

Инвазия популяций сосны сибирской в горную тундру Северного Урала

С. Н. САННИКОВ, Н. В. ТАНЦЫРЕВ, И. В. ПЕТРОВА

Ботанический сад УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 марта, 202
E-mail: stanislav sannikov@botgard.uran.ru

Статья поступила 22.11.2017

Принята к печати 26.01.2018

АННОТАЦИЯ

На основе оригинального метода реконструкции динамики численности генераций всходов *Pinus sibirica* Du Tour и анализа ее связей с динамикой семеношения древостоя и численности популяции кедровки (*Nucifraga caryocatactes* Brem) в экотоне верхней границы леса на Северном Урале установлено массовое расселение популяций сосны сибирской кедровкой из среднегорно-таежной зоны в подгольцовую лесотундру и гольцовую тундру на расстояние свыше 1 км. Выявлены тесные консортивные связи численности генераций сосны сибирской в подгольцовой и гольцовой зонах с урожаями ее семян в предшествующем году в нижележащей зоне и в меньшей мере достоверные с численностью кедровки. Показано достоверное увеличение численности генераций всходов *P. sibirica* в 3,7 раза в последние 49 лет в связи с повышением летней температуры воздуха в Субарктике на 2 °С. Высказана гипотеза образования генетически единой метапопуляции *P. sibirica* в зоне горного экотона “лес – тундра” вследствие орнитохории ее семян из разновысотных популяций. Предложен новый подход к определению “верхней границы леса” как границы “корнесомкнутого” древостоя и подроста. Дан прогноз формирования авангардных редколесий через 20–25 лет и куртин леса с корнесомкнутым древостоем через 40–50 лет в горной тундре Северного Урала при текущем темпе потепления климата.

Ключевые слова: *Pinus sibirica*, *Nucifraga caryocatactes*, верхняя граница леса, семеношение, возобновление, расселение, динамика численности, консорция.

Со второй половины XX в. в связи с прогрессирующим потеплением климата проблема повышения “верхней границы леса” (ВГЛ) в горных странах – одна из приоритетных в международной биогеографии [Горчаковский, Шиятов, 1985; Kullman, 1986, 1988; Zakrisson et al., 1995; Körner, 1999; Holtmeier, 2003; Моисеев и др., 2008; Kharuk et al., 2010].

Прогресс в решении этой проблемы возможен, однако только на базе новых подходов и количественных методов лесной эколо-

гии. К сожалению, в настоящее время, несмотря на давность исследований, не решены некоторые фундаментальные теоретические и терминологические вопросы. В частности, как и в лесоведении в целом, пока еще отсутствуют экологически достаточно обоснованные определения базового термина “лес” и таких производных понятий, как “сомкнутый лес”, “граница леса”, “редколесье” и “отдельные деревья” [Санников, Санникова, 2014]. Например, вряд ли можно считать

“сомкнутым лесом”, и даже “редколесьем”, древостой на ВГЛ средней высотой около 3 м и густотой несколько сотен деревьев на 1 га, общее проективное покрытие крон которых всего 5–8 %, а корневых систем не более 50 %, поскольку это – только “отдельные деревья”.

В предшествующих исследованиях об экспансии ВГЛ в горы судили главным образом по параметрам плотности (густоты) размещения, размеров и интенсивности роста деревьев, в лучшем случае – полноты и сомкнутости крон древостоев. Между тем начальные, “авангардные” стадии формирования и прогноз дальнейшего распространения леса определяются не размещением взрослых деревьев, а верхней границей расселения, выживания и сомкнутости их ювенильного поколения, т. е. подроста. При этом наиболее информативными могут являться такие показатели структуры и функций подроста во времени, как дальность его распространения от форпостов материнского древостоя, численность, рост и жизнеспособность, возрастная структура и особенно проективное покрытие (сомкнутость) крон и корневых систем в зоне экотона “лес – тундра”. На количественном уровне эти критерии, за некоторыми исключениями [Noble, Alexander, 1977; Kearney, 1982; Zackrisson et al., 1995; Моисеев и др., 2008; Kharuk et al., 2010], пока почти не применялись.

Успешность развития предлагаемого подхода к изучению динамики ВГЛ как верхней границы распространения достаточно сомкнутого (прежде всего, в ризосфере) древостоя и подроста лесобразующих видов во многом зависит от решения одной из ключевых методических проблем. Для выявления темпов расселения популяций (а тем более его связей с погодичными изменениями климата) необходимо знать численность поколений подроста каждого календарного года его появления. С целью оценки продвижения границ популяций обычно используются параметры возраста и численности выживших к году учета деревьев различного возраста (вплоть до нескольких сотен лет!). Однако они представляют собой только незначительную (иногда ничтожную) долю первоначальной численности поколений однолетних всходов. Кроме того, возраст деревьев, особенно на склонах гор, определяется с ошибками до 15–

25 лет. Такие неопределенные данные не могут служить корректной информационной основой для количественного изучения времени появления, динамики численности поколений и темпов продвижения границ дендропопуляций в связи с погодичными флюктуациями климата.

Цель данной работы – попытка решить некоторые из этих ключевых методических проблем на примере ценопопуляций сосны сибирской на Северном Урале и на этой основе выявить параметры и тренды динамики численности поколений и расселения ее подростка в горную лесотундру и тундру в экотоне ВГЛ в связи с потеплением климата, семеношением и консортивными связями с кедровкой.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в природных ценопопуляциях сосны сибирской в горных лесах с ее доминированием в подгольцовой зоне моховой лесотундры и в нижней части гольцовой зоны мохово-лишайниковой тундры [Горчаковский, 1975] горных массивов в Центральной части Северного Урала.

Основные пробные площади (ПП) размером по 0,3–0,5 га выбраны на различной высоте над уровнем моря южного склона горы Павдинский Камень: две – в зоне среднегорной тайги на средних высотах около 650 и 760 м над ур. м. и одна – в подгольцовой зоне лесотундры на средней высоте 896 м над ур. м. Кроме того, еще одну пробную площадь заложили в подгольцовой зоне на северном склоне горы Павдинский Камень на средней высоте 905 м (как экспозиционная альтернатива ПП почти на той же высоте южного склона) – и одна в зоне горной тундры на плато вершины смежной горы Третий Бугор (на средней высоте около 1030 м).

Семеношение древостоев и деревьев изучили путем учета количества шишек, опавших на поверхность почвы, осенью в год их созревания [Lehto, 1956; Санников и др., 2003]. Под пологом древостоев среднегорно-таежной зоны шишки *P. sibirica* подсчитывали на 30 регулярно размещенных площадках размером 1 × 1 м. В подгольцовой зоне под пологом куртин древостоя они учтены на 15–20 площадках размером 5 × 5 м, под одиночными деревьями – на двух секторах (по

30°) в радиусе 3 м от ствола дерева, а на стланике и низких деревьях – все. Параметры урожая семян на пробных площадях получены как произведения среднего числа полных семян в одной шишке на их численность и приведены в расчете на 1 га.

