

Федеральное государственное бюджетное  
учреждение науки  
Институт мониторинга климатических  
и экологических систем  
Сибирского отделения Российской академия наук

На правах рукописи



Филимонова Елена Олеговна

СТРУКТУРА НАСАЖДЕНИЙ КЕДРА СИБИРСКОГО (*PINUS SIBIRICA*  
DU TOUR) В ЛЕСОТУНДРОВОМ ЭКОТОНЕ СЕВЕРО-ЧУЙСКОГО ХРЕБТА  
(ЦЕНТРАЛЬНЫЙ АЛТАЙ)

03.02.08 – Экология (биология)

Диссертация  
на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель:  
доктор биологических наук,  
старший научный сотрудник  
Тимошок Елена Евгеньевна

Томск – 2014

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	3
Глава 1. Эколого-биологические особенности кедра сибирского в пределах ареала и изученность насаждений в лесотундровом экотоне (литературный обзор).....	8
1.1. Эколого-биологические особенности кедра сибирского.....	8
1.2. Современные исследования в лесотундровом экотоне.....	12
Глава 2. Краткий очерк природных условий района исследований.....	20
Глава 3. Объекты, материалы и методики исследований.....	33
Глава 4. Экологические формы кедра сибирского в лесотундровом экотоне.....	49
4.1. Стволовая форма.....	49
4.2. Кустовидная форма.....	59
4.3. Стланиковая форма.....	63
4.4. Распространение экологических форм.....	69
Глава 5. Плотность и возрастная структура кедровых насаждений в лесотундровом экотоне Северо-Чуйского хребта.....	72
5.1. Долина р. Актру.....	72
5.2. Долина р. Корумду.....	89
5.3. Водораздел рек Актру – Ян-Карасу.....	93
Глава 6. Динамика семеношения кедра сибирского в лесотундровом экотоне.....	98
Выводы.....	115
Список использованной литературы.....	118

## ВВЕДЕНИЕ

### **Актуальность.**

В последние десятилетия, в связи с глобальным потеплением климата, актуальным является изучение реакции видов деревьев на его изменения. Зоной, где реакция деревьев на изменения климата наиболее выражена, является лесотундровый экотон (Sturm et.al., 2001; Holtmeier, 2003; Kullman, 2003; Шиятов и др., 2001, 2005).

По данным Межправительственной группы экспертов по изменению климата (МГЭИК) наиболее интенсивное глобальное потепление на Земле зафиксировано с 1976 г. (IPCC, 2007). Скорость повышения температуры за последние 30 лет период составила для Земного шара около  $0,2^{\circ}\text{C}/10$  лет, для России – около  $0,4^{\circ}\text{C}/10$  лет (Оценочный доклад..., 2008). На территории Алтая температура в этот период увеличилась на  $0,5^{\circ}\text{C}$  за 10 лет (Изменение климата..., 2011; Харламова, 2012; Гармс, Сухова, 2012). В период потепления наблюдался внутривековой влажный период (с 1986 по 2002 гг.). В настоящее время отмечается период пониженного увлажнения (Харламова, 2010, 2012).

Особенности заселения лесотундрового экотона и движение границ распространения деревьев в условиях современного потепления климата изучались многими исследователями в разных регионах мира: в Северной Америке (Ives, Hansen-Bristow, 1983; Holtmeier, 1999, 2003; Mellmann-Brown, 2002, 2005), Северной (Tasanen et al., 1998; Juntunen et al., 2002; Holtmeier et al., 2003; Kullman, 2004, 2005, 2007, 2010; Holtmeier, Broll, 2007; Öberg, Kullman, 2011) и Центральной Европе (Holtmeier, 1995; Dullinder et al., 2003, 2004).

На территории России основные работы по этой тематике, а также изучение структуры насаждений в экотоне проведены на Урале (Шиятов, 1981, 2000, 2009; Капралов и др., 2006, 2007; Моисеев и др., 2004, 2008, 2010а; 2011; Шиятов, Мазепа, 2007; Григорьев, 2011; Григорьев и др., 2012). Единичные работы посвящены изучению этих проблем на Кавказе (Акатов, 2009, 2010) и Западном Саяне (Харук и др., 2008; Двинская, 2011).

В имеющихся литературных данных для Горного Алтая приводятся лишь сведения о том, что кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour) формирует верхнюю границу леса в Центральном Алтае (Сапожников, 1901, 1912; Крылов, 1931; Тронов, 1939; Куминова, 1960). Единичные работы посвящены изучению экологических форм кедра на верхнем пределе его распространения на Семинском хребте (Хуторной, 2000; Хуторной и др., 2001).

Исследований особенностей распространения кедра, формирования разных экологических форм, динамики плотности и структуры насаждений, особенностей семеношения кедра сибирского в лесотундровом экотоне Северо-Чуйского хребта (Центральный Алтай) ранее не проводилось.

Актуальность работы подтверждена участием автора в качестве исполнителя в следующих проектах: грант РФФИ №13-05-00762, Госконтракт Министерства образования и науки РФ №02.444.11.7306, НИР Минобрнауки РФ госсоглашение № 8345 от 17.08.2012 по ФЦП “Кадры”, Интеграционный проект СО РАН №56, проект Президиума РАН №4.2, Программы фундаментальных исследований проектов СО РАН VII.63.1.4, VIII.77.1.3.

#### **Цель и задачи исследования.**

Целью работы является анализ структуры насаждений кедра сибирского в лесотундровом экотоне Северо-Чуйского хребта (Центральный Алтай).

Исходя из этого были поставлены следующие задачи:

- выявить особенности распространения кедра сибирского в лесотундровом экотоне;
- описать разнообразие и морфологические особенности его экологических форм;
- проанализировать плотность кедровых насаждений и ее динамику;
- проанализировать возрастную структуру кедровых насаждений;
- изучить динамику границ распространения кедра в период современного потепления климата;
- изучить особенности семеношения в лесотундровом экотоне.

### **Научная новизна работы.**

Впервые для Центрального Алтая на примере Северо-Чуйского хребта, установлены границы и особенности распространения кедр сибирского в лесотундровом экотоне на высотах 2235–2475 м над ур. м. Описаны морфологические особенности стволовой, кустовидной и стланиковой экологических форм. Проанализирована плотность кедровых насаждений, ее динамика и возрастная структура на разных абсолютных высотах, склонах разной ориентации и крутизны. Выявлены условия, благоприятные для заселения экотона кедром в период современного потепления климата. Впервые установлена абсолютная высота верхней «репродуктивной границы» кедр сибирского.

### **Положения, выносимые на защиту.**

1. В лесотундровом экотоне Северо-Чуйского хребта кедр сибирский представлен тремя экологическими формами: стволовой, кустовидной и стланиковой. Особи стволовой формы преобладают, только у них отмечено семеношение.

2. В период современного потепления климата молодые особи кедр активнее заселяются на западно-северо-западных склонах долин Северо-Чуйского хребта, чем на восточно-юго-восточных, что связано с более высокой увлажненностью первых по сравнению со вторыми.

3. В последние десятилетия кедр сибирский в лесотундровом экотоне Северо-Чуйского хребта стабильно закладывает шишки; его современная верхняя «репродуктивная граница» проходит на высоте 2390 м над ур. м.

### **Теоретическая и практическая значимость.**

Изучение структуры насаждений и динамики возобновления кедр сибирского в условиях лесотундрового экотона Северо-Чуйского хребта дает возможность прогнозировать дальнейшее изменение положения границ его распространения в связи с изменениями климата. Выявление особенностей формирования разных экологических форм и особенностей семеношения кедр в условиях экотона могут быть использованы для оценки и выявления механизмов устойчивости его насаждений в экстремальных условиях среды. Система

постоянных пробных площадей и трансект может использоваться для комплексного мониторинга роста и развития кедр, динамики подроста, семеношения, изменения возрастной структуры насаждений, а также – движения границ его распространения. Фотографии экотонных насаждений кедр в модельных бассейнах Актру, Корумду и на водоразделе рек Актру – Ян-Карасу послужат основой для создания архива и дальнейшего анализа изменений, происходящих в экотоне, методом сравнения изображений.

### **Апробация работы.**

Основные положения докладывались и обсуждались на 9 научных мероприятиях: VI Сибирском совещании по климатологическому мониторингу (Томск, 2005), International conference of environmental observation, modeling and informational systems «ENVIROMIS-2006» (Томск, 2006), V Международном симпозиуме «Контроль и реабилитация окружающей среды» (Томск, 2006), VII Сибирском совещании по климатологическому мониторингу (Томск, 2007), Международной научной конференции «Региональный отклик окружающей среды на глобальные изменения в Северо-Восточной и Центральной Азии» (Иркутск, 2012), VIII Всероссийском симпозиуме «Контроль окружающей среды и климата: КОСК-2012» (Томск, 2012), Международной научно-практической конференции «Климатология и гляциология Сибири» (Томск, 2012), X Сибирском совещании по климатологическому мониторингу (Томск, 2013), International conference and early career scientists school on environmental observations, modeling and information systems «ENVIROMIS-2014».

### **Публикации.**

Основные результаты диссертационной работы достаточно полно отражены в 16 публикациях, в том числе 2 статьи, в журналах, которые включены в перечень российских рецензируемых научных изданий, рекомендованных Высшей аттестационной комиссией при Министерстве образования и науки Российской Федерации для опубликования основных научных результатов диссертаций, 14 публикациях в материалах международных и всероссийских

научных конференций

**Личный вклад автора.**

Анализ литературных источников, постановка цели и задач исследований, сбор и камеральная обработка полевого материала, обработка и анализ полученных данных, обобщение результатов и формулировка выводов осуществлялись автором лично, или при его непосредственном участии. В большинстве публикаций личный вклад автора является основным.

**Структура и объем работы.** Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов и списка литературы. Работа изложена на 136 страницах машинописного текста, иллюстрирована 24 таблицами, 29 рисунками и фотографиями. Список литературы включает 197 источников, в том числе 31 работа на иностранных языках.

**Благодарности.** Автор выражает благодарность своему научному руководителю, заведующей лабораторией динамики и устойчивости экосистем ИМКЭС СО РАН доктору биологических наук Елене Евгеньевне Тимошок за ценные рекомендации и консультации при написании работы, сотрудникам лаборатории к.б.н. Савчуку Д.А., к.б.н. Бочарову А.Ю., к.б.н. Николаевой С.А., к.б.н. Диркс М.Н., Скороходову С.Н. за помощь в сборе и обработке материала и всестороннюю поддержку.

