Эколог ия , 98(9), 2017, стр. 2343–2355 © 2017 Эколог ическое общество Америки

Не одинак овая реак ц ия лиственничных нас аждений на севере Сибири на увеличение температуры — полевое и основанное на моделировании исследование

МАРЕЙ КЕ ВЕ ЧОРЕК, 1,2 СТЕ ФАН КРУЗЕ, 1,2 ЛОРА С. ЭПП, 1 АЛЕКСЕЙ КОЛМОГ ОРОВ, 3 АНАТОЛИЙ Н. НИКОЛАЕ В, 3,4 ИНГ ОГ Е НРИХ . 5 ФЛОРИАН Й Е ЛЬЧ. 6.7.8 ГЕ СТРЯКОВА ЛЮДИИЛА АНАТОЛЬЕВНА . 3 РОМИ ЗИБУЛЬСКИ. 1 И УЛЬРИКЕ Г Е РЦШУХ 1,2,9

1 Секция перигля циальных исследований, Институт Альфреда Вегенера, Центр полярных и морских исследований имени Гельмгольца, Потсдам 14473 Германия Институт науко Земле и окружаю щей среде, Потсдамский университет, Потсдам 14476 3 Германия Институт естественных наук, Северо-Восточный федеральный университет г. Якутска, Якутск 4677000 Россия Институт мерзлотоведения им. Мельникова СОРАН, Якутск 5677000 Россия Институт мерзлотоведения им. Мельникова СОРАН, Якутск 677000 Россия GFZ Немецкий исследовательский центр по наукам о Земле, Телеграфенберг, 6 Потсдам 14473 Германия Кафедра экологии растений и охраны природы, Институт биохимии и биологии, Потсдамский университет,

Потс дам 14467 Германия

7 Берлин-Бранденбург Институт перспективных исследований биоразнообразия (ВВІВ), Берлин D-14195 Германия ⁸ZALF, Лейбниц-Центр исследований сельскох озя йственных ландшафтов, Эберс вальдер штрассе 84, Мюнх еберг D-15374 Германия

Аннотация. Арктические и альпийские линии лесов по всему миру различаются по своей реакции на изменение климата. Продвижение на с евер или у плотнение эк отона лес ной зоны, вероя тно, повлия ет Мех анизмы обратной с вя зи между к диматом и растительностью. В нашем ис с деловании, к оторое проводидось на Тай мы ре Впадина в Северо-Сибирс кой низменности, мы представля ем комбинированный полевой и модельный подх од помогаю ший нам лучше поня ть пооцессы, пооисх одя шие в популя ции, которые участвуют в реакция х весь экотон линии деревьев, ох ватываю щий от сомкнутого леса до тундры с одним деревом, до потепления климата. Используя информацию оструктуре насаждения, возрасте деревьев, качестве и количестве семя н из семи у частки, мы исследуем влияние внутривидовой конкуренции и доступности семян на конкретные Влия ние недавнег о потепления климата на насаждения лиственницы. Полевые данные показывают, что плотность деревьев самая высокая в лесотундре средний размер деревье в уменьшается от сомкнутого лесак тундре с одиночными деревья ми. Анализ возрастной структуры показывает, что деревья в сомкнутых лесах илесотундре были присутствует 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 криволесья к пря мостоя чим деревья м, начавшееся примерно 130 лет назад, а не Дата у становления была зафик с ирована. Мас с а с емя н уменьшается с ю г а на с евер, в то время как с емена Количество у величивается. Моделирование с помощью LAVESI (Larix Vegetation Simulator) также предполагает, что относ ительная плотность с ильно меня етс я в ответ на с иг нал потепления в лес отундре, в то время как Внутривидовая конкуренция ограничивает уплотнение в сомкнутом лесу, а ограничение семя н препятствует у плотнения в тундре с одним деревом. Мы нах одим поразительные различия в с иле и времени реакции на недавнее потепление климата. В то время как лес отундровые нас аждения недавно уплотнились, пополнение почти отс утс твует на ю жном и с еверном конц е экотона из-за аутэколог ичес ких процес сов. Поэтому палеолинии деревьев мог ут быть не полх оля цими для вывола прошлых температур изменения в мелком мас штабе. Более того, запоздалая реакция линии роста деревьев на прошлое потепление будет, через обратную с вя зь мех анизмы, влия ющие на изменение климата в будущем.

Клю чевые с лова: изменение климата; с омкнутый лес; дендроэколог ия; изменение лес а; широта; пополнение; тундра; Можель растительности.

ВВЕ ДЕ НИЕ

Выс окие с еверные широты вх одя т в чис ло рег ионов с макс имальными прог нозируемыми изменения ми температуры (МГ ЭИК) 2014), что, как с ледствие, может привести к продвижению экотона лес ной зоны на с евер, т.е. перех оду зона между бореальными лес ами и открытой тундрой, или к ее

уплотнение. Климат я вля ется важным фактором для границы леса положение (Holtmeier и Broll 2005), но в глобальном мас штабе реакции арктических и альпийских лесных линий различаются (Harsch

Рукопись получена 7 октя бря 2016 г.; перес мотрена 17 февраля . 2017; приня то 5 апреля 2017 г. Редактор-коррес пондент: Дэвид Hor_{c} с Браво.

, Автор-корреспондент. Электронная почта: ulrike.herzschuh@awi.de и др. 2009). В завис имос ти от режима ос адков,

Повышение температуры может как положительно, так и отриц ательно влия ть на рос т деревьев (Wilmking et al. 2012).

Благ одаря обратной с вя зи между растительностью и климатом эти изменения может еще больше изменить г лобальный климат (Бонан 2008) и привести к изменения м в биоразнообразии (Dirnbock et al. 2011). Детальное понимание временных и пространственных процессов
Таким образом, участие в реакции лесной полосы на сиг нал потепления

Таким образом, участие в реакции лесной полосы на сигнал потепления необходимый.

Продвижение линии лес а или вторжение в нее экотон завис ит от ус пешног о набора, который в с вою очередь завис ит от благ оприя тных климатичес ких условий в течение определенног о периода времени (Szeicz и Macdonald 1995). Однако повышение температуры не оказало положительног о влия ния Образование шишек и жизнес пос обность с емя н в Маккензи Дельта (Уокер и др. 2012). Было предложено множес тво абиотичес ких и биотичес ких факторов, которые мог ут повлия ть на набор (Х олтмейер и Бролл, 2007) в меньших прос транс твенных мас штабах. Ус пешное пополнение, например, завис ит от ус ловий микрос айта (Maher и Germino 2006).

конкуренция с более крупными деревья ми (Ван и др., 2016) или межвидовая конкуренция с наземной растительностью (Х анг с и др. 2004) может препя тствовать укоренению с аженцев деревьев. Успешность набора в верх них частя х экотона было обнаружено, что еще больше затрудня ется доступностью и качеством с емя н (Роланд и др., 2014), в то время как другие обнаружили с амые выс окие показатели набора в этих областя х (Не et al. 2013b). Как правило, движуще с илы популя ций и взаимодействия видов могут меня ться в завис имости от градиентов стрес с a (Coll et al. 2013, Не et al. 2013a) и черные ели показали дифференц ированную реакцию роста на потепление климата вдоль канадског о лес отундровог о градиента (Gamache and Payette

2004). Ис с ледования, выя вля ющие заполнение или продвижение линий деревьев не с ообщайте об изменения х в позиция х (т.е. об увеличении набора ус пех) в нижних частя х их регионов обучения (Мазепа 2005, Кирдя нов и др. 2012). Эти выводы указывают на разное воздействие изменения климата вдоль градиент.

Известно, что с ибирс кая арктичес кая лес ная зона демонстрирует изменение климата (МасDonald et al. 2000, Herzschuh и др. 2013), продвиг ая с ь дальше на с евер в более теплые и отступая на юг в более х олодные времена. Текущее положение, однако, ю жнее, чем в предыдущие времена с о с х ожими климатичес кими у с ловия ми (Макдональд и др. 2008), что с видетельс твует о том, что климат и рас тительность не нах одя тс я в с остоя ние равновес ия (Herzschuh et al. 2016). Пос ле нек оторог о рачние работы (например, фон Миддендорф 1864), ос нованные на полевых ис с ледования х ис с ледования с ибирс к ой лес ной полос ы с тали более мног очис ленные только с конц а 20-г о века (например, Бондарев 1997, Эс пер и Швайнг рубер 2004, Кирдя нов и др. 2012). Одна из причин отс утс твия ис с ледований может быть у даленность и тру дная дос тупность мног ие рай оны с еверной С ибири.