Погодичная динамика относительных урожаев шишек в период с 2002 по 2012 г., на различных высотных уровнях Павдинского Камня реконструирована по “рубцам зарастания” – следам от опавших шишек [Горчаковский, 1958]. Она учтена на 22 ветвях верхних “мутовок” крон 10 наиболее развитых модельных деревьев на пробной площади в подгольцовой зоне и на 80 ветвях 20 деревьев в среднегорно-таежной зоне.

Учет параметров численности, жизнеспособности и роста всходов и подростка на всех пробных площадях выполняли по методике С. Н. Санникова и др. [2003]. На каждой из них систематически – вдоль горизонтали рельефа – размещали 15–20 учетных площадок размером 5 × 5 м. У каждой особи всходов и подростка *P. sibirica* до 15-летнего возраста в “гнездах”, созданных кедровкой, определяли следующие параметры: общую высоту, диаметр основания и все годовые приросты стволика по его высоте, жизнеспособность (по отношению средней длины терминальных побегов последних трех лет к общей высоте ствола), возраст (по числу годовых приростов, включая гипокотиль), диаметр кроны. В качестве модельных отбирали по одной особи подростка из “гнезд” и единичные экземпляры подростка старшего возраста (до 50 лет). Их возраст определяли по числу годовых колец на поперечном срезе гипокотыля с помощью аппаратуры Lintab.

На всех учетных площадках тщательно учитывали приуроченность особей подростка к следующим типам почвенного субстрата: моховому (с доминированием *Pleurozium schreberi*), мохово-лишайниковому (с доминированием видов *Cladina*), древесному валежу, травянистой или лесной (хвойной) подстилке и каменистым выходам. Долю (по шкале 10 %) этих типов субстрата на каждой учетной площадке определяли визуально.

Реконструкцию первоначальной численности однолетних всходов *P. sibirica* на учетных площадках выполняли на основе оригинального метода построения кривых выжи-

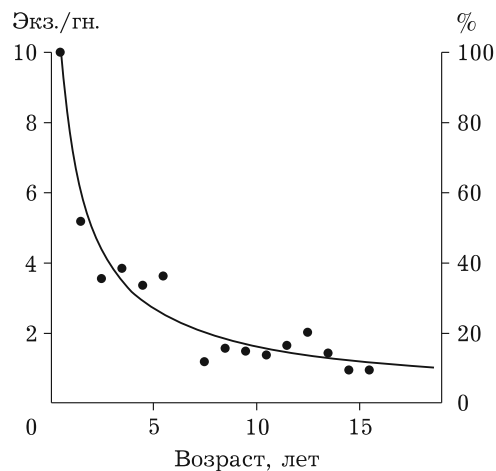


Рис. 1. Кривая выживания подростка *P. sibirica* в его “гнездах”, созданных кедровкой, в мохово-лишайниковой горной тундре на плато горы Третий Бугор (Северный Урал). $y = 98,65^{-0,78}$; $R^2 = 0,88$; $p = 0,025$

вания подростка в его “гнездах” [Санников, Танцырев, 2015] на преобладающих типах почвенного субстрата – моховом и мохово-лишайниковом (рис. 1). Анализ регрессионных связей численности всходов с погодичными параметрами урожая шишек и численности кедровки выполняли по общепринятым методам [Лакин, 1980].

Относительную плотность популяции кедровки определяли как частоту встречаемости ее особей на стационарном маршруте учета протяженностью 7 км в среднегорно-таежной зоне [Танцырев, Санников, 2011] в течение 20 лет (1997–2016 гг.).

Предварительный ориентировочный прогноз формирования верхней границы леса в горной гольцовой тундре Северного Урала дан на основе определения термина “лес” как биогеоценоза с корнесомкнутым древостоем, – как минимум с трехкратным перекрытием площади корневых систем [Санников, Санникова, 2014]. Определение средней длины главных латеральных корней у трех экземпляров подростка сосны высотой 1,3–1,4 м ($1,7 \pm 0,6$ м) проведено путем их раскопки на плато горы Третий Бугор.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Семеношение ценопопуляций. Параметры семеношения деревьев *P. sibirica* (табл. 1) свидетельствуют о быстром падении репродук-

Параметры экотопа, древостоя, семеношения и возобновления ценопопуляций *P. sibirica* на различных высотных уровнях

| Высотно-ландшафт- ная зона | Эколог | Древостой | | | Семеношение | | | | Возобновление | | |
|-------------------------------|-----------|-----------|-------------------|-------------------|---------------|----------------------------------|-------------------------|------------------------|------------------------------|------------------------------|-------------|
| | | Вм, м | Эксп Укл, град | Видовой состав | Д, см Н, м | Пл., м ² /га Пк, % | Н, д/га N, тыс. ш/га | Н, с/ш N, тыс. с/га | N, тыс. п/га N, тыс. в/га | N, тыс. п/га N, тыс. в/га | |
| Среднегорная таежная | 610-680 | Ю | 9 ± 1 | 6Сс3Е1П+Б | 24 ± 2,5 | 22 ± 3 | 12,4 ± 1,4 | 54 ± 3,4 | 249,76-23,1 | 0,9 ± 0,4 | 0,3 ± 0,1 |
| | | | | | 14,2 ± 1,0 | 56 ± 6 | 7 | | | 1,2 ± 0,3 | |
| Среднегорная таежная | 730-790 | Ю | 12 ± 2 | 7Сс2Е1Б | 20 ± 1,1 | 11 ± 1 | 1,3 ± 0,3 | 35 ± 1,3 | 5,4-13,7 | 0,1 ± 0,03 | 0,02 ± 0,01 |
| | | | | | 7,4 ± 0,3 | 38 ± 6 | | | | 0,1 ± 0,03 | |
| Подгорьево-лесотунд- ровая | 860-920 | Ю | 10 ± 2 | 9Сс1Е | 16 ± 0,9* | - | 0,1 ± 0,02 | 27 ± 1,1 | 0,3-0,6 | 2,3 ± 0,2 | 1,2 ± 0,2 |
| | | | | | 2,6 ± 0,1 | | | | | 3,3 ± 0,4 | |
| Горно-тундровая | 1010-1035 | С-Ю | 0-1 | - | - | - | - | - | - | 2,1 ± 0,3 | 1,0 ± 0,2 |
| | | | | | | | | | | 3,0 ± 0,4 | |

П р и м е ч а н и е. Вм, м – высота местности над уровнем моря; Эксп – экспозиция склона (Ю – южная, С – северная); Укл, град – уклон склона; Д, см – средний диаметр стволов на высоте 1,3 м (*в подгольцовой лесотундровой зоне – у основания ствола); Н, м – средняя высота древостоя; Пл, м²/га – сумма площадей сечений стволов деревьев на 1 га (полного древостоя); Пк, % – проективное покрытие кроны; N, д/га – количество семенящихся деревьев *P. sibirica* на 1 га; N, тыс. ш/га – количество шишек *P. sibirica* на 1 га; N, с/ш – среднее число полных семян в одной шишке; N, тыс. с/га – среднегодовое количество полных семян за период 1997-2011 гг. на 1 га; N, тыс. п/га – количество экземпляров подроста, 2-15-летнего возраста на 1 га (над чертой – количество “гнезд”, под чертой – количество особей); N, тыс. в/га – среднегодовое количество однолетних всходов (первого вегетационного периода жизни) на 1 га за период 1998-2012 гг. Видовой состав древостоя: Сс – сосна сибирская (*Pinus sibirica* Du Tour), Е – ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.), П – пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.), Б – береза повислая (*Betula pendula* Roth.).

