

Неодинаковая реакция лиственничных насаждений на севере Сибири на увеличение температуры — полевое и экспериментальное моделирование

МАРИЯ ВЕЧОРЕК,^{1,2} СТЕФАН КРУЗЕ,^{1,2} ЛОРАС.ЭП,¹ АЛЕКСЕЙ КОЛМОГОРОВ,³ АНАТОЛИЙ Н. НИКОЛАЕВ,^{3,4} ИНГОГЕНРИХ,⁵ ФЛОРИАН ИЕЛЬЧ,^{6,7,8} ГЕСТРЯКОВА ЛЮДИЛААнатольевна,³ РОМИЗИБУЛЬСКИ,¹ ИУЛЬРИКЕ ГЕРЦШУХ^{1,2,9}

¹ Секция перигляциальных исследований, Институт Альфреда Вегенера, Центр полярных и морских исследований имени Гельмгольца, Потсдам
² 14473 Германия Институт наук о Земле и окружающей среде, Потсдамский университет, Потсдам 14476
³ Германия Институт естественных наук, Северо-Восточный федеральный университет г. Якутска, Якутск
⁴ 677000 Россия Институт мерзлотоведения им. Мельникова СО РАН, Якутск
⁵ 677000 Россия GFZ Немецкий исследовательский центр по наукам о Земле, Теллерхафенберг,
⁶ Потсдам 14473 Германия Кафедра экологии растений и охраны природы, Институт биохимии и биологии, Потсдамский университет,
Потсдам 14467 Германия
⁷ Берлин-Бранденбург Институт перспективных исследований биоразнообразия (BBIB), Берлин D-14195 Германия
⁸ ZALF, Лейбниц-Центр исследований сельскохозяйственных ландшафтов, Эберсвальдерштрассе 84, Мюнхен D-15374 Германия
⁹ Автор-корреспондент. Электронная почта: ulrike.hertschuh@awi.de

Аннотация. Арктические и альпийские линии лесов по всему миру различаются по своей реакции на изменение климата. Продвижение на север или уплотнение экотона лесной зоны, вероятно, повлияет на механизмы обратной связи между климатом и растительностью. В нашем исследовании, которое проводилось на Таймыре впадина в Северо-Сибирской низменности, мы представили комбинированный полевой и модельный подход, помогающий нам лучше понять процессы, происходящие в популяциях, которые участвуют в реакции на веселый экотон лиственных деревьев, оканчивающийся от сменного олесения тундры с одним деревом, до потепления климата. Используя информацию о структуре насаждения, возрасте деревьев, качестве и количестве семян из семян участки, мы исследуем влияние внутривидовой конкуренции и плотности семян на конкретные влияния недавнего потепления климата на насаждения лиственничных. Полевые данные показывают, что плотность деревьев самая высокая в лесотундре с средним размером деревьев уменьшается от сменного олесения тундры с одинокими деревьями. Анализ возрастной структуры показывает, что деревья в смешанных лесах лесотундры были присутствуют по крайней мере ~240 лет. На всех участках, за исключением самых южных, прошлое установление положительно коррелирует с региональным повышением температуры. В тундре с одним деревом, однако, изменение формы роста от криволинейной к прямой, чем деревья, начавшиеся примерно 130 лет назад, а не Дата установления была зафиксирована. Максимум семян уменьшается с юга на север, в то время как семена количество увеличивается. Моделирование с помощью LAVESI (Larix Vegetation Simulator) также предполагает, что относительная плотность сильно меняется в ответ на сигнал потепления в лесотундре, в то время как Внутривидовая конкуренция ограничивает уплотнение в смешанном лесу, а ограничение семян не препятствует уплотнению в тундре с одним деревом. Мы находим поразительные различия в силе и времени реакции на недавнее потепление климата. В то время как лесотундровые насаждения недавно уплотнились, пополнение почти отсутствует на южном и северном конце экотона из-за эволюционных процессов. Поэтому палеолинии деревьев могут быть неподходящими для вывода прошлых температур изменения в мелком масштабе. Более того, запаздывающая реакция линии роста деревьев на прошлое потепление будет, через обратную связь с механизмами, влияющими на изменение климата в будущем.

Ключевые слова: изменение климата; смешанный лес; дендроэкология; изменение леса; широта; пополнение; тундра; Модель растительности.

ВВЕДЕНИЕ

Высокие северные широты входят в число регионов с максимальными прогнозируемыми изменениями температуры (МГЭИК 2014), что, как следствие, может привести к продвижению экотона лесной зоны на север, т.е. переходу зона между бореальными лесами и открытой тундрой, или к ее уплотнению. Климат является важным фактором для границы леса и положение (Holtmeier и Broll 2005), но в глобальном масштабе реакция арктических и альпийских лесных линий различаются (Harsch

и др. 2009). В зависимости от режима осадков, Повышение температуры может как положительно, так и отрицательно влиять на рост деревьев (Wilmking et al. 2012). Благодаря обратной связи между растительностью и климатом эти изменения могут еще больше изменить глобальный климат (Бонан 2008) и привести к изменениям в биоразнообразии (Dirnbock et al. 2011). Детальное понимание временных и пространственных процессов. Таким образом, участие в реакции лесной полосы на сигнал потепления необходимо.

Продвижение линии леса или вторжение в нее экотон зависит от успешного набора, который в свою очередь зависит от благоприятных климатических условий в течение определенного периода времени (Szeicz и Macdonald 1995). Однако повышение температуры не оказало положительного влияния. Образование шишек и жизеспособность семян в Маккензи

Рукопись получена 7 октября 2016 г.; пересмотрена 17 февраля 2017; принята 5 апреля 2017 г. Редактор-корреспондент: Дэвид Ногс Браво.
Автор-корреспондент. Электронная почта: ulrike.hertschuh@awi.de

Район ис следования рас положен в Таймыр ской к отловине, граничит с плато Путорана на ю ге и полуостровом Таймыр на севере (рис. 1, табл. 1), где узкая лесная полоса простирается с юго-запада на северо-восток. простирается примерно на 220 км с юга на север (70,7° - 72,4° с.ш.) и ~300 км с запада на восток (97,7° - 105,4° в.д.) и следует юго-западно-северо-восточному направлению лесного пояса (участков CF), лесотундра (участки FTa-FTe) и одноствольная тундра (сайт STT). Для региона характерен континентальный климат с продолжительной холодной зимой (средняя температура января -32°C [метеостанция Хатанга, 1929-2010, номер 20891, 71.98° с.ш., 102.47° в.д.]) и короткое лето (средняя температура июля 13°C). Среднегодовая температура составляет 12°C, среднегодовое количество осадков составляет ~250 мм. Около половины из них приходится на период с июня по август. Средние температуры с самых теплых месяцев (май-октябрь) и самых холодных месяцев (ноябрь-апрель) увеличились немного в течение последних ~20 лет (см. Приложение S1: Рис. S1), особенно для мая и июня (см. Приложение S1: Рис. S2). Напротив, осадки в самых холодных месяцах увеличились в течение самых теплых месяцев (см. Приложение S1: Рис. S1).