Х отя воздействие изменения климата на экос истемы может изучаться с помощью долг осрочных исследований и повторных измерений в течение нескольких деся тилетий напостоя нных участки (Гроффман и др. 2012, Лутц 2015), годичные кольца позволя ют вывод о прошлых условия х роста (Wimmer 2002) или история создания (Кирдя нов и др. 2012, Трант и Hermanutz 2014). Но повторные ис с ледования невозможны в так их отдаленных регионах, а годичные кольца даю т информацию только о прошлом. Для анализа будущих сценарие в или проверить важнос ть факторов, влия ю щих на чис леннос ть нас еления, модели широк о ис пользуется. Не давно разработанный индивиду альный и прос транс твенно я вная модель LAVESI (Kruse et al. 2016) с пос обен у лавливать динамику лес а, с пец ифичную для видов и участков деревье в Larix gmelinii, растущих в экотоне с ибирской границы леса. Так ой подх од помог ает идентифиц ировать движущие с илы нас еления в широк ом диапазоне типов лес ов от закрытог о лес а до тундры с одним деревом. С очетание полевых данных и моделирования может помочь эк с траполировать знания, ос обенно в отдаленных и труднодос тупных мес тах

облас ти дос ту па, в прос транс тве и времени, но должно быть проведено

осторожно из-за мелкомас штабных эффектов, которые могут быть не зафикс ировано при отборе пробна участках с большими градиентами.

ВТаймырской котловине находится самая северная популя ция деревьев во всем мире, аграницалеса образована только один вид деревьев, а именно Larix gmelinii (Rupr.) Rupr., лис топадное дерево с иг ольчатыми лис тья ми. В то время как большинство ис с ледований в этом регионе с ос редоточены на лесноманклаве в Ары-Мас или на возвышенных границах леса (Харуки др. 2006, 2013, Кирдя нов и др. 2012), мало что известно об изменения х структуры нас аждений и их движущих с илах вдоль широк ог о широтног о г радиента. Наше ис с ледование изучает влия ние недавнее изменение климата по всей экотоне лесной зоны. ис пользование полевых данных и результатов моделирования LAVESI для проверки влия ние доступности семя н. конкуренции и климата и их взаимодей ствие. Мы предполагаем, что климат потепление вызовет с амые с ильные реакц ии в лес отундре, в то время как аутэкологические процессы (например, межвидовая конкуренция) ог раничат с роки и с илу успех авербовки в закрытом лесу и в одноде ревная тундра.

МЕ ТОДЫ

Зона обучения Район ис с ледования рас положен в Таймырской котловине, граничит

с плато Путорана на юге и полу островом Тай мыр на севере (рис. 1, табл. 1), где узкая лесная полоса простирается с юго-запада на северо-восток. простирается примерно на 220 кмс юга на север (70,7° - 72,4° с.ш.) и ~300 кмс запада на восток (97,7° - 105,4° в.д.) и следует юго-западно-северо-восточному направлению лесного поя са, ох ватываю щий растительный градиент сомкнутого леса (участок СБ), лесотундра (участки FTa-FTe) и одноствольная тундра (сайт STT). Для региона характерен континентальный климат спродолжительной холодной зимой (средняя температурая нваря

32°С [метеостанция X атанга, 1929–2010, номер 20891, 71.98° с.ш., 102.47° в.д.]) и короткое лето (средня я температура июля 13°С). Среднег одовая температура составля ет 12°С, а среднег одовое количество осадков составля ет ~250 мм, Около половины из них прих одится на период с ию ня по август. Средний температуры с амых теплых шести меся цев (май-октя брь) и с амые х олодные шесть меся цев (ноя брь-апрель) увеличились немногов течение последних ~20 лет (см. Приложение S1: Рис. S1), особенно для мая и ию ня (см. Приложение S1: Рис. S2). Напротив, осадки в самые х олодные шесть меся цев с ильно увеличилась, в товремя как она оставалась стабильной в течение самых теплых шести меся цев (см. Приложение S1: Рис. S1).

Весь регион нах одится под сплошной вечной мерзлотой.

до 500 м толщиной (Brown 1960). С редние глубины дея тельного слоя
диапазон от 22 до 75 с м (таблица 1). Подлес ок вклю чает кустарники
(например, Salix spp., Alnus viridis, Betula
nana), карликовые кустарники (например, Vaccinium uliginosum, V. vitisidaea, Ledum palustre), травы и мох оволишай никовый грунт.

крышка. Антропогенное влия ние в этом отдаленном районе, с
всего 0,03 жителя накм2 (http://www.krskstate.ru/
msu/terdel/0/doc/58, нарусскомя зыке, дата обращения 31.05.2017), я вля ется
ограничено непосредственной близостью к X атанге.

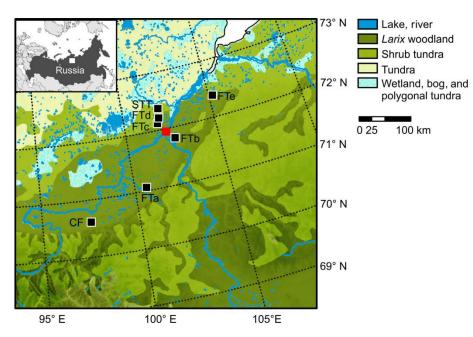


Рис. 1. Карта района ис с ледований. Объекты ис с ледований обозначены черными квадратами, а город Х атанга — крас ным. Рас тительность Типы с ледую т Стоуну и Штезинг еру (2003), штрих овка представля ет рельеф. Коды участков: СF, с омкнутый лес; FTa-e, лес отундра; STT, тундра с одиночными деревья ми. [Цветной рисунок можно посмотреть на wileyonlinelibrary.com]

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

Параметр	CF	ФТа	ФТБ	FTc	ФТд	FTe	CTT
Широта (°с .ш.)	70,66	71.10	71,84	72.15	72.24	72.40	72.40
Долг ота (°E)	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
Выс ота (м)	117	97	40	41	57	52	67
Глубина активного с лоя (с м)	75	26	47	40	55	22	60

Примечание: Коды участков: CF — с омкнутый лес ; FTa-e — лес отундра; STT — тундра с одиночными деревья ми.

Подх од, основанный на полевых исследования х

Данные оструктуре нас аждений L. gmelinii были с обраны в 2011 (с айты CF, FTb, FTd, STT) и 2013 (с айты FTa, FTc, FTe; Таблиц а 1, с м. Приложение S2: Таблиц а S1, Рис . S1). Сайты были достиг нуты с помощью вертолета из-за их У даленное рас положение относ ительно рек и дорог . Рег ионы были выбраны априори из аэрофотос нимков таким образом, что типичные типы растительности лесного поя сабудут крытый. Окончательное местоположение зависело от подходя щих условий для посадки вертолета и кемпинга. Два у частка (между ~300 и 1500 м друг от друга) были установлены на каждом участке для учета пространственная неоднородность, ох ватываю щая не менее 400 м2 каждая. Мы была пос тавлена задача зарег ис трировать не менее 30 деревьев (определения клас с ов размеров: с аженец <40 с м, с аженец 40-200 с м, дерево 200 с м) или 50 деревьев и с аженцев. В однодеревной тундре (STT), лиственница была редкой и росла разграниченными группами (Приложение S2: Рис. S2). В этом рег ионе мы прошли от группа за группой, пока не было зафикс ировано 30 групп на участке.

Все особи на 14 участках были измерены на предмет выс ота, диаметр ос нования и, для лиц >130 с м,

оценивается путем измерения с амой длинной оси короны и вычисления результирую щей площади круга. Жизнес пос обность (живой, мертвый) было отмечено и количество шишек оценено в четырех катег ории (0, 10, 11-50, >50). Сея нцы были зарег истрированы и измеря ли не менее чем на 124 м2 каждого участка. Большинство ос обей в ис с леду емом рег ионе были однос твольными и Пря морастущие деревья . В тундре с одиночными деревья ми лиственница растет в форме криволесья с ползучими деревья ми, как атакже пря мостоя чие скопления деревьев, которые, скорее всего, я вляются вертикальные ветви одного индивиду у ма, что подтверждается раскопками вокруг нескольких индивидуумов. Группасостоя лаиз до 125 вертикальных стеблей, из-зачего невозможно измерить все с тебли из-за ог раничений по времени. Вмес то этог о мы полнос тью запис али не менее трех стеблей каждого класса размера в каждой группе. Для те стебли, которые не были полностью записаны, мы записали размер класс, наличие/отсутствие шишек и жизнеспособность, в результате чего было зарег ис трировано 262 полнос тью и 647 час тично с теблей. Сея нцы в тундре с одним деревом искали в близлежащие окрестности каждой группы и дополнительно в

30 с лучай но рас положенных участков плоцадью 4 м2, с вободных от деревьев.

Диаметр на выс оте г руди (DBH). Покрытие крон деревьев было

2346

Эк олог ия , Том 98, № 9 >2 см в высоту на всех участках с 2013 года в наших анализах для исключения различия вероя тных мас с овых учреждений между два года выборки. Анализ возраста некоторых очень маленьких саженцы с участков 2011 года показали, что для таких малых Выс ота с ажени ев (в с м) я вля етс я х орошим показателем возрас та (в лет). Если не указано иное, только живые ос оби были ис пользованы для с татис тичес ког о анализа. Чтобы получить информац ию о Размеры деревьев (выс ота и диаметр ствола) и возрастные различия в разных частя х трансекта, тест Краскела-Уоллиса с попарным апостериорным анализом Были применены тест Вилкоксона и коррекц ия Бенджамини и Йекутиели (2001) для множественного тестирования. Кроме того, мы оцененные различия в количестве всех классов размеров, покрытие кроны и базальная площадь между всеми участками. Эти катег ориальные переменные оценивались с помощью теста v2. Анализ с емя н. — Е с ли возможно, мы с обради не менее 10 шишек.