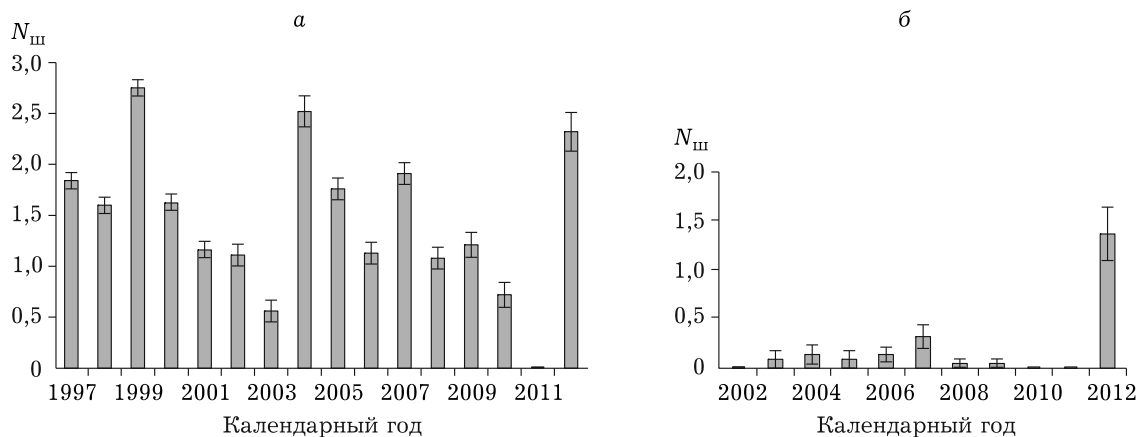


Рис. 2. Погодичная динамика относительных урожаев шишек ($N_{ш}$) *P. sibirica* в древостоях на южном склоне горы Павдинский Камень: а – в среднегорно-таежной зоне (высота – 610–680 м над ур. м.), б – в подгольцово-лесотундровой зоне (высота 860–920 м над ур. м.)

тивного потенциала ценопопуляций на два порядка величин – в среднем с 670 тыс. семян/га в среднегорной таежной зоне (на средней высоте 650 м над ур. м.) до 2,7 тыс. семян/га в подгольцовой зоне (905 м). Противоположный тренд на том же высотном профиле выявлен в параметрах плотности жизненного подроста: она возрастает здесь с 0,8 до 7,5 тыс. экз./га (см. табл. 1).

Погодичная динамика среднего количества шишек на отдельных наиболее высоко расположенных деревьях в подгольцовой зоне на южном склоне горы Павдинский Камень и в относительно сомкнутом (абсолютная полнота – $22 \pm 3 \text{ м}^2/\text{га}$) кедровнике мелкопапоротниково-зеленомошном среднегорно-таежной зоны на том же склоне сопоставлена на рис. 2.

В подгольцовой зоне шишки найдены только на 12–15 самых крупных деревьях (высотой до 4–5 м с диаметром у основания ствола до 15–18 см). На южном склоне крайне редких (абсолютная полнота – всего $1 \pm 0,2 \text{ м}^2/\text{га}$) куртин деревьев найдено 120 шишек на 1 га, даже в 2012 г., богатом семенами, при среднем числе полных семян в одной шишке 27 ± 1 экз., обычно извлекаемых и распространяемых кедровкой. Это эквивалентно их урожаю около 2,7 тыс. экз./га. В остальные годы урожай шишек, судя по числу их следов (“рубцов”) на ветвях, в 5–7 раз меньше.

Для сравнения с основным южным высотным профилем на северном склоне горы Павдинский Камень в той же подгольцовой зоне

(на высоте 860–920 м, в среднем – 905 м над ур. м.) также изучено семеношение и возобновление ценопопуляции *P. sibirica*. Объектом здесь служили небольшие куртины редкого древостоя (абсолютная полнота – $1 \text{ м}^2/\text{га}$) этого вида с примесью *Picea obovata* Ledeb. в зоне горной лесотундры на склоне с крутизной $12,5^\circ$. Кустарники единично представлены *Betula nana* L., *Juniperus communis* L., *Rosa cinnamomea* L., *Salix* sp.; кустарнички – рассеянно *Vaccinium uliginosa* L., *V. vitis-idaea* L., *Empetrum nigrum* L. Параметры семеношения *Pinus sibirica* почти не отличаются от таковых на пробной площади в той же высотной зоне на южном более инсолированном и термообеспеченном склоне – около 3 тыс. полных семян на 1 га.

Ключевое значение имеет анализ погодичных уровней и динамики шишко- и семеношения в тот же период (2000–2012 гг.) ценопопуляции *P. sibirica* в среднесомкнутом (абсолютная полнота – $22 \pm 3 \text{ м}^2/\text{га}$) кедровнике мелкопапоротниково-зеленомошном на лежащем ниже по рельефу высотном уровне 610–680 м над ур. м. горы Павдинский Камень. Характерно, что даже в годы невысоких урожаев семян здесь наблюдали более или менее интенсивный “челночный” лет кедровки между этой зоной и выше расположенной подгольцовой – на расстоянии до 600–800 м. Как показано на рис. 2, а, в динамике численности зрелых шишек здесь наблюдаются более выраженные, чем в подгольцовой зоне (см. рис. 2, б) циклы с максимумами

в те же годы (1999, 2004, 2007 и 2012 гг.) – в среднем около 2,5 шишек – и минимумами (в 2003, 2006 и 2011 гг.) – от 0 до 1,0 шишек/год. При этом средний уровень их обилия примерно втрое, а число полных (потенциально всхожих) семян в каждой из них (54 ± 3) в 2 раза больше, чем в подгольцовой зоне (27 ± 1). В целом с учетом общего количества семеносящих деревьев на 1 га интегральный среднегодовой урожай семян популяций в среднегорно-таежной зоне на два порядка выше, чем в зоне лесотундры (670 и 2,7 тыс. семян/га/год соответственно), а с учетом их большей всхожести эти различия еще выше.

Возобновление ценопопуляций *P. sibirica*.

Результаты сравнительного учета численности и плотности подроста *P. sibirica* в период 1998–2012 гг. в подгольцовой зоне горы Павдинский Камень на южном и северном склонах (на средней высоте 896 и 905 м над ур. м. соответственно) и на плато горной тундры смежного Бугра № 3 (на высоте 1030 м) приведены в табл. 2.