## Глава 1. ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КЕДРА СИБИРСКОГО В ПРЕДЕЛАХ АРЕАЛА И ИЗУЧЕННОСТЬ НАСАЖДЕНИЙ В ЛЕСОТУНДРОВОМ ЭКОТОНЕ (ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР)

### 1.1 Эколого-биологические особенности кедра сибирского

В настоящее время кедр сибирский – сосна кедровая сибирская (*Pinus sibirica*) широко распространен как в равнинных лесах Западной Сибири, в Предуралье, так и в лесах гор Южной Сибири (Крылов, 1961). Его ареал простирается с запада на восток от низовий Вычегды до Алданского нагорья, что по прямой составляет около 4500 км, с севера на юг от Игарки в низовьях Енисея до верховий Орхона в Монголии – 2700 км (Поварницын, 1944; Крылов и др., 1983).

Кедр сибирский являясь малотребовательным к теплу, имеет обширный ареал и произрастает далеко на севере и высоко в горах (Поварницын, 1944). Распространение его в районах с ограниченным вегетационным и безморозным периодами свидетельствует о его холодостойкости и морозостойкости (Поликарпов и др., 1986). По отношению к свету в молодом возрасте кедр теневынослив, в зрелом – светолюбив (Поварницын, 1944; Иванова, 1958; Кирсанов, 1970). Он не произрастает в районах, где среднегодовая влажность воздуха ниже 60 % (Крылов и др., 1958), так как влажность воздуха для него важнее, чем влажность почвы (Попов, 1959; Лебединова, 1962).

В пределах своего естественного ареала он встречается на самых разнообразных типах почв, но предпочитает суглинистые и супесчаные, достаточно увлажненные и хорошо дренированные плодородные почвы (Галазий, 1954; Игнатенко, 1988). В горах кедр растет на каменистых склонах, супесчаных, суглинистых, щебенистых и темно-бурых почвах, почвах с вечной мерзлотой и разнообразным составом пород: гранитах, гнейсах, хлоритовых сланцах, диоритах (Иванова, 1958; Крылов и др., 1983). Произрастая на каменистых и многолетних мерзлых почвах, кедр способен образовывать придаточные корни (Иванова, 1958), которые не соприкасаются с длительномерзлотными грунтами (Дадыкин, 1952). Но из-за развития поверхностной корневой системы кедр подвержен ветровалу

(Поварницын, 1944).

Площадь района экологического оптимума кедра по сравнению с площадью его ареала невелика. По мнению Г.В. Крылова (1961) оптимум соотношения атмосферного тепла и влаги проходит по низкогорным районам Западного Саяна и Северо-Восточного Алтая. В низкогорьях Алтая, для которых характерно годовое количество осадков более 800 мм и сумма температур выше 10° С около 1700–1800°С, на высоте 300–600 м над ур. м. (в нижнем черневом подпоясе) произрастают максимальные по высоте (до 35 м) и возрасту (до 800 лет) деревья (Крылов и др., 1983).

Кедр сибирский на большей части своего ареала является прямостоячим деревом. В равнинных и горных лесах крона в молодом возрасте яйцевидная, пирамидальная с острой верхушкой, позднее узкоцилиндрическая или эллиптическая, часто многовершинная, при сильной освещенности широкая с округлой вершиной, начинающаяся от земли (Иванова, 1958; Крылов и др., 1983). В коренных лесах верхней части горнолесного пояса Северо-Чуйского хребта крона кедра меняется от узко-яйцевидной (почти цилиндрической) у молодых особей до грушевидной у старых (Тимошок и др., 2009а).

На верхнем пределе своего распространения в горах многие виды хвойных деревьев образуют кустовидные и стланиковые формы. Переходное состояние между жизненной формой дерева и кустарника, в котором находятся разные виды деревьев на границе экологических ареалов, отмечалось многими исследователями (Серебряков, 1962; Крылова, 1964; Сукачев, 1983; Горчаковский, Шиятов, 1985).

При описании формы деревьев, сходной с кустарником, у хвойных разными исследователями упоминаются разные термины: кустистая и кустарниковая формы у пихты (Литвинов, 1926; Поляков, 1931; Крылова, 1964; Нухимовская, 1974), кустовидная и кустовая у разных видов хвойных (Горчаковский, Шиятов, 1985), «shrublike form» – кустоподобная (Schweingruber, 1996). Формирование кустовидных форм у кедра сибирского отмечалось на Северо-Восточном Алтае на высотах 2000–2100 м над ур. м. (Воробьев, 1967). Образование стланиковых форм

отмечено у ели (Литвинов, 1926; Лыпа, 1944), пихты (Литвинов, 1926; Поляков, 1931; Корчагин, 1936; Нухимовская 1974), лиственницы (Литвинов, 1926; Мазепа, Дэви, 2007; Devi et al., 2008). Кедр сибирский образует стланиковые формы в горах Урала (Горчаковский, 1975), Восточной Сибири (Галазий, 1954), Западного Саяна (Горошкевич, Кустова, 2002), Семинского хребта Центрального Алтая (Хуторной, 2000; Хуторной и др., 2001).

На верхней границе леса в условиях Урала хвойные деревья (*Larix sibirica* Ledeb., *Abies sibirica* Ledeb., *Picea obovata* Ledeb.) разных форм, при изменении климатических условий, могут переходить в другие формы роста (Горчаковский, Шиятов, 1985). Так, стланиковая форма, за счет роста нескольких вертикальных стволиков, переходит в кустовидную, а затем при активном росте одного стволика – в стволовую. И, наоборот, при усыхании или отламывании вертикального ствола, стволовая форма может переходить в кустовидную, кустовидная – в стланиковую.

Как отмечали многие авторы (Некрасова, 1961; Ирошников, 1963а, 1963б, 1982; Крылов и др., 1983 и др.), наиболее характерной чертой семеношения кедра сибирского является неравномерность урожаев по величине и качеству, годам и этапам онтогенеза в разных экологических условиях. Погодичная изменчивость семеношения определяется в основном не заложением зачатков, а их преждевременным опадом, величина которого повышается с увеличением абсолютной высоты (Некрасова, 1972; Воробьев и др., 1989).

Семеношение кедра сибирского в таежных кедровниках на Урале начинается в 50–70 лет (Соловьев, 1955; Некрасова, 1972), в Западном и Восточном Саяне в одновозрастных древостоях в 25–70 лет и в разновозрастных в 70–120 лет (Ирошников, 1963в; Семечкин, 2002), в Северо-Восточном Алтае в лесах нижней и средней частей горно-лесного пояса – в 70–80 лет (Щербакова, 1963; Воробьев, Перцев, 1966), в высокогорных сомкнутых лесах Центрального Алтая (Северо-Чуйский хребет) – 90–130 лет и на открытых хорошо освещенных участках – в 30–50 лет (Тимошок и др., 2009а).

Зачатки женских шишек у кедра закладываются в середине июля в

предгорьях Западного Саяна (Николаева, 1965) и Северо-Восточного Алтая (Воробьев, 1974), в конце июля – в горно-таежном и в середине августа – в субальпийском поясе Западного и Восточного Саяна (Ирошников, 1963а, 1963б). То есть, чем выше абсолютная высота, тем позже происходит заложение шишек.

По данным Т.П. Некрасовой (1972) «цветение» кедра наступает в конце мая – начале июня в равнинных лесах Западной Сибири, И.В. Семечкина и др. (1985) в середине июня – в низкогорьях и в середине июля – в высокогорьях гор Южной Сибири.

Опад зрелых шишек начинается с конца августа в равнинных лесах Западной Сибири (Некрасова, 1961), с середины августа и завершается в первой половине октября в низкогорных районах Западного Саяна. В экстремальных условиях – на верхнем пределе произрастания кедра часто большая часть шишек зимует на дереве и опадает лишь весной (Кедровые леса Сибири, 1985).

В оптимальных условиях произрастания на ветке кедра образуется по 1-5 шишек, в единичных случаях – по 7–10 шишек. Длина шишек колеблется от 3 до 13 см, среднее значение – 6 см, ширина – от 3 до 8 см, в среднем – 5 см. Число развитых семян в шишке варьирует от 30 до 150 шт. и в среднем составляет – 80 шт. (Ирошников, 1985). Число семян зависит от длины и формы шишки (Ирошников, 1963а). В черневом подпоясе (450–670 м над ур. м.) Северо-Восточного Алтая число семян в шишке составляет в среднем 66 шт., в горно-таежном (1250–1650 м) – 68 шт., в субальпийском (1850–1950 м) – 83 шт. (Воробьев, 1974).

На основе анализа динамики половой репродукции кедра в высокогорных кедровниках Семинского хребта на высотах 1810–2000 м над ур. м., Д.А. Савчуком и С.А. Николаевой (2008) установлено, что за период с 1920 по 1995 гг. у деревьев закладывалось в среднем 1,4 шишки на побег, из которых созревало 0,3. Величина суммарного опада за этот период составляла 78 %.

По данным А.И. Земляного и В.И. Барановского (2007) в условиях субальпийского пояса Семинского хребта (1900 м над ур. м.) у кедра отмечается устойчивое семеношение, происходящее благодаря способности кедра к

ускоренному прохождению этапов половой репродукции за короткий вегетационный сезон.

Эндосперм и зародыш семян кедра в низкогорных районах Алтая обычно достигают полного развития к середине августа (Ирошников, 1985). В высокогорном поясе Западного Саяна формирование семян происходит, как правило, при недостаточной теплообеспеченности, что зачастую приводит к недоразвитости эндосперма и особенно зародыша (Ирошников, 1974).

В высокогорных коренных лесах Северо-Чуйского хребта на высотах 2150–2300 м над ур. м. «цветение» и опыление кедра начинается в конце июня – начале июля, при этом сокращается продолжительность всех этапов репродуктивного процесса («цветения» микростробиллов, опыления, оплодотворения и созревания шишек) в течение вегетационного сезона (Тимошок и др., 2008б).

Таким образом, исследование семеношения кедра проводилось в основном в низкогорных районах Алтая и Саян. В литературе недостаточно освещены вопросы семеношения кедра сибирского в условиях лесотундрового экотона. Изучение особенностей семеношения кедра на верхнем пределе распространения представляет особый интерес, так как здесь его реакция на изменения климата наиболее выражена.

## 1.2. Современные исследования в лесотундровом экотоне

Под лесотундровым экотонном – экотонном верхней границы древесной растительности мы вслед за другими исследователями (Körner, 1999; Шиятов и др., 2005) понимаем переходный пояс растительности в горах между верхней границей сомкнутых лесов и верхней границей распространения отдельных деревьев в высокогорной тундре. Экотон является полосой, ширина которой может быть различна, но в большинстве случаев она уже, чем граничащие с нею территориальные единицы (Александрова, 1969; Ниценко, 1973; Одум, 1975).

В лесотундровом экотоне в Альпах (Schröter, 1926) и на Урале (Горчаковский, Шиятов, 1985) выделено несколько категорий верхней границы леса: верхняя граница сплошных лесов, островных мелколесий, групп деревьев и

отдельных деревьев. Все границы очень извилисты.

