

Особенности возобновления лиственницы сибирской на верхнем пределе ее произрастания на Урале и факторы, его определяющие

А. В. ГРИГОРЬЕВА¹, П. А. МОИСЕЕВ²

¹ Уральский государственный лесотехнический университет
620100, Екатеринбург, Сибирский тракт, 37
E-mail: g.alena.v@mail.ru

² Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
E-mail: moiseev@ipae.uran.ru

Статья поступила 26.04.2017

Принята к печати 21.06.2017

АННОТАЦИЯ

В разных частях экотона верхней границы древесной растительности (ЭВГДР) горы Серебрянский Камень (Северный Урал) и сопки (312 м над ур. м.) в районе горы Черной (Полярный Урал) в период с 2005 по 2011 г. изучены количественные и качественные характеристики шишек и семян, появление и выживание всходов лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.). Выявлены уменьшение параметров шишек, числа семян в шишках, их лабораторной всхожести с увеличением высоты над уровнем моря, а также различия в количестве всходов между частями экотона верхней границы древесной растительности (ЭВГДР). Показано, что формирование поколений лиственницы сибирской на Северном Урале происходит только после урожайных лет. Отмечено, что она на Полярном Урале плодоносит каждые 2–3 года. Доказано, что на семенную продуктивность и гибель всходов лиственницы сибирской влияют не только температура воздуха и влажность почвы, но и резко изменяющиеся по мере продвижения вверх по склону сила ветра, высота снежного покрова и температура почвы.

Ключевые слова: семенная продуктивность, появление и выживание всходов, *Larix sibirica* Ledeb., экотон верхней границы древесной растительности, Северный и Полярный Урал.

Многие исследователи, изучавшие древесную растительность на верхнем пределе ее распространения в различных регионах мира, отмечают интенсивное лесовозобновление и смещение вверх границ древостоев различной сомкнутости на 30–60 м высоты в течение последних 60–80 лет. Результаты таких исследований обобщены в работах Ф. Холт-

мейера [Holtmeier, 2003] и М. Харш [Harsch et al., 2009]. Согласно одному из мнений, данные процессы зависят от изменений средней температуры и сумм осадков в летний период, так как они определяют интенсивность физиологических процессов в растениях в наиболее важный период их жизненного цикла [Kearney, 1982; Шиятов, 1983, 2005; Ясу-

bos, Romme, 1993; Taylor, 1995; Woodward et al., 1995; Lloyd, 1997; Körner, 2003; Kharruk et al., 2010]. Другие исследователи [Lavoie, Payette, 1992; Weisberg, Baker, 1995; Kullman, Engelmark, 1997; Kullman, 2001] отмечают, что форма роста древесных растений и выживание на их верхнем и полярном пределах также зависит во многом от условий в зимний период, в частности, от высоты снежного покрова, температуры воздуха и скорости ветра, которые определяют термический режим почв и степень повреждения снежной абразией частей растений, находящихся выше уровня снега. М. Харш [Harsch et al., 2009] и другие исследователи, проведя анализ 166 публикаций по динамике древесной растительности на верхнем пределе ее произрастания в различных регионах мира, сделали заключение, что наиболее существенные изменения наблюдались там, где в последнем столетии отмечалось более значительное увеличение зимних, чем летних температур. Л. Куллман и Л. Оберг [Kullman, Öberg, 2009], повторно обследовав описанные в начале XX в. древостои, отметили, что верхняя граница редин выходит на самые высокие позиции в более многоснежных районах Скандинавии и с 1915 г. она в наибольшей степени поднялась в горы на защищенных от ветра, вогнутых и поэтому более заснеженных участках склонов. Несмотря на значительный объем накопленных знаний, остаются пока не вполне ясными причины, определяющие столь интенсивное лесовозобновление и смещение вверх границ древостоев различной сомкнутости в последние столетия.

В более ранних исследованиях [Моисеев и др., 2004; Кошкина и др., 2008] изучено возобновление ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в пределах экотона верхней границы древесной растительности (ЭВГДР) на Южном Урале (массив Ирмель), в результате которых отмечено уменьшение количества шишек с 110 до 3 тыс. шт./га, урожайности семян с 13 до 0,09 млн шт./га и их лабораторной всхожести с 34 по 14 % с увеличением высоты над уровнем моря в урожайный 2003 г. В последующий год (2004 г.) выявлено существенное различие в количестве всходов на одном гектаре между нижней (85 200 шт.), средней (19 800 шт.) и верхней (0–400 шт.) ча-

стями ЭВГДР. Причем основная масса всходов погибла в первую зиму после их появления (76–96 %). Результаты исследований показали, что формирование генераций ели сибирской происходит только после урожайных лет. Выдвинуто предположение, что на семенную продуктивность и гибель всходов ели сибирской на верхнем пределе ее произрастания влияют не только температура воздуха и влажность почвы, но и более резко изменяющиеся в высотном градиенте высота снежного покрова и температура почвы в зимний период. При анализе результатов проведенных исследований [Моисеев, 2011] выявлено, что ель сибирская доминирует в древостоях на верхней границе древесной растительности только в южной части Уральских гор и с продвижением на север ее доля в составе уменьшается, и постепенно доминантом, начиная с Северного Урала, становится лиственница сибирская, репродуктивные особенности которой на верхнем пределе произрастания еще крайне плохо изучены.

Авторы предположили, что для лиственницы сибирской в пределах ЭВГДР в северной части Уральских гор должны наблюдаться аналогичные закономерности, как и для ели сибирской в их южной части, но абсолютные величины изменений размеров генеративных органов, количества и качества семян, общих показателей урожайности и выживания всходов и факторы, влияющие на эти процессы, могут заметно отличаться. Для проверки этого предположения в различных частях ЭВГДР на Северном и Полярном Урале исследованы температура почвы и воздуха, максимальная высота снежного покрова, структура древостоев, размеры и масса шишек лиственницы, количество семян в шишках, их посевные качества, количество и состояние проростков, а также всходов, выживших в первые годы жизни. На основе полученных данных предпринята попытка выяснить, какие факторы и как влияют на процессы возобновления лиственницы сибирской в этих условиях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Один из районов исследований – Тылайско-Конжаковско-Серебрянский горный массив (59°30'–59°40' с. ш., 59°00'–59°20' в. д.) –

расположен в южной части средневысотных горных хребтов на границе Северного и Среднего Урала. Климат района холодный, избыточно влажный и характеризуется коротким и умеренно теплым летом, длинной и холодной зимой, очень ранним установлением снежного покрова (с конца сентября). Годовое количество осадков в горно-таежном поясе – 500–700 мм, а в лежащих выше поясах – до 1200 мм. Средняя скорость ветра в течение года колеблется от 2,4 до 4,5 м/с и увеличивается в гольцовой части до 8–9 м/с, нередки ветры со скоростью выше 15 м/с. Горно-лесной пояс, где преобладают темнохвойные леса с господством ели сибирской, пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) и кедра сибирского (*Pinus sibirica* (Rupr.) Mayr.), поднимается до отметок 850–900 м над ур. м., на высоте от 900 до 1000 м над ур. м. расположен подгольцовый пояс, где произрастают эти же виды. Он представлен в нижней части куртинами сомкнутых лесов в сочетании с горными лугами, выше – островными мелкоколесьями и низкотравными пустошами, а в самой верхней части – отдельными группами деревьев на фоне горно-тундровых сообществ. На склонах горы Серебрянский Камень к таежным доминантам присоединяется лиственница сибирская, образующая редкостойные сообщества. Широко распространенная в горных лесах береза пушистая (*Betula pubescens* Ehrh.), заменяется ее подвидами березой извилистой (*B. pubescens* Ehrh. ssp. *tortuosa* (Ledeb.) Nyman). Верхнюю часть гор выше 1000 м над ур. м. занимает горно-тундровый пояс.