Анализ возрас та.—Мы с обрали дис к и деревье в на у ровне земли (как как можно ближе к земле) или полные образцы не менее 19 ос обей во всех клас сах размеров из не менее один участок на каждом участке, что дает в общей с ложности 220 ос обей для с емь мес т. Дис ки были отполированы и ширина кольц а была измерена вдоль одного радиу са с помощью мех анического измерительного прибора с тол (Lintab, F. Rinn SA, Гейдельберг, Германия) и Прог раммное обес печение WinDendro (Regent Instruments Inc., Квебек, Канада). Образцы с начала были подверг нуты перекрестной датировке визуально, а затем проверено с помощью Cofecha (Holmes 1983). Отс утс твующие кольц а были аккуратно вставлены, так как высокие пропорции Сжатие древес ины затрудня ло анализ ширины кольца. Тонкий секции мелких особей (саженцы и рассада с <5 с м ок ружнос ти ос нования) были окрашены ас тровым с иним и с афранин, а кольц а подсчиты вались подлампой Цейсса мик рос к оп (Carl Zeiss Microscopy GmbH), С помощире грессий, специфичных для конкретного участка, между высотой дерева или ок ружнос ть ос нования и возрас т (с м. Приложе ние S3), возрас т вс ех зарег истрированных живых лиственниц на каждом у частке были подс читаны (см. Таблицу 2 для статистики F). Диски с сердцевинной гнилью были удалено из анализа. В 2011 году базальная окружность не измеря лся для саженцев. Базальная окружность была таким образом, ис пользуется для оценки возраста всех лю дейс ок ружнос ть ос нования >2 с м; возрас т лис твенниц меньшег о размера был рас с читано по рег рес с ия м выс ота-возрас т. В 2013 г оду окружнос ть ос нования была получена для всех лиственниц, за исключением самых самые маленькие, и только как объя с ня ю щая переменная. На у час тк е STT образцы с аженцев для анализа возрас та не отбирались.

всех срезанных особей. Шишки с трех участков (CF, FTd, и STT) были аккуратно открыты, и все семена внутри подсчитано. Качество семя н не было видно, и случай но выбранные семена были открыты под с тереомикрос копом Zeiss, ос мотрен и у ровень качес тва (пус той, поврежденный/с морщенный, полные) записывались, пока не было найдено в общей с ложности 100 полных с емя н. На участке STT мы остановились на 50 полных семенах из-за низкого Качество с емя н. Семена высушивали и взвешивали, чтобы получить мас с а 100 (50) полных семя н. Чтобы обеспечить консервативную оценку плотности семя н, независимо от качества семя н, мы умножили среднее количество семя н нашишку 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.

Анализ структуры насаждений. Статистический анализ проводился в R (R Core Team 2015). Данные выборки из

История создания. -- Поскольку длительные климатические временные ря ды не дос тупны из с еверной Сибири, мы ис пользовали d18O значения, полученные из ледя ного керна, взя того примерно в 800 км к северу от область ис с ледования , которая , как утверждается , я вля ется $\,$ х орошим показателем изменение температуры в рег ионе (Опель и др., 2013) и

Дваучастка на каждом участке были объединены. Для лучшей с опоставимости между различными размерами участков значения насаждений были нормализованы к 1 г а. Пос кольку плотность с аженцев различалась выс око между участками и годами, мы включили только саженцы

ТАБЛИЦА 2. Форму ла рег рес с ии, вклю чаю цея с татис тику F для оценки возрас та лис твенниц.

Сайт	Регрессия	Скорректированный R2	дф	Ф	П
CF					
лог А	0,5642 9 logC + 3,25537 1,0219	0,7635	1,22	75.25	<0,001
Α	9 H 1,4448	0,9042	1,8	85.95	<0,001
ФТа					
лог А	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 А	0,51559 9 logC + 3,08518	0,8716	1.21	150.3	<0,001
ФТд					
лог А	0,5888 9 logC + 2,8972	0,9249	1.47	591.9	<0,001
Α	0,67370 9 H + 4,47387	0,7786	1,20	74,87	<0,001
FTe					
лог А	0,52623 9 logC + 2,62290	0,7812	1,17	65.26	<0,001
CTT					
лог А	0,4947 9 logC + 2,9169	0,2755	1,28	12.03	<0,01

положительно к оррелировали с весенними и ранними летними температурами (май и ию нь) метеостанции Хатанга (см. Приложение S3: Рис. S2). Данные дос тупны до 1998 г ода. Чтобы оц енить влия ние температуры на укоренение деревьев для каждого участка, данные по d18O и укоренению, полученные из анализа годичных колец. были объединены в 10-летние интервалы, начиная с 1995 года, и с равнены с ис пользованием коэффициента ранговой корреля ции Спирмена. Кроме того, мы подобрали линейные регрессии, что помогло лучше определить тенденции укоренения с течением времени. Кроме того, для данных были проведены тесты тренда Манна-Кендалла на монотонный рост, чтобы статистически обос новать наличие или отс утствие тенденций. Чтобы ис ключить влия ние некоторых очень старых деревьев на всетесты, мы учитывали только лиственницы, укоренившиеся после 1700 года, пос кольку L. gmelinii обычно умирает в возрас те 250–300 лет (Praciak et al. 2013).

Подх од к моделированию

Для этой части нашего ис следования мы применили LAVESI. индивиду ально-ориентированную, пространственно-я вную модель, разработанную Kruse et al. (2016), для моделирования трех лиственничных насаждений в сомкнутом лесу, лесотундре и тундре с одним деревом. Модель была разработана для понимания динамик и популя ц ии L. gmelinii на границе лесав Сибири в изменя ющих ся климатических условия х. Она моделирует весь жизненный цикл отдельных лиственниц и биотическую и абиотическую среду, в которой они растут. Моделируемые деревья у с танавливаю т, рас тут, у мираю т, производя т и рас прос траня ю т семена в годовых временных шагах. Все индивидуальноориентированные процессы, помимо рас пространения, завися т от температуры, годового количества осадков и плотности популя ции. Параметры модели были основаны на полевых исследования х (а именно, базовые темпы роста диаметра, с оотношения выс ота-диаметр, минимальная выс ота для зрелости, фоновая с мертность и с мертность молодых особей), литературе и, в случая х, когда надежные оценки от с у т с твовали, нас траивалис ь в проц е ду ре параметризац ии (с м. Kruse et al. 2016 и Приложение S4 для получения дополнительной информации). возрас т деревьев в FTd (295 лет) был лишь немног о моложе, чем в CF

Климатические данные вкачестве входных данных для модели были получены с ис пользованием данных метеостанции из Х атанги (1929–2011). Для получения кривых, специфичных для конкретного участка, была рассчитана разница в средней температуреря да метеостанции и среднего значения набора данных CRUTS2.1 (1929-1998; Mitchell and Jones 2005), а ря д мете ос танц ии был адаптирован к этому значению. Эта процедура дала нам климатические данные, специфичные для конкретного участка, для с омкнутог о лес a (CF, пог одные данные у величилис ь на 1,18 °C), лес отундры (FTd, пог одные данные уменьшились на 0,07 °C) и тундры с одиночными деревья ми (STT, погодные данные уменьшились на 0,65°C). Затем были с озданы 200-летние климатические ря ды путем

Для каждого участка были проведены симуля ции с фазой спинап 5001 г. од. а затем ок ончательная с труктура нас аждения ис пользовалась в качестве отправной точки для 200-летних эк с периментальных запусков, которые проводились для разделения эффектов температуры, конкуренции и доступности семя н на с труктуру нас аждений L. gmelinii. Параметр модели «зона влия ния деревьев» был уменьшен с 10.0

до 5,0 (например, от 100 до 25 м2 для деревьев с диаметром ос нования 50 с м) для проверки влия ния конкуренции на плотность насаждения и пополнение. Влия ние поступления семя н наструктуру нас аждения было ис с ледовано путем дополнительног о внес ения семя н в размере 10 000 семя н в год. Для проверки влия ния температуры мы запустили модель с повышением на 2°C, с начала с ох раня я вс е остальные параметры постоя нными, а затем добавля я либо с ниженную конкуренцию, либо выс окое внесение семя н. Всесценарии были запущены с 30 повторения ми насетке 100 х 100 м. Для учета краевых эффектов были проанализированы только с амые внутренние 20 х 20 м.

РЕ ЗУЛЬТАТЫ

Полевые данные

Структура нас аждения. — Всего на всех участках было зарег истрировано 773 дерева, 944 саженца и 2520 сеянцев. Плотнос ть деревьев по эк отоне линии лес а с ледовала г орбообразной кривой с самыми высокими значения ми в лесотундре на FTa, FTb и FTc (рис. 2a). C омк нутос ть к рон у ме ньшалас ь с ю г а на с е вер, с аналог ич ны м покрытие м на v час тках ле с от v ндры (рис. 2d). Плоцадь основания дерева (м2 /га) также уменьшалась с юга на север (рис. 2е). В то время как выс ота дерева и диаметр с твола были с амыми выс окими в с омкнутом лес у (СЕ) и с амыми низкими в тундое с одиночными деревья ми (STT, рис. 3), оба параметра были довольно с х ожими в лес отундре (FTc к FTe). Плотнос ть молодых деревьев у величивалась от CF к FTc, с резким с нижением к STT (рис. 2b). Плотность сея нцев показала параболу между CF и FTe, с самым низким чис лом с ея нц ев в FTb (рис . 2c). Очень низкая плотность, вс ег о ~200 сея нцев/га, была обнаружена в тундре с одним деревом (STT). Из зарег ис трированног о потомства только шесть с аженцев и четы ре сеянцабыли созданы из семян.