Максимальная плотность подроста на всех пробных площадях установлена на моховом и лишайниковом типах напочвенного субстрата (3,1–8,4 и 3,8–11,3 тыс. экз./га на южном и северном склонах подгольцовой зоны и 4,5–4,8 тыс. экз./га на плато тундровой зоны соответственно). В 3–11 раз меньше заселены подростом пятна плотного ковра толокнянки (*Arctostaphylos uvaursi* (L.) Spreng.), характерного для южного склона подгольцовой зоны и горной тундры – 1,1 и 2,4 тыс. экз./га соответственно. Пропорционально плотности и доле проективного покрытия этих типов субстрата на южном и северном склонах подгольцовой зоны лесотундры и на плато гольцовой зоны тундры общая численность “гнезд” подроста, создаваемых кедровкой, составляет 2,4, 4,4 и 2,1 тыс./га соответственно, а интегральная численность особей подроста 1–15-летнего возраста – 3,3, 7,5 и 3,0 тыс. экз./га. В другие типы субстрата кедровка семена *P. sibirica* не имплантирует (см. табл. 2).

По нашим многолетним наблюдениям, несмотря на высокие энергетические затраты птиц на полет [Воробьев, 1982], среднее расстояние доставки ими семян из ближайших 20 наиболее вероятных источников, расположенных в среднегорно-таежном поясе (на

высоте 650–750 м над ур. м.) составляет 1100 ± 70 м.

Возрастная структура подроста *P. sibirica* и реконструированная на ее основе (по кривым его выживания в “гнездах”) динамика численности погодичных генераций всходов (первого года вегетации) в подгольцовой и гольцовой зонах в период 1998–2012 гг. показаны на рис. 3.

Судя по диаграммам и данным табл. 2, плотность и общая численность подроста и всходов *P. sibirica* в горной тундре только несколько уступают таковым в подгольцовой зоне. В то же время более чем вдвое успешное орнитохорное расселение и возобновление в последние 15 лет происходит на северном сравнительно влажном и прохладном летнем склоне подгольцовой зоны. Как и на южном склоне, всходы и подрост сосредоточены здесь на моховом и мохово-лишайниковом субстратах.

На основе реконструированной динамики численности генераций всходов выявлена также довольно тесная ($R^2 = 0,41$) и достоверная ($p = 0,03$) положительная связь их обилия на плато горной тундры горы Третий Бугор с температурой воздуха в предыдущем вегетационном периоде в Субарктике (рис. 4). Вероятно, это отражает стимулирующее влияние дополнительной теплообеспеченности на вызревание семян хвойных в гипотермальных регионах [Renvall, 1912; Волков, Зябченко, 1966; Kearney, 1982; и др.], в частности *Pinus sylvestris* на севере Зауралья [Бойченко, 1970].

Консортивные связи динамики численности подроста *P. sibirica* и кедровки. Ранее в предгорных и низкогорно-таежных лесах Северного Урала с доминированием *P. sibirica* выявлены разносторонние взаимоотношения хронологической динамики семеношения и возобновления ее ценопопуляций с динамикой численности кедровки [Танцырев, Санников, 2011]. Еще более сложные консортивные связи выявляются в процессе расселения популяций сосны сибирской из среднегорно-таежной зоны в подгольцовую лесотундру и гольцовую тундру.

Регрессионный анализ показал, что на южном склоне подгольцовой зоны горы Павдинский Камень, где урожаи семян даже в семенной год ничтожны (см. табл. 1; рис. 2)

Общая численность и плотность подроста *Pinus sibirica* на различных типах напочвенного субстрата в подольцовом поясе лесотундры горы Павдинский Камень и на плато горной тундры горы Третий Бугор

| Высотно-ландшафтная зона | Вм, м Эксп/Укл, град | Параметры субстрата и подроста | Тип напочвенного субстрата | | | | | | | Итого | | |
|--------------------------|----------------------------|--------------------------------|----------------------------|----|-----------|------------|------------|------------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| | | | Км | МП | ДВ | Мх | Лш | Тл | Вт | | ЛП | |
| Подольцово-лесотундровая | 870-920 | Плп, % | 7,9 ± 2,5 | - | 0,3 ± 0,2 | 63,5 ± 4,4 | 24,4 ± 3,9 | - | - | 2,8 ± 1,3 | 1,1 ± 1,0 | 100 |
| | С/12 ± 2 | Чгн., тыс. гн./га | | | | 4,0 ± 0,5 | 0,4 ± 0,2 | | | | | 4,4 ± 0,6 |
| | | Чп., тыс. экз./га | | | | 6,8 ± 1,0 | 0,7 ± 0,4 | | | | | |
| Подольцово-лесотундровая | 860-920 | Пп., тыс. экз./га | 13,3 ± 3,6 | - | 1,0 ± 0,7 | 27,9 ± 4,4 | 25,1 ± 4,0 | 26,9 ± 5,3 | 0,4 ± 0,1 | 4,1 ± 1,7 | 1,7 ± 1,0 | 100 |
| | Ю/10 ± 2 | Чгн., тыс. гн./га | | | | 1,2 ± 0,2 | 0,8 ± 0,2 | | | | | 2,4 ± 0,2 |
| | | Чп., тыс. экз./га | | | | 1,9 ± 0,4 | 1,0 ± 0,3 | | | | | |
| Горно-тундровая | 1010-1035 | Пп., тыс. экз./га | 17,1 ± 1,9 | - | | 8,4 ± 0,2 | 3,1 ± 0,1 | 1,1 ± 0,3 | | 3,2 ± 1,4 | - | 100 |
| | | Плп, % | | | | 10,0 ± 2,2 | 46,6 ± 3,8 | 21,4 ± 4,0 | | | | |
| | | Чгн., тыс. гн./га | | | | 0,3 ± 0,1 | 1,4 ± 0,3 | 0,4 ± 0,1 | | | | |
| | | Чп., тыс. экз./га | | | 0,4 ± 0,2 | 2,1 ± 0,3 | 0,5 ± 0,2 | | | | | 3,0 ± 0,4 |
| | | Пп., тыс. экз./га | | | 1,7 ± 1,1 | 4,8 ± 1,9 | 4,5 ± 0,7 | | | | | |

П р и м е ч а н и е. Вм, м – высота местности над уровнем моря; Эксп – экспозиция склона (Ю – южная, С – северная); Укл, град – уклон склона; Км – каменные выходы; ДВ – древесный валеж; МП – минерализованная (обнаженная) поверхность почвы; Мх – моховой покров; Лш – лишайниковый покров; Гл – покров из толокнянки (*Arctostaphylos uva ursi*); Вт – травяной опад (подстилка, “ветошь”); ЛП – лесная подстилка; Плп, % – относительная площадь проективного покрытия типа субстрата; Чгн., тыс. гн./га – численность “гнезд” подроста *P. sibirica*; Чп, тыс. экз./га – общая численность подроста *P. sibirica*; Пп, тыс. экз./га – плотность подроста *P. sibirica* на данном типе субстрата.