На Полярном Урале исследования проводились на склонах горы Сланцевой и сопки, с отметкой высоты 312 м над ур. м. (66°45'–66°50' с. ш., 65°20'–65°40' в. д.), расположенной в 4 км к востоку от горы Черной. Климат Полярного Урала суровый, резко континентальный. Зима продолжительная и очень морозная с обильными снегопадами и сильными метелями. Скорость ветра нередко достигает 50–60 м/с. Средняя годовая температура воздуха составляет от –5 до –8 °С. Самый холодный месяц – февраль (–29 °С), дневная температура в июле – августе может повышаться до +25...+30 °С. Горно-лесной пояс поднимается до высоты 150–200 м над ур. м. Его образуют редкостойные елово-бе-

резовые или елово-лиственничные леса. Основными лесообразующими видами являются лиственница сибирская, ель сибирская, береза пушистая. В подгольцовом поясе (до 350 м над ур. м) происходит отложение значительной массы снега, сдуваемого с гор. Здесь распространены чистые лиственничные (восточный склон) или елово-березовые (западный склон) редколесья. В нижнем ярусе преобладают гипоарктические кустарнички, ерники и ивняки. Древостои характеризуются редкостойностью и сложены низкорослыми деревьями с искривленными стволами и флагообразными кронами. В горно-тундровом поясе (до 500–600 м над ур. м) представлен комплекс мохово-лишайниковых, кустарничковых и кустарниковых тундр. Полоса кустарниковых тундр представлена в основном ерниковыми сообществами с напочвенным покровом из зеленых мхов или трав. В местообитаниях с обильным проточным увлажнением встречаются заросли ольхи кустарниковой (*Alnus fruticosa* Rupr.), ив (*Salix lapponicum* L., *S. glauca* L., *S. phylicifolia* L.). Пояс холодных гольцовых пустынь располагается выше 500–600 м над ур. м. Для него характерны каменные россыпи и скалистые останцы, покрытые скудной моховой и лишайниковой растительностью.

На Тылайско-Конжаковско-Серебрянском горном массиве (Северный Урал) исследования проводили на двух высотных профилях на склонах вершины горы Серебрянский Камень. Первый из них заложили на склоне северной, а второй – юго-восточной экспозиции. На каждом профиле фиксировали три высотных уровня: верхний – на высоте верхней границы редины (1005–1030 м над ур. м.), средний – у верхней границы редколесий (950–980 м над ур. м.), нижний – у верхней границы сомкнутых лесов (900–945 м над ур. м.). На каждом из них закладывались от трех до пяти пробных площадей размером 20 × 20 м. Верхняя граница древесной растительности на исследуемых склонах представлена в основном лиственницей (85 % по площади сечения), причем доля одноствольных деревьев составляет 90 % [Бартыш и др., 2006; Капралов, 2007; Моисеев и др., 2010]. Береза (10 %) приурочена к нижней и средней частям исследуемых профилей. Доля участия ели в составе древостоев уменьшается с уве-

личением высоты над уровнем моря (от 5 до 1 %). Кедр в незначительном объеме (2,3 %) представлен во всех частях пояса, в то время как пихта – только в его нижней части (0,3 %).

На Полярном Урале первый профиль заложили на восточном склоне сопки с отметкой высоты 312 м над ур. м. в районе горы Черная, а второй – на юго-западном склоне горы Сланцевая.

На каждом профиле фиксировали три высотных уровня: верхний – на высоте верхней границы редин (280–310 м над ур. м.), средний – у верхней границы редколесий (220–270 м над ур. м.), нижний – у верхней границы сомкнутых лесов (180–210 м над ур. м.). На исследуемых профилях в составе древостоев преобладает лиственница сибирская. По мере увеличения высоты над уровнем моря наблюдается закономерное уменьшение морфометрических показателей древостоев: диаметра (с 19,4 до 8,1 см) и высоты стволов (с 8,7 до 3,0 м), числа деревьев (с 458 до 17 шт./га) и полноты (с 11,0 до 0,03 м²/га). Более подробно структура древостоев на Полярном Урале показана в работах С. Г. Шиятова [1966, 2006].

Сбор шишек (около 50 шт.) проводили на каждом высотном уровне исследуемых профилей с 8–10 деревьев, типичных для данного местообитания. На горе Серебрянский Камень его осуществляли осенью 2005 г. (общая выборка составила 2893 шишки). На склоне горы Сланцевая шишки лиственницы сибирской собраны осенью 2004 г. (общая выборка составила 543 шишки), на склоне сопки, высотой 312 м над ур. м., – зимой 2006 г. (общая выборка составила 1239 шишек). На верхнем высотном уровне в эти годы шишек не обнаружено, поэтому дополнительный сбор на обоих профилях проведен в 2008 г. В лабораторных условиях устанавливали параметры шишек, количество и массу содержащихся в них семян. Посевные качества семян лиственницы сибирской определяли в соответствии с ГОСТ 13056.6–97 [1998]. Предварительную стратификацию семенного материала не проводили.

Для учета проростков (всходов первого года) и всходов древесных растений и факторов, влияющих на их прорастание и последующее выживание, внутри каждой проб-

ной площади размером 20 × 20 м при помощи сетки Раменского закладывали по восемь учетных площадок размером 1 × 1 м. На каждой учетной площадке на Полярном Урале проводили оценку проективного покрытия и фиксировали высоту основных доминатов всех ярусов растительных сообществ, а также покрытие почвы камнями и различными типами опада (травяной, хвойный и т. п.). Для каждого обнаруженного проростка или всхода в пределах каждой площадки в каждом районе исследований определяли: вид, возраст, жизнеспособность и тип субстрата. Учет всходов на Северном Урале проводили на 288 площадках в августе 2006 и 2007 гг., а на Полярном Урале – на 288 площадках в августе 2005–2009 гг.

В пределах трех основных высотных уровней (верхний, средний, нижний) исследуемых профилей на Северном и Полярном Урале осуществляли экспериментальный посев семян. Для каждого типа субстрата (травяной, хвойный, моховой, минерализованный и лишайниковый) закладывали по 10 учетных площадок размером 0,5 × 0,5 м. На каждую площадку высевали по 100 шт. семян. На обоих профилях горы Серебрянский Камень экспериментальный посев семян проводили в 2006 г. на 240 площадках, на Полярном Урале в 2005 г. – на 200 площадках, расположенных на первом профиле.

Для изучения температурного режима воздуха и почвы на трех высотных уровнях исследуемых профилей на Северном (в 2004–2005 гг.) и Полярном Урале (в 2003–2004 гг.) размещали по три автономных термодатчика (ТВІ32-20+50 StowAway Tidbit), производивших измерения каждый час. Первый термодатчик закапывали в почву (на глубину 10 см) на открытом участке, второй под кроной дерева, третий прикрепляли к ветви дерева вблизи ствола (на высоте 2 м).

Измерения высоты снежного покрова проводили на Северном (в 2005 и 2007 гг.) и Полярном Урале (в 2006 г.) в марте – апреле на площадках 20 × 20 м на заложенных профилях. Если фоновая глубина снега оказывалась меньше 170 см, то по каждой центральной линии (вертикальной и горизонтальной), разделяющих площадки 10 × 10 м, проводили по 30–50 измерений, используя размеченный металлический шест. Если фоновая

глубина снега составляла >170 см, то проводили покраску стволов деревьев на уровне снега, а летом при помощи градуированной рейки измеряли высоту расположения сделанных зимой меток.

На Северном (в 2005 и 2007 гг.) и Полярном Урале (в 2006 г.) для выявления связей между высотой снежного покрова и температурой почвы в конце зимы (во второй декаде марта – начале апреля) на участках с различной глубиной снега (от 10 до 150 см с шагом 15–20 см) в почве на 3–5 см на 2–4 дня размещали термодатчики (ТВІЗ2-20+50 Tidbit), производившие измерения каждый час. На основе выявленных зависимостей между высотой снежного покрова и температурой почвы вычисляли температуру почвы для каждой площадки 1 × 1 м, характерные для конца зимнего периода.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Размер и масса шишек. На Северном Урале в исследуемых древостоях длина шишек изменяется в пределах от 10 до 40 мм. Среднее значение этого показателя уменьшается с увеличением высоты над уровнем моря: на первом профиле от 24,5 до 21,5 мм, а на втором – от 24,0 до 19,3 мм (табл. 1). Причем наиболее резкое уменьшение длины шишек на обоих профилях наблюдается при переходе от среднего уровня к верхнему.