Установление Larix и изменение температуры. — Возраст деревьев не много у меньшился от СЕ до FTe (рис. 3). Мак с имальный измеренный (325 лет). В ю жной части лес отундры (FTb) мы обнаружили два дерева с сердцевинной гнилью в их базальных дисках, но их возраст на выс оте груди с оставил 341 и 497 лет. В то время как максимальный возраст деревьев в FTe c оставил всего 172 года, в окрестностя х участков ис следования были обнаружены деревья с возрастом 225 и 237 лет. Около 140 лет назад первые лис твенниц ы в однодеревной тундре (STT) началименять формуроста со стелющей ся на пря мостоя чую. Однако дату установления стелющих ся деревьев установить не удалось.

В закрытом лес у (СF) большинс тво лис твенниц ус тановилис ь в 18 веке, в то время как недавнее установление практически отс утс твовало (рис. 4). Ус тановление лучше всего изображаетс я выборки с заменой из этих специфичных для конкретного участка дан А. Инфермуминичендуем, а также тест Манна-Кендалла показывает значительная отрицательная тенденция. Вюжной части лес отундры (FTa) установление было постоя нным с течением времени, не показывая никакой тенденции вообще, несмотря на пик в последнее деся тилетие (1985–1995). В то время как установление только немного у величилось в FTb с линей ной тенденцией, дальше на с евер в лес отундре (FTc к FTe), установление увеличилось сильнее с конца 19-го века и я вля ется лучшим

2348

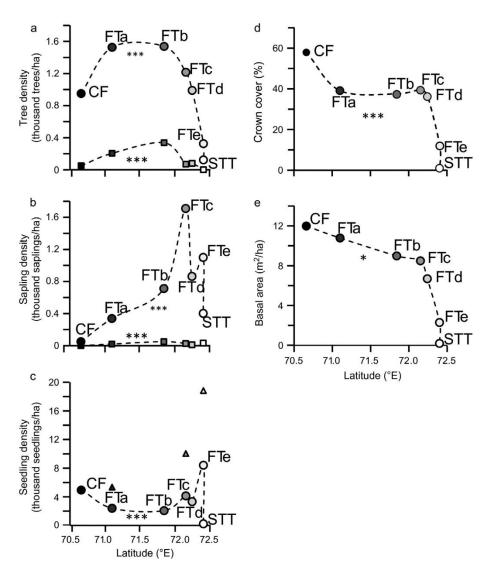


РИС. 2. Плотность (а) деревьев (выс ота 200 с м), (b) с аженцев (выс ота 40–200 с м) и (с) с ея нцев (выс ота <40 с м). Кружки — все ос оби, к вадраты мертвые ос оби. Пос кольку плотность с ея нцевсильно различалась между участками и годами, мы включили в нашанализтолько с ея нцы высотой >2 см на всех участках с 2013 года (показаны в виде кружков). Треугольники обозначаю т количество всех сея нцев, зарегистрированных в 2013 году. Крона и площадь ос нования живых деревьев показаны на панеля х d и е с оответственно. Коды у частков как на рис . 1. * Р < 0,05; *** Р < 0,001 с ог ласно TECTV V2.

описаны экс поненциальными функция ми. Все участки лес отундры показывают значительную положительную тенденцию согласно тесту Манна-Кендалла. Отчетливый пик, лучше всего описываемый квадратичной функцией, был обнаружен в тундре с одним деревом (STT) и, вероя тно, представля л собой изменение формы (аворожив, количество семя н на шишку заметно увеличивалось с Установление в лес отундре (FTb до FTe, P < 0,05) и изменение к вертикальному росту в тундре с одиночными деревья ми (STT, P < 0,1) положительно коррелировали с нашим температурным показателем низким на севере (рис. 5с). Мы обнаружили самую низкую плотность (рис. 4), но не было обнаружено положительной корреля циидля с омкнутог о лес а (СF) и с амой ю жной лес отундры (FTa).

Размножение.—В большинс тве мест большинс тво взрос лых деревьев имели шишки (рис. 5а). Немног ие молодые деревья имели шишки, и их количество увеличивалось с увеличением широты. Из

У большинства ос обей с шишками было >50 шишек (рис. 5а), за ис клю чением лес отундровых участков FTa и FTc. Однако изменчивость для всех трех классов (т. е. <10, 10-50 и >50 шишек) была выс окой и не показывала широтног о тренда. юганасевер (рис. 5b), втовремя как качествосемя н (оцененное по доле полных семя ни массесемя н) было самым семя н в тундре с одним деревом (STT) и самую высокую на участке северной лесотундры FTd (рис. 5c).

Моделирование ис с ледования

Моделирование с ис пользование м LAVESI было проведено для разделения влия ния температуры на плотность населения

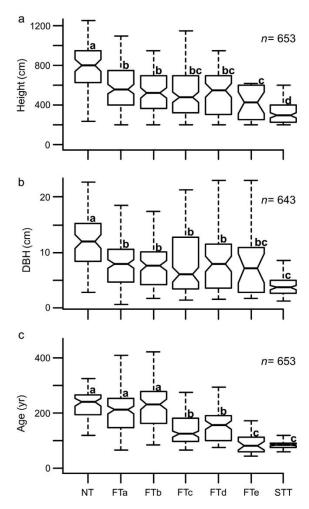


РИС. 3. Зазу бренные диаг раммы я щик ов (а) выс оты, (b) диаметра на выс оте груди (DBH) и (c) возрас та деревьев (выс ота 200 с м), показываю щие уменьшение размера и возрас та деревьев от с омснутог о лес а до тундры с одиночными деревья ми. Зазу брины обозначаю т доверительный интервал для медианы, заданный как 1,58 9 IQR/ п (IQR, межквартильный размах); к рая я щик ов обозначаю т 0,25 и 0,75 квартили; у с ы обозначаю т миниму м и макс имум. Учас тки, к оторые значительно различаю т с я (Р < 0,05) в с оответствии с гарным тес том Вилк окс о она, помечены разными буквами надя щик ами. Диаг раммы я щиков для возрас та вклю чаю т значения, полученные с помощью рег рес с ионног о анализа возрас т-диаметр для конкретног о учас тк. К оды учас ткое такие же, как на рис. 1. Обратите внимание, что данные о возрас те STT с к орее отображаю т изменение от с телю щейс я к вертикальной форме рос та, ч

конкуренции и ог раничения семя н поэкотоне линии деревьев (рис. 6). В то время как плотность деревьев былах орошо отражена моделью, плотность молодых деревьев былас ильно переоценена в сомкнутом лесу и тундре с одиночными деревья ми.

Снижение конкурентной с илы увеличивает плотность нас аждений («Сотр-», рис. 6), ос обенно в с омкнутом лес у. Пос ле 200 лет с нижения конкурентной с илы плотность нас аждений более чем у двоилась в обоих клас с ах размеров (деревья и с аженцы). Конкуренция имела второс тепенное значение в тундре с одиночными деревья ми. Вместоэтого дополнительный внос с емя н оказал с амое с ильное влия ние в этом рег ионе, увеличив плотность деревьев и с аженцев в 26 и 34 раза

эффект наиболее выражен в имитированной тундре с одиночными деревья ми. Эффект повышения температуры на 2°С был наиболее с ильным в лес отундре, увеличив плотнос ть деревьев на 668 ос обей на гектар по с равнению с дополнительными 194 и 176 в с омкнутом лес у и тундре с одиночными деревья ми с оответственно. Интерес но, что плотнос ть молодых деревьев в с омкнутом лес у немног о с низилас ь в таком с ц енарии. С очетание с нижения конкуренции и повышения температуры привело к с амому выс окому повышению плотнос ти нас аждений в с омкнутом лес у и лес отундре. В с омк нутом лес у значение лишь немног о превыс ило с умму результатов для отдельных факторов, тог да как с очетание обоих параметров ус илило влия ние каждог о в лес отундре. С очетание повышения температуры с выс оким дополнительным внес ением с емя н ус илило влия ние каждог о фактора в тундре с одиночными деревья ми, но не для двух друг их типов рас тительности.

Подводя итог, можно с казать, что в рамках модели конкуренц ия была ос новным ог раничиваю щим фактором в с омкнутом лесу, с очетание конкуренц ии и температуры в ос новном ог раничивало пополнение популя ц ии в лес отундре, а с очетание температуры и дос тупнос ти с емя н было ос новным ог раничением в тундре с одиночными деревья ми.