Верхняя граница сплошных лесов проходит по границе сомкнутых лесных фитоценозов, образующих более или менее сплошные лесные массивы.

Верхняя граница редколесий (островных мелколесий) – линия контакта между самыми верхними лесными фитоценозами и примыкающими к ним нелесными.

Верхняя граница групп деревьев (редин) – линия, соединяющая самые верхние местонахождения отдельных деревьев или их небольших групп, а также появившийся под их кронами подрост.

Верхняя граница отдельных деревьев представляет собой линию, соединяющую самые верхние пункты произрастания отдельных деревьев (стволовой, кустовидной или стланиковой формы роста).

Верхняя граница леса, чутко реагирующая на изменения условий среды и имеющая важное индикаторное значение (Горчаковский, Шиятов, 1985), представляет огромный интерес в мировой науке. Отклик растительности в горах на изменения климата изучены в США, Швеции, Финляндии, Австрии, Испании и др.

В США В начале XXI в. в северо-западной части Скалистых гор на плато Медвежий зуб (Монтана/Вайоминг) отмечено появление подроста сосны белокорой (*Pinus albicaulis* Engelm.) благодаря кедровке Кларка (*Nucifraga columbiana*), тогда как подрост ели Энгельмана (*Picea engelmannii* Parry ex Engelm.) и субальпийской пихты (*Abies lasiocarpa* (Hooker) Nuttall) почти отсутствует (Mellmann-Brown, 2002, 2005). В южной части Скалистых (Передовой хребет) ель Энгельмана более успешно заселяет открытые участки, чем субальпийская пихта (Holtmeier, 1999). На многих хребтах Скалистых гор более успешное заселение подроста выражено в пределах экотона вблизи границы сомкнутых лесов, и менее выражено на верхней границе распространения климатически низкорослых деревьев («krumholz») (Ives, Hansen-Bristow, 1983; Holtmeier 2003). Похожая ситуация зафиксирована на субарктической высотной границе леса на северо-западе Канады (Szeicz, MacDonald, 1995).

В горах Фенноскандии (Швеция) большое число быстрорастущих молодых деревьев березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.), ели обыкновенной (*Picea abies* (L.) Н. Karst.) и сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) встречаются на 400–500 м (до 700 м) выше границы сомкнутых лесов (Kullman, 2004, 2005). В южной части Скандинавских гор с начала 70-х гг. (особенно в 80-х гг.) XX в. популяция сосны в экотоне увеличилось в два раза. Высокому выживанию всходов способствовали несколько теплых летних сезонов и более умеренные зимы с 1977 г. (Kullman, 2007, 2010; Öberg, Kullman, 2011). Однако, в местах, не защищенных от ветра, с невысоким или даже отсутствующим снежным покровом, массового заселения подроста не происходит, несмотря на благоприятствующее потепление климата (Holtmeier, 2005; Kullman, 2005).

На западе Центральной Финской Лапландии увеличение числа подроста сосны обыкновенной происходило с 1970-х, наиболее благоприятным для его массового появления был период с конца 80-х до конца XX в. (Tasanen et al., 1998; Juntunen et al., 2002; Holtmeier et al., 2003; Holtmeier, Broll, 2007).

В последние десятилетия в Австрийских Альпах типичный пионерный вид для открытых участков, лиственница европейская (*Larix deciduas* Mill.), менее успешно заселяется в местах с развитым травяным и кустарниковым покровом, чем зоохорный кедр европейский (*Pinus cembra* L.) (Holtmeier, 1995). Травяной покров ограничивает появление горной сосны (*Pinus mugo* Turra) в некоторых районах севера Известковых Альп, однако, она заселяется на альпийские луга выше современного предела распространения деревьев, где конкуренция с другими видами растительности снижена (Dullinder et al., 2003, 2004).

В Пиренеях (Испания) в период с 1955 до 1975 гг. (годы, характеризующиеся теплой весной и влажным летом) в пределах экотона отмечено массовое заселение подроста сосны (*Pinus incinata*) без продвижения вверх (Camarero et al., 2000).

В России наиболее детальные исследования в экотоне верхней границы древесной растительности, отражающие особенности структуры насаждений, периоды заселения и движения верхней границы леса, проведены в горах Урала.

В высокогорьях Урала во второй половине XIX в. – 30-х гг. XX в. многие авторы (Федоров, Иванов, 1886; Городков, 1926; Сочава, 1930 и др.) отмечали отмирание леса вблизи его верхней границы. Анализируя их работы, П.Л. Горчаковский (1966, 1975) сделал вывод о том, что признаки массового отмирания лесов в этот период отмечались лишь в северной части Урала – на Полярном, Приполярном и отчасти Северном Урале. Для Южного Урала такие данные отсутствовали.

Как показали исследования С.Г. Шиятова (1964), П.Л. Горчаковского и С.Г. Шиятова (1973) верхняя граница леса в горах Полярного Урала скачкообразно смещается в связи с циклическими колебаниями климата продолжительностью 160–180 лет. В периоды похолоданий, длящиеся 70–80 лет, ослабевала жизнеспособность деревьев, ухудшалось или полностью прекращалось возобновление и снижалась граница леса. В теплые периоды, продолжительность которых также составляет 70–80 лет, наблюдалось появление жизнеспособного подроста, активное заселение тундровых участков, увеличение сомкнутости древостоев и повышение границы леса (Горчаковский, 1975). В 70-е годы XX в. средняя высота границы леса с преобладанием кедра сибирского проходила в среднем на высоте 900 м над ур. м. – ниже, чем граница с господством лиственницы сибирской (*Larix sibirica*), пихты сибирской (*Abies sibirica*) и ели сибирской (*Picea obovata*). Всходы и подрост кедра встречались и выше границы леса, но значительная часть их отмирала в молодом возрасте, некоторые угнетенные экземпляры приобретали стланиковую форму. В горно-тундровом поясе кедр встречался одиночно или небольшими куртинами, редко превышая по высоте 1,5–2 м (Горчаковский, 1975; Горчаковский, Шиятов, 1985). И в настоящее время в пределах экотона верхней границы древесной растительности гор Полярного Урала в составе насаждений преобладают лиственница сибирская, к которой в нижней части добавляются ель сибирская и береза извилистая (*Betula tortuosa* Ledeb.) (Шиятов, Мазепа, 2007). Кедр сибирский во многих насаждениях встречается только в виде примеси (Моисеев, 2011). По данным Н.М. Дэви (2008) в верхней части экотона преобладают особи лиственницы сибирской

многоствольной формы, образовавшиеся в результате роста вертикальных побегов у стланиковой формы. Молодое поколение этого вида, появившееся в 20-х и 70-х гг. XX века, представлено в основном стволовой формой.

В горах Приполярного Урала, где доминирующей породой в экотоне верхней границы древесной растительности также является лиственница сибирская, кедр сибирский встречается в основном в нижней части экотона (Григорьев, 2011). В составе подроста на долю кедра может приходиться до 100 %, но такой подрост в верхней части экотона сильно угнетен (Григорьев и др., 2012).

В экотоне Северного Урала в состав насаждений входит береза извилистая, ель сибирская, лиственница сибирская и кедр сибирский (Моисеев, 2011). Д.С. Капраловым (2007) на основе повторного описания лесных сообществ, сделанных С.Г. Шиятовым в 1956 г. на верхней границе леса, установлено, что протяженность границы с преобладанием кедра сибирского не уменьшилась и занимает около 20 % от ее общей протяженности. В пределах экотона увеличились площади, занятые древостоями с преобладанием кедра, березы, сосны и лиственницы, и сократились с преобладанием пихты и ели (Капралов и др., 2006). По данным П.А. Моисеева (с соавторами 2010а; 2011) в этом районе также с увеличением высоты над уровнем моря в насаждениях уменьшаются плотность лиственницы, ели и березы, их морфологические характеристики и возраст. Начало заселения экотона здесь отмечалось с конца XVIII в.; в нижней и средней частях экотона пик заселения приходился на первую половину XX в., в верхней части – на 70–80-е гг. XX в.

В экотоне Северного Урала кедр появился в начале XIX в. у верхней границы сомкнутых лесов, где наиболее активное его возобновление отмечается в последние десятилетия, начиная с 1980 г., когда число кедрового подроста значительно увеличилось (Моисеев и др., 2010а).

В горах Южного Урала в составе насаждений доминируют ель сибирская и береза извилистая, кедр в их составе отсутствует (Моисеев, 2011).

В целом, в горах Урала увеличение сомкнутости древостоев, динамика

численности подроста, переход стелющихся особей в стволовую форму и поднятие верхних границ леса сопряжены с удлинением вегетационного периода (на 4–7 дней), повышением ранних летних (на 0,6–1° С) и в зимних (1,5–2,5° С) температур, а также – увеличением количества осадков в холодный период (Моисеев, 2011).

На Западном Кавказе реакция растительности экотона на современное потепление климата отражены в работах П.В. Акатова (2009, 2010). Здесь на северном макросклоне Главного Кавказского хребта насаждения в экотоне сформированы в основном широколиственными породами (*Acer platanoides* L., *A. pseudoplatanus* L., *Ulmus glabra* Huds., *Cerasus avium* (L.) Moench и др.), а также березой Литвинова (*Betula litvinovii* Doluch.), пихтой Нордмана (*Abies nordmanniana* (Steven) Spach) и елью восточной (*Picea orientalis* (L.) Link). Автор зафиксировал стабильность границы распространения пихты и ели в последние десятилетия и поднятие верхней границы распространения лиственных пород.

На Восточном Саяне в середине XX в. И.Г. Галазий (1954) указывал, что по мере поднятия в горы происходило изреживание насаждений и увеличение численности подроста с преобладанием кедра. Наибольшее число кедрового подроста (8000–9000 шт./га) было зафиксировано на высоте 1705–1710 м над ур. м. в моховых кедровых редколесьях. В горных тундрах на высотах 1780–2020 м число подроста было значительно меньше – 900–3000 шт./га.

В лесотундровом экотоне Западного Саяна (хр. Кулумыс) и хребта Танну-Ола В.И. Харук с соавторами (2008) отмечали преобладание по числу подроста кедра над подростом пихты и ели. По их данным, выявлено уменьшение численности подроста кедра с увеличением высоты над уровнем моря и из-за развитого плотного напочвенного покрова вблизи верхней границы редколесий (на высоте 1700 м над ур. м.) отмечена минимальная численность подроста кедра. На склоне южной экспозиции подрост малочисленнее и он более угнетенный, чем на более увлажненном склоне северной экспозиции, где он продвигается выше по склону. Также в этом районе в начале XXI в. отмечен переход стланиковых форм кедра в стволовые.