Средняя масса шишек на обследованных участках колеблется в достаточно широких

пределах (от 0,95 до 1,80 г). За редким исключением наблюдается закономерное уменьшение величины данного показателя по мере поднятия в гору. Средняя масса шишки в средней части профилей более близка к значениям средней массы шишки в нижней части профилей, чем к значениям данного показателя в верхней его части.

В исследуемых лиственничниках Полярного Урала диапазон варьирования длины шишек несколько уже (от 15 до 40 мм), а средние значения этого показателя заметно выше (21,7–32,4 мм), чем на Северном Урале (табл. 2). Соответственно, они отличаются и более высокими значениями массы шишек (1,1–3,1 г).

Параметры шишек (урожая 2006 г.) в лиственничниках верхней границы древесной растительности на первом профиле близки к данным, полученным на втором профиле Полярного Урала: средняя длина шишек составляет 29,0 мм, а средний вес – 2,30 г.

Количество и масса семян в шишке. Результаты исследований на Северном Урале свидетельствуют, что по мере увеличения размеров и массы шишек закономерно ($R = 0,75–0,82$) увеличивается количество и масса семян в них. Так, если в крупных (длиной > 25 мм) шишках находится в среднем 40 семян, то в средних (длиной 20–25 мм) их около 27, а в мелких (длиной < 20 мм) – 17. Значительные различия в размерах и массе шишек между средними и верхними уровнями и обуславливают существенную разницу

Т а б л и ц а 1

Количественные и качественные характеристики шишек и семян лиственницы сибирской в экотоне верхней границы леса на Северном Урале

| Номер профиля (год урожая) | I (2005 г.) | | | II (2005 г.) | | |
|--|-------------|-------------|-------------|--------------|-------------|-------------|
| | Верхняя | Средняя | Нижняя | Верхняя | Средняя | Нижняя |
| Высота над ур. м., м | 1005 | 950 | 905 | 1030 | 980 | 945 |
| Длина шишки, мм | 21,5 ± 0,2 | 24,1 ± 0,2 | 24,5 ± 0,2 | 19,3 ± 0,2 | 23,9 ± 0,2 | 24,0 ± 0,2 |
| Масса шишки, г | 1,24 ± 0,02 | 1,69 ± 0,02 | 1,79 ± 0,04 | 0,95 ± 0,02 | 1,80 ± 0,03 | 1,65 ± 0,02 |
| Число семян в шишке, шт. | 23 ± 2,2 | 37 ± 2,1 | 44 ± 2,2 | 12 ± 1,3 | 31 ± 1,9 | 29 ± 1,8 |
| Масса семян в шишке, г | 0,14 ± 0,01 | 0,29 ± 0,02 | 0,36 ± 0,02 | 0,07 ± 0,01 | 0,24 ± 0,02 | 0,24 ± 0,02 |
| Масса 1000 семян, г | 6,2 | 7,8 | 8,1 | 5,7 | 7,9 | 8,3 |
| Лабораторная всхожесть, % | 4,9 | 41,8 | 36,4 | 2,0 | 21,7 | 36,5 |
| Энергия прорастания, % | 2,1 | 17,2 | 18,8 | 0,5 | 7,4 | 13,6 |
| Количество жизнеспособных семян в шишке, шт. | 1 ± 2,2 | 15 ± 2,1 | 16 ± 2,2 | 1 ± 0,1 | 7 ± 1,9 | 11 ± 1,8 |

Т а б л и ц а 2
Количественные и качественные характеристики шишек и семян лиственницы сибирской в экотоне верхней границы леса на Полярном Урале

| Номер профиля | 2006 г. | | | 2008 г. | | | 2004 г. | | | 2008 г. | | |
|--|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|
| | I | | | II | | | I | | | II | | |
| Часть экотона ВГДР | Средняя | Нижняя | Верхняя | Средняя | Верхняя | Средняя | Средняя | Нижняя | Верхняя | Средняя | Верхняя | Средняя |
| Высота над ур. м., м | 255 | 245 | 223 | 199 | 185 | 310 | 240 | 250 | 185 | 310 | 245 | 245 |
| Длина шишки, мм | 27,0 ± 0,3 | 27,4 ± 0,2 | 28,0 ± 0,3 | 28,2 ± 0,3 | 24,5 ± 0,2 | 27,9 ± 0,3 | 26,1 ± 0,2 | 28,6 ± 0,2 | 32,4 ± 0,1 | 23,6 ± 0,3 | 21,7 ± 0,3 | 21,7 ± 0,3 |
| Масса шишки, г | 2,35 ± 0,04 | 2,18 ± 0,03 | 2,28 ± 0,05 | 2,23 ± 0,05 | 1,99 ± 0,03 | 1,90 ± 0,04 | 1,90 ± 0,03 | 2,36 ± 0,03 | 3,14 ± 0,05 | 1,30 ± 0,02 | 1,10 ± 0,03 | 1,10 ± 0,03 |
| Число семян в шишке, шт. | 36 ± 0,9 | 35 ± 0,7 | 35 ± 0,9 | 43 ± 0,9 | 28 ± 0,7 | 12 ± 0,9 | 20 ± 0,9 | 38 ± 1,8 | 48 ± 2,2 | 10 ± 0,7 | 9 ± 0,7 | 9 ± 0,7 |
| Масса семян в шишке, г | 0,28 ± 0,09 | 0,25 ± 0,07 | 0,29 ± 0,09 | 0,35 ± 0,09 | 0,23 ± 0,07 | 0,10 ± 0,07 | 0,14 ± 0,09 | — | — | 0,06 ± 0,07 | 0,06 ± 0,07 | 0,06 ± 0,07 |
| Масса 1000 семян, г | 7,8 | 7,2 | 8,3 | 8,3 | 8,2 | 8,2 | 7,5 | 8,3 | 10,4 | 5,3 | 6,5 | 6,5 |
| Лабораторная всхожесть, % | 19,8 | 17,5 | 26,0 | 29,5 | 38,8 | 9,7 | 18,5 | 27,4 | 26,8 | 6,3 | 11,7 | 11,7 |
| Энергия прорастания, % | 1,8 | 1,8 | 0,5 | 4,5 | 8,5 | 2,9 | 4,7 | 8,1 | 12,7 | 19,2 | 55,3 | 55,3 |
| Количество жизнеспособных семян в шишке, шт. | 7 ± 0,9 | 6 ± 0,7 | 9 ± 0,9 | 13 ± 0,9 | 11 ± 0,7 | 1 ± 0,7 | 4 ± 0,7 | 10 ± 1,8 | 13 ± 2,2 | 1 ± 0,7 | 1 ± 0,7 | 1 ± 0,7 |

в количестве семян. При переходе от среднего уровня к верхним их количество сокращается с 29–44 до 12–24 шт. (на 36–61 %) (см. табл. 1). Средняя масса семян в одной шишке уменьшается еще в большей степени – с 0,24–0,36 до 0,07–0,14 г (на 52–71 %).

На Полярном Урале в крупных шишках (длиной > 30 мм) насчитывается в среднем 44 семени, в средних шишках (длиной 20–30 мм) – 32, а в мелких (длиной < 20 мм) – 22. Резкое уменьшение числа и массы семян в шишке (на 60 и 71 % соответственно) на первом профиле наблюдается при переходе от среднего высотного уровня к верхнему (см. табл. 2). Количество семян в шишках урожая 2006 г. на Полярном Урале заметно выше, чем на Северном. Однако между данными географическими районами различий по средней массе семян в шишке практически нет. В шишках урожая 2008 г. исследуемые показатели характеризуются значительно меньшими значениями.

Качество семян. Посевные качества семян оценивались по их абсолютной массе (масса 1000 шт. сухих семян), всхожести и энергии прорастания.