ОБСУЖДЕ НИЕ

С бор данных

Целью нашего ис с ледования было проанализировать широк ий градиент с различными моделя ми лиственничных насаждений отю жного сомкнутого леса до с еверной тундры с одиночными деревья ми. Для этой цели лиственничные насаждения на 14 участках в 7 местах были зарег истрированы в ходе двух экспедиций, вклю чая тщательный поискочень маленьких сеянцев. Хотя такие исследования могут проводиться на полных трансектах от сомкнутого леса дограницы леса (Camarero and Gutierrez 2002, Elliott 2011, Kharuk et al. 2013), также возможны анализы по участкам (Caccianiga and Payette 2006, Kharuk et al. 2011, Кирдя нов и др. 2012). Полные трансектные исследования могут дать хорошую картину структуры экотона и изменений внутри экотона, однако этот подход невозможен на равнинных лесных полосах, г де экотон простирается более чем на 100 км (Тимони и др. 1992).

Кроме того, период без с нега, в течение которого возможны

В МУККОВЕНЕНИЯ.

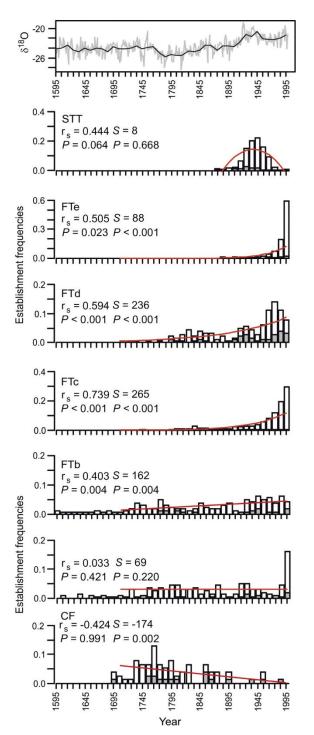
Толевые работы и (дорогие) полеты на вертолете, довольно короткий.

Это приводитк компромиссу между временем, деньгами и получением
пачных

При ис пользовании рег рес с ионног о анализа для вывода ис тории ус тановления требуется определенная ос торожность, пос кольку темпы рос та даже в пределах одног о участка мог ут с ильно варьироваться, а небольшие лис твенницы мог ут выживать под полог ом в течение мног их лет (Osawa et al. 2010). Х отя эти различия важны при ис пользовании деревьев для дендроклиматолог ичес ког о анализа (например, Babushkina et al. 2015), различия в рос те также я вно влия ют на с оотношения возраста и размера. Тем не менее, большинство наших рег рес с ий х орошо подх одя т, с корректировав R2 > 0,75 и дав нам уверенность в зах вате правильных тенденций. Выброс ами в этом контексте

соответственно. Х отя дополнительный вноссемя н увеличил плотносятв**ляя в**спосоя ун**чеобольши(«убачеон»»; рим**ец(ы), на FTb, г де регрессия для молодых деревье

2350 MAPE Й K E BE YOPE K N ДР. ∋K ODOT MR . TOM 98. № 9



не подх одит. Х уже всего подх одит для тундры с одним деревом, г де мног ие лиственницы растут как криволесье, что приводит к с корректированный R2 всего 0,28. В то время как точное время Изменение роста, таким образом, могло не быть зафикс ировано наши данные, 30 датированных деревьев в большинстве также возведены в в первой половине 20-го века, что также с огласуется с результатами, полученными в рай оне Уральских г ор

РИС. 4. История рас пространения лиственницы по широтному направлению г радиент от сомкнутого леса (CF) до тундры с одиночными деревья ми (STT), показывая отсутствие недавнего пополнения в закрытом лесу и тундрас одним деревом, в то время как пополнение увеличивается по всей лес отундре. Серые секции в каждой полосе представляют собой датированные диски деревьев, анализ. Значения d180 проис х одя т из Северной Земли. показаны годовые значения (серый цвет) и 10-летнее скользя ще среднее значение (черный). Колы с айтов такие же, как на рис. 1. Значение ро С пирмена и S тестатренда Манна-Кендалла и приведены их значения Р. Красный Линии отображаю т линей ные рег рес с ии, рас с читанные с ледую щим образом: СЕ, у = г од 9 0,000205712 + 0,4126018, с корректированный г ФТа, у = 0,03127; FTb, у = г од 9 0,0001068 0,1671362, c корректировано $r^2 = 0.31$; FTc, log(y) = r од 9 0,01664 35,31427, с к орректировано $r^2 = 0.83$; FTd, log(y) = r од 9 0,009457 21.314323, с корректировано $r^2 = 0.59$; FTe, log(y) = r од 9 0,02797 = 0,66; STT, y =57.85806, с корректированный r² г од2 9 4,958 9 1.860 9 102 _{ый г}²= 0,56. [Цвет 105 + г од 9 0,1921 ц ифру можно пос мотреть на wileyonlinelibrary.com]

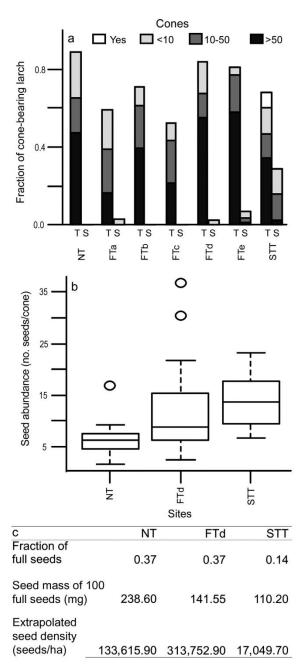
(Devi et al. 2008) и доказывает, что наши результаты дают х орошее оценка по истории стенда.

Схемы лиственничных насаждений в экотоне сибирской лесной полосы

Наши полевые ис с ледования в с еверной и ц ентральной С ибири обнаружены различные с труктуры нас аждений L. gmelinii на участках рас положен на градиенте растительности от сомкнутого лес а до тундры с одним деревом. Наблю дение за уменьшением древес ног о покрова и индек с площади основания потипам растительности был ожидалось и согласуется с результатами сопоставимых исследований трансектные исследования, пересекаю шие диффузные и криволиней ные линии леса во вс ем мире (Srutek et al. 2002, Devi et al. 2008, Batllori и др. 2009). Общее широтное с нижение еще больше у с илилос ь задок у ментировано в широк ом мас штабе по всей северной циркумполя рный регион по анализу спутниковых снимков (Лоранти и др. 2014). Однако, интерпретируя широтные тенденц ии из отдельные участки должны быть с деланы с некоторой осторожностью. В ис с ледовании на Например, с еверо-восточные с ибирские лиственничные насаждения (Alexander et al. 2012) задок у ментировали очень изменчивую плотнос ть нас аждений, варьирую шую с я от 800 до 37 000 деревьев/г а в с редних и поздних сукцессионных насаждения х.Эти различия были в основном результатом различных путей после пожаров. Х отя лесные пожары обычны в ю жной бореальной зоне, их частота уменьшается с широтой (Goldammer и Furyaev 1996). Более тог о, они, кажется, более рас прос транены в с еверо-вос точных, чем в с еверо-ц ентральной Сибири (Сух инин и др. 2004, Хантсон и др. 2015), имею щие интервалы повторения около 350 лет в Таймырский регион (Харукидр., 2008).

Наше ис с ледование документирует различия в истории формирования по всему широтному экотону лесной зоны

Тай мырс кая котловина. В с омкнутом лес у и ю жной лес отундре глотность деревьев, по-видимому, довольно стабильна, не показывая никаких выраженных фаз пополнения в пос леднее время. В Напротив, мы обнаруживаем я вное уплотнение лиственничных нас аждений в северная лес отундра в течение пос ледних 50–100 лет, что с от лас уется с Фрос том и Эпштей ном (2014), которые Анализ с путниковых с нимков показал, что площадь лес ног о покрова увеличилась на 5%. изображения этог о рег иона, но не обнаруживаю т ус иленног о набора в тундре с одним деревом. Однако лес ная зона



PИС. 5. (a) Доля шишконос ных ос обей Larix gmelinii на участке по клас с ам размеров (дерево и с аженец). Столбики разделены на клас с ы по чис лу шишек. (b) Чис ло с емя н на шишку.

Средня я линия диаг раммы я щика — медиана; края я щика — 0,25 и 0,75 квартиля ; у с ы — протя женнос ть до 1,5 раз от межквартильног о размах а (IQR); круг и — выброс ы с о значения ми >1,5 \pm IQR. (c)

Таблица с 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 (СГ) до тундры с одиночным деревом (STT). Коды участков такие же, как на рис. 1.

тундры с одиночными деревья ми увеличилась за последние ~120 лет из-затранс формац ии ранее стелю щих ся деревьев в пря морастущие формы. Модели популя ции, выя вленные

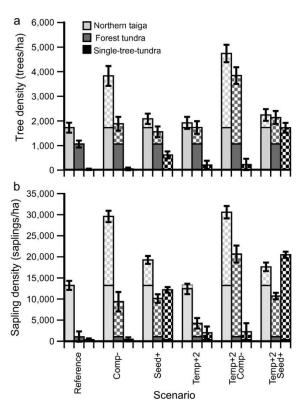


РИС. 6. Плотнос ть нас аждения , полученная в результате имитац ионных запус ков для (а) деревьев и (b) с аженцев. «Reference» — это количес тво ос обей в запус ке без изменений, и указано в с плошных с толбцах для каждог о с ценария . Запус ки с ценариев у величиваю т плотнос ть нас аждения , показанные в виде у зорчатых с толбцов. «Сомр» — это запус ки с у меньшенной конкуренцией, «Seed+» — это запус ки с дополнительным внес ением семя н, а «Тетру-2» — это повышение температуры на 2°С. Обратите внимание, что плотнос ть с аженцев в с омкнутом лесу у меньшается в с ценарии «Тетру+2». Планки пог решнос тей ос нованы на 30 повторения х для каждог о с ценария .

