest-tundra ecotone // *Scandinavian Journ. Forest Res.* 2009. Vol. 24, N 2. P. 130–39.
- Kharuk V. I., Im S. T., Dvinskaya M. L., Ranson K. J. Climate-induced mountain treeline evolution in southern Siberia // *Ibid.* 2010. Vol. 25, N 5, P. 446–454.
- Kharuk V. I., Dvinskaya M. L., Im S. T., Ranson K. J. The potential impact of CO₂ and air temperature increases on krummholz's transformation into arborescent form in the southern Siberian Mountains // *Arctic, Antarctic and Alpine Res.* 2011. Vol. 43, N 4. P. 7–12.
- Kharuk V. I., Im S. T., Oskorbin P. A., Petrov I. A., Ranson K. J. Siberian pine decline and mortality in southern siberian mountains // *Forest Ecol. and Management*. 2013. Vol. 10. P. 312–320.
- Klasner F. L., Fagre D. B. A half century of change in alpine treeline patterns at Glacier National Park, Montana, USA. *Arctic, Antarctic, and Alpine Res.* 2002. Vol. 34. P. 49–56.
- Kullman L. Treeline population monitoring of *Pinus sylvestris* in the Swedish Scandes, 1973–2005: implications for treeline theory and climate change ecology // *J. of Ecol.* 2007. Vol. 95. P. 41–52.
- Lenoir J., Gegout J. C., Marquet P. A., de Ruffray P., Brisse H. A significant upward shift in plant species

- optimum elevation during the 20th century // Science. 2008. Vol. 320, N 5884. P. 1768–1771.
- Munroe J. S. Estimates of Little Ice Age climate inferred through historical rephotography, Northern Uinta Mountains, USA // Arctic, Antarctic and Alpine Res. 2003. Vol. 35, N 4. P. 489–498.
- Norby R., Warren J., Iversen C., Medlyn B., McMurtrie R. CO₂ enhancement of forest productivity constrained by limited nitrogen availability // Proceedings of the National Acad. of Sci. 2010. Vol. 107. P. 19368–19373.
- Rinn F. TSAP V 3.6 Reference manual: computer program for tree-ring analysis and presentation. Germany: Heidelberg, 1996. 263 p.
- Shiyatov S. G., Terent'ev M. M., Fomin V. V., Zimmermann N. E. Altitudinal and horizontal shifts of the upper boundaries of open and closed forests in the Polar Urals in the 20th century // Rus. Journ. Ecol. 2007. Vol. 4, N 38. P. 223–227.
- Souza L., Belote R. T., Kardol P., Weltzin J. F., Norby R. J. CO₂ enrichment increased forest understory biomass and accelerates successional development of an understory community // J. Plant Ecol. 2010. Vol. 3. P. 33–39.
- StatSoft Inc., 2001: Electronic book of statistics. Moscow: StatSoft. (in Russian). <<http://www.statsoft.ru/home/textbook/default.htm>>. Last accessed on 14 December 2009.

Reaction of Coniferous Trees of Kuznetsky Alatau Alpine Tundra Ecotone on Climate Change

I. A. PETROV¹, V. I. KHARUK^{1,2}, M. L. DVINSKAYA¹, S. T. IM^{1,2}

¹ V. N. Sukachev Institute of Forest SB RAS
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok, 50/28

² Siberian Federal University
660041, Krasnoyarsk, Svobodny ave., 79
E-mail: petrovilsoran@gmail.com

In recent decades, there has been an increase in radial growth of *Larix sibirica* Ledeb., *Pinus sibirica* Du Tour and *Abies sibirica* Ledeb., which grow in Kuznetsky Alatau alpine tundra ecotone. Larch growth positively correlated with summer temperatures; cedar and fir growth was determined by temperature, precipitation and sunshine duration. It was shown that the current growth of maturing larch trees on average was 55 % higher than that of a similar age group 200 years ago. The rate of larch advancement along the height gradient was estimated as 1m / 10 years. Periodical limitation of fir radial growth by winter and summer temperatures was noted; the strongest correlation was observed with summer temperatures ($r = 0.9$). For all conifers there was a high correlation of growth rate with atmospheric CO₂ concentration ($r = 0.42...0.84$). Increased winter temperature induced transformation of elfin forms of larch and cedar (early 1970s) and fir (early 1980s) into vertical forms.

Key words: alpine forest-tundra ecotone, *Larix sibirica*, *Pinus sibirica*, *Abies sibirica*, elfin wood forms, affect of climate on the growth rate.