Четких различий по абсолютной массе семян в зависимости от экспозиции склона на горе Серебрянский Камень не прослеживается. На северном склоне абсолютная масса семян на верхнем уровне составляла 6,2, на среднем – 7,8 и на нижнем – 8,1 г, на юго-восточном 5,7; 7,9 и 8,3 г соответственно (см. табл. 1). В более жестких условиях на верхних высотных уровнях значительная часть деревьев не способна продуцировать качественные семена. Они здесь чаще всего нежизнеспособны. Согласно “Указаниям по лесному семеноводству в РФ” [2000], масса 1000 шт. семян лиственницы сибирской достигает 4,2–9,9 г. Лабораторная всхожесть семян составила на верхнем, среднем и нижнем уровнях северного склона 4,9; 41,8 и 36,4 % соответственно, а на аналогичных уровнях юго-восточного склона – 2,0; 21,7 и 36,5 %. Энергия прорастания семян отличается в зависимости от экспозиции склона, а в пределах одного склона – от высоты над уровнем моря. По мере ее повышения энергия прорастания семян на северном склоне уменьшается с 18,8 до 2,1 %, а на юго-восточном – с 13,6 до 0,5 %. По представлен-

Количество проростков лиственницы сибирской и их выживаемость на разных высотных уровнях исследуемых профилей горы Серебрянский Камень, Северный Урал

| Профиль | | I | | | II | | |
|--|-------------|------|------|-----|------|------|-----|
| Высота над ур. м., м | | 1005 | 950 | 905 | 1030 | 980 | 945 |
| Количество проростков в 2006 г., тыс. шт./га | | 0 | 1,3 | 0,2 | 0 | 0,6 | 0,2 |
| Количество всходов, появившихся | тыс. шт./га | 0 | 0,2 | 0 | 0 | 0,2 | 0 |
| в 2006 г., на 1 сентября 2007 г. | % | 0 | 16,7 | 0 | 0 | 33,3 | 0 |
| Количество проростков в 2007 г., тыс. шт./га | | 0,2 | 0 | 0 | 0 | 0,4 | 0,2 |

ным материалам можно рассчитать среднее количество жизнеспособных семян в одной шишке. Выявлено, что на верхнем уровне первого профиля в среднем в 10 шишках находится 11 шт. жизнеспособных семян (способных прорасти в соответствующих условиях), а на соответствующем уровне второго профиля таких семян только 2 шт. На среднем и нижнем уровнях профилей количество жизнеспособных семян значительно выше в связи с большим количеством семян в шишках и более высоким их качеством.

На Полярном Урале в пределах каждого профиля наблюдается закономерное увеличение качественных характеристик семян лиственницы по мере снижения высоты над уровнем моря. Так, абсолютная масса семян на первом профиле увеличивается от 7,2 до 8,3 г, а на втором – от 8,3 до 10,4 г (см. табл. 2). Резкое уменьшение значений лабораторной всхожести и энергии прорастания семян наблюдается при переходе от среднего к верхнему уровню. При прочих равных условиях качество семян на втором профиле выше, чем на первом. Данные лабораторной всхожести семян на верхнем высотном уровне профилей Полярного Урала в 3–5 раз выше, чем на аналогичных уровнях профилей Северного Урала.

Достоверные различия между высотными уровнями обоих профилей существуют по средней длине, массе шишки, числу семян и их средней массе в шишке. Это означает, что сравниваемые объекты являются представителями качественно разнородных популяций со специфичными условиями формирования шишек.

Появление проростков и выживание всходов. Успешность возобновления древесных видов в древостоях зависит, в первую

очередь, от количества появляющихся всходов. В 2006 г. проростки лиственницы на горе Серебрянский Камень обнаружены только на среднем и нижнем высотных уровнях исследуемых профилей (табл. 3). Причем на средних уровнях их оказалось значительно больше (1,3 и 0,6 тыс. шт./га), чем на нижних (0,2 тыс. шт./га). К августу 2007 г. все учтенные проростки 2006 г. на нижних уровнях погибли, а на средних сохранились в количестве 0,2 тыс. шт./га. В относительном выражении количество сохранившихся проростков на первом профиле составило 16,7 % от их первоначальной численности, а на втором – 33,3 %. В августе 2007 г. проростки обнаружены на верхнем высотном уровне первого профиля (0,2 тыс. шт./га), а также на среднем и нижнем уровнях второго профиля (0,4 и 0,2 тыс. шт./га соответственно).

Количество появившихся проростков после экспериментального посева семян на исследуемых профилях горы Серебрянский Камень довольно низкое (табл. 4). Лучший результат зафиксирован на минерализованном субстрате верхнего высотного уровня первого профиля и характеризуется лишь 62 проростками (6,2 % от числа высеванных семян). Существенное значение для прорастания семян и формирования всходов имеет тип субстрата. Лучшие условия для начального этапа лесовозобновления, безусловно, складываются на минерализованном субстрате. На остальных типах субстрата условия для прорастания семян, образования и формирования всходов значительно хуже. Поэтому при прочих равных условиях количество появившихся всходов на лишайниковом, моховом и травяно-хвойном субстратах значительно ниже, чем на минерализованной почве. Выявлено, что лучшими показателями про-

Количество проростков, появившихся после посева семян на различных типах субстрата

| Тип субстрата | Северный Урал | | | | | | Полярный Урал | | | | |
|--|----------------------------|------|-------|------------|-------|-------|---------------|-------|------|------|-------|
| | I профиль | | | II профиль | | | I профиль | | | | |
| | высота над уровнем моря, м | | | | | | | | | | |
| | 1005 | 950 | 905 | 1030 | 980 | 945 | 265 | 245 | 220 | 200 | 185 |
| Лишайниковый | 6 | 7 | – | – | – | – | 26 | 13 | 25 | 11 | – |
| Минерализованный | 62 | 11 | – | 39 | – | – | 10 | 144 | 192 | 72 | 84 |
| Моховой | – | – | – | 1 | – | 1 | – | 29 | 79 | 33 | – |
| Травяно-хвойный | 2 | 5 | 3 | 1 | 12 | 1 | – | 79 | 80 | 98 | 65 |
| Итого | 70 | 23 | 3 | 41 | 12 | 2 | 36 | 265 | 376 | 214 | 149 |
| в том числе, нежизнеспособных сомнительных | 2,9 | 4,3 | – | – | – | – | – | – | 0,4 | – | – |
| % жизнеспособных | 97,1 | 95,7 | 100,0 | 95,1 | 100,0 | 100,0 | 93,5 | 100,0 | 99,2 | 99,4 | 100,0 |

растания семян и выживания всходов на минерализованном субстрате характеризуются верхние высотные уровни, а на травяно-хвойном – средние уровни.

На Полярном Урале на верхнем высотном уровне первого профиля за период исследований проростков и всходов лиственницы не обнаружено (табл. 5). Это объясняется главным образом недостатком жизнеспособных семян. Наиболее благоприятные условия для их прорастания и выживания всходов складываются на среднем уровне данного профиля. Количество появившихся проростков в отдельно взятые годы на среднем уровне в 1,3–2,5 раза больше, чем на нижнем. Сохранность всходов снижается ежегодно и составляет в отдельных случаях не более 50 % от их первоначальной численности. В 2011 г. проростков на среднем и нижнем уровнях первого профиля появилось 3,0 и 0,3 тыс. шт./га соответственно.

В табл. 4 приведены результаты, полученные при экспериментальном посеве семян. Независимо от типа субстрата лучшими показателями прорастания семян и формирования всходов характеризуется средний высотный уровень первого профиля (376 шт.). На моховом и травяно-хвойном субстратах верхнего уровня, а также на моховом и лишайниковом нижнего уровня наблюдалось полное отсутствие проростков после посева. На всех высотных уровнях они появились только на минерализованном субстрате. Мак-

симальное количество проростков на минерализованном субстрате 192 шт., на травяно-хвойном – 98 шт., на моховом – 79 шт., на лишайниковом – 26 шт. В экспериментальных посевах через два года после прорастания всходов их численность сокращается до 10–54 %, а через пять лет – до 25–80 % (табл. 6). Наибольшая гибель всходов наблюдается в средней части склона (220 м над ур. м.) на моховом и травяно-хвойном субстратах. В последующие годы гибель всходов продолжается, но в меньшем количестве.