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

Потепление приводит к уплотнению лесотундры

Мы предполагаем, что все обнаруженные изменения с труктуры древос тоев в ос новном обус ловлены изменением климата, пос кольку ис с ледование проводилось в край не отдаленных рай онах. Олени прис утствую т во время миг рац ии между летними и зимними ареалами (Колпащиков и др., 2015). С обытия установления на всех участках, за ис клю чением СF и FTа, положительно коррелирую т с нашим прокси-сервером для регионального изменения температуры, а самая последняя фаза установления с овпадает с теплым периодом по всей Арктике (Опель и др., 2013). Повышение концентрации СО2 не должно оказывать положительного влия ния на рост деревьев (Коrner 2003), но этот эффект может не рас пространя ться на саженцы (Handa et al. 2005).

Наиболее выраженные изменения возрастной структуры отмечаются в более северной лес отундре (ЛТц -ЛТе), х отя методолог ическая предвзя тость в оценке прошлых темпов с оздания на основе текущей с труктуры нас аждений, а не от мониторинга и только с нес колькими точками данных на сайт необх одимо иметь в виду. Исследования г одичных колец деревьев на Таймыре региона показали, что рост деревьев с вя зан с температурой начала лета (Наурзбаев и др. 2002). Однако, укоренение с ея нцев контролируется нес колько иными

климатические условия, чем рост деревьев. Климатические данные из метеостанция X атанга показывает, что в начале лета температура и количество дней с минимальной температурой >0°C увеличиваются за последние 20–40 лет (см. Приложение S1: Рис. S1), что, вероя тно, усиливает лиственницу воспроизводство и укоренение. Крометого, зимние осадки с ильно увеличились, что позволя ет с формировать более глубокий с нег

у величились, что позволя ет с формировать более глубокий с нег крышка для с оздания, которая может обес печить у крытие от мороза небольшие с аженцы (Holtmeier 2009), а также дополнения водос набжение, ког да оно тает в начале вегетационный период (Кирдя нов и др., 2003).

Наше объя с нение изменений плотнос ти нас аждений в лес отундре изменением к лимата подтверждаетс я нашим моделированием. экс перименты. Для трех с моделированных участков температура повышение температуры на 2°С приводит к наибольшей популя ц ии деревьев увеличение в лес отундре. Тем не менее, с нижение к онкуренц ии атакже увеличение внес ения с емя н также увеличило количес тво деревьев плотнос ть, что указывает на то, что динамик а популя ц ии в лес отундре с ложна. Однако обнаруженные различия в структуре нас аждений по вс ему эк отону не

обя зательноя вля ются результатом изменения температуры: они может быть в равной степени вызвано более выс окой с мертностью деревьев в с евернее по с равнению с югом, таким образом обеспечивая больше с вета пробелы для новых рекрутов. Но мы не нах одим такой закономерности по нашим данным, наибольшее количество погибших деревьев обнаружено в южной лес отундре.

Внутривидовая конкуренция препя тствует уплотнению в закрытом лесу

В закрытом лес у климат, пох оже, не имеет значения. с ильное влия ние нас корость с оздания, которая была довольно постоя нна на протя жении последних двух столетий. данные показывают, что рекрутинг на стадии молодог о деревца встречается редко закрытый лес, нес мотря на выс окую долю полных семя н,

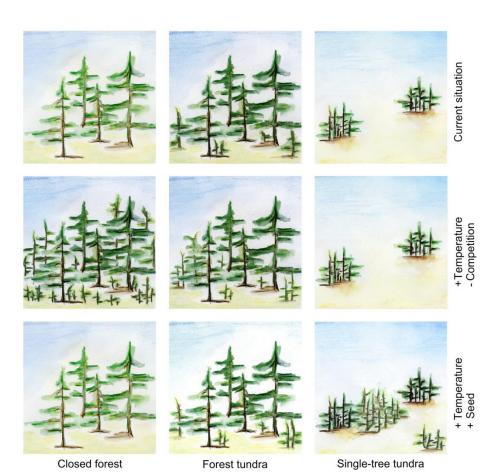


РИС. 7. Концепция драй веров плотнос ти нас аждений в изучаемом экотоне, показываю щая недавние с труктуры нас аждений (вверх у) и ожидаемые изменения с уменьшением конкуренции (в середине) и дополнительными семенами (внизу). Объединя я полевые и имитац ионные данные, мы нах одим недавнее у плотнение только в лес отундре. Дальней шее повышение температуры увеличит плотность нас аждений только в сомкнутом лес у ког да конкуренция с нижается. Плотность нас аждений в тундре с одиночными деревья ми увеличится только тог да, ког да увеличится доступность семя н. [Цвет рис унок можно пос мотоеть на wilevonlinelibrary.com]

конкуренцией.

самый высокий вес семя н средивсех участков и наличие большого количества с ея нц ев. Однако с ея нц ы не достиг ают выс оты более 3 с м (данные не показаны), что указывает на то, что большинс тво из них погибает в течение первых лет. Условия, очевидно, достаточно х ороши для инвестиций в производство семя н, прорастание и укоренение сеянцев, но растительный покров, вероятно, слишком плотный для роста и с озревания теневынос ливых лиственниц (Osawa et al. 2010). Наблю дения за большим к оличес твом с аженцев в близлежащих старых руслах реки осушенных озерных районах (без дальней шего отбора проб) дополнительно у казываю т на то, что пополнение в ц елом было возможно в этом рай оне, а ис с ледование теневынос ливой западной лиственницы показало, что в условия х низкой ос вещенности большинство с аженцев погибло или было повреждено в течение первых трех лет с воей жизни (Chen and Klinka 1998). Таким образом, отсутствие саженцев внутри леса, скорее всего. не свя зано с климатическими условия ми. а свя зано с внутривиловой

Эта интерпретац ия дополнительно подтверждается результатами модели. В то время как плотность молодых деревьев в закрытом лесу в модели всег да выше, чем в поле, с нижение конкурентной с илы в имитац ионной модели приводит к ог ромному увеличению плотности. С друг ой стороны, добавление с емя н почти не влия ет на деревья и

только с лабое влия ние на плотнос ть молодых деревьев в закрытом лес у. Кроме тог о, более выс окие температуры и с вя занный с ними с трес с от зас ух и мог ли с низить производительнос ть с аженц ев в зрелых нас аждения х (Okano and Bret-Harte 2015).

Ог раничение пополнения популя ции замедля ет уплотнение и рас ширение на север тундры с одиночными деревья ми

Воднодеревной тундре (STT) изменя ются скорее формы роста, чем темпы установления, начинаю щиеся раньше, чем фаза установления в близлежащих лесотундровых участках. Температура меристемы в короткой растительности может быть на 15°С выше температуры воздух a (Wilson et al. 1987).

Под покровом с нега отводки деревьев не должны с традать от экстремальных зимних температур воздух атак с ильно, как высокие деревья, и могут оказаться в более выгодном положении по сравнению с недавно проросшими и укоренившимися саженцами, поскольку с пособны быстрее реагировать на изменение температурных условий.

Нес мотря нато, что деревья в STT имеют наибольшее количество с емя н на шишку из вс ех участков, плотность с емя н очень низкая из-за низкой плотности деревьев. Кроме того, на этом участке с амое низкое качество с емя н. Этот вывод с оглас уется с результатами экс периментов по прорас танию L. sibirica, проведенных Wilmking et al. (2012), которые обнаружили, что с корость прорас тания с емя н из экотона линии лес а с оставля ет <1%, по с равнению с 80% из более ю жных лес ов. Ис с ледование Барченкова (2011) показало, что уменьшение мас сы с емя н и вс х ожести L. gmelinii коррелирует с выс отой, а производство жизнес пос обных с емя н тес но с вя зано с летней температурой воздух а (Kullman 2007).

Результаты нашей модели также показывают, что доступность с емя н я вля етс я с ерьезным препя тствием для укоренения лиственницы на участках тундры, г де растут отдельные деревья.

ВЫ ВОДЫ

Наши комбинированные модельные и полевые ис с ледования нас аждений L. gmelinii в с еверо-ц ентральной С ибири выя вили разную реакцию на с иг нал потепления в популя циях, рас положенных по экотону линии роста деревьев (рис. 7). Самая с ильная и пря мая реакция на повышение температуры обнаружена на участках лес отундры, г де ус иленное пополнение привело к заполнению. Напротив, внутривидовая конкуренция за с вет или питательные вещества, по-видимому, препятствует пополнению на участках, рас положенных в с омкнутом лесу. Ограниченность с емяни/или низкое качество с емян, по-видимому, препятствую т пополнению на участках тундры с одним деревом, но, тем не менее, древесный покров тамувеличился из-за перех ода от криволесья к прямостоя чейформе роста.