Весь регион находится под сплошной вечной мерзлотой. до 500 м толщиной (Brown 1960). Средние глубины деятельного слоя варьируют от 22 до 75 см (таблица 1). Подлесок включает кустарники (например, *Salix* spp., *Alnus viridis*, *Betula nana*), карликовые кустарники (например, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Ledum palustre*), травы и мохо-лишайниковый покров. Крышка. Антропогенное влияние в этом отдаленном районе, с всего 0,03 жителей на км² (<http://www.krskstate.ru/msu/terdel/0/doc/58>, на русском языке, дата обращения 31.05.2017), является ограничено непосредственной близостью к Хатанге.

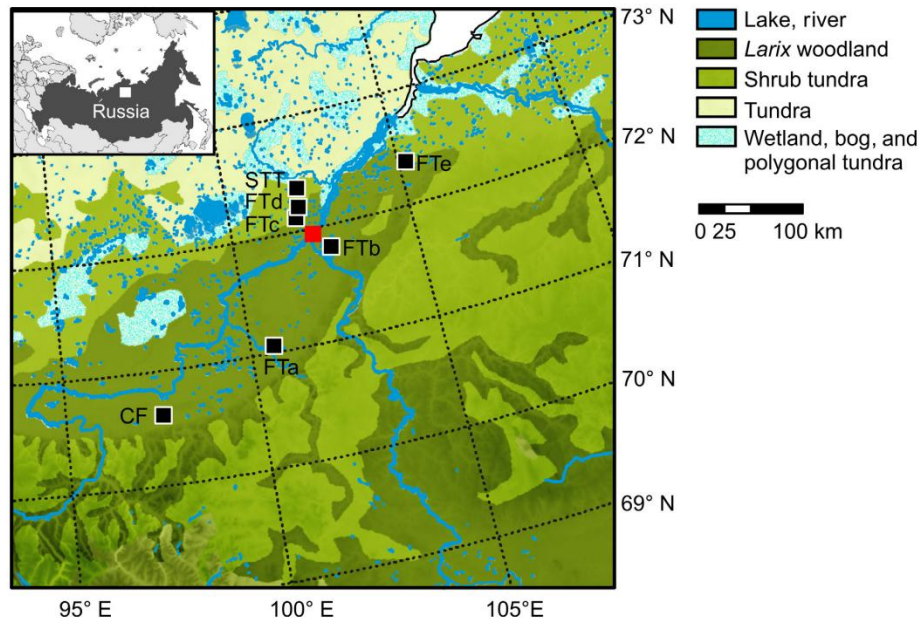


Рис. 1. Карта района исследований. Объекты исследований обозначены черными квадратами, а город Хатанга — красным. Растительность Типы лесов: Струну и Шезингеру (2003), штриховка представляет рельеф. Коды участков: CF, смешанный лес; FLa-e, лес от тундры; STT, тундра с одиночными деревьями. [Цветной рисунок можно посмотреть на wileyonlinelibrary.com]

ТАБЛИЦА 1. Региональные условия, характеристики участка и структура насаждений на семи исследуемых участках.

Параметр	CF	FLa	FTb	FTc	FTd	FTe	STT
Широта (°с.ш.)	70,66	71,10	71,84	72,15	72,24	72,40	72,40
Долгота (°в.д.)	97,71	100,82	102,88	102,09	102,23	105,44	102,30
Площадь участка, всего (м²)	800	976	800	1152	880	800	12700
Высота (м)	117	97	40	41	57	52	67
Глубина активного слоя (см)	75	26	47	40	55	22	60

Примечание: Коды участков: CF — смешанный лес; FLa-e — лес от тундры; STT — тундра с одиночными деревьями.

Пядь, основанный на полевых исследованиях

Данные о структуре насаждений *L. gmelinii* были собраны в 2011 (сайты CF, FTb, FTd, STT) и 2013 (сайты FLa, FTe, FTe; Таблица 1, с. м. Приложение S2: Таблица S1, Рис. S1). Сайты были достигнуты с помощью вертолета из-за их удаленного расположения относительно рек и дорог. Регионы были выбраны априори из аэрофотоснимков таким образом, что типичные типы растительности лесного пояса будут открыты. Окончательное местоположение зависело от погодных условий для посадки вертолета и кемпинга. Два участка (между ~300 и 1500 м друг от друга) были установлены на каждом участке для учета пространственной неоднородности, окантовывая не менее 400 м² каждая. Мы были поставлены задача зарегистрировать не менее 30 деревьев (определения: классы размеров: саженец <40 см, саженец 40–200 см, дерево >200 см) или 50 деревьев и саженец в. В однородной тундре (STT), листовицы были редкой и росли в разреженных группах (Приложение S2: Рис. S2). В этом регионе мы прошли от группы за группой, пока не было зафиксировано 30 групп на участке.