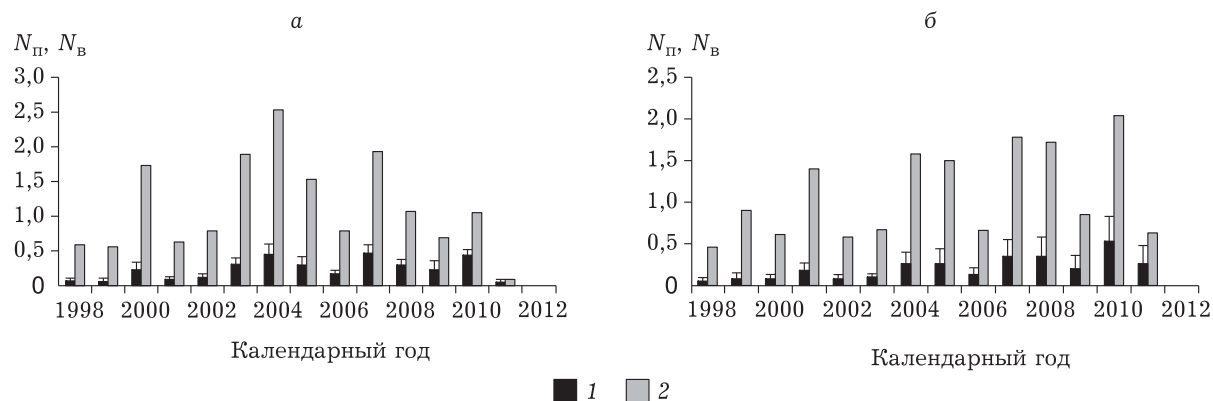


Рис. 3. Погодичная динамика возобновления *P. sibirica*: а – в подгольцово-лесотундровой зоне (высота 860–920 м над ур. м.) на южном склоне горы Павдинский Камень; б – на плато в горной тундре (высота 1010–1035 м над ур. м.) горы Третий Бугор. 1 – численность подроста ($N_{п}$, тыс. экз./га), 2 – реконструированная численность однолетних всходов ($N_{в}$, тыс. экз./га)

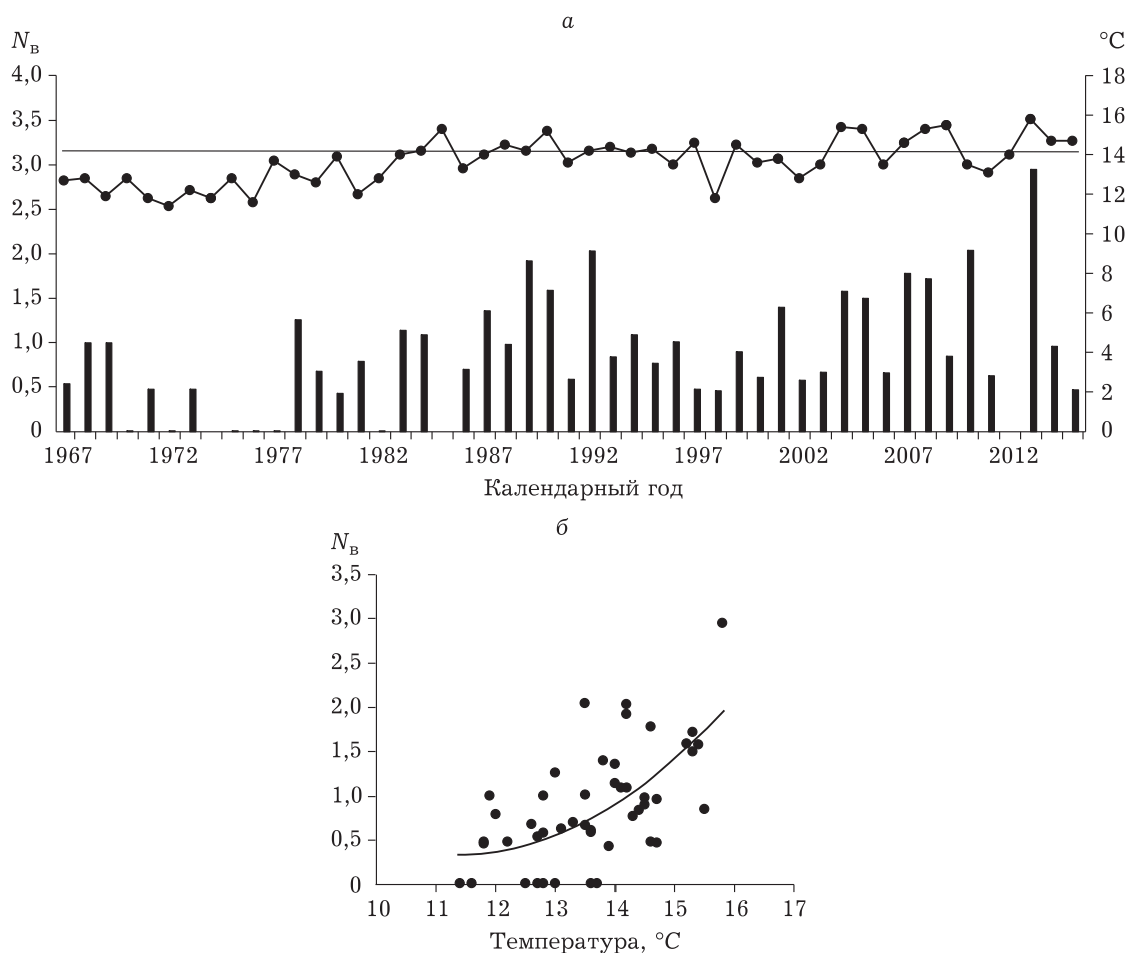


Рис. 4. Динамика численности поколений всходов *P. sibirica* ($N_{в}$, тыс. экз./га) в горной тундре на высоте 1010–1035 м над ур. м. (а) и ее связь с летней температурой воздуха ($^{\circ}\text{C}$) в предыдущем году в Субарктике (б). $y = 0,0813x^2 - 1,8438x - 10,794$; $R^2 = 0,41$; $p = 0,03$

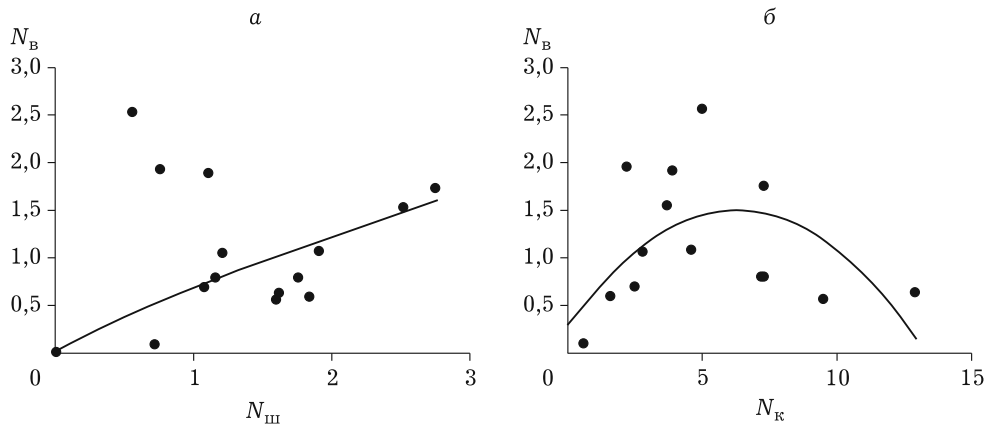


Рис. 5. Связь численности всходов ($N_{в}$, тыс. экз./га) *P. sibirica* в подгольцово-лесотундровой зоне (высота – 860–920 м над ур. м.) на южном склоне горы Павдинский камень: а – с урожаями шишек в предыдущем году ($N_{ш}$), $y = 0,5419x^{0,8954}$, $R^2 = 0,82$; б – с относительной численностью (встречаемостью) кедровки ($N_{к}$, особей/ч) в предыдущем году, $y = -0,0252x^2 + 0,3344x + 0,1683$, $R^2 = 0,47$

какая-либо связь с ними погодичной численности поколений однолетних всходов *P. sibirica* отсутствует. В то же время установлена достаточно тесная, хотя и слабо достоверная зависимость ($R^2 = 0,82$; рис. 5, а) от динамики обилия ее шишек в предшествующий год в расположенной ниже среднегорно-таежной зоне.