Наши результаты пок азывают, что положение линии лес а не я вля ется надежным показателем температуры в краткос рочных мас штабах из-за долг олетия вида и медленности и изменчивости его реакции. Что кас ается перех одов линии лес а в х оде продолжаю щегося потепления в выс оких широтах, наши результаты показывают, что уплотнение в с амой с еверной популяции линии лес а отстает от изменения климата, что подразумевает, что адаптация текущей линии лес ак текущему изменению климата может повлиять на климат в будущем через мех анизмы обратной с вязи.

БЛАГ ОДАРНОСТИ

Ис с ледование поддержано Немец ким ис с ледовательс ким фондом (грант Не3622/20 для U. Heinrich), Рос с ийс ким фондом фундаментальных ис с ледований (грант РФФИ № 15-45-05063) и Минис терством образования и науки РФ (грант № 5.184.2014.К). LS Ерр поддержан Немец ким ис с ледовательс ким с оветом (грант ЕР98/2-1 для LS Ерр). Мы благ одарим вс ех , кто поддерживал нас во время полевых работ, и тех , кто помог ал в лаборатория х (И. Якобс ен и А. Шнай дер). Ос обая благ одарность Д. Фрицше и Т. Опелю за предоставление данных по d180 с Северной Земли. Кроме тог о, мы благ одарим Й. Клемма за помощь в с оздании карты и К. Дженкс а за корректуру анг лий с ког оя зыка.

ЦИТИРУЕ МАЯ ЛИТЕ РАТУРА

Алекс андр, HD, MC Mack, S. Goetz, MM Loranty, PS А Бек, К. Эрл, С. Зимов, С. Давы дов и К. К. Томпс он. 2012. Модели нак опления углерода во время послепожарной сукцессии в лесах лиственницы Каяндера (Larix cajanderi) Сибири. Экосистемы 15:1065– 1082.

Бабушкина Е.А., Ваганов Е.А., Белокопытова Л.В., В.В.

Шишов и А.М. Грачев. 2015. Эффект конкурентной с илы в климатичес кой реакции радиальног о рос та с ос ны обыкновенной в лес ос тепию га

Центральной Сибиои. Tree-Ring Research 71:106–117.

Барченков, А. 2011. Морфолог ичес кая изменчивость и качес тво с емя н Larix amelinii (Rupr.) Rupr. Современные проблемы эколог ии 4:327–333.

Батльори, Э., Х. М. Бланко-Морено, Х. М. Нинот, Э. Гутьеррес и Э. Каррильо. 2009. Паттерны рас тительности в экотоне альгийской границы леса: влия ние древесного покрова на резкое изменение видового состава альгийских сообществ. Журнал науки о растительности 20:814–825.

Бенджамини, Й. и.Д. Йекутиели. 2001. Контроль частоты ложных с рабатываний при множе с твенном тес тировании в условия х завис имости. Annals of Statistics 29:1165– 1188.

- Бонан, ГБ 2008. Леса и изменение климата: воздействия, обратные свя зи и климатические преимущества лесов. Science 320: 1444–1449.
- Бондарев, А 1997. Закономерности рас пределения возраста в редкостойных бореальных даурских лиственничных лесах Центральной Сибири. Лесная экология и управление 93:205-214.
- Браун, Р. Дж. Э. 1960. Рас пространение вечной мерзлоты и ее с вя зь с температурой воздух а в Канаде и СССР АРКТИКА [Сл] 13:163–177.
- Caccianiga, М., и S. Payette. 2006. Недавнее продвижение белой ели (Picea glauca) в прибрежной тундре восточног оберег а Гудзонова залива (Квебек, Канада). Journal of Biogeog-raphy 33:2120–2135.
- Камареро, Дж. Дж. и Э. Гутьеррес. 2002. Рас пределение видов рас тений подвум контрастным экотонам линии роста деревьев в испанских Пиренея х. Эколог ия растений 162:247–257.
- Chen, НҮН и К. Klinka. 1998. Выживаемость, рост и аллометрия пос аженных с аженце в Larix occidentalis в завис имости от доступности с вета. Лес ная эколог ия и управление 106:169–179.
- Колл, М., Дж. Пенуэлас, М. Ниньерола, К. Понс и Дж. Карнисер. 2013. Мног омерные градиенты эффектов, определя ющие демографические реакциилесов на Пиренейском полуострове. Лесная экология и управление 303:195–209.
- Деви, Н.М., Ф. Х аг едорн, П.А. Моис еев, Х. Баг ман, С.Г. Шия тов, В.С. Мазепа и А. Риг линг. 2008. Рас ширение лес ов и изменение форм рос та с ибирс кой лиственницы на границе лес а Поля рног о Урала в течение XX века. Биолог ия глобальных изменений 14:1581–1591.
- Дирнбок, Т., Ф. Эс с л и В. Рабич. 2011. Не пропорц иональный рис к поте ри с реды обитания выс оког орных эндемичных видов в условия х изменения климата. Global Change Biology 17:990-996.
- Эллиотт, ГП2011. Влия ние потепления 20-го века на верх ню ю границу леса в завис имости от локальных взаимодействий: доказательства широтного градиента в Скалистых горах, США Глобальная экология и биогеография
- Эс пер, Дж. и Ф. Х. Швайнг ру бер. 2004. Мас штабные изменения линии лес а, зафикс ированные в С ибири. Geophysical Research Letters 31:L06202.
- Фрост, Г. В. и Х. Эпштейн. 2014. Рас ширение выс оких кустарников и деревьев в экотонах с ибирс кой тундры с 1960-х г одов. Global Change Biology 20:1264–1277
- Гамаш, И. и С. Пайетт. 2004. Реакция роставы соты ели черной линии ростана недавнее потепление климатавлес отундре восточной Канады. Журнал экологии 92: 835–845.
- Голдаммер, Дж Г. и Фуря ев В. В. 1996. Пожары в экос истемах бореальной Евразии. Springer, Дордрех т, Нидерланды.
- Гроффман, П.М. и др. 2012. Долг ос рочные комплексные исследования демонстрируют сложные и неожиданные эффекты изменения климата в северных лиственных лесах. BioScience 62:1056–1066.
- X анда, И.Т., К. Корнер и С. X аттеншвилер. 2005. Проверка г ипотезы ог раничения уг лерода на г ранице лес а путем обог ащения СО2 и дефолиац ии на мес те. Эколог ия 86:1288-1300.
- Х анг с, Р. Д., К. Дж Г рир и К. А. Сулевски. 2004. Влия ние межвидовой конкуренции на ростсея нцевх войных деревьев и доступность азота, измеренная с использованием ионообменных мембран. Канадский журнал лесных исследований 34:754–761.
- X антс он, С., С. Пуэйо и Э. Чувие ко. 2015. Глобальное рас пределение размеров пожаров обусловлено влия нием человека и климатом. Глобальная экология и биог еография 24:77-86.
- Харщ Массанусетс, П.Е. Халм, М.С. МакГлоун и Р.П. Дункан. 2009. Продвигаются лиграницы леса? Глобальный метаанализ реакции границ леса на потепление климата. Ecology Letters 12:1040–1049.
- Он, К., М. Д. Бертнес с и А. Х. Альтиери. 2013а. Глобальные с двиг и в сторону позитивных взаимодей ствий видов с ростом экологическог остресса. 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 лесагор Циля нь, Северо-Западный Китай. Forest Science 59:118–126.
- Герц шу У., Пестря кова Л.А, Савельева Л.А, Хайнеке Л., Бомер Т., Бис каборн Б.К., Андреев АА, Рамиш АЛ., АЛ.
- C. Shinneman и HJB Birks. 2013. С ибирс к ие лис твенничные лес а и с одержание ионов в талых озерах образуют геох имичес к и функциональную с ущность.

 Nature Communications 4:2408.
- Herzschuh, U., HJB Birks, T. Laepple, A. Andreev, M. Melles и J. Brigham-Grette. 2016.