Все особи на 14 участках были измерены на предмет высоты, диаметра основания и, для лиц >130 см,

Диаметр на высоте груди (DBH). Покрытие кроны деревьев было оценено путем измерения самой длинной оси кроны и вычисления результирующей площади круга. Жизнеспособность (живой, мертвый) было отмечено и количество шишек оценено в четырех категориях (0, 10, 11–50, >50). Сеянцы были зарегистрированы и измеряли не менее чем на 124 м² каждого участка. Большинство осей в исследуемом регионе были одноствольными и прямыми растущими деревьями. В тундре с одиночными деревьями листовицы растут в форме криволинейных ползучих деревьев, как и прямостоячие скопления деревьев, которые, скорее всего, являются вертикальными ветвями одного индивидуума, что подтверждается раскопками вокруг нескольких индивидуумов. Группы состояли из до 125 вертикальных стеблей, из-за чего невозможно измерить все стебли из-за ограничений по времени. Вместо этого мы полностью записали не менее трех стеблей каждого класса размера в каждой группе. Для тех стеблей, которые не были полностью записаны, мы записали размер класса, наличие/отсутствие шишек и жизнеспособность, в результате чего было зарегистрировано 262 полностью и 647 частично стеблей. Сеянцы в тундре с одним деревом измеряли в близлежащих окрестностях каждой группы и дополнительно 30 случайно расположенных участков площадью 4 м², свободных от деревьев.

Анализ возраста—Мы сбрали диски деревьев на уровне земли (как можно ближе к земле) или полные образцы не менее 19 осей всех классов размеров из не менее одного участка на каждом участке, что дает в общей сложности 220 осей для семи мест. Диски были отполированы и ширина колец была измерена вдоль одного радиуса с помощью механического измерительного прибора стол (Lintab, F. Rinn SA, Гейдельберг, Германия) и Программное обеспечение WinDendro (Regent Instruments Inc., Квебек, Канада). Образцы с начала были подвергнуты перекрестной датировке визуально, а затем проверено с помощью Cofecha (Holmes 1983). Отсутствующие кольца были аккуратно вставлены, так как высокие пропорции сжатия древесины затрудняют анализ ширины колец. Тонкий секции мелких осей (с осей и раса) <5 см окружности основания) были окрашены асбестом с иним и с афранин, а кольца подсчитывались под лампой Цейс с микроскопом (Carl Zeiss Microscopy GmbH). С помощью регрессий, с пещичных для конкретного участка, между высотой дерева или окружностью основания и возраст (см. Приложение S3), возраст всех зарегистрированных живых лиственных на каждом участке были подсчитаны (см. Таблицу 2 для статистики F). Диски с сердцевинной гнилью были удалены из анализа. В 2011 году базальная окружность не измерялась для саженьев. Базальная окружность была таким образом, используется для оценки возраста всех людей с окружностью основания >2 см, возраст лиственных меньше размера был рассчитан по регрессии м высоты-возраст. В 2013 году окружность основания была получена для всех лиственных, за исключением самых маленьких, и только как объясняющая переменная. На участке STT образцы саженьев для анализа возраста не отбирались.

Анализ структуры насаждений. Статистический анализ проводился в R (R Core Team 2015). Данные выборки из каждого участка были объединены. Для лучшей сопоставимости между различными размерами участков значения насаждений были нормализованы к 1 га. Поскольку плотность саженьев различалась в высоту между участками и годами, мы включили только саженьи

>2 см в высоту на всех участках с 2013 года в наших анализах для включения различия вероятных массовых учреждений между двумя выборками. Анализ возраста некоторых очень маленьких саженьей с участков 2011 года показали, что для таких малых Высота саженьев (в см) является хорошим показателем возраста (в лет). Если не указано иное, только живые особи были использованы для статистического анализа. Чтобы получить информацию о размерах деревьев (высота и диаметр ствола) и возрастные различия в разных частях трансекта, тест Краскела-Уоллиса с попарным апостериорным анализом были применены тест Вилкоксона и коррекция Бенджамини и Йекутиели (2001) для множественного тестирования. Кроме того, мы оценили различия в количестве всех классов размеров, покрытие кроны и базальная площадь между всеми участками. Эти категориальные переменные оценивались с помощью теста χ^2 .

Анализ семян. — Если возможно, мы сбрали не менее 10 шишек. всех срезаемых осей. Шишки с трех участков (CF, FTd, и STT) были аккуратно открыты, и все семена внутри подсчитано. Качество семян не было видно, и случайно выбранные семена были открыты под стереомикроскопом Zeiss, осмотрен и уровень качества (пустой, поврежденный/сморщенный, полные) записывались, пока не было найдено в общей сложности 100 полных семян. На участке STT мы остановились на 50 полных семенах из-за низкого качества. Семена высушивали и взвешивали, чтобы получить массу 100 (50) полных семян. Чтобы обеспечить консервативную оценку плотности семян, независимо от качества семян, мы умножили среднее количество семян на шишку в каждом сайт на 1 для деревьев с 10 шишками, на 11 для деревьев с 11–50 шишек и на 51 для деревьев с >50 шишками.

История создания. — Поскольку длительные климатические временные ряды не доступны из северной Сибири, мы использовали d18O значения, полученные из ледяного керна, взятого примерно в 800 км к северу от области исследования, которая, как утверждается, является хорошим показателем изменения температуры в регионе (Опель и др., 2013) и

ТАБЛИЦА 2. Формулы регрессии, включающие статистику F для оценки возраст лиственных.

Сайт	Регрессия	Скорректированный R2	df	Ф	П
CF					
лог A	0,5642 9 logC + 3,25537 1,0219	0,7635	1,22	75.25	<0,001
A	9 Н 1,4448	0,9042	1,8	85.95	<0,001
ФТа					
лог A	0,68606 9 logC + 2,85403	0,9241	1,19	244.3	<0,001
ФТБ					
logA	0,79048 9 logC + 2,65195	0,8789	1.17	131,6	<0,001
logA	0,6460 9 logH + 0,6698	0,4891	1.7	8,658	<0,05
FTc					
лог A	0,51559 9 logC + 3,08518	0,8716	1.21	150.3	<0,001
ФТд					
лог A	0,5888 9 logC + 2,8972	0,9249	1.47	591.9	<0,001
A	0,67370 9 Н + 4,47387	0,7786	1,20	74,87	<0,001
FTe					
лог A	0,52623 9 logC + 2,62290	0,7812	1,17	65.26	<0,001
СТТ					
лог A	0,4947 9 logC + 2,9169	0,2755	1,28	12.03	<0,01

Примечание: переменные: А — возраст; С — окружность основания; Н — рост.