Высотный градиент температуры воздуха. Наблюдения за температурой воздуха в кронах деревьев лиственницы на склонах горы Серебрянский Камень (Северный Урал) в 2004–2007 гг. показали, что она снижается в интервале между верхними границами сомкнутых лесов и редиин в мае – сентябре на 0,17 и 0,43 °С, а в октябре – марте на 0,23 и 0,32 °С на северном и юго-восточном склонах соответственно (табл. 7).

Анализ температур воздуха (данные предоставлены С. Г. Шиятовым и В. С. Мазепой) в июне – сентябре в кронах деревьев лиственниц на восточном склоне сопки высотой 312 м над ур. м., расположенном к востоку от горы Черной, в 2003–2004 гг. показал, что они уменьшаются в отдельные месяцы на 0,4 °С от верхней границы сомкнутых лесов до верхней границы редиин. В ноябре – марте температуры наоборот увеличиваются при подъеме в гору на 1,1–1,9 °С, что связано с

Т а б л и ц а 5

**Количество проростков лиственницы сибирской и их выживаемость на разных высотных уровнях
в 2005–2011 гг. на I профиле на Полярном Урале**

| Показатель | Год | Высота над над уровнем моря, м | | |
|---|--|--------------------------------|------|-----|
| | | 185 | 220 | 265 |
| Количество проростков 2005 г., тыс. шт./га | | 3,3 | 8,4 | 0 |
| Количество всходов 2005 г., выживших на 1 сентября, % | 2006 | 100 | 100 | 0 |
| | 2007 | 85 | 95 | 0 |
| | 2008 | 67 | 88 | 0 |
| | 2009 | 59 | 78 | 0 |
| | 2010 | 48 | 69 | 0 |
| | 2011 | 48 | 66 | 0 |
| Количество проростков 2006 г., тыс. шт./га | | 31,5 | 76,0 | 0 |
| Количество всходов 2006 г., выживших на 1 сентября, % | 2007 | 48 | 63 | 0 |
| | 2008 | 41 | 44 | 0 |
| | 2009 | 32 | 38 | 0 |
| | 2010 | 29 | 37 | 0 |
| | 2011 | 29 | 36 | 0 |
| | Количество проростков 2007 г., тыс. шт./га | | 1,6 | 2,1 |
| Количество всходов 2007 г., выживших на 1 сентября, % | 2008 | 94 | 76 | 0 |
| | 2009 | 88 | 65 | 0 |
| | 2010 | 55 | 59 | 0 |
| | 2011 | 47 | 59 | 0 |
| | Количество проростков 2008 г., тыс. шт./га | | 2,1 | 2,8 |
| Количество всходов 2008 г., выживших на 1 сентября, % | 2009 | 91 | 57 | 0 |
| | 2010 | 30 | 50 | 0 |
| | 2011 | 30 | 50 | 0 |
| | Количество проростков 2009 г., тыс. шт./га | | 7,4 | 5,4 |
| Количество всходов 2009 г., выживших на 1 сентября, % | 2010 | 54 | 95 | 0 |
| | 2011 | 41 | 79 | 0 |
| | Количество проростков 2010 г., тыс. шт./га | | 2,3 | 4,4 |
| Количество всходов 2010 г., выживших на 1 сентября, % | 2011 | 72 | 83 | 0 |
| | Количество проростков 2011 г., тыс. шт./га | | 0,3 | 3,0 |

инверсиями, когда холодный воздух застаивается в долинах и нижних частях склонов.

Высотный градиент высоты снежного покрова и температуры почвы. Результаты снегомерных работ на горе Серебрянский Камень в марте 2005 г. показали, что с увеличением высоты над уровнем моря происходит резкое снижение средней глубины снежного покрова. В интервале высот 950–1030 м над ур. м. этот показатель уменьшается от 130–170 до 40–50 см. С дальнейшим увеличением высоты над уровнем моря средняя мощность снежного покрова изменяется крайне мало. Однако в понижениях микро- и мезорельефа скапливается снег глубиной до 80 см. Ниже отметки 950 м над ур. м. мощ-

ность снежного покрова незначительно увеличивается (до 160–200 см). Это связано с постепенным увеличением сомкнутости крон деревьев, которая уменьшает скорость ветра, в результате чего задерживает снег, сдуваемый с вышерасположенных частей склонов. Резкое изменение высоты снежного покрова при переходе от верхней к средней части экотона (в 3–4 раза) также объясняется увеличением сомкнутости крон. Высота снежного покрова оказывает большое влияние на температуру и глубину промерзания почвы. В верхней части экотона средняя температура почвы на глубине 10 см составляла в зимний период $-5,1$ °С, а в его средней и нижней частях она значительно

Выживаемость проростков в экспериментальных посевах 2006 г. в последующие годы на разных высотных уровнях на I профиле на Полярном Урале, %

| Тип субстрата | Год | Высота над уровнем моря, м | | | | |
|--|--------|----------------------------|----------|----------|----------|-----|
| | | 265 | 245 | 220 | 200 | 185 |
| Лишайниковый (Л) | 2007 | 92 | 92 | 64 | 100 | – |
| | 2008 | 85 | 85 | 64 | 91 | – |
| | 2009 | 73 | 46 | 52 | 91 | – |
| | 2010 | 54 | 31 | 20 | 82 | – |
| | 2011 | 46 | 31 | 20 | 73 | – |
| Минерализованный (Мин) | 2007 | 90 | 76 | 82 | 82 | 96 |
| | 2008 | 70 | 70 | 70 | 64 | 77 |
| | 2009 | 70 | 42 | 55 | 32 | 33 |
| | 2010 | 70 | 39 | 50 | 31 | 23 |
| | 2011 | 60 | 37 | 50 | 28 | 23 |
| Моховой (Мох) | 2007 | – | 97 | 61 | 94 | – |
| | 2008 | – | 90 | 49 | 79 | – |
| | 2009 | – | 79 | 49 | 79 | – |
| | 2010 | – | 66 | 37 | 79 | – |
| | 2011 | – | 52 | 32 | 70 | – |
| Травяно-хвойный (Тр) | 2007 | – | 86 | 65 | 100 | 58 |
| | 2008 | – | 82 | 46 | 94 | 51 |
| | 2009 | – | 71 | 44 | 84 | 32 |
| | 2010 | – | 61 | 39 | 79 | 25 |
| | 2011 | – | 53 | 28 | 72 | 22 |
| Всего на преобладающих субстратах высотного уровня | 2007 | 91 | 92 | 63 | 98 | 58 |
| | 2008 | 78 | 86 | 53 | 88 | 51 |
| | 2009 | 72 | 65 | 49 | 85 | 32 |
| | 2010 | 64 | 48 | 43 | 63 | 24 |
| | 2011 | 53 | 43 | 39 | 57 | 22 |
| | Субст. | Л+Мин | Л+Мох+Тр | Л+Мох+Тр | Л+Мох+Тр | Тр |

выше ($-0,7^{\circ}\text{C}$). Температура почвы в зимние месяцы в верхней части экотона по сравнению со средней и нижней частями ниже на $5-9^{\circ}\text{C}$. Это связано с высотой снежного покрова. Так, при глубине снега $20-50$ см температура почвы опускается до $-6...-12^{\circ}\text{C}$, при $130-160$ см она не бывает ниже $-1,5^{\circ}\text{C}$, а при 200 см и более – почва почти никогда не промерзает.

Средняя высота снежного покрова на восточном склоне сопки высотой 312 м над ур. м. (профиль I на Полярном Урале) в марте 2006 г. увеличивалась от 137 до 416 см с верхней границы сомкнутых лесов до верхней границы редколесий (от 185 до 235 м над ур. м.), при этом на подветренных сторонах островков последних наблюдалось скопление сугробов снега высотой до $5-6$ м. Выше верхней границы редколесий, на 245 м над ур. м.