Согласно данным М.Л. Двинской (2011) в этом районе в последние десятилетия XX – начале XXI в. отмечено продвижение подроста кедр сибирского вверх по склону, чему способствовало повышение среднелетней температуры воздуха на 1С°. Подрост кедр сибирского здесь большей частью благонадежный. Его численность на профиле хр. Кулумыс (1570–1790 м над ур. м.) достигала 20 тыс. шт./га, на хр. Танну-Ола (1900–2450 м над ур. м.) – значительно меньше – около 1400 шт./га.

В Северо-Восточном Алтае, по данным В.А. Поварницына (1944), на высоте 1800–2200 м над ур. м. верхняя граница леса образована главным образом кедром, реже пихтой и лиственницей. В 40-е годы XX в. численность кедрового подроста здесь в широколиственных кедровниках средней полосы (1550–1650 м над ур. м.) составляла 2200 шт./га, верхней полосы (1700–2000 м) значительно ниже – 600 шт./га. На высотах 1900–2000 м над ур. м. в лишайниковом кедровнике с березовым подлеском подрост кедр был встречен в числе 3200 шт./га, в мшистом кедровнике с березовым подлеском – лишь 400 шт./га. В этот период кедр возобновлялся успешно вблизи групп старых кедров или недалеко от сомкнутого леса. В 80-х годах XX в., по данным Е.Г. Парамонова (1982), в этом районе успешное возобновление кедр отмечалось в средних и верхних частях гор. В субальпийском кедровнике подрост кедр доминировал над другими породами.

В Центральном Алтае (Семинский хребет) верхняя граница леса проходит на высоте 1900–2150 м над ур. моря. Чистые кедровые разновозрастные насаждения здесь встречаются на абсолютных высотах 1700–1850 м (Бочаров, 2009). По данным автора, с увеличением абсолютной высоты происходит упрощение возрастной структуры кедровых насаждений и уменьшение средних возрастов. Наиболее молодое поколение кедр представлено особями, заселившимися в 60–70-х гг. XX в.

Возобновление кедр в этом районе в подгольцовых редколесьях на высоте 2000 м Е.Н. Пац (2009) характеризует как хорошее (7300 шт./га). Здесь преобладают особи, заселившиеся с 1983 по 1988 гг. Кедровый подрост имеет высокий уровень жизненности (Пац, 2003).

В горах Алтая видами деревьев, поднимающимися выше других, являются кедр сибирский и лиственница сибирская. В.В. Сапожников (1901, 1912) отмечал, что в различных частях Алтая верхняя граница леса проходит на высотах от 1950 до 2465 м над ур. м. и представлена в основном кедром. Максимально высоко он поднимается на склонах долины р. Актру, Северо-Чуйский хребет. П.Н. Крылов (1931 г.) указывал, что эти два вида деревьев формируют верхнюю границу леса на Алтае и образуют небольшие группы и полосы. С повышением абсолютной высоты деревья уменьшались в размерах и под защитой скалистых выступов отдельные экземпляры или небольшие группы могли подниматься до 2580 м над ур. м. А.В. Куминова (1960) отмечала, что кедр, как правило, поднимается в горы выше других древесных пород. По ее данным, наиболее высоко (до 2465 м над ур. м.) граница леса проходит в Центральном Алтае, наиболее низко (1700–1800 м над ур. м.) – на хребтах Северного и Северо-Западного Алтая.

Таким образом, в работах выше указанных авторов только упоминается о том, что кедр, совместно с лиственницей, формирует верхнюю границу леса на разных хребтах Центрального Алтая. На Северо-Чуйском хребте (Центральный Алтай) структура кедровых насаждений и особенности семеношения кедра ранее были исследованы в коренных лесах. К настоящему времени данные о разнообразии и морфологических особенностях экологических форм, структуре насаждений, особенностях семеношения и возобновления кедра в условиях лесотундрового экотона Северо-Чуйского хребта отсутствуют.

## Глава 2. КРАТКИЙ ОЧЕРК ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Алтайская горная страна представляет значительное горное поднятие – западный форпост горных цепей, поднимающихся вдоль южной окраины Сибири.

Современный горный рельеф Алтая возник в результате преобразования древней поверхности выравнивания (позднемелового пенеплена) в эпоху новейшего горообразования. Наиболее значительными были тектонические движения эоплейстоцена, на долю которых приходится не менее 2/3 амплитуды современного поднятия. Общий облик рельефа Алтая к середине четвертичного периода был близок к современному (Алтае-Саянская..., 1969).

### **Центральный Алтай**

Центральный Алтай является наиболее высокой частью Горного Алтая и отличается большой контрастностью ландшафтов. Наиболее высокими хребтами являются Северо-Чуйский, Южно-Чуйский и Катунский. Их средняя высота составляет 3100-3300 м над ур. м. Здесь сосредоточено более 80 % всех ледников Горного Алтая (Тронов, 1949; Каталог..., 1978).

Климатические особенности Центрального Алтая обусловлены, главным образом, его положением в центральной части Евразийского материка и в центральной части Алтая, а также – сложной орографией. Близость Монголии и Казахстана определяют климат этой территории в целом как резко континентальный (Тронов, 1949, 1966).

Одним из главных факторов формирования климата Алтая является западный перенос основных воздушных масс, который является зональным в умеренных широтах (Тронов, 1949, 1966; Каталог..., 1978).

Погодные условия Алтая в зимнее время определяются развитием обширного и устойчивого азиатского антициклона и его западного отрога. Зимний характер циркуляции устанавливается в ноябре и сохраняется до марта. Весной происходит перемещение к северу циклонов, образующихся на юге Европейской

территории России или Средней Азии. В летний период циркуляционные факторы в значительной степени определяются процессами трансформации протекающих воздушных масс и формированием местного континентального воздуха. Лето характеризуется большой повторяемостью антициклональной погоды с конвективной облачностью в дневное время (Ледники..., 1987).

Хребты Катунский, Северо-Чуйский и Южно-Чуйский являются мощными конденсаторами влаги. Среднее годовое количество осадков для верхних частей хребтов, реальную величину которых можно оценить лишь по слою стока, составляет 1000–2000 мм (Тронов, 1949; Ревякин и др., 1979; Севастьянов, 1998).

В Центральном Алтае более половины годового количества осадков выпадает в летние месяцы. Наиболее влажным является июль. Наименьшее количество осадков выпадает зимой. Мощность снежного покрова, являющаяся важным экологическим фактором, зависит от характера рельефа, количества зимних осадков и силы ветра. Наибольшее перераспределение снега наблюдается в высокогорьях, где нередки сильные ветры и метели (Справочник..., 1969, 1977).

Термический режим этого района характеризуется резкими колебаниями температуры в течение года и на протяжении суток. Среднегодовая температура воздуха на территории Центрального Алтая составляет около  $-5^{\circ}\text{C}$  (Справочник..., 1969). Средняя температура летних месяцев –  $+15^{\circ}\text{C}$ , зимних –  $-19^{\circ}\text{C}$ . Переход средней суточной температуры через  $0^{\circ}\text{C}$  в сторону положительных температур происходит в первой половине апреля. Средняя суточная температура в высокогорных долинах переходит через  $+5^{\circ}\text{C}$  к концу мая, на водоразделах – к концу июня. В нижней части высокогорного пояса вегетационный период длится не более 50–60 дней, а в верхней части он еще короче (Седельников, 1988). Здесь практически отсутствуют летние дни без ночных заморозков. Переход через  $0^{\circ}\text{C}$  в сторону отрицательных температур происходит в начале октября – середине сентября (Модина, 1997). Общее количество осадков – 600 мм в год, из них 500 мм выпадает с апреля по ноябрь.

На территории Алтая, по данным Н.Ф. Харламовой (2010, 2012), увеличение средней годовой температуры воздуха за 100 лет (1901–2000 гг.) составило

+1,8° С. Повышение годовой температуры воздуха холодного периода (ноябрь-март) составило 2,3°С/100 лет, теплого периода (апрель-октябрь) – 1,4°С. Потепление сопровождается сдвигом сроков перехода среднесуточной температуры воздуха ниже -10°С на 10 дней позже, обратный переход – на 7 дней раньше. Переход температуры воздуха через +10°С сдвинулся на 1 день раньше весной и на 4 дня позже осенью. Вероятность наступления опасных поздних и ранних заморозков сохраняется, выявлена тенденция повторяемости суровых зим. В распределении осадков выявлен ритмический характер с вековым циклом продолжительностью 115 лет (1862–1976 гг.). Наиболее сухой период отмечен с 1862 по 1873 гг. Вековой максимум осадков был отмечен в 1907-1912 гг., периоды повышенного увлажнения в 1937–1946, 1958–1968 и 1986–2002 гг. сменяющиеся более сухими периодами. Один из таких периодов с пониженным увлажнением наблюдается в настоящее время (Харламова, 2012).

Данные Е.О. Гармс и М.Г Суховой (2012) подтверждают повышение средней годовой температуры на Алтае, которое за период с 1964 по 2008 гг. составило 1,5–1,9°С. Авторы установили уменьшение зимних и увеличение летних осадков и также подчеркнули учащение поздних и ранних заморозков. По их мнению в этом регионе средняя скорость потепления составила 0,3–0,5°С/10 лет, что согласуется с данными Оценочного доклада (Изменение климата..., 2011), в котором отмечено, что средняя скорость потепления за период с 1976 по 2008 гг. составила около 0,5–0,6°С/10 лет.

В условиях горной страны важное общеклиматическое значение имеет ветер. От него во многом зависит распределение осадков, изменение температуры, перераспределение снежного покрова.

Котловинно-горный рельеф Алтая определяет в его пределах сложное сочетание биоклиматических условий, своеобразие и неоднородность почвенного покрова (Почвы..., 1973).

В высокогорьях Центрального Алтая распространены преимущественно горно-тундровые почвы и в меньшей степени горно-луговые. Основные площади горно-луговых почв приурочены к более теплым южным и западным склонам; на

северных и восточных склонах горно-луговые почвы заменяются горно-тундровыми. Почвы высокогорного пояса образуются на суглинисто-щебнистом элювии и элювио-делювии плотных осадочных и изверженных коренных пород различного возраста и состава (Почвы..., 1973).

Б. Ф. Петровым (1952) в среднегорном и высокогорном Центральном Алтае выделялись подзолистые почвы: на высотах до 800 м над ур. м. – дерново-глубокоподзолистые почвы, а на высотах 1600–1800 м над ур. м. – бурые оподзоленные. В.В. Давыдов (2005) отмечал, что на высотах 1600–1800 м над ур. м. развиты бурые типичные почвы, выше 1800 м над ур. м. – подбуры.

Общей особенностью распределения растительного покрова в Центральном Алтае является поясность, тесно связанная с изменением климатических и почвенных условий в зависимости от абсолютной высоты над уровнем моря. По мере увеличения высот происходит последовательная смена вертикальных поясов: степного, лесного и высокогорного (Куминова, 1960).