В закрытом лесу у (CF) большинство личинок установились в 18 веке, в то время как недавнее установление практически отсутствовало (рис. 4). Установление лучше всего изображается индексом улиточного следа, а также тест Манна-Кендалла показывает значительная отрицательная тенденция. В южной части лесотундры (FTa) установление было постоянным с течением времени, не показывая никакой тенденции вообще, несмотря на пик в последнее десятилетие (1985–1995). В то время как установление только немного увеличилось в FTb с линейной тенденцией, дальше на север в лесотундре (FTc к FTe), установление увеличилось сильнее с конца 19-го века и является лучшим

Для этой части нашего исследования мы применили LAVESI, индивидуально-ориентированную, простую трансцендентную модель, разработанную Kruse et al. (2016), для моделирования трехлиственных насаждений в смешанном лесу, лесотундре и тундре с одним деревом. Модель была разработана для понимания динамики популяции *L. tlelinii* на границе лесов Сибири в изменяющихся климатических условиях. Она моделирует весь жизненный цикл отдельных лиственных и биотическую и абиотическую среду, в которой они растут. Моделируемые деревья устанавливают, растут, умирают, производят и распространяют семена в годовых временных шагах. Все индивидуально-ориентированные процессы, помимо распространения, зависят от температуры, годового количества осадков и плотности популяции. Параметры модели были основаны на полевых исследованиях (а именно, базовые темпы роста диаметра, соотношения высоты диаметра, минимальная высота для зрелости, фоновая смертность и смертность молодых особей), литературе и, в случаях, когда данные надежные оценки отсутствовали, были тривиальны в процедуре параметризации (см. Kruse et al. 2016 и Приложение S4 для получения дополнительной информации).

Климатические данные в качестве одних данных для модели были получены с использованием данных метеостанции из Хатанги (1929–2011). Для получения кривых, специфичных для конкретного участка, была рассчитана разница в средней температуре для метеостанции и среднего значения набора данных CRUTS2.1 (1929–1998; Mitchell and Jones 2005), а ряд метеостанции был адаптирован к этому значению. Эта процедура дала нам климатические данные, специфичные для конкретного участка, для сомкнутого леса (CF, годовые данные увеличились на 1,18 °C), лесотундры (FTd, годовые данные уменьшились на 0,07 °C) и тундры с одиночными деревьями (STT, годовые данные уменьшились на 0,65 °C). Затем были созданы 200-летние климатические ряды путем выборки с заменой из этих специфичных для конкретного участка данных.

Для каждого участка были проведены симуляции с фазой с пина-5001 год, а затем окончательная структура насаждения использовалась в качестве отправной точки для 200-летних экспериментальных запусков, которые проводились для разделения эффектов температуры, конкуренции и доступности семян на структуру насаждений *L. gmelinii*. Параметр модели «зона влияния деревьев» был уменьшен с 10,0

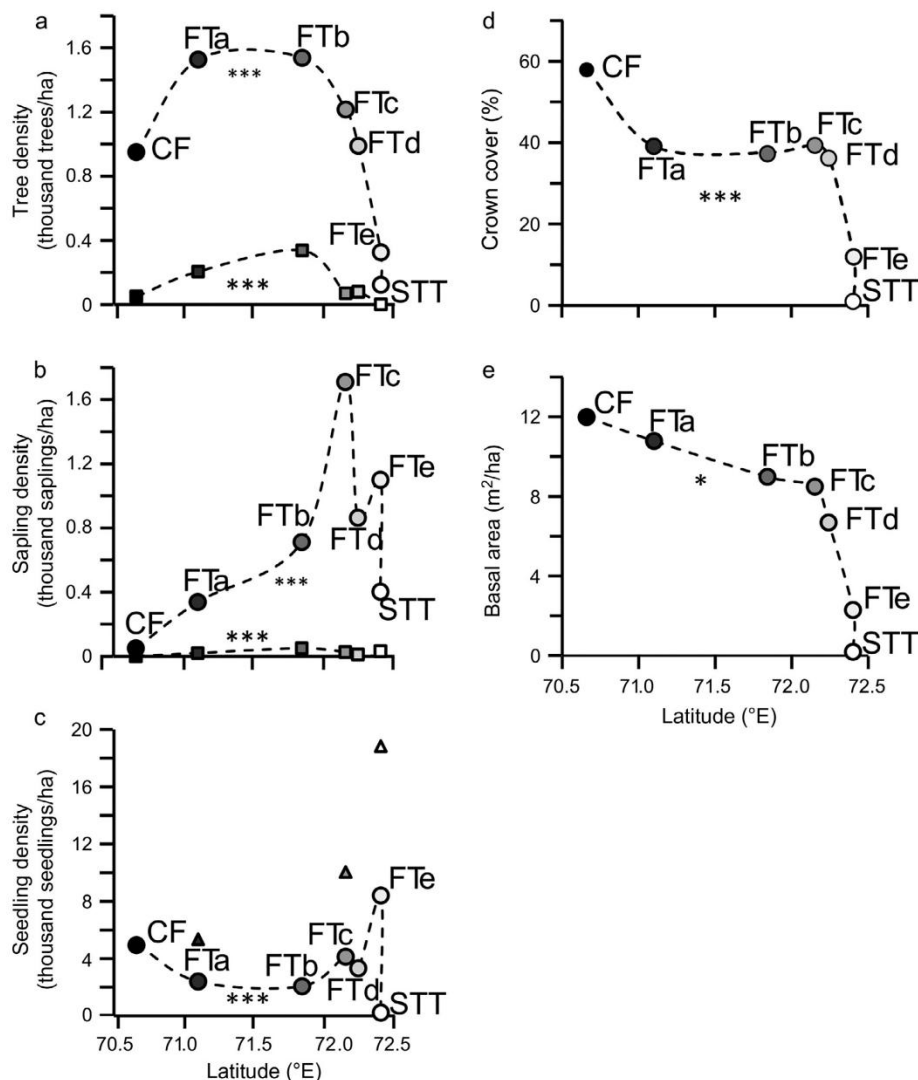


РИС. 2. Плотность (а) деревьев (высота >200 см), (б) саженцев (высота 40–200 см) и (в) сеянцев (высота <40 см). Круги — все особи, квадраты — мертвые особи. Поскольку плотность сеянцев сильно различалась между участками и годами, мы включили в наш анализ только сеянцы высотой >2 см на всех участках с 2013 года (показаны в виде кружков). Треугольники обозначают количество всех сеянцев, зарегистрированных в 2013 году. Крона и площадь основания живых деревьев показаны на панели д и е соответственно. Коды участков как на рис. 1. * $P < 0,05$; *** $P < 0,001$ с уровнем теста χ^2 .