На плато тундры горы Третий Бугор, где семеносящих деревьев сосны сибирской пока нет, установлена несколько менее тесная ($R^2 = 0,72$), чем в подгольцовой зоне, но достоверная ($p \leq 0,05$) связь численности ее

всходов с семеношением древостоев (рис. 6, а) и такая же, но недостаточно достоверная с относительной плотностью популяции кедровки ($R^2 = 0,72$; $p = 0,18$; рис. 6, б) в среднегорно-таежной зоне в предшествующий год. Еще менее слабая связь обилия поколений всходов намечается с урожаем семян два года назад. В целом, здесь на всем протяжении (350–500 м) плато горной тундры очевидна массовая орнитофорная инвазия популяций *Pinus sibirica* из нижележащей среднегорной зоны и прогрессирующий рост подроста этого вида (рис. 7).

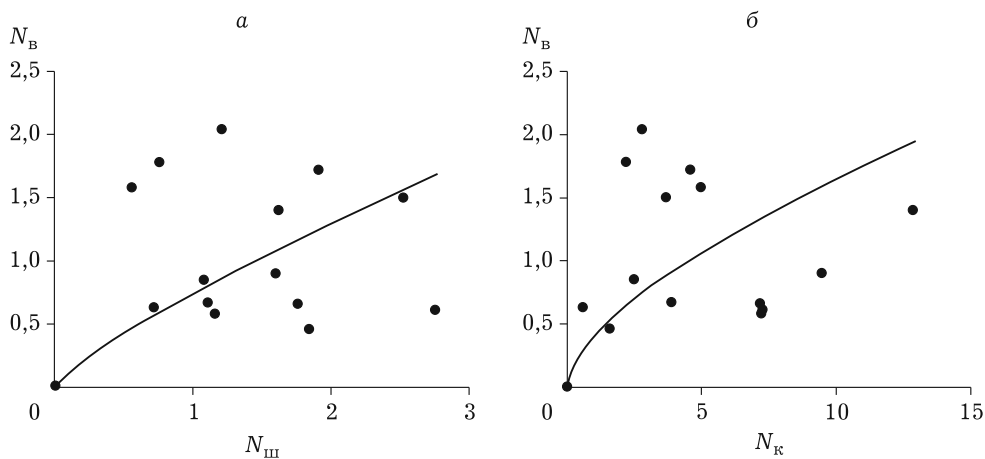


Рис. 6. Связь численности всходов ($N_{в}$, тыс. экз./га) *P. sibirica* в горной тундре (на высоте 1010–1035 м над ур. м.): а – с относительными урожаями шишек в предыдущем году ($N_{ш}$); $y = 0,9327x^{0,8081}$, $R^2 = 0,72$; б – с относительной встречаемостью кедровки ($N_{к}$, особей/ч) в предыдущем году: $y = 0,3899x^{0,6278}$, $R^2 = 0,72$



Рис. 7. Массовая инвазия подроста *Pinus sibirica* в гольцовую мохово-лишайниковую тундру на плато горы Третий Бугор (Северный Урал, высота 1030 м над ур. м.)

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты исследований, проведенных на основе оригинальных подходов и методов, позволяют выявить ведущую роль динамики семеношения, расселения и возобновления популяций *P. sibirica* в ходе формирования верхней границы леса в тесных консортивных связях с кедровкой на фоне потепления климата.

На верхней границе распространения отдельных семеносящих деревьев *P. sibirica*, даже в изучавшийся теплый микропериод климата (2002–2012 гг.), репродуктивный потенциал популяции ничтожно мал (см. рис. 2). При этом он почти полностью потребляется кедровкой. Ранее установлено, что число полных семян в шишках хвойных в гипотермальных регионах лимитируется дефицитом летней температуры воздуха для их вызревания [Renvall, 1912; Волков, Зябченко, 1966; Kearney, 1982; Листов, 1986; Санников, 1992]. Поэтому обильное “шишконошение” еще не означает обильного эффективного семеношения. По исследованиям П. А. Моисеева [2011], число полных семян *Larix sukaczewii* Dyl. и их всхожесть в экотоне ВГЛ на Приполярном Урале закономерно уменьшаются с высотой местности.

Парадоксально, что при ничтожном уровне семеношения автохтонной популяции (3,0 тыс. семян/га/год) плотность подроста сос-

ны сибирской на моховом субстрате в подгольцовой зоне горы Павдинский Камень (8,4–11,3 тыс. экз./га) в 6–8 раз выше, чем в обильно обеспеченном ее семенами (670 тыс. семян/га/год) среднегорно-таежном поясе ($1,2 \pm 0,3$ тыс. экз./га) на аналогичных типе субстрата и расстоянии от ближайшей стены леса – от 0 до 100 м.

Элементарный расчет показывает, что из семян локальной подгольцовой ценопопуляции могло появиться не более 1 % общего количества всходов и подроста *P. sibirica* по отношению к числу реально появившихся однолетних всходов. Это означает, что не менее 99 % его количества в “гнездах”, имплантированных кедровкой в подгольцовой зоне, и 100 % подроста на плато горной тундры (гора Третий Бугор) возникло из семян, занесенных ею из нижележащего высотного пояса. Реконструированная плотность генераций однолетних всходов сосны сибирской в подгольцовой зоне (3,3–7,5 тыс. экз./га) в 2–5 раз, а в горно-тундровой в 2 раза превосходит этот программирующий параметр формирования нового поколения популяции в среднегорно-таежной зоне.

Особый интерес представляет собой связь динамики численности генераций всходов *P. sibirica* на верхнем пределе распространения подроста – на горе Третий Бугор (1035 м над ур. м.) – с летней температурой воздуха.