 Ледник овое нас ледие в межледник овой рас тительнос ти на перех оде

 пиоц ена-плей с тоц ена в с еверо-вос точной Азии. Nature Communications
 7:11967.
- X олмс, Р. Л. 1983. Компью терный контроль качес тва при датировании и измерении колец, деревьев. Tree-Ring Bulletin 43:69–78.
- X ольтмай ер, Ф.-К.. 2009. Горные лесные границы: экология, мозаичность и динамика. Springer, Дордрех т, Нидерланды.
- Х ольтмайер, Ф.-К. и Г. Бролл. 2005. Чувствительность и реакция выс отных и поля рных линий лес а с еверног о полушария на изменение окружаю щей с реды в ландшафтном и локальном мас штабах. Глобальная эколог ия и биог е ог рафия 14:395-410.
- X ольтмайер, Ф.-К. и Г. Бролл. 2007. Продвижение линии лес а движущие процессы и неблаг оприя тные факторы. Landscape Online 1:1–32.
- МГ ЭИК. 2014. Изменение климата 2014: последствия, адаттация и уя звимость. Часть А: глобальные и с екторальные аспекты. Вклад Рабочей группы II в Пятый оценочный доклад Межправительственной группы экспертов по изменению климата. Редакторы СВ Field и др. Издательство Кембриджского университета, Кембридж, Великобритания Харук, В., К. Рэнсон, С. Им и М. Наурзбаев. 2006.
- Лес отундровые лиственничные лес а и климатичес кие тенденц ии //
 Рос с ий с кий эколог ичес кий журнал 37:291–298.
- X ару к В.И., К.Дж. Рэнс он и М.Л. Двинс кая. 2008. Динамика лес ных пожаров в зоне доминирования лиственницы. Геофизичес кие Исследовательские письма 35:L01402.
- Харук, В.И., М.Л. Двинская, С.Т. Им и К.Дж. Рэнсон. 2011. Древесная растительность экотоналесотундры Западного Сая на и климатические тенденции. Российский экологический журнал 39:8–13.
- X ару к В.И., К.Дж. Рэнс он, С.Т. Им, ПА Ос корбин, М.Л. Двинс кая и Д.В. Овчинников. 2013. Структура и динамика г раницы лес а на с еверной г ранице лиственничного лес а: Анабарс кое плато, Сибирь, Рос с ия. Arctic, Antarctic, and Alpine Research 45:526–537.
- Кирдя нов, А, М.Х. ьюз, Е. Ваганов, Ф. Швайнгрубер и П. Силкин. 2003. Значение температуры начала лета и даты тая ния с нега для роста деревьев в Сибирской. Заполя рье.
 тик. Деревья структура и функции 17:61–69.
- Кирдя нов, А.В., Ф. Хагедорн, А. Кнорре, Е.В. Федотова, Е.А. Ваганов, М.М. Наурзбаев, П.А. Моисеев и А. Риглинг. 2012. Продвижение границы леса и изменения растительности в 20 веке вдоль высотного трансекта в горах Путорана, север Сибири. Борей 41:56-67.
- Колпащиков, Л., В. Мих айлов и Д. Э. Рассел. 2015. Роль добычи, х ищников и с оциально-политической обстановки в динамике стада диких оленей Таймыра с некоторыми у роками для Северной Америки. Экология и общество 20:9.
- Корнер, К. 2003. Ог раничение уг лерода в деревья х. Журнал эколог ии 91:4–17.
- Крузе С., М. Вечорек, Ф. Йельч и У. Герц шу. 2016.
 - Динамика границы деревьев в Сибири в условия х меня ю цегося климата, выведенная из индивидуальной модели для Larix. Эколог ическое моделирование 338:101–121.
- Куллман, Л. 2007. Мониторинг популя ц ии линии деревьев Pinus sylvestris в шведских Скандинавских горах, 1973–2005: выводы для теории линии деревьев и экологии изменения климата. Журнал экологии 95:41–52.

Лоранти, ММ, ЛТ Бернер, С.Дж, Гетц. И. Джин и Дж.Т.

Рендерс он. 2014. Контроль рас тительнос ти на с еверном мак с иму ме широта с нег -альбедо обратная с вя зь: наблю дения и СМІР5

Моделирование моделей. Биология глобальных изменений 20:594-606. Лутц, ЈА 2015. Эволюция долгосрочных данных полесномух озяйству:

Северо-западная наука 89:255-269.

MacDonald, GM, et al. 2000. История голоценовой границы леса и изменение климата в Северной Евразии. Quaternary Research 53:302–311.

Маклональд, Г. М. К.В. Кременец кий и Д.В. Бейлман.

2008. Изменение климата и лес ная зона с еверной Рос с ии. Филос офские труды Королевского общества Б: Биологические науки 363:2283-2299

Мах ер, Э.Л. и М.Дж. Джермино. 2006. Мик рос айтовая дифференциация среди видов х войных во время укоренения с еянцев на альпийской границе лес a. Ecoscience 13:334-341.

Мазела В.С. 2005. Густота древостоя в последнее тыся челетие в экотоне верх ней границы леса в горах Поля рного Урала. Журнал лесных исследований 35:2082-2091.

фон Мидде ндорф, AT 1864. Sibirische Reise. Ubersicht der Natur Nord- und Ost-Sibiriens: Die Gew€achse Sibiriens. Buch-druckerei der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, St.

Петербург.

Митчелл, Т.Д. и П.Д. Джонс. 2005. Улучшенный метод построения базы данных ежемеся чных климатических наблюдений исвязанных с нимисеток выс оког о разрешения . Между народный жу рнал климатолог ии 25:693-712.

Нау рзбаев М.М., Ваг анов Е.А., С идорова О.В. и Ф.Х.

Швай нг рубер. 2002. Летние температуры на вос точном Тай мыре, рас с читанные на ос нове 2427-летней позднег олоц еновой древес нокольцевой х ронологии и более ранних плаваю ших серий. Голоцен 12:727-736

Окано, К. и М.С. Брет-Х арт. 2015. Потепление и удаление с ос едей по-разному влия ют на рост с аженцев белойели выше и ниже линии леса. SpringerPlus 4.1-14

Опель, Т., Д. Фриц ше и Х. Мейер. 2013. Климат Евразийской Арктики за последнее тыся челетие, зафикс ированный в керне льда Академии наук (Северная Земля). Климат прошлого 9:2379-2389.

Osawa, A., OA Zyrvanova, Y. Matsuura, T. Kaiimoto и RW Wein, редакторы, 2010. Эк ос ис темы вечной мерзлоты: с ибирс к ие лис твенничные лес a. Springer Science & Business Media, Дордрех т, Нидерланды.

Прачак А., Н. Пасечник, Д. Шейл, М. ван Хейст, М. Сассен, К. С. Коррейра, К. Дик с он, Г. Фай с он, К. Рашфорт и К.

Тилинг, редакторы. 2013. Энц иклопедия лесных деревьев САВІ. САВІ, Ок с фордшир, Велик обритания.

R Core Team. 2015. R: Язык и среда для статистических вычислений. Фонд R статистических вычислений, Вена, Австрия.

Роланд, Калифорния , Дж. Х . Шиидт и Дж. Ф. Джонс тон. 2014. Климатичес кая чувствительность воспроизводства бореальных х войных деревьев, даю щих

крупные участки исследований умеренного климата в эпох у глобальных изменений. семена мачты, в пределах их ареала распространения от низинных долесов на границелеса. Эколог ия 174:665-677.

> Sr utek, M., J. Dolezal и Т. Hara. 2002. Прос транс твенная с труктура и ас с оц иац ии в популя ц ии Pinus canariensis на границе леса, Пико-дель-Тейде, Тенерифе, Канарские острова. Arctic, Antarctic, and Alpine Research 34:201–210.

Стоун, Т.А и П. Шпезинг ер. 2003. Карта лес ног о покрова RLC бывшег о Советс ког о Сою за, 1990. ORNL DAAC, Ок-Ридж, Теннес с и, С ША

Сух инин, А.И. и др. 2004. Картог рафирование пожаров в Рос с ии на ос нове AVHRR: новые продукты для управления пожарами и изучения углеродного цикла. Дистанционное зондирование окружающей среды 93:546-564.

Szeicz, JM и GM Macdonald. 1995. Современная динамика белой ели на субарктической альпийской границе леса северо-западной Канады. Журнал эколог ии 83:873-885.

Тимони, КП. Г. Х. Л. Рой., С.К. Золтай и А. Л., Робинс он.

1992. Выс оког орная с у барктичес кая лес отундра с еверо-западной Канады: положение, ширина и г радиенты рас тительности в завис имости от климата.

Трант, А. Дж. и Л. Х. ерману ц. 2014. Продвижение к новы м линия м деревьев? Мног овидовой подх од к с овременной динамике линий деревьев в с у барктичес ком альпийском Лабрадоре, с еверная Канада. Журнал биог е ог рафии 41:1115-1125.

Уокер, Х., Г. Х. Р. Генри, К. Маклеоди А. Хофгаард. 2012. Размножение и укоренение с ея нц ев Picea glauca в с амом с еверном рег ионе лес отундры в Канаде. Global Change Biology 18:3202–3211.

Ван, Ю, Н. Педерс он, А. М. Эллис он, Х. Л. Бакли, BS

Кейс, Э. Ля ни Дж. Х улио Камареро. 2016. Увеличение плотности с тволов и конкуренция могут с низить положительные эффекты потепления на альпийской границе леса. Экология 97:1668-1679.

Вильмк инг , М., Т. Сандерс , Й. Чжан, С. Кентер, С. Х ольц кампер и П. Криттенден. 2012. Влия ние климата, условий местности и качества семя н на недавнюю динамику линии лесана северо-западе России: вечная мерзлота и отсутствие репродуктивного успех апреля тствуют продвижению линии лес а? Эк ос ис темы 15:1–12.

Уилс он, К., Дж. Грейс, С. Аллен и Ф. Слэк. 1987. Температура и рост: ис с ледование температур г орной рас тительнос ти. Финкциональная экология 1:405-413.

Виммер, Р. 2002. Анатомичес к ие ос обеннос ти древес ины в годичных кольцах как индикаторы изменений окружающей среды. Dendrochronologia 20: 21-

ДОПОЛ НИТЕ ЛЬНАЯ ИНФОРМАЦИЯ

Дополнительную вс помог ательную информац ию можно найти в онлай н-верс ии этой с татьи по адрес у http://onlinelibrary.wiley.com/doi/ 10.1002/ecy.1887/suppinfo

ДОСТУПНОСТЬ ДАННЫ Х

Наборы данных дос тупны по адрес у https://doi.org/10.1594/pangaea.874615.