описаны экспоненциальными функциями. Все участки лесотундры показывают значительную положительную тенденцию согласно тесту Манна-Кендалла. Отчетливый пик, лучше всего описываемый квадратичной функцией, был обнаружен в тундре с одним деревом (STT) и, вероятно, представлял собой изменение формы установления в лесотундре (FTb до FTe, $P < 0,05$) и изменение к вертикальному росту в тундре с одиночными деревьями (STT, $P < 0,1$) положительно коррелировали с нашим температурным показателем (рис. 4), но не было обнаружено положительной корреляции для сомкнутого леса (CF) и самой южной лесотундры (FTa).

У большинства оседей с шишками было >50 шишек (рис. 5а), за исключением лесотундровых участков FTa и FTc.

Однако изменчивость для всех трех классов (т.е. <10, 10–50 и >50 шишек) была высокой и не показывала широтного тренда.

Напротив, количество семян на шишку заметно увеличивалось с юга на север (рис. 5б), в то время как качество семян (оцененное по доле полных семян и массе семян) было самым низким на севере (рис. 5с). Мы обнаружили самую низкую плотность семян в тундре с одним деревом (STT) и самую высокую на участке с северной лесотундры Ftd (рис. 5с).

Размножение.—В большинстве мест большинство взрослых деревьев имели шишки (рис. 5а). Немногие молодые деревья имели шишки, и их количество увеличивалось с увеличением широты. Из

Моделирование с использованием

Моделирование с использованием LAVESI было проведено для разделения влияния температуры на плотность населения

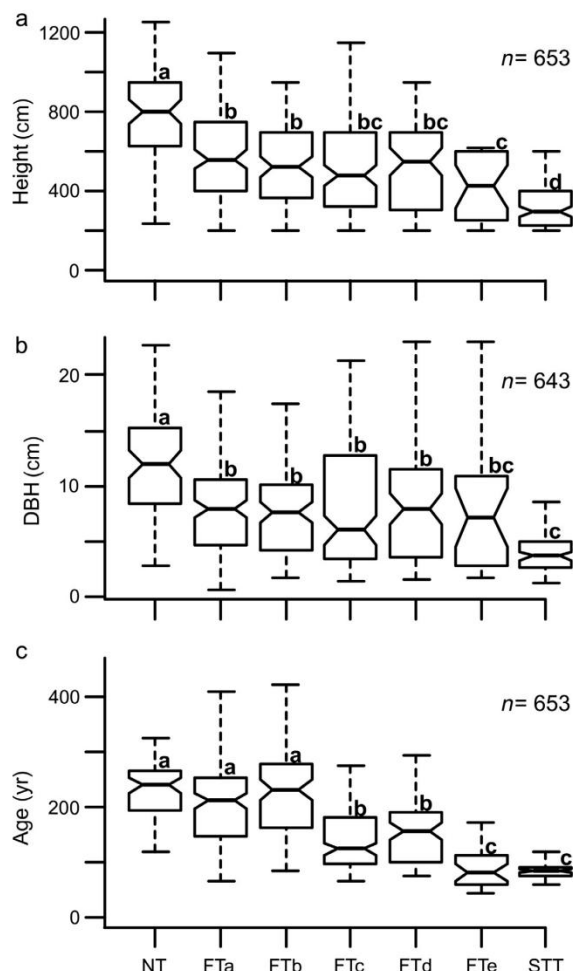


РИС. 3. Зазубренные диаграммы а) высоты, б) диаметра на высоте от груди (ДВН) и в) возраста деревьев (высота 200 см), показывающие уменьшение размера и возраста деревьев от симкнуто олесадотундры с одинокими деревьями. Зазубрины обозначают доверительный интервал для медианы, заданный как $1,589 \text{ IQR} / n$ (IQR, межквартильный размах); крайящков обозначают 0,25 и 0,75 квартили; усы обозначают минимум и максимум. Участки, которые значительно различаются ($P < 0,05$) в соответствии с парным тестом Вилкоксона, помечены разными буквами над ящиками. Диаграммы а) щков для возраста включают значения, полученные с помощью регрессионного анализа возраст-диаметра для конкретного участка. Коды уществосков такие же, как на рис. 1. Обратите внимание, что данные о возрасте УТТ скорее отображают изменение от стелющейся к вертикальной формостата

конкуренции и ограничения с естественной покатной линией деревьев (рис. 6). В то время как плотность деревьев была хорошо отражена моделью, плотность молодых деревьев была сильно переоценена в сомкнутом лесу и тундре с одиночными деревьями.

Снижение конкурентной силы увеличивает плотность насаждений («Сотр-», рис. 6), особенно в сомкнутом лесу. После 200 лет с снижения конкурентной силы плотность насаждений более чем удвоилась в обоих классах размеров (деревья и саженцы). Конкуренция имела второстепенное значение в тундре с одиночными деревьями. Вместо этого дополнительный внос семян оказал самое сильное влияние в этом регионе, увеличив плотность деревьев и саженцев в 26 и 34 раза

Эффект наиболее выражен в имитированной тундре с одиночными деревьями. Эффект повышения температуры на 2°C был наиболее сильным в лесотундре, увеличив плотность деревьев на 668 ос/обей на гектар по сравнению с дополнительными 194 и 176 в сомкнутом лесу и тундре с одиночными деревьями соответственно. Интересно, что плотность молодых деревьев в сомкнутом лесу немного снизилась в таком сценарии. Сочетание снижения конкуренции и повышения температуры привело к такому высокому повышению плотности насаждений в сомкнутом лесу и лесотундре. В сомкнутом лесу значение лишь немного превысило сумму результатов для отдельных факторов, тогда как сочетание обоих параметров усилило влияние каждого в лесотундре. Сочетание повышения температуры с высоким дополнительным внесением семян усилило влияние каждого фактора в тундре с одиночными деревьями, но не для двух других типов растительности.

Подводя итог, можно сказать, что в рамках модели конкуренция была основным ограничивающим фактором в смешанном лесу, сочетание конкуренции и температуры в основном ограничивало пополнение популяции в лесотундре, а сочетание температуры и достаточности семян было основным ограничением в тундре с доминирующими деревьями.