Реконструкция динамики данного параметра (в период с 16 июня по 30 июля), по данным дендрохронологических исследований *Larix sukaczewii* на юге п-ова Ямал Р. М. Хантемирова [2009, рис. 4, а] свидетельствует о ее достоверном повышении на $2,0\text{ }^{\circ}\text{C}$ – с $12,5 \pm 0,3\text{ }^{\circ}\text{C}$ в 1966–1975 гг. до $14,5 \pm 0,3\text{ }^{\circ}\text{C}$ в 2003–2014 гг. В то же время средняя численность всходов *P. sibirica* на плато горы Третий Бугор увеличилась с $0,35 \pm 0,12$ до $1,28 \pm 0,22$. Таким образом, в течение последних 49 лет, когда здесь начали появляться первые относительно стабильные жизненные генерации всходов этого вида, интенсивность его возобновления возросла в 3,7 раза в достоверной корреляции ($R^2 = 0,41$; $p = 0,03$) с суммой летних температур воздуха в прошлом году (см. рис. 4, б).

Одинаково тесные и достоверные связи ($R^2 = 0,72$; $p = 0,05$) численности всходов *P. sibirica* в подгольцовой зоне горы Павдинский Камень установлены с урожаями шишек в среднегорной зоне в предыдущем году и встречаемостью кедровки в том же году (см. рис. 6). Они свидетельствуют о стабильной восходящей по альтитуде горного склона орнитохории семян и инвазии популяций этого вида в горную лесотундру на картографически определенное среднее расстояние 1100 ± 70 км. Менее достоверная, чем с урожаями семян, связь ($R^2 = 0,47$) численности всходов *P. sibirica* с колебаниями численности кедровки (см. рис. 5, б), особенно при увеличении ее встречаемости свыше 5 особей/ч, выявлена как в подгольцовой, так и в гольцовой зонах. Возможно, это связано с наблюдавшимся массовым потреблением семян и повреждением всходов самой кедровкой после схода снега весной.

Анализ размещения реконструированной численности и плотности всходов *P. sibirica* по главнейшим типам напочвенного субстрата показал (см. табл. 2), что они приурочены преимущественно к его двум доминирующим типам – моховому в подгольцовой зоне (в среднем 52 %) и лишайниковому в гольцовой (70 %). В другие типы субстрата кедровка семена почти не имплантирует (см. табл. 2). Таким образом, она явно предпочитает открытые, наиболее безопасные для нее (и, вероятно, менее заселенные мышевидными грызунами) субстраты. Доля их проективного покрытия во многом определяет успешность

орнитохорной инвазии семян и естественно-го возобновления ценопопуляции *P. sibirica*.

Обсуждая факт непрерывной дальней орнитохории семян сосны сибирской из среднегорной зоны в гольцовую и подгольцовую, следует подчеркнуть качественное различие выявленных ранее интразональных консортивных связей “семеношение – численность всходов *P. sibirica*” в низкогорной зоне, с одной стороны, и в обширном (свыше 1 км) межзональном поясе расселения семян в экотоне “лес – тундра”, с другой. В первом случае возобновление и формирование генофонда новой популяции происходит из семян одной генетически однородной локальной популяции (*in situ*), а во втором – путем орнитохории случайной выборки семян из многих генетически различных неавтохтонных [Санников, Петрова, 2003] разновысотных популяций (*extra situ*). Таким образом, в горных странах на фоне потепления климата происходит непрерывное межпопуляционное смешение, неизбежная гибридизация и конвергенция генофонда разновысотных популяций *P. sibirica* в экотонах ВГЛ. Однако данная гипотеза нуждается в популяционно-генетической верификации.

Ранее в итоге количественных ценомикророзкосистемных исследований в сосновых и темнохвойных лесах [Санникова и др., 2012; Санников, Санникова, 2014] показано, что приоритетным фактором-детерминантом образования леса как реального сформировавшегося и стабильного лесного биогеоценоза (в отличие от нелесного) является достаточное (как минимум 3–5-кратное) перекрытие корневых систем деревьев и адекватная корневая конкуренция древостоя-эдификатора.

В настоящее время в мохово-лишайниковой горной тундре Северного Урала (плато горы Третий Бугор) общая плотность подраста *P. sibirica* всех возрастных групп (начиная с 1967 г., когда появилась его первая жизненная генерация) достигла $6,9 \pm 0,5$ тыс. экз./га. Высота его старших особей – $1,4 \pm 0,4$ м, а средняя длина их латеральных корней – $1,7 \pm 0,6$ м. Можно предположить, что при прогнозируемых темпах потепления климата, а также роста латеральных корней и крон деревьев через 20–25 лет здесь сформируются первые достаточно корнесомкнутые “редколесья” (с общим проективным покрытием корневых систем деревьев не менее

10 000 м²). Возможно, еще через столько же лет мозаично возникнут и авангардные куртины “корнесомкнутого” древостоя с многократным перекрытием корней деревьев. Только тогда появятся достаточные основания для вывода о реальном повышении “верхней границы леса” до этого высотного уровня. Безусловно, для более обоснованного прогноза необходимо разностороннее количественное изучение возрастной динамики роста и аллометрических соотношений стволов, крон и степени перекрытия корневых систем подроста и деревьев *P. sibirica* на фоне изменений климата.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ключевой методологической проблемой изучения динамики верхней границы леса в связи с парадоксально быстрым потеплением климата является определение и унификация основных терминов “лес”, “редколесье”, “верхняя граница леса”, экологически недостаточно обоснованных в международном лесоведении. Необходимы новые подходы и методы, в частности количественной оценки реального продвижения ВГЛ как границы не “отдельных деревьев”, а “корнесомкнутого” древостоя и подроста как его авангарда, а также выявления связей погодичной динамики параметров климата и генераций популяций лесообразующих видов.

В итоге стационарных популяционно-биоценотических исследований в зоне экотона ВГЛ “лес – тундра” на Северном Урале (горные массивы Павдинский Камень и Третий Бугор) на основе оригинального метода реконструкции плотности однолетних всходов *Pinus sibirica* выявлена динамика численности их генераций и подроста в целом. Показано, что в период 1998–2012 гг. численность подроста этого вида в горной мохово-лишайниковой тундре (на высоте около 1030 м над ур. м.) в 2 раза, а в подгольцовой лишайниково-моховой лесотундре (на высоте около 900 м) в 2–5 раз выше, чем в среднегорно-таежной зоне (на средней высоте около 650 м).

При крайне низком эффективном семеновании угнетенных деревьев *P. sibirica* на ВГЛ ее возобновление на 99 % в подгольцовой зоне и полностью в гольцовой происходит из семян, занесенных кедровкой на расстояние

до 1 км и более из нижележащей среднегорно-таежной зоны. Это означает, что в зоне экотона ВГЛ происходит формирование генетически общего генофонда разновысотных популяций *P. sibirica*. Установлены отчетливые консортивные связи численности погодичных генераций всходов сосны сибирской в гольцовой и подгольцовой зонах с урожаями ее семян и менее достоверные с численностью популяции кедровки в среднегорно-таежной зоне в предшествующем году.

Показано достоверное увеличение численности генераций всходов *P. sibirica* в последние 49 лет в 3,7 раза в связи с повышением летней температуры воздуха в Субарктике на 2 °С. Предполагается, что при текущих темпах потепления климата, роста подроста и деревьев вполне вероятно формирование в горной тундре Северного Урала первичных редколесий через 20–25 лет, а куртин леса с корнесомкнутым древостоем сосны сибирской – через 40–50 лет.