Граница леса в Центральном Алтае в зависимости от экспозиции склонов и степени континентальности климата проходит на высоте 1800–2400 м над ур. м. и образована в основном кедром, а на востоке Чуйского района – лиственницей (Куминова, 1960). В нижней части высокогорного пояса преимущественно к северным склонам приурочены кедровые редколесья, к южным – лиственничные. Также здесь широко распространены заросли кустарников: ерники, ивняки, заросли можжевельников.

Наибольшие пространства в растительном покрове высокогорного пояса хребтов Центрального Алтая занимают тундры. Значительные пространства на высокогорных плато, выположенных водоразделах занимает кустарниковая тундра. По наиболее увлажненным участкам северных склонов встречаются мохово-лишайниковые тундры. Щебнистые тундры большого распространения не имеют, встречаясь по плоским вершинам и южным склонам. Скалы и крупнокаменистые россыпи в верхней части высокогорного пояса занимают каменистые тундры, являясь верхним пределом распространения растительности (Куминова, 1960).

### **Северо-Чуйский хребет**

Согласно геоботаническому районированию А.В. Куминовой (1960), Северо-Чуйский хребет находится в пределах Чуйского высокогорного района и относится к Центрально-Алтайскому высокогорному округу.

Северо-Чуйский хребет вытянут с запада на восток на 70 км и располагается между долинами рек Карагем и Чуя. На востоке хребет ограничен долиной Чуи вблизи устья р. Чаган-Узун, на северо-востоке прилегает к Курайской межгорной котловине. Наиболее высокая центральная часть хребта – горный узел Биш-Иирду (г. Маашей-баш – 4173 м, Актру-баш – 4075 м над ур. м.) представляет собой сложное сплетение довольно высоких цепей (Тронов, 1939, 1949; Окишев, 1968).

На Северо-Чуйском хребте широко представлены территории, на которых почвенный покров не сформирован и находится на разных стадиях развития. Это скалы, осыпи и россыпи, флювиогляциальные и аллювиальные отложения. На крутых склонах, особенно южных, почвенный покров чаще всего развит фрагментарно. На верхней границе леса более резко, чем в лесном поясе, проявляется зависимость в развитии почвенного покрова от местных условий рельефа и микроклимата. Комплексность почвенного покрова на этом хребте, как и на других хребтах Алтая (Почвы..., 1973, Куминова, 1960) определяется незначительными изменениями в рельефе, с чем связано перераспределение влаги, мелкоземистых продуктов выветривания, различия в развитии растительности.

На Северо-Чуйском хребте в нижней части склонов наиболее распространены смешанные кедрово-лиственничные и лиственнично-кедровые леса с преобладанием в травяном ярусе злаков и участием высокотравья, в верхней части горно-лесного пояса – кедровые и кедрово-лиственничные леса. К северным склонам хребта приурочены зеленомошные группы типов леса, к южным – разнотравные (Крылов, Речан, 1967).

## **Горно-ледниковый бассейн Актру**

Горно-ледниковый бассейн Актру является типичным горно-ледниковым бассейном в Центральном Алтае (Тронов, 1949). Он расположен в центральной части северного макросклона Северо-Чуйского хребта. Площадь бассейна составляет 42,9 км<sup>2</sup>. Перепад высот – от 2150 м до 4050 м над ур. м. В верховьях бассейн имеет древовидную форму, ниже, сужаясь, он переходит в троговую долину. Боковые водоразделы отделяют бассейн Актру от долин рек Тете и Ян-Карасу (Тронов, 1949).

Бассейн Актру сложен однообразными и сильно дислоцированными серицито-хлоритовыми сланцами с примесью кварцитовых и других пород девонского возраста. Такие породы легко подвергаются процессам выветривания и разрушаются, участвуя в накоплении обломочного материала у подножия склонов долины, каров и языков ледников. Характерной особенностью бассейна является хорошо выраженная асимметрия склонов – северные более крутые, чем южные, что генетически связано с деятельностью оледенения (Душкин, 1967).

Дно долины р. Актру выполнено флювиогляциальными отложениями большой мощности с относительно ровной поверхностью. Моренный чехол бассейна разнообразен по своей мощности и возрасту и определяет типичный моренный ландшафт высокогорья (Душкин, 1967; Ледники Актру, 1987).

В горно-ледниковом бассейне залегает пять ледников, на долю которых приходится 16,0 км<sup>2</sup>, или 37,3 % от общей площади бассейна (Тронов и др., 1965; Ледники..., 1987). Из них наиболее крупными являются долинные ледники Малый Актру, Левый Актру и Правый Актру.

Сравнительный анализ термических режимов горно-ледниковых бассейнов Актру и Аккем (Трифенова, Федюшина, 1965), Актру и Кубарду (Лупина, Адаменко, 1970; 1972), Актру и Мульта (Романова, 1974), Актру и Корумду, Актру и Талдура (Романова и др., 1981) позволяет сделать вывод о хорошей репрезентативности бассейна Актру. Высокие коэффициенты корреляции дают возможность широко применять данные по температуре бассейна Актру для других бассейнов (Романова и др., 1981). Общность синоптических процессов и

других природных факторов позволяет распространять климатические свойства бассейна Актру по территории высокогорного Алтая (Севастьянов, 1998).

Климат горно-ледникового бассейна Актру можно охарактеризовать по данным метеостанции Актру (2150 м над ур. м.) и метеорологических наблюдений в других частях бассейна (Тронов и др., 1965; Ледники..., 1987; Севастьянов, 1998).

Средние значения прямой солнечной радиации, являющейся важным климатообразующим фактором, высокие – 975–1045 Вт/м (Ледники..., 1987).

Среднегодовая температура воздуха по данным метеостанции Актру составляет  $-5,2^{\circ}\text{C}$ . Средняя температура воздуха летних месяцев на высоте метеостанции (2150 м над ур. моря) составляет  $+8,7^{\circ}\text{C}$ . В ночное время наблюдаются инверсии температуры, особенно интенсивные при малооблачной погоде. Мощность инверсий чаще всего не превышает 100–200 м, а их величина в среднем составляет  $2-3^{\circ}\text{C}$  (Ледники..., 1987; Севастьянов, 1998).

За период 1951–2005 гг. среднегодовая температура воздуха в долине увеличилась на  $0,6^{\circ}\text{C}$ , причем наиболее ярко выраженное увеличение выявлено с 1985 г. (Narozhniy, Zemtsov, 2011).

В течение всего года относительная влажность воздуха в долине р. Актру велика и составляет 67 %. В летние месяцы наибольшая относительная влажность воздуха (71 %) наблюдается в июле (Ледники.... 1987; Севастьянов, 1998). На правом западно-северо-западном склоне относительная влажность воздуха выше, чем на восточно-юго-восточном склоне (Шмыглева, 1978).

Годовая норма осадков по данным метеостанции Актру составляет 521 мм, что, по мнению М.В. Тронова (1970, 1973) является нерепрезентативным для всего бассейна. Данные гидрологического контроля показали, что для горно-ледникового бассейна Актру в целом среднее годовое количество осадков составляет около 1000 мм (Тронов, 1973). Почти 75 % осадков выпадает в теплый период года, число дней с осадками в летние месяцы в среднем около 60. На дне долины преобладают осадки в виде дождя, однако, возможно выпадение и снега (даже в июле). С увеличением высоты над уровнем моря число дней со снегопадами увеличивается. Суточные нормы осадков обычно невелики и

колеблются в пределах 2–3 мм.

С середины XX в. до начала XXI в. годовой уровень осадков в долине увеличился в среднем на 8–10 %, летних осадков – на 4–5 %, зимних – на 10–12 % (Narozhniy, Zemtsov, 2011).

Устойчивый снежный покров формируется в первой декаде октября. Продолжительность периода с устойчивым снежным покровом в среднем составляет около 260 дней, безморозный период равен 105 дням. Распределение твердых осадков в бассейне Актру крайне неравномерно и зависит от абсолютной высоты, микрорельефа, экспозиции склонов, лавинных процессов и ветрового режима зимы. Наиболее обильные снегопады наблюдаются в переходные сезоны года при штилевой погоде и слабых ветрах, направленных вдоль оси долины. Период интенсивного снегонакопления приходится на март-апрель. Толщина снежного покрова достигает максимума во второй декаде апреля и на высотах 2250–2400 м над ур. м. составляет 70–100 см (Душкин, 1974), на верхней границе леса на высотах 2270–2300 м над ур. м. – около 70 см (Бочаров, 2013). Таяние снега начинается с середины мая (Ледники Актру, 1987; Севастьянов, 1998).

На восточно-юго-восточном склоне долины р. Актру, сплошной снежный покров не наблюдается. Вследствие метелевого переноса господствующими ветрами снег концентрируется в отрицательных формах рельефа, где его мощность достигает большой величины (Душкин, 1974, Ледники Актру, 1987). На этом склоне в конце зимнего и зимнее-весеннего периодов образуются крупные лавины из свежеснежавшего влажного снега; на противоположном склоне лавины характеризуются меньшими размерами (Душкин, 1974).

Как видно из рисунка 2.1, накопление снега на склонах долины р. Актру соответствует направлению господствующих ветров, т.е. распределение снежного покрова характеризуется практически полным отсутствием на восточно-юго-восточном склоне и наличием на западно-северо-западном.



Рисунок 2.1 – Распределение снега в горно-ледниковом бассейне Актру в конце марта (Фото А.Ю. Бочарова). Условные обозначения: 1 – восточно-юго-восточный склон, 2 – западно-северо-западный склон

На фоне общей циркуляции атмосферы в горно-ледниковых бассейнах развивается местная циркуляция воздуха, в частности склоновые, ледниковые, горно-долинные ветры, фены (Севастьянов, 1998). На метеостанции Актру в течение всего года отмечено преобладание ветров южного и юго-западного направления. Для бассейна характерны ледниковые ветры, дующие над ледниками вниз по уклону долины. С ледника Малый Актру дуют ветры южного направления, в верхних слоях воздуха в долине примешиваются ветры западного направления с ледника Большой Актру (Тронов и др., 1965; Слуцкий, Коновалова, 1972). Повторяемость дней с сильными ветрами более 15 м/сек в летний период в несколько раз меньше, чем в зимний (Тронов и др., 1965).

В летнее время хорошо выражена горно-долинная циркуляция воздуха, которая вытесняет ледниковые ветры и действует одновременно со склоновыми ветрами. Долинные ветры в Актру характеризуются северо-восточным направлением в приземном слое и наличием противотечения обратного (юго-западного) направления в верхней части бассейна (Севастьянов, 1998).

Повторяемость долинных ветров возрастает с высотой, достигая максимума на высотах 400–500 м от земли (Слуцкий, Коновалова, 1972). При смене долинных ветров ледниковыми относительная влажность воздуха понижается (Слуцкий, 1972).