ОБСУЖДЕНИЕ

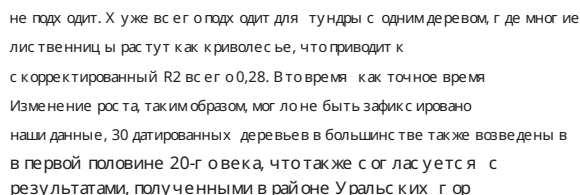
Сбор данных

Целью нашего исследования было проанализировать широкий градиент с различными моделями лиственничных насаждений от южно-осмунного леса до северной тундры с одиночными деревьями. Для этой цели лиственничные насаждения на 14 участках в 7 местах были зарегистрированы в ходе двух экспедиций, включая тщательный поиск очень маленьких семян. Хотя такие исследования могут проводиться на полных трансектах от осмунного леса до границ леса (Camarero and Gutierrez 2002, Elliott 2011, Kharuk et al. 2013), также возможны анализы по участкам (Caccianiga and Payette 2006, Kharuk et al. 2011, Кирдянов и др. 2012). Полные трансектные исследования могут дать хорошую картину структуры экотона и изменений внутри экотона, однако этот подход невозможен на равнинных лесных полосах, где экотон простирается более чем на 100 км (Тимони и др. 1992).

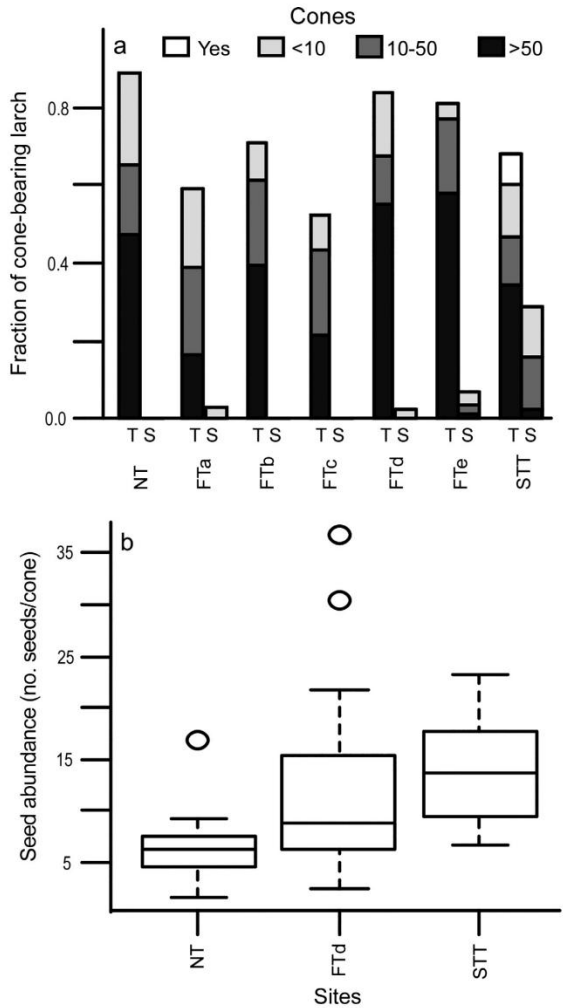
Кроме того, период без снега, в течение которого возможны полеты на вертолете, довольно короткий. Это приводит к компромиссу между временем, деньгами и получением данных.

При использовании регрессионного анализа для вывода истории установления требуется определенная осторожность, поскольку темпы роста даже в пределах одного участка могут сильно варьироваться, а небольшие личинки могут выживать под пологом в течение многих лет (Osawa et al. 2010). Хотя эти различия важны при использовании деревьев для дендроклиматологического анализа (например, Babushkina et al. 2015), различия в росте также являются основой для соотношения возраста и размера. Тем не менее, большинство наших регрессионных оценок хорошо подходит, с коррелированными $R^2 > 0,75$ и давними уверенностями в захвате правильных тенденций. Выбросами в этом контексте

осят в основном небольшие (5 см в диаметре), на FTb, где регрессия для молодых деревьев



Наше исследование документирует различия в истории формирования повсеместного экотона лесной зоны Таймырская котловина. В сомкнутом лесу и южной лесотундре плотность деревьев, по видимому, довольно стабильна, не показывая никаких выраженных фаз пополнения в последнее время. В Напротив, мы обнаруживаем явное уплотнение листовидных насаждений в северной лесотундре в течение последних 50–100 лет, что согласуется с Фроштом и Эпштейном (2014), которые Анализ спутниковых снимков показал, что площадь лесного покрова увеличилась на 5%. изображения этого региона, но не обнаруживающего илленного набора в тундре с одним деревом. Однако лесная зона



c	NT	FTd	STT
Fraction of full seeds	0.37	0.37	0.14
Seed mass of 100 full seeds (mg)	238.60	141.55	110.20
Extrapolated seed density (seeds/ha)	133,615.90	313,752.90	17,049.70

РИС. 5. (а) Доля шишконосных особей *Larix gmelinii* на участке по классам размеров (дерево и саженец). Столбики разделены на классы по числу шишек. (б) Число семян на шишку. Средняя линия диаграммы ящика — медиана; края ящика — 0,25 и 0,75 квартили; усы — протяженность до 1,5 раз от межквартильного размаха (IQR); круги — выбросы с обозначением $mi > 1,5 \cdot IQR$. (с) Таблица долей полных семян, сухой массой 100 полных семян и экстраполированным числом семян всех качеств на гектар. В то время как количество семян в шишках увеличивается, качество, определяемое массой семян, уменьшается вдоль градиента растительности от сомкнутого леса (CF) до тундры с одиночным деревом (STT). Коды участков такие же, как на рис. 1.