высота снежного покрова снизилась до 264 см, а далее к вершине сопки она уменьшилась до 31 см. Столь существенные изменения связаны с переносом с вышележащих высотных уровней и накоплением больших масс снега за лесными островами.

На Полярном Урале, при высоте снежного покрова $20-50$ см на верхних уровнях ЭВГДР в марте 2006 г. температура почвы опускалась до $-6...-12^{\circ}\text{C}$, при мощности $125-150$ см оказалась между $-6...-1,6^{\circ}\text{C}$, а при высоте более 200 см приближалась к -1°C . Также выявлено, что температура при одной и той же высоте существенно отличается даже в пределах одного уровня, что, вероятно, связано с длительностью установления снежного покрова и его величиной, достаточной для защиты от проникновения холода из атмосферы.

Т а б л и ц а 7

Средняя месячная температура воздуха в разных частях ЭВГДР горы Серебрянский Камень (Северный Урал)

| Месяц | 2004 г. | | | 2005 г. | | | 2006 г. | | |
|-------------------------|----------------------------|-------|-------|---------|-------|-------|---------|-------|-------|
| | высота над уровнем моря, м | | | | | | | | |
| | 1030 | 980 | 945 | 1030 | 980 | 945 | 1030 | 980 | 945 |
| температура воздуха, °С | | | | | | | | | |
| I | -13,9 | -13,6 | -12,3 | -10,2 | -10,3 | -10,0 | -25,0 | -24,7 | -22,7 |
| II | -12,8 | -12,4 | -11,3 | -12,8 | -12,9 | -12,6 | -16,0 | -15,7 | -14,3 |
| III | -8,3 | -8,0 | -7,1 | -11,8 | -11,4 | -11,2 | -7,1 | -6,8 | -6,0 |
| IV | -4,6 | -4,3 | -3,7 | -1,2 | -1,2 | -2,0 | -2,9 | -2,6 | -2,0 |
| V | 9,0 | 9,3 | 9,0 | 9,1 | 9,2 | 9,1 | 5,1 | 5,4 | 5,4 |
| VI | 11,0 | 11,3 | 10,9 | 9,1 | 9,4 | 9,4 | 13,9 | 14,2 | 13,7 |
| VII | 17,5 | 17,5 | 17,1 | 15,1 | 15,2 | 14,9 | 11,0 | 11,3 | 10,6 |
| VIII | 9,3 | 9,5 | 9,6 | 11,3 | 11,7 | 11,7 | 9,8 | 10,1 | 9,5 |
| IX | 4,1 | 4,3 | 4,5 | 6,4 | 6,7 | 6,7 | 6,3 | 6,6 | 6,5 |
| X | -4,3 | -4,1 | -3,9 | -2,3 | 2,7 | 2,8 | -2,0 | -1,7 | -1,2 |
| XI | -9,0 | -8,8 | -8,5 | -3,6 | -3,1 | -2,6 | -12,5 | -12,2 | -11,1 |
| XII | -13,0 | -13,1 | -13,1 | -12,3 | -12,0 | -10,9 | -11,4 | -11,0 | -10,0 |

Т а б л и ц а 8

Средняя месячная температура воздуха и почвы (на 10 см) на разных высотных уровнях в 2003–2004 гг. (Полярный Урал)

| Год | Размещение | На дереве (на высоте 2 м у ствола), °С | | | В почве (на глубине 10 см), °С | | | | | |
|-------|----------------------------|--|-------|-------|--------------------------------|------|------|-------|------|------|
| | | Профиль | | | I | | | II | | |
| | Высота над уровнем моря, м | 300 | 225 | 185 | 300 | 225 | 185 | 265 | 245 | 225 |
| Месяц | | | | | | | | | | |
| 2003 | VIII | 15,3 | 15,3 | 15,2 | 13,7 | 12,3 | 13,6 | 14,7 | 13,5 | 12,1 |
| | IX | 4,5 | 4,8 | 4,9 | 5,6 | 6,9 | 6,7 | 5,5 | 6,2 | 6,6 |
| | X | -2,8 | -2,9 | -2,9 | 1,1 | 2,5 | 2,3 | 0,6 | 1,6 | 2,5 |
| | XI | -14,0 | -14,7 | -15,3 | -3,6 | -0,2 | 0,1 | -6,2 | -1,1 | 0,3 |
| 2004 | XII | -14,3 | -14,8 | -15,4 | -3,9 | -0,7 | -0,6 | -7,0 | -1,4 | -0,3 |
| | I | -15,4 | -16,3 | -16,8 | -6,4 | -1,1 | -1,1 | -10,9 | -2,3 | -0,6 |
| | II | -16,4 | -17,7 | -18,5 | -8,6 | -1,9 | -1,4 | -12,4 | -2,7 | -1,1 |
| | III | -14,1 | -15,3 | -15,0 | -10,0 | -2,2 | -1,1 | -12,5 | -3,5 | -1,5 |
| | IV | -11,4 | -12,6 | -11,8 | -9,8 | -2,4 | -1,3 | -10,7 | -4,3 | -1,8 |
| | V | 0,6 | -1,0 | 0,4 | -3,2 | -1,3 | -0,5 | 0,0 | -1,0 | -0,5 |
| | VI | 10,4 | 10,1 | 10,8 | 7,0 | 2,9 | 6,0 | 9,7 | 7,4 | 7,6 |
| VII | 17,7 | 17,4 | 17,8 | 14,5 | 11,7 | 13,6 | 17,3 | 14,1 | 11,9 | |

ОБСУЖДЕНИЕ

Семенная продуктивность и факторы среды. В пределах ЭВГДР наблюдается дефицит качественных семян лиственницы, особенно на верхней границе редины. Это препятствует ее дальнейшему расселению вверх по высотному градиенту. Формирование урожая семян с низким качеством обусловли-

вают условия произрастания древесной растительности в пределах высотных профилей. Температурный режим воздуха в разных частях ЭВГДР отличается на доли градусов, поэтому он не может оказать существенного влияния на качество семян. Основное влияние на количество и качество семян лиственницы, вероятно, оказывают ветровые условия и сильное промерзание почвы в зимний

период. Кроме того, значительная часть урожая семян лиственницы уничтожается энтомофагами [Новожилов, 1962]. При анализе семенного материала, собранного на горе Серебрянский Камень, неоднократно встречались шишки и семена лиственницы, поврежденные вредителями. Лиственница имеет крупную и лишнюю воздушных мешков пыльцу, что приводит к самоопылению (геитоногамии). Последнее является причиной партеноспермии, т. е. образования пустых семян. Таким образом, низкое качество семян лиственницы на горе Серебрянский Камень можно объяснить термическими условиями зимнего и отчасти летнего периодов, а также разреженностью древостоев и повреждением семян энтомофагами.

Многие исследователи также отмечали если не обильное, то очень хорошее семеношение лиственницы на Севере [Городков, 1935]. За время исследований (2004–2011 гг.) на Полярном Урале каждый год наблюдался урожай семян лиственницы, но разной величины. Однако качество семян в шишках, собранных в разные годы, оказалось не высоким, а лабораторная всхожесть составляла не более 20–40 %.

Появление проростков и факторы среды.

Для прорастания семян важны условия непосредственно в субстрате. Решающими факторами для начала этого процесса являются его влажность и температурный режим [Злобин, 1977]. Массовое прорастание семян лиственницы происходит при влажности субстрата не менее 53 % от полной влагоемкости и температуре около 20 °С [Щербатюк, 1965]. На Северном Урале благоприятный период для этого процесса складывается только в течение нескольких дней. В первый год учета проростков (2006 г.) в первой половине июня температура субстрата не достигала значений, необходимых для прорастания семян, хотя влажность его в это время сохранялась достаточно высокой. Только в период с 23 по 30 июня и с 11 по 19 июля температура и влажность верхнего горизонта почвы оказались близки к благоприятным для прорастания семян.