В долине довольно широко распространены феновые явления. Среднее число дней с фенами (сильным, порывистым, тёплым и сухим ветром, дующим с гор в долины) может достигать до 100 дней в год и более. Летом преобладают кратковременные фены, характеризующиеся большими скоростями в ночное время. Направление ветра при фенах преимущественно южной четверти, его скорость может достигать 15–20 м/с и более. Для зимнего периода характерны более длительные фены и значительные колебания температуры воздуха. Фены способствуют быстрому таянию снега, вызывают существенное увеличение его испарения (Ледники..., 1987; Севастьянов, 1998; Севастьянова, Севастьянов, 2000).

В горно-ледниковом бассейне Актру почвообразующими породами является элювио-делювий интрузивных, метаморфических и осадочных пород. Мощность профиля горно-лесных бурых оподзоленных почв по данным В. В. Давыдова и С.Г. Копысова (2003) составляет 100–120 см и изменяется в зависимости от крутизны склонов. Профиль хорошо дифференцирован на генетические горизонты. Иллювиальный горизонт постепенно переходит в светло-бурую суглинисто-щебнистую массу элювио-делювия коренных пород. Характерной чертой горно-лесных оподзоленных почв является накопление на поверхности лесной подстилки.

Кроме горно-лесных бурых почв в горно-ледниковом бассейне Актру на верхней границе леса на высотах 1800–2200 м над ур. м. под кедровыми лесами в силу низких годовых температур развиты подбуры, подбуры глееватые, криоземы, криоземы глееватые. Подбуры характеризуются начальной стадией буроземного почвообразования. Профиль имеет небольшую мощность и в нем присутствует значительное количество грубообломочного материала. Гранулометрический состав подбуров тяжелосуглинистый, реже легкоглинистый. Таким образом, климаксовыми почвами района исследований являются криоземы

и подбуры (Давыдов, Копысов, 2003; Давыдов, 2004). На склонах долины подбуры и криоземы могут быть перекрыты делювиальными оползневыми крупнощебнистыми отложениями (Давыдов, Копысов, 2010).

Растительность горно-ледникового бассейна Актру богата и разнообразна (Тимошок, 2001). Бассейн отличается высоким флористическим богатством. Флора этого небольшого района включает более 380 видов сосудистых растений (Тимошок, 2004).

В настоящее время в долине р. Актру на высотах 2150-2300 м произрастают коренные кедрово-лиственничные леса, состоящие из 2–4 поколений (возраст деревьев от 50 до 600 лет). На высотах 2100–2150 м эти леса сменяются более молодыми лесами пирогенного характера, состоящими из 2 поколений в возрасте от 50 до 250 лет (Бочаров, 2011; Тимошок и др., 2012а).

На флювиогляциальных отложениях на днище долины р. Актру развиты молодые кедрово-лиственничные леса (Тимошок, 2001).

В верхней части горно-лесного пояса на более сухих склонах долины р. Актру распространены закустаренные разнотравно-осоковые и разнотравно-злаковые кедровые и кедрово-лиственничные леса, на более влажных склонах – кустарничково-зеленомошные кедрово-лиственничные леса, где значительное обилие имеют березка круглолистная (*Betula rotundifolia* Spach) и брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.). На высоте 2300-2500 м над ур. м. на склонах долины Актру узкую полосу занимают кедрово-лиственничные ерниково-зеленомошные и ерниково-зеленомошно-лишайниковые редколесья. Древесный ярус редколесий представлен невысокими деревьями кедра и лиственницы, одиночными, в виде групп или полос (Тимошок и др., 2008а).

Верхнюю часть горно-тундрового пояса занимают, главным образом, сообщества каменистых тундр с редко растущими травянистыми растениями, приуроченные к вершинам и верхним частям склонов. В нижней части располагаются дриадовые, ерниковые и разнотравно-зеленомошные тундровые сообщества. На пологих малоснежных щебнистых участках высокогорных плато распространены дриадовые и дриадово-лишайниковые тундры, местообитания с

большой высотой снежного покрова занимают ерниковые мохово-лишайниковые тундры. Каменистые тундры приурочены к вершинам и верхним частям высокоподнятых водораздельных плато (Тимошок и др., 2008а).

На склонах долины Актру М. В. Тронов (1978) выделял три границы древесной растительности: первая – граница старых деревьев (лиственницы и кедра), благополучно переживших похолодание XIX в., вторая – граница молодых, успешно забирающихся вверх. «Завоевание ими высоты» после начала потепления в те года было составило более 100 м – от 2280 до 2400 м над ур. м. на пути вверх от станции Нижняя Актру. И третья – граница остатков корней и стволов погибших ранее деревьев. Все это свидетельствовало о колебаниях климата, с которыми сопряжены наступания или отступления ледников.

### **Горно-ледниковый бассейн Корумду**

Горно-ледниковый бассейн Корумду располагается, как и бассейн Актру, на северном макросклоне Северо-Чуйского хребта, в 16 км к западу от бассейна Актру. Площадь бассейна составляет 13 км<sup>2</sup>.

Долина р. Корумду, как и долина р. Актру, имеет север-северо-восточное направление. Гребни, ограничивающие долину с юга, имеют максимальные высоты 3900–4050 м над ур. м. Склоны долины крутые, их высоты достигают 2400-2500 м над ур. м. (Романова и др., 1981).

В долину спускается ледник Корумду. Конец ледника опускается ниже границы леса (2300 м над ур. м.) (Тронов, 1949).

Количество осадков в долине р. Корумду довольно близкое к сумме осадков в Актру (Романова и др., 1981).

В горно-ледниковом бассейне Корумду фены выражены днем несколько хуже, чем в Актру, вследствие большей увлажненности воздуха. В ночное время фены могут проявляться лучше, чем в Актру, из-за отсутствия застоя холодного воздуха, вследствие более низких бортов и большего уклона дна долины (Севастьянова, Севастьянов, 2000).

В верхней части горно-лесного пояса, в долине р. Корумду, на

значительном удалении от молодых морен ледника Корумду, отмечены лиственнично-кедровые ерничково-бруснично-злаково-зеленомошные леса (Тимошок и др., 2008а). В верховьях реки Корумду преобладают лиственничные леса, послепожарного происхождения. На левобережье реки единично встречаются старые деревья лиственницы (возрастом до 500 лет), уцелевшие после пожара (Бочаров, 2010).

Авангардные группы деревьев лиственницы на границе леса находятся среди ерничково-зеленомошных и ерничково-зеленомошно-лишайниковых зарослей. В нижней полосе горных тундр развиты ерничковые мохово-лишайниковые тундры, с господством березки круглолистной, которые занимают все правые и левые борта верхней части долины Корумду (Тимошок и др., 2008а).

Таким образом, район исследований характеризуется суровыми климатическими условиями: отрицательной среднегодовой температурой, коротким вегетационным периодом, высокой вероятностью заморозков и снегопадов в течение всего вегетационного периода и т.д. Факторами, оказывающими лимитирующее воздействие на рост и распространение кедра сибирского в лесотундровом экотоне, являются климатические (температура воздуха, количество осадков, ветер, режим снегонакопления, продолжительность вегетационного сезона), а также рельеф (его форма, ориентация склона, экспозиция, крутизна и т.п.) и характер почвенного покрова (задернованность).

### Глава 3. ОБЪЕКТЫ, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКИ ИССЛЕДОВАНИЙ

Объектом изучения являлись насаждения кедров сибирского в лесотундровом экотоне Северо-Чуйского хребта (Центральный Алтай) (рис. 3.1). Под лесным насаждением понимается совокупность растений, состоящая из древостоя, подроста, подлеска и живого почвенного покрова, объединенных однородными лесорастительными условиями, и характеризующаяся определенной внутренней структурой (Лесное хозяйство..., 2002).

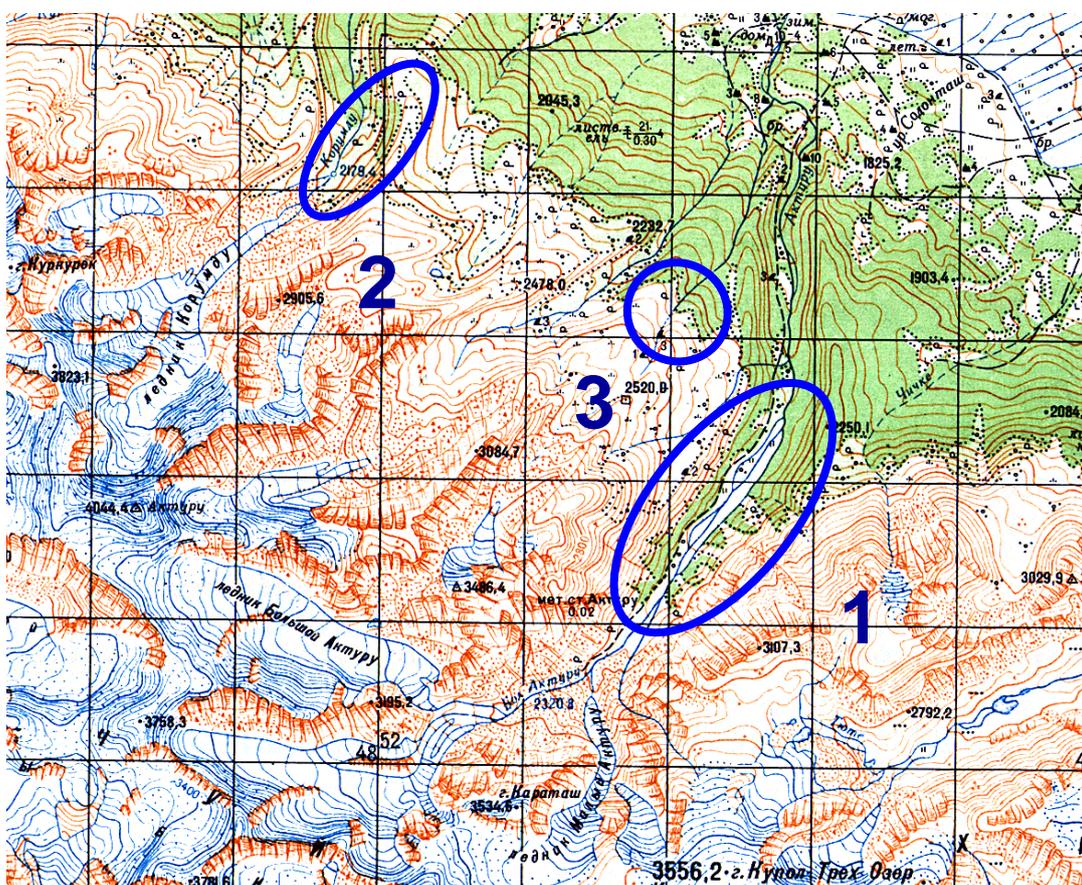


Рисунок 3.1 – Карта-схема Северо-Чуйского хребта с модельными участками исследований: 1 – горно-ледниковый бассейн Актру, 2 – горно-ледниковый бассейн Корумду, 3 – водораздел рек Актру – Ян-Карасу

Изучение насаждений кедров сибирского в лесотундровом экотоне проводилось в течение 7 лет с 2004 по 2007 и с 2011 по 2013 гг. на абсолютных высотах 2235–2500 м., в двух модельных горно-ледниковых бассейнах Актру и

Корумду на восточно-юго-восточных и западно-северо-западных склонах, а также на водоразделе рек Актру – Ян-Карасу на северном склоне. Исследования проводились в составе экспедиций лаборатории динамики и устойчивости экосистем Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН.