тундры с одиночными деревьями увеличилась за последние ~120 лет из-за трансформации ранее селющихся деревьев в прямостоящие формы. Модели популяции, выявленные

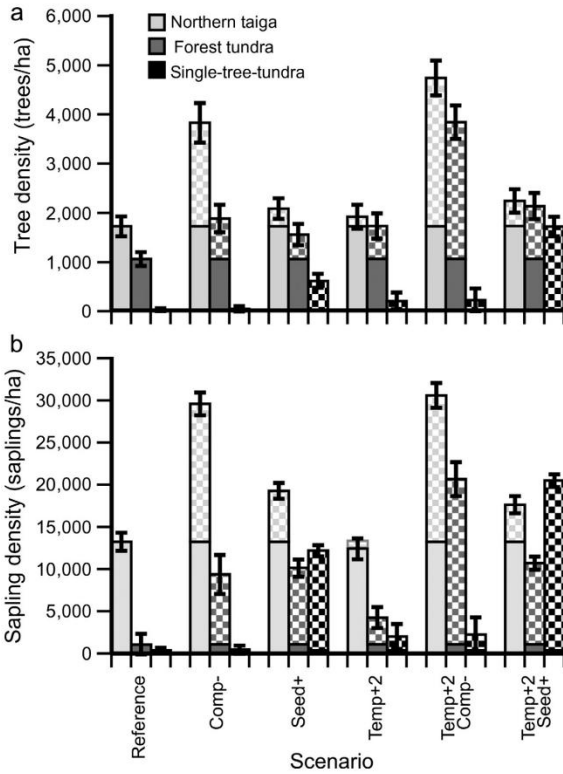


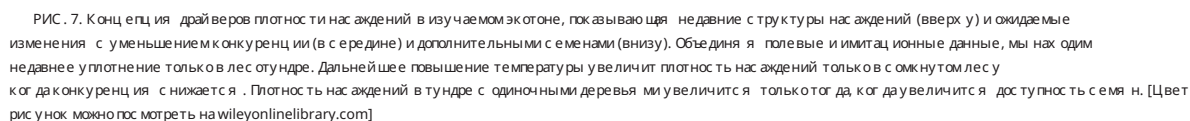
РИС. 6. Плотность насаждения, полученная в результате имитационных запусков для (а) деревьев и (б) саженцев. «Reference» — это количество особей в запуске без изменений, указано в сплошных столбцах для каждого сценария. Запуски сценариев увеличивают плотность насаждения, показанные в виде узорчатых столбцов. «Comp» — это запуск с уменьшенной конкуренцией, «Seed+» — это запуск с дополнительным внесением семян, а «Temp+2» — это повышение температуры на 2°C. Обратите внимание, что плотность саженцев в сомкнутом лесу уменьшается в сценарии «Temp+2». Планки погрешностей основаны на 30 повторениях для каждого сценария.

Наше исследование, показывающее заметное увеличение плотности, особенно в лесотундре, но не в сомкнутых лесах, имеет некоторые сходства с данными, полученными на выскожных границах леса, например, в Уральских горах (Мазепа, 2005) и в горах Путорана (Кирдянов и др., 2012).

Потепление приводит к уплотнению лесотундры

Мы предполагаем, что все обнаруженные изменения структуры древостоев в основном обусловлены изменением климата, поскольку исследование проводилось в крайне отдаленных районах. Оцени присущую им миграцию между летними и зимними ареалами (Колпацких и др., 2015). События установления на всех участках, за исключением CF и FTa, положительно коррелируют с нашим прокси-индексом для регионального изменения температуры, а самая последняя фаза установления совпадает с теплым периодом всей Арктики (Опель и др., 2013). Повышение концентрации CO₂ не должно оказывать положительного влияния на рост деревьев (Korner 2003), но этот эффект может не распространяться на саженцы (Handa et al. 2005). Наиболее выраженные изменения возрастной структуры отмечаются в более северной лесотундре (ЛТц-ЛТе),

сильное влияние на скорость создания, которая была довольно постоянной на протяжении последних двух столетий.



Бенджамини, Й. и Д. Йекутиели. 2001. Контроль частоты ложных срабатываний при множественном тестировании в условиях зависимости. *Annals of Statistics* 29:1165–1188.

Бонан, Г. Б. 2008. Леса и изменение климата: воздействия, обратные связи и климатические преимущества лесов. *Science* 320: 1444–1449.

Бондарев, А. 1997. Закономерности распределения возрастов редкостойных бореальных даурских лиственных лесов Центральной Сибири. *Лесная экология и управление* 93:205–214.

Браун, Р. Дж. Э. 1960. Распространение вечной мерзлоты и ее связь с температурой воздуха в Канаде и СССР. *АРКТИКА* [Сл.] 13:163–177.

Caccianiga, M., и S. Payette. 2006. Недавнее продвижение белой ели (*Picea glauca*) в прибрежной тундре восточного берега Гудзонова залива (Квебек, Канада). *Journal of Biogeography* 33:2120–2135.

Камаро, Дж. Дж. и Э. Гутьеррес. 2002. Распределение видов растений по двум контрасным экотонам линии роста деревьев в испанских Пиренеях. *Экология растений* 162:247–257.

Chen, HUN и K. Klinka. 1998. Выживаемость, рост и аллометрия посаженных саженцев *Larix occidentalis* в зависимости от доступности света. *Лесная экология и управление* 106:169–179.

Колл, М., Дж. Пенуэлас, М. Ниньерола, К. Понс и Дж. Карнисер. 2013. Многомерные градиенты эффектов, определяющие демографические реакции лесов на Пиренейском полуострове. *Лесная экология и управление* 303:195–209.

Девин, Н.М., Ф. Хагедорн, П.А. Моисеев, Х. Багман, С.Г. Шиятов, В.С. Мавеган и А. Риглинг. 2008. Расширение лесов и изменение форм роста сибирской лиственницы на границе леса Полярного Урала в течение XX века. *Биология глобальных изменений* 14:1581–1591.

Дирнбок, Т., Ф. Эсслер и В. Рабин. 2011. Непропорциональный риск потери редкости обитания высокогорных эндемичных видов в условиях изменения климата. *Global Change Biology* 17:990–996.

Эллиотт, Г. П. 2011. Влияние потепления 20-го века на верхнюю границу лесов в зависимости от локальных взаимодействий: доказательства широкого градиента в Скалистых горах, США. *Глобальная экология и биogeография* 20:46–57.

Эспер, Дж. и Ф. Х. Швайнруббер. 2004. Масштабные изменения линии леса, зафиксированные в Сибири. *Geophysical Research Letters* 31:L06202.

Фрост, Г. В. и Х. Эпштейн. 2014. Расширение высоких кустарников и деревьев в экотонах сибирской тундры с 1960-х годов. *Global Change Biology* 20:1264–1277.