Несомненно, большое влияние на ход возобновления здесь оказывают мощный напочвенный покров из мхов и лишайников, травянисто-кустарниковый, которые препятст-

вуют проникновению семян в почву. Некоторые исследователи [Андреев, 1954; Ющенкова, 1970; и др.] считают это отрицательным фактором при лесовозобновлении. В верхней части экотона, где произрастают одиночные угнетенные лиственницы в виде стлаников или многоствольных деревьев, количество всходов в значительной степени связано с общей семенной продуктивностью, которая крайне низка.

Выживание всходов в последующие годы и факторы среды. На этот процесс значительное влияние оказывают выжимание всходов кристаллами льда во время заморозков, механические повреждения при снегопадах, неспособность корешков проникнуть в минеральную почву, вымывание при сильном дожде, повреждение насекомыми. Поэтому возобновление лиственницы в высокогорьях Северного Урала наблюдается только в отдельные благоприятные годы (обязательно с многоснежными и мягкими зимами), когда древостой продуцирует большое количество жизнеспособных семян, а на следующий год складываются подходящие условия для прорастания семян и выживания проростков и всходов.

Результаты множественного корреляционного анализа, где зависимой переменной являлось количество всходов лиственницы 2006 г., а независимыми переменными – характеристики локальных мест произрастания, позволяют отметить следующее. На количество всходов отрицательно влияют высота снежного покрова (более 150 см) и густой кустарниковый ярус из карликовой березки и ив, а положительно – высокая температура почвы в зимний период, степень покрытия почвы травяным опадом, высокое обилие мелких кустарничков (водяника, дриада). Лучшими показателями прорастания семян и выживания проростков и всходов лиственницы характеризуется травянистый субстрат, а на моховом и лишайниковом покрове, а также на сильно каменистой почве эти процессы протекают значительно хуже. В целом зависимость количества всходов, появившихся к августу 2006 г., от перечисленных факторов передается уравнением:

$$N = 10,36 - 0,02A + 1,74T + 0,0486B - 8,75C + 0,117D,$$

где N – количество проростков на 1 м^2 , шт.; A – глубина снегового покрова, см; T – температура почвы, °C; B – проективное покрытие опада трав и кустарничков, %; C – объем полога (произведение площади покрытия на среднюю высоту), занимаемый карликовой березкой, см^3 ; D – проективное покрытие мелких кустарничков (водяника, дриада, арктоус), %.

Можно предположить, что чем ближе к оптимальной высоте снежного покрова (100–150 см), тем быстрее он стаивает, скорее прогревается почва и тем раньше начинается прорастание семян и появление проростков, а за более длинный вегетационный период входы успевают окрепнуть и лучше подготовиться к зиме. Вместе с тем, чем большее участие в сложении растительных сообществ принимают мелкие кустарнички по сравнению карликовой березкой, тем более лучшие условия складываются для прорастания семян и выживания проростков и всходов лиственницы; чем выше температура почвы, тем меньше глубина промерзания почвы в зимний период, весной почва раньше оттаивает и условия для прорастания семян и роста всходов улучшаются.

В жизни всходов критическим периодом являются первые годы, когда они особенно чувствительны к воздействию резких колебаний температуры и влажности и когда наблюдается наибольший их отпад. Б. Н. Норин [1958] считает, что в условиях лесотундры на ход естественного возобновления лиственницы значительное влияние оказывает влажность почвы. Можно также предположить, что на всходах отражается не общий недостаток влаги, а неустойчивость увлажнения верхних горизонтов почвы, которые летом при сильных ветрах и высокой температуре временами пересыхают. На сухих местообитаниях быстрее наступает пересыхание поверхности почвы, отчего гибнут проростки и всходы первых лет жизни.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Верхние, средние и нижние части ЭВГДР достоверно отличаются по условиям формирования шишек и семенной продуктивности деревьев и древостоев лиственницы. В верхних частях исследованных горных склонов

ощущается острый недостаток жизнеспособных семян. Четких географических закономерностей в изменении количественных и качественных показателей шишек и семян в ЭВГДР не наблюдается. Это объясняется тем, что ЭВГДР в разных географических районах характеризуется примерно одинаковыми (жесткими) условиями среды вследствие варьирования абсолютных отметок.

С увеличением высоты над уровнем моря существенно уменьшается урожай шишек и семян, ухудшаются их посевные качества. Наиболее резкое снижение этих показателей наблюдается при переходе от средней к верхней частям ЭВГДР.

У лиственницы сибирской, произрастающей в ЭВГДР на Северном и Полярном Урале, формирование генеративных органов происходит практически ежегодно, изменяется только величина урожайности шишек и семян. При этом количество и качество семян выше на Полярном Урале, что, вероятно, связано с большей продолжительностью светового периода в течение суток.

Основными факторами, снижающими урожайность и качество семян у лиственницы сибирской, являются сильные ветры, небольшая высота снежного покрова и значительное промерзание корнеобитаемого слоя почвы в зимний период.

Данные экспериментального посева свидетельствуют о дефиците семян лиственницы сибирской на верхних высотных уровнях. Лучшие показатели прорастания семян на исследуемых профилях наблюдаются на минерализованном субстрате.

Количество появившихся проростков существенно меньше от потенциально возможного. Для ЭВГДР в целом характерны очень низкие показатели выживаемости проростков и всходов. В верхней части ЭВГДР всходы лиственницы сибирской отсутствуют. Наибольшее количество всходов появляется после урожайных лет. Часто появившиеся всходы через 1–2 года погибают полностью. Самый высокий отпад всходов наблюдается в первый зимний период после их появления. Наиболее значимыми факторами, лимитирующими количество проростков и всходов, является высота снежного покрова и зависящая от нее температура верхних слоев почвы, а также степень конкуренции со сторо-

ны материнского древостоя и травяно-кустарничковой растительности. Более благоприятные условия для появления и выживания всходов складываются в средней части ЭВГДР. Это объясняется значительно большей высотой снежного покрова (по сравнению с верхней частью) и меньшей конкуренцией со стороны древостоя и травяно-кустарничкового покрова (по сравнению с нижней).

В целом для обеспечения даже очень низких показателей лесовозобновления в жестких условиях высокогорий необходимо определенное (оптимальное) сочетание различных факторов (обильное семеношение, наиболее благоприятный температурный режим и высота снежного покрова и т. д.). Оценивая результативность возобновления, следует отметить, что лесовозобновление в ЭВГДР по критериям, применяемым в равнинных условиях, не может считаться успешным. Однако оно обеспечивает здесь формирование редкостойных, достаточно устойчивых древостоев и тем самым – продвижение верхней границы леса вверх по склонам. Полученные материалы позволяют сделать прогноз, что формирующиеся в результате изменений климата на ранее безлесных территориях высокогорий древостои будут абсолютно разновозрастными и отличаться невысокой полнотой и сомкнутостью.