В пределах лесотундрового экотона долины р. Актру выделены два высотных уровня: нижний – 2235–2335 м над ур. м. и верхний – 2335–2475 м над ур. м.

Изучение экотонных насаждений кедра проводилось на постоянных пробных площадях (ПП) и трансектах (Т). Кроме исследований на постоянных пробных площадях и трансектах, проводились маршрутные исследования для анализа расселения кедра в экотоне.

Постоянные пробные площади квадратной формы (20х20м) закладывались в группах деревьев, не испытавших антропогенного воздействия и не пройденных пожаром. От пробных площадей верх по профилю были заложены постоянные трансекты, представляющие собой учетные полосы постоянной ширины (10 м) и разной (от 100 до 300 м) длины, зависящие от распространения последних единичных экземпляров кедра вблизи скальных обнажений или в высокогорной тундре.

Каждая пробная площадь и трансекта нумеровалась, границы и их порядковый номер отмечались краской на камнях или деревьях (Методы изучения..., 2002). Для определения абсолютной высоты и координат пробных площадей и трансект применяли GPS-навигатор Garmin eTrex.

Состав древесного яруса определяли по участию видов деревьев по 10-бальной шкале. Геоботанические описания напочвенного покрова, проведенные по общепринятой методике (Полевая..., 1976), любезно предоставлены заведующей лабораторией динамики и устойчивости экосистем Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН д-р биол. наук Е.Е. Тимошок и сотрудником этой лаборатории канд. биол. наук М.Н. Диркс (ПП2Я, ПП5А3, Т3К3, Т4К3, Т3А3). Гербарий сосудистых растений, мхов и лишайников определен ведущим инженером лаборатории С.Н. Скороходовым. Название

сообществам давалось по основным доминантам. Названия сосудистых растений приведены по сводке С.К. Черепанова (1995). Описания почв любезно предоставлены канд. биол. наук В.В. Давыдовым.

В бассейне Актру на восточно-юго-восточном склоне (рис. 3.2) заложены пять постоянных пробных площадей (табл. 3.1) и шесть постоянных трансект (табл. 3.2).

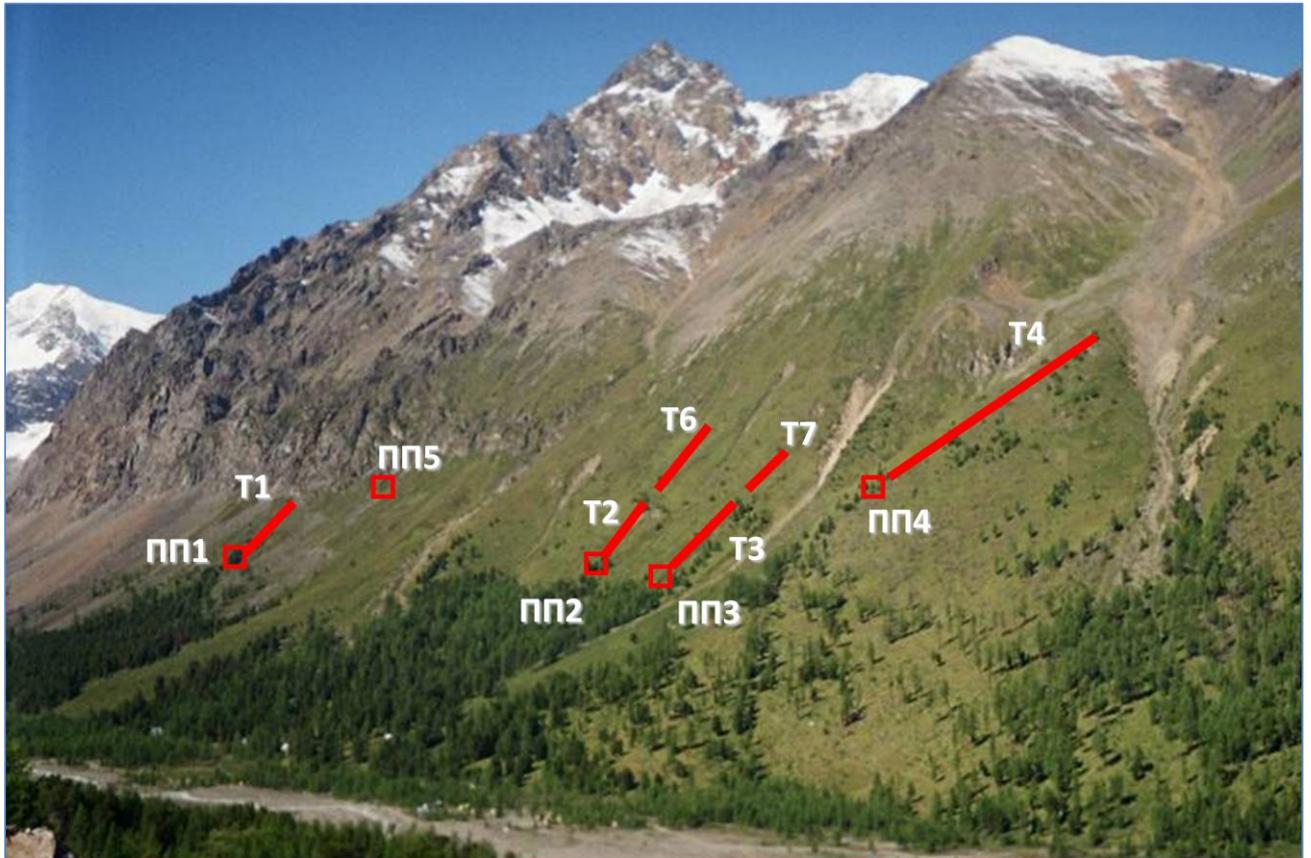


Рисунок 3.2 – Схема расположения постоянных пробных площадей и трансект на восточно-юго-восточном склоне долины р. Актру

Характеристика постоянных пробных площадей на восточно-юго-восточном склоне долины р. Актру

№ ПП	Сообщество	Высота над ур. м., м	Крутизна, °	Состав древесного яруса
Нижняя часть экотона				
ПП1	Лиственнично-кедровое можжевельниково-разнотравно-осочково-вейниковое	2235	30–35	10К+Л
ПП2	Лиственнично-кедровое можжевельниково-злаково-осочковое	2240	30–35	2Л 8К
ПП3	Кедровое разнотравно-вейниковое	2265	35–40	10К
Верхняя часть экотона				
ПП4	Кедровое разнотравно-злаково-осочковое	2335	35–40	10К
ПП5	Кедровое разнотравно-овсяницевое	2350	30–35	10К

Для примера приводим описание постоянной пробной площади № 1:

Лиственнично-кедровое можжевельниково-разнотравно-осочково-вейниковое сообщество. Нижняя часть экотона, высота 2235 м над ур. м. Крутизна склона 30–35°. Микрорельеф: крупные заросшие камни. Состав древесного яруса: 10К+Л. Состав подроста 10К.

В кустарниковом ярусе (проективное покрытие около 20 %) доминирует *Juniperus sibirica* Burgsd. (15 %), с более низким обилием отмечены *Cotoneaster uniflorus* Bunge (2–3 %), единично встречаются *Salix divaricata* Pall., *Berberis sibirica* Pall., *Spiraea flexuosa* Fisch. ex Cambess., *Juniperus pseudosabina* Fisch. & С.А. Mey., *Lonicera altaica* Pall.

Общее проективное покрытие травяного яруса около 80 %. Доминирует *Calamagrostis pavlovii* Roshev. (40–45 %), с более низким обилием отмечены *Carex macroura* Meinsh. (10–15 %), *Festuca altaica* Trin. (5–7 %), *Vaccinium vitis-idaea* (3–5 %), *Aconitum leucostomum* Vorosch. (2–3 %), *Festuca ovina* L. (1–2 %), единично – *Hedysarum austrosibiricum* В. Fedtsch., *Poa sibirica* Roshev., *Elymus transbaicalensis* (Nevski) Tzvelev и др.

В мохово-лишайниковом ярусе преобладает *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindt. и *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske, единично участвуют *Abietinella abietina* (Hedw.) M. Fleisch., *Brachythecium turgidum* (Hartm.) Kindb. и *Eurhynchiastrum pulchellum* (Hedw.) Ignatov & Huttunen.

В этом сообществе В.В. Давыдовым заложен почвенный разрез.

**Почва:** дерново-грубогумусовый подбур.

**Почвенный профиль:**

**О** 0–2 см. Опад травяной, хвоя, мхи.

**АУ** 2–9 см. Дернина. Серый, густо переплетен корнями, много отмерших корней, редко мелкие камни.

**АО** 9–21 см. Серый, свежий, средний суглинок, порошисто-мелкозернистой структуры. Много мелкозема (70 %), корней кедра диаметром 2–5 см и мелких корней. Камни не крупные.

**ВНГао** 21–44 см. Серовато-бурый, свежий средний суглинок, порошисто-зернистой структуры. Мелкозема 40 %. Много мелких корней. Крупные камни и щебень.

**ВНГ** 44–70 см. Бурый, увлажнен, средний суглинок, по граням камней бурая пленка, есть мелкие корни. Камней и щебня 70–80 %.

**С** 70–90 см. Коричневато-бурый, увлажнен, средний суглинок. Много крупных камней (80 %).

Характеристика постоянных трансект на восточно-юго-восточном склоне  
долины р. Актру

№ Т	Высота над ур. м., м	Крутизна, °	Протяженность, м	Состав древесного яруса
Нижняя часть экотона				
T1	2240–2320	30–35	100	10К
T2	2240–2335	30–40	200	10К+Л
T3	2265–2335	30–40	200	9К1Л
Верхняя часть экотона				
T4	2335–2475	35–40	300	8К2Л
T6	2335–2425	30–40	200	10К+Л
T7	2335–2390	30–35	100	10К+Л

Для примера приводим описание постоянной трансекты № 4, заложенной вверх по склону от ПП4:

Высота 2235–2320 м над ур. м. Крутизна склона 30–40°. Состав древесного яруса: 10К. Состав подроста 10К+Л. Микрорельеф: заросшие камни, старые полуразрушенные пни.