Предлагаемые подходы и методы могут быть использованы для количественного мониторинга и оценки реального смещения ВГЛ на фоне флюктуаций климата.

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического сада УрО РАН (номер гос. регистрации АААА-А17-117072810009-8) и гранта РФФИ (проект № 16-04-00948).

ЛИТЕРАТУРА

- Бойченко А. М. Произрастание сосны на северной границе ареала в Зауралье // Экология. 1970. № 6. С. 37–45.
- Волков А. Д., Зябченко С. С. О вызревании семян сосны в условиях Севера // Сб. науч.-исслед. работ по лесному хоз-ву ЛенНИИЛХ. 1966. Вып. 10. С. 298–312.
- Воробьев В. Н. Кедровка и ее взаимосвязи с кедром сибирским. Новосибирск: Наука, 1982. 113 с.
- Горчаковский П. Л. Новое в методике исследования семенности хвойных // Ботан. журн. 1958. Т. 43, № 10. С. 1445–1459.
- Горчаковский П. Л. Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука, 1975. 281 с.
- Горчаковский П. Л., Шиятов С. Г. Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. М.: Наука, 1985. 209 с.
- Лакин Г. Ф. Биометрия: учеб. пособие для биол. спец. вузов. М.: Высш. шк., 1980. 352 с.
- Листов А. А. Боры-беломошники. М.: Агропромиздат, 1986. 182 с.
- Моисеев П. А. Структура и динамика древесной растительности на верхнем пределе ее произрастания на Урале: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург, 2011. 42 с.

- Моисеев П. А., Бартыш А. А., Горяева А. А., Кошкина Н. Б., Нагимов З. Я., Галако В. А. Динамика подгольцовых древостоев на склонах Серебрянского Камня (Северный Урал) в последние столетия // Хвойные бореальной зоны. 2008. Т. XXV, № 1-2. С. 21–27.
- Санников С. Н. Экология и география естественного возобновления сосны обыкновенной. М.: Наука, 1992. 262 с.
- Санников С. Н., Локосова Е. И., Санникова Н. С. Методические принципы и методы изучения естественного возобновления древесных растений на верхней границе леса // Естественное лесовозобновление в Западной Сибири и на Урале. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. С. 3–14.
- Санников С. Н., Петрова И. В. Дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 247 с.
- Санников С. Н., Санникова Н. С. Лес как подземно-сомкнутая дендроценоэкосистема // Сиб. лесн. журн. 2014. № 1. С. 21–30.
- Санников С. Н., Танцырев Н. В. Реконструкция динамики численности подроста сосны сибирской на основе кривых его выживания // Лесоведение. 2015. № 4. С. 275–281.
- Санникова Н. С., Санников С. Н., Петрова И. В., Мищенко Ю. Д. Факторы конкуренции древостоя-эдификатора: количественный анализ и синтез // Экология. 2012. № 6. С. 403–409.
- Танцырев Н. В., Санников С. Н. Анализ консортивных связей между сосной сибирской и кедровкой на Северном Урале // Там же. 2011. № 1. С. 20–24.
- Хантемиров Р. М. Динамика древесной растительности и изменения климата на севере Западной Сибири в голоцене: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург, 2009. 42 с.
- Holtmeier F. K. Mountain Timberlines. Ecology, Pathiness and Dynamics. Dordrecht; Boston; London: Kluwer Acad. Publ., 2003. 369 p.
- Kearney M. S. Recent seedling establishment at timberline in Jasper National Park, Alta // Canad. Journ. Bot. 1982. Vol. 60. P. 2283–2287.
- Kharuk V. I., Ranson K. J., Im S. T., Vdovin A. S. Spatial distribution and temporal dynamics of high-elevation forest stands in southern Siberia // Global. Ecol. Biogeogr. 2010. Vol. 19, N 6. P. 822–830.
- Körner C. Alpine Plant Life. Functional Plant Ecology and High Mountain Ecosystems. Berlin: Springer Verlag, 1999. 238 p.
- Kullman L. Late Holocene reproductional patterns of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* at the forest limit in central Sweden // Canad. Journ. Bot. 1986. Vol. 64. P. 1682–1690.
- Kullman L. Short-term dynamic approach to tree limit and thermal climate: Evidences from *Pinus sylvestris* in the Swedish Scandes // Ann. Bot. Fenn. 1988. Vol. 25. P. 219–227.
- Lehto J. Tutkimuksia männyn lyontaisesta uulistumisesta Etela-Suomen kangasmailla // Acta Forest. Fenn. 1956. Vol. 66. P. 96–107.
- Noble D. L., Alexander R. R. Environmental factors affecting natural regeneration of Engelmann spruce in the Central Rocky Mountains // Forest Sci. 1977. Vol. 23. P. 420–429.
- Renvall A. Die periodischen Erscheinungen der Reproduktion der Kiefer an der polaren Waldgrenzen // Acta Forest. Fenn. 1912. Vol. 1. P. 1–154.
- Zackrisson O., Nilsson M. C., Steijlen I., Hörnberg G. Regeneration pulses and climate-vegetation interactions in nonpyrogenic boreal Scots pine stands // J. Ecology. 1995. Vol. 83. P. 469–483.

Invasion of Siberian Pine Populations in Mountain Tundra in the Northern Urals

S. N. SANNIKOV, N. V. TANTSYREV, I. V. PETROVA

*Botanical Garden of the Urals Division, RAS
620144, Ekaterinburg, 8 March str., 202
E-mail: stanislav.sannikov@botgard.uran.ru*

A new method of approach to the determination of “upper forest border” (UFB) as the border of the “rootclosed” stand and regrowth ones as its potential vaniguard is suggested. The mass scale of *Pinus sibirica* populations dispersal by the nutcracker (*Nucifraga caryocatactes*) in the UFB ecotone in the Northern Urals (Pavdinskii Kamen and Third Hillock mountains) from the middle-mountain taiga to the mountain forest-tundra and tundra at distance up to 1 km has been established. It was performed on the basis of original reconstruction method of the number dynamics of *P. sibirica* annua seedlings and the analysis of the relations with the dynamics of the seedbearing and population number of the nutcracker. The trustworthy consortive relations of the generations number of *Pinus sibirica* in the mountain fortundra and tundra zones with its seedbearing and the nutcracker number in the previous year in the middle-mountain taiga zone have been revealed. A trustworthy increase (2.6 times) of seedling generations number during the last 49 years has been established in connection with the increase of the summer air temperature in Subarctic up to 2.0 °C. A hypothesis of the formation of the united genetical metapopulation of *P. sibirica* in the mountain ecotone zone “forest – tundra” in consequence of its seed ornitochory from the high-different populations has been formulated. A prognosis of the mosaical formation of the vaniguardal “thin forests” in 20–25 years and the rootclosed curtains of the “forest” in 40–50 years in the mountain tundra in the Northern Urals by current speed of the rise in temperature is made.

Key words: *Pinus sibirica*, *Nucifraga caryocatactes*, upper forest border, seedbearing, regeneration, dispersal, number dynamics, consortion.