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

ЛИТЕРАТУРА

- Андреев В. Н. Продвижение древесной растительности в тундру в связи с защитными свойствами лесопосадок на севере // Ботан. журн. 1954. Т. 39, № 1. С. 28–47 [Andreev V. N. Advance of woody vegetation in tundra in connection with protection features of forest replantation on the northern territories // Botan. Journ. 1954. Vol. 39, N 1. P. 28–37].
- Бартыш А. А., Нагимов З. Я., Акулов А. С., Моисеев П. А., Галако В. А. Динамика верхней границы леса на склонах Серебрянского Камня (Северный Урал) // Леса Урала и хозяйство в них / Урал. гос. лесотехн. ун-т. Екатеринбург. 2006. Вып. 28. С. 182–193.
- Городков Б. Н. Растительность тундровой зоны СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935. 142 с.
- ГОСТ 13056.6–97. Семена деревьев и кустарников. Метод определения всхожести. М.: ИПК “Изд-во стандартов”, 1998. 28 с.
- Злобин Ю. А. Экология прорастающих семян сосны обыкновенной и ели европейской // Экология. 1977. № 1. С. 40–45 [Zlobin Y. A. Germination ecology of Scotch pine and common spruce seeds // Ecology. 1977. N 1. P. 40–45].
- Капралов Д. С. Изучение пространственно-временной динамики верхней границы леса на Северном и Южном Урале: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Екатеринбург, 2007. 21 с.
- Кошкина Н. Б., Моисеев П. А., Горяева А. В. Возобновление ели сибирской в экотоне верхней границы леса массива Ирмель // Экология. 2008. № 2. С. 93–102 [Koshkina N. B., Moiseev P. A., Goryaeva A. V. Reproduction of the Siberian Spruce in the Timberline ecotone of the Iremel' Massif // Rus. Journ. Ecol. 2008. Vol. 39, N 2. P. 83–91].
- Моисеев П. А., Ван дер Meer М., Риглинг А., Шевченко И. И. Влияние изменений климата на формирование поколений ели сибирской в подгольцовых древостоях Южного Урала // Там же. 2004. № 3. С. 163–171 [Moiseev P. A., Van der Meer M., Rigling A., Shevchenko I. G. Effect of climate change on the formation of Siberian spruce generations on subglotsy tree stands of the Southern Urals // Rus. Ibid. 2004. Vol. 35, N 3. P. 135–143].
- Моисеев П. А., Бартыш А. А., Нагимов З. Я. Изменения климата и динамика древостоев на верхнем пределе их произрастания в горах Северного Урала // Там же. 2010. № 6. С. 432–443 [Moiseev P. A., Bartysh A. A., Nagimov Z. Ya. Climate changes and tree stand dynamics at the upper limit of their growth in the North Ural Mountains // Ibid. 2010. Vol. 41, N 6. P. 486–497].
- 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.
- Новоженков Ю. И. Насекомые вредители лиственницы Сукачева на Урале и их роль в истории развития и возобновлении этой породы: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1962. 24 с.
- Норин Б. Н. К познанию семенного и вегетативного возобновления древесных пород в лесотундре // Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. М.; Л., 1958. Вып. 3. С. 154–244.
- Указания по лесному семеноводству в Российской Федерации (утв. Рослесхозом 11 января 2000 г.). М.: ВНИИЦлесресурс, 2000. 199 с.
- Шиятов С. Г. Время рассеивания семян лиственницы сибирской в северо-западной части ареала и роль этого фактора во взаимоотношении леса и тундры // Вопросы физиологии и геоботаники. Зап. Свердлов. отд-ния ВБО. 1966. Вып. 4. С. 109–113.
- Шиятов С. Г. Опыт использования старых фотоснимков для изучения смен лесной растительности на верхнем пределе ее произрастания // Флористические и геоботанические исследования на Урале. Свердловск, 1983. С. 76–109.
- Шиятов С. Г., Терентьев М. М., Фомин В. В. Пространственно-временная динамика лесотундровых сообществ на Полярном Урале // Экология. 2005. № 2. С. 83–90 [Shiyatov S. G., Terent'ev M. M., Fomin V. V. Spatiotemporal dynamics of forest-tundra communities in the Polar Urals // Rus. Journ. Ecol. 2005. Vol. 36, N 36. P. 69–75].
- Шиятов С. Г., Мазепа В. С., Андряшкина Н. И. Состав и структура тундровых и лесотундровых сообществ

- на восточном макросклоне Полярного Урала (р-н горы Черной) // Нучн. вестн.: экология растений и животных севера Западной Сибири. Салехард, 2006. Вып. 6 (1) (43). С. 43–58.
- Щербатюк А. С. Влияние корневых выделений растений на прорастание семян и рост проростков лиственницы сибирской // Физиологическая характеристика древесных пород Средней Сибири. Красноярск, 1965. С. 123–127.
- Ющенкова Л. Н. Влияние трав и кустарничков на прорастание семян и выживаемость всходов ели в сообществах южной тайги // Ботан. журн. 1970. Т. 55, № 5. С. 723–728 [Yuschenkova L. N. Effect of grasses and shrubs on seed germination and spruce seedlings survival in phytocenosis of southern taiga // Botan. Journ. 1970. Vol. 55, N 5. P. 723–728].
- Harsch M. A., Hulme P. E., McGlone M. S., Dunca R. P. Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming // Ecol. Lett. 2009. N 12. P. 1040–1049.
- Holtmeier F.-K. Mountain Timberlines. Ecology, Patchiness, and Dynamics. Dordrecht; Boston; London: Kluwer Academic Publishers, 2003. 369 p.
- Jakubos B., Romme W. H. Invasion of subalpine meadows by lodgepole pine in Yellowstone National Park, Wyoming, USA // Arctic and Alpine Res. 1993. N 25. P. 382–390.
- Kearney M. S. Recent seedling establishment at timberline in Jasper National Park, Alberta // Canad. Journ. Botan. 1982. N 60. P. 2282–2287.
- Kharuk V. I., Im S. T., Dvinskaya M. L. Forest-tundra ecotone response to climate change in the Western Sayan Mountains, Siberia // Scand. Journ. Forest Res. 2010. Vol. 25, N 3. P. 224–233.
- Körner Ch. Carbon limitation in trees // J. Ecol. 2003. Vol. 91, N 1. P. 4–17.
- Kullman L. 20th century climate warming and tree-limit rise in the Southern Scandes of Sweden // Ambio. 2001. Vol. 30, N 2. P. 72–80.
- Kullman L., Engelmarm O. Neoglacial climate control of subarctic *Picea abies* stand dynamics and range limit in Northern Sweden // Arct. Alp. Res. 1997. Vol. 29, N 3. P. 315–326.
- Kullman L., Öberg L. Post-Little Ice Age tree line rise and climate warming in the Swedish Scandes: a landscape ecological perspective // J. Ecol. 2009. Vol. 97. P. 415–429.
- Lavoie C., Paeytte S. Black spruce growth forms as a records of a changing winter environment at tree line, Quebec, Canada // Arc. Alp. Res. 1992. Vol. 24, N 1. P. 315–326.
- Lloyd A. H., Graumlich L. J. Holocene dynamic of treeline forests in the Sierra Nevada // Ecology. 1997. N 78. P. 1199–1210.
- Taylor A. H. Forest expansion and climate change in the mountain hemlock (*Tsuga mertensiana*) zone, Lassen Volcanic National Park, California, USA // Arctic and Alpine Res. 1995. N 27. P. 207–216.
- Weisberg P. J., Baker W. L. Spatial variation in tree regeneration in the forest-tundra ecotone, Rocky Mountain National Park, Colorado // Can. Journ. Forest Res. 1995. N 25. P. 1326–1339.
- Woodward A., Schreiner E. G., Silsbee D. G. Climate, geography, and tree establishment in subalpine meadows of the Olympic Mountains, Washington, USA // Arctic and Alpine Res. 1995. Vol. 27. P. 217–225.

Peculiarities and Determinants of Regeneration of Siberian Larch at the Upper Limit of its Growth in the Urals

A. V. GRIGORIEVA¹, P. A. MOISEEV²

¹Ural State Forest Engineering University
620100, Yekaterinburg, Sibirsky trakt, 37
E-mail: g.alena.v@mail.ru

²Institute of Plant and Animal Ecology of the Ural Branch of RAS
620144, Ekaterinburg, 8 Marta str., 202
E-mail: moiseev@ipae.uran.ru

Quantitative and qualitative characteristics of cones and seeds, the emergence and survival of seedlings of Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.) were studied in the different parts of the ecotone of the upper boundary of woody vegetation (treeline ecotone) on Mt. Serebryansky Kamen' (the Northern Urals) and the hills (with land mark 312 m above sea level) in the vicinity of Mt. Chernaya (the Polar Urals) in the period from 2005 to 2011. A decrease in parameters of cones, the number of seeds in the cones and their viability in laboratory with increasing altitude as well as differences in quantity of seedlings between parts of treeline ecotone were revealed. It is shown that the formation of generations of Siberian larch in the Northern Urals occurs only after the productive years. It is noted that in the Polar Urals Siberian larch produces great seed crop every 2–3 years. It has been proved that seed production and death of seedlings of Siberian larch are influenced not only by air temperature and soil moisture, but also by the wind load, snow depth and soil temperature rapidly changing along the slope.

Key words: seed production, emergence and survival of seedlings, *Larix sibirica* Ledeb., treeline ecotone, the Northern and Polar Urals.