В нижней части трансекты на крутом участке (около 40°) описано лиственнично-кедровое разнотравно-овсяницевое сообщество. Общее проективное покрытие кустарникового яруса около 20 % с преобладанием *Cotoneaster melanocarpa* Fisch. ex Blytt (10–15 %), также встречаются *Spiraea flexuosa* (3–5 %) и *Juniperus sibirica* (1–2 %).

В травяном ярусе, с общим проективным покрытием около 25 %, доминирует *Festuca sphagnicola* В. Keller (20 %), с более низким проективным покрытием встречаются *Saussurea controversa* DC., *Gentiana decumbens* L. f., *Vupleurum multinerve* DC., *Oxytropis ambigua* (Pall.) DC., *O. alpina* Bunge, *Potentilla gelida* С.А. Mey., *Veronica porphyriana* Pavlov и др.

Далее трансекта (отрезок 50–60 м) проходит по пологому участку на высоте

2370 м над ур. м.:

Кедровое вейниково-можжевельниковое сообщество. В кустарниковом ярусе (общее проективное покрытие 75 %) преобладают *Juniperus pseudosabina* (40 %) и *Lonicera hispida* Pall. ex Roem. & Schult. (35 %), единично встречается *Juniperus sibirica*.

Общее проективное покрытие травяного яруса около 75 %. Доминирует *Calamagrostis pavlovii* (30 %), с более низким обилием отмечены *Festuca sphagnicola* и *Poa sibirica* (около 10 %), *Poa altaica* Trin. и *Hedysarum neglectum* Ledeb. (около 5 %), *Aquilegia sibirica* Lam. (1–2 %), *Trifolium lupinaster* L. (1%), *Saussurea controversa* (1%) и др.

Мохово-лишайниковый ярус не развит. Отмечены единично *Sanionia uncinata*, *Pseudoleskella rupestris*, *Tortella tortuosa* Hedw. и *Dicranum fuscescens* Turn.

Отрезок трансекты 60–110 м проходит по крутому очень сухому участку склона (около 40°). Здесь описано лиственнично-кедровое барбарисово-горькушево-овсянищевое сообщество. В кустарниковом ярусе (с общим проективным покрытием около 20 %) преобладают *Berberis sibirica* и *Cotoneaster melanocarpa*.

В травяном ярусе доминирует *Festuca sphagnicola* (10–15 %) и *Saussurea controversa* (10 %), с низким обилием отмечены *Thalictrum kemense* (Fr.) W.D.J. Koch, *Delphinium mirabile* Serg., *Dracocephalum peregrinum* L., *Allium altaicum* Pall., *Aconitum anthoroideum* DC., *Gentiana decumbens* и др.

На западно-северо-западном склоне этой долины (рис. 3.3) заложено пять постоянных пробных площадей (табл. 3.3) и три постоянных трансекты (табл. 3.4).

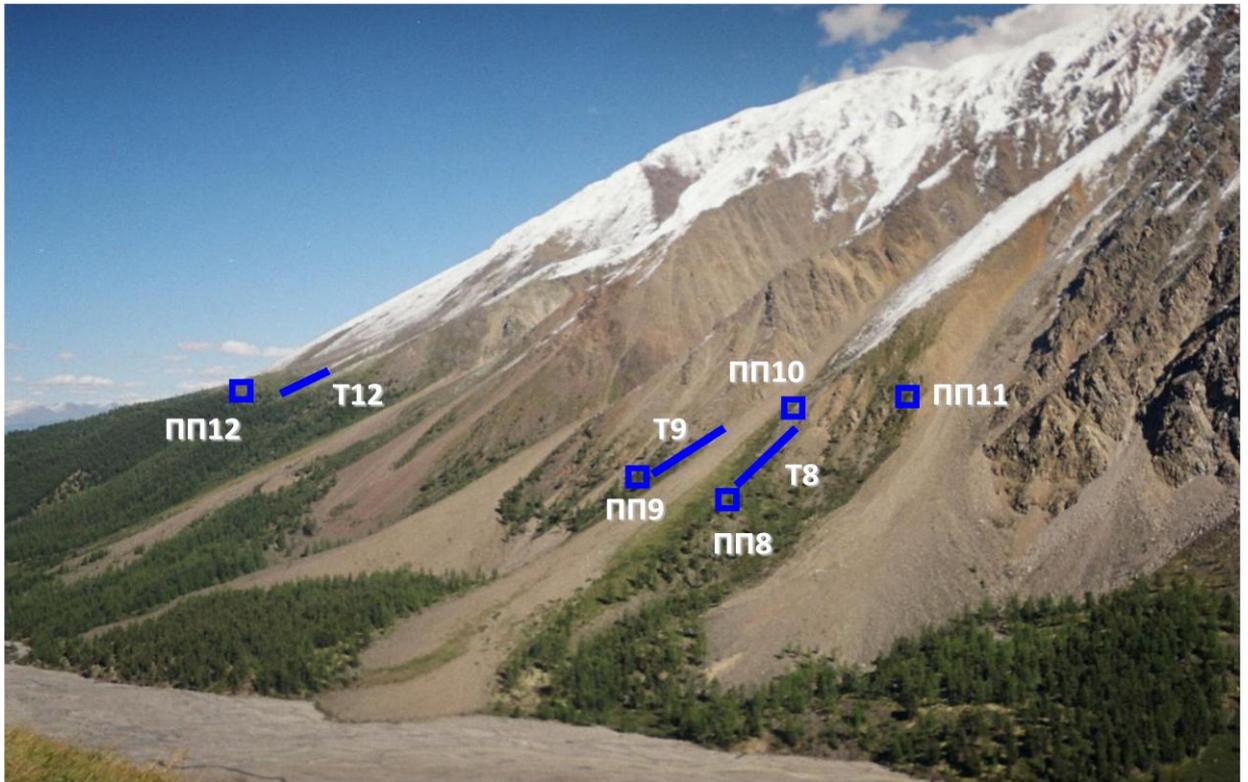


Рисунок 3.3 – Схема расположения постоянных пробных площадей и трансект на западно-северо-западном склоне долины р. Актру

Таблица 3.3

Характеристика постоянных пробных площадей на западно-северо-западном склоне долины р. Актру

№ ПП	Сообщество	Высота над ур. м., м	Крутизна, °	Состав древесного яруса
Нижняя часть экотона				
ПП8	Лиственнично-кедровое бруснично-баданово- зеленомошное	2240	35–40	3Л7К
ПП9	Лиственнично-кедровое бруснично-лишайниково- зеленомошное	2270	30–35	2Л8К
ПП10	Кедровое разнотравно- кустарничковое	2320	35–40	10К
Верхняя часть экотона				
ПП11	Кедровое разнотравно- дриадовое	2360	35–40	10К
ПП12	Лиственнично-кедровое дриадово-овсяницевоe	2390	20–25	1Л9К

В качестве примера приводим описание пробной площади № 8:

Лиственнично-кедровое бруснично-баданово-зеленомошное сообщество. Нижняя часть экотона, высота 2240 м над ур. м. Крутизна склона 35–40°. Микрорельеф: заросшие камни, поваленные стволы старых деревьев. Состав древесного яруса: 7К3Л. Состав подроста 10К.

В кустарниковом ярусе (проективное покрытие около 30 %) доминирует *Juniperus sibirica* (20 %), с более низким обилием (3–5 %) участвуют *Betula rotundifolia*, *Salix rhamnifolia* Pall. и *Lonicera altaica*.

Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса 30–35 %, с преобладанием *Bergenia crassifolia* (L.) Fritsch (10–15 %) и *Vaccinium vitis-idaea* (10–15 %), с меньшим обилием встречаются *Festuca altaica*, *Hedysarum neglectum*, *Atragene sibirica* L., *Aegopodium alpestre* Ledeb. и др.

В мохово-лишайниковом ярусе абсолютно преобладает *Rhizidium rugosum* (70–80 %), с низким участием присутствует *Cladonia rangiferina* (L.) Web. (5–7 %).

Таблица 3.4

Характеристика постоянных трансект на западно-северо-западном склоне долины р. Актру

№ Т	Высота над ур. м., м	Крутизна, °	Протяженность, м	Состав древесного яруса
Нижняя часть экотона				
Т8	2240–2310	30–35	100	2Л8К
Т9	2270–2340	30–35	100	2Л8К
Верхняя часть экотона				
Т12	2400–2465	20–25	100	3Л7К

Приводим описание постоянной трансекты № 12:

Ерниковое лишайниково-дриадовое сообщество. Высота 2400–2465 м над ур. м. Крутизна склона 30–40°. Микрорельеф: много камней, в том числе заросших.

Состав древесного яруса 7К3Л. Состав подроста 10К.

Кустарниковый ярус представлен в основном *Betula rotundifolia* (25–30 %), незначительно участие *Cotoneaster uniflorus*, *Lonicera altaica*, *Juniperus sibirica*, *J. pseudosabina*, *Lonicera hispida*.

В травяно-кустарничковом ярусе, с общим проективным покрытием около 25 %) преобладает *Dryas oxyodonta* Juz. (10–15 %), с низким обилием присутствуют *Empetrum nigrum* L., *Arctous erythrocarpa* Small, *Vaccinium vitis-idaea*, *Bistorta vivipara* (L.) Gray, *Saussurea subacaulis* (Ledeb.) Serg., *Luzula sibirica* V.I. Krecz., *Festuca altaica* и др.

В мохово-лишайниковом ярусе преобладает *Cladonia stellaris* (Opiz) Pouzar et Vezda (7–10 %), также встречается *Cladonia rangiferina*, *Cetraria islandica* (L.) Ach., *Rhizidium rugosum*, *Hylocomium splendens* Hedw.

В бассейне Корумду заложены две постоянных трансекты на восточно-юго-восточном склоне и две на западно-северо-западном (табл.3.5).

Таблица 3.5

Характеристика постоянных трансект в лесотундровом экотоне в долине  
р. Корумду

№ Т	Высота над ур. м., м	Крутизна, °	Протяжен- ность, м	Состав древесного яруса
Восточно-юго-восточный склон				
T13	2240–2350	30–35	200	1Л9К
T14	2250–2280	30–35	100	10К
Западно-северо-западный склон				
T15	2240–2350	35–40	200	2Л8К
T16	2250–2360	35–40	200	1Л9К

В качестве примера приводим описание постоянной трансекты № 15 на западно-северо-западном склоне:

Лиственнично-кедровое ерниковое мохово-лишайниковое сообщество. Высота 2240–2350 м над ур. м. Крутизна склона 35–40°. Микрорельеф: единичные

поваленные стволы. Состав древесного яруса 8К2Л. Состав подроста 8К2Л.

В кустарниковом ярусе (с общим проективным покрытием 50–55 %) доминирует *Betula rotundifolia* (40–45 %), с низким обилием участвует *Salix glauca* L. (5–7 %), единично встречаются *Lonicera altaica*, *Salix vestita* Pursh, *Spiraea alpina* Pall. и *Juniperus pseudosabina