Гамач, И. и С. Пайетт. 2004. Реакция роста выносливой черной линии роста на недавнее потепление климата в лесотундре восточной Канады. *Журнал экологии* 92: 835–845.

Голдammer, Дж. Г. и Фурияев В. В. 1996. Пожары в экосистемах бореальной Евразии. Springer, Дордрехт, Нидерланды.

Гроффман, П.М. и др. 2012. Долгосрочные комплексные исследования демонстрируют сложные и неожиданные эффекты изменения климата в северных лиственных лесах. *BioScience* 62:1056–1066.

Ханда, И.Т., К. Корнер и С. Хаттеншвилер. 2005. Проверка гипотезы ограничения углерода на границе леса путем обогащения CO₂ и дефолиации на месте. *Экология* 86:1288–1300.

Хангс, Р. Д., К. Дж. Грири и К. А. Сулевски. 2004. Влияние межвидовой конкуренции на рост сеянцев хвойных деревьев и доступность азота, измеренная с использованием ионообменных мембран. *Канадский журнал лесных исследований* 34:754–761.

Хантсон, С., С. Пуэйи и Э. Чувиеко. 2015. Глобальное распределение размеров пожаров обусловлено влиянием человека и климатом. *Глобальная экология и биogeография* 24:77–86.

Харш Масанусетс, П.Е. Халм, М.С. МакГлоун и Р.П. Дункан. 2009. Продвигаются ли границы леса? Глобальный метаанализ реакции границ леса на потепление климата. *Ecology Letters* 12:1040–1049.

Он, К., М. Д. Бергнес и А. Х. Альтиери. 2013а. Глобальные движив стороны позитивных взаимодействий видов с ростом экологического стресса. *Ecology Letters* 16:695–706.

He, Z., W. Zhao, L. Zhang и H. Liu. 2013b. Реакция пополнения деревьев на климатическую изменчивость в экотоне альпийской линии леса гор Цилинь, Северо-Западный Китай. *Forest Science* 59:118–126.

Герцшу, У., Пестрякова Л.А., Савельева Л.А., Хайнеке Л., Бомер Т., Бискаборн Б.К., Андреев А.А., Рамис А.Л., А.Л. С. Shinneman и HJB Birks. 2013. Сибирские лиственные леса и содержание ионов в талых озерах образуют геохимически функциональную систему. *Nature Communications* 4:2408.

Herzschuh, U., HJB Birks, T. Laepple, A. Andreev, M. Melles и J. Brigham-Grette. 2016. Ледниковое наследие в межледниковой растительности на переходе плейстоцена к тоцелу в северо-восточной Азии. *Nature Communications* 7:11967.

Холмс, Р. Л. 1983. Компьютерный контроль качества при датировании и измерении колец деревьев. *Tree-Ring Bulletin* 43:69–78.

Хольмайер, Ф.-К.. 2009. Горные лесные границы: экология, мозаичность и динамика. Springer, Дордрехт, Нидерланды.

Хольмайер, Ф.-К. и Г. Брелл. 2005. Чувствительность и реакция высотных и полярных линий лесов северного полушария на изменение окружающей среды в ландшафтном и локальном масштабах. *Глобальная экология и биogeография* 14:395–410.

Хольмайер, Ф.-К. и Г. Брелл. 2007. Продвижение линии леса — движущие процессы и неблагоприятные факторы. *Landscape Online* 1:1–32.

МГЭИК. 2014. Изменение климата 2014: последствия, адаптация и уязвимость. Часть А: глобальные и секторальные аспекты. Вклад Рабочей группы II в Пятый оценочный доклад Межправительственной группы экспертов по изменению климата. Редакторы CB Field и др. Издательство Кембриджского университета, Кембридж, Великобритания. Арук, В., К. Рэнсон, С. Им и М. Наурабаев. 2006.

Лесотундровые лиственные леса и климатические тенденции // Российский экологический журнал 37:291–298.

Харук В.И., К. Дж. Рэнсон и М.Л. Двинская. 2008. Динамика лесных пожаров в зоне доминирования лиственницы. Геофизические и Исследовательские письма 35:L01402.

Харук, В.И., М.Л. Двинская, С.Т. Им и К. Дж. Рэнсон. 2011. Древесная растительность экотона лесотундры Западного Саяна и климатические тенденции. Российский экологический журнал 39:8–13.

Харук В.И., К. Дж. Рэнсон, С.Т. Им, П.А. Оскорбин, М.Л. Двинская и Д.В. Овчинников. 2013. Структура и динамика границ лесов на северной границе лиственничного леса Анабарского плато, Сибирь, Россия. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 45:526–537.

Кирдянов, А., М. Хьюз, Е. Ваганов, Ф. Швайнруббер и П. Силкин. 2003. Значение температуры начала лета и даты таяния снега для роста деревьев в Сибирской Заполярье. *Деревья — структура и функции* 17:61–69.

Кирдянов, А.В., Ф. Хагедорн, А. Кнорре, Е.В. Федотова, Е.А. Ваганов, М.М. Наурабаев, П.А. Моисеев и А. Риглинг. 2012. Продвижение границ лесов и изменения растительности в 20 веке вдоль высотного трансекта в горах Путорана, север Сибири. *Борея* 41:56–67.

Копачиков, Л., В. Михайлов и Д. Э. Рассаел. 2015. Роль добычи, хищников и социально-политической обстановки в динамике стада диких оленей Таймыра с некоторыми уроками для Северной Америки. *Экология и общество* 20:9.

Корнер, К. 2003. Ограничение углерода в деревьях. *Журнал экологии* 91:4–17.

Крузе, С., М. Вечорек, Ф. Йель и У. Герцшу. 2016.

Динамика границ деревьев в Сибири в условиях меняющейся климата: выведенная из индивидуальной модели для *Larix*. *Экологическое моделирование* 338:101–121.

Куллман, Л. 2007. Мониторинг популяции линии деревьев *Pinus sylvestris* в шведских Скандинавских горах, 1973–2005: выводы для теории линии деревьев и экологии изменения климата. *Журнал экологии* 95:41–52.

- ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ИНФОРМАЦИЯ

ДОСТУПНОСТЬ ДАННЫХ

Наборы данных доступны по адресу <https://doi.org/10.1594/pangaea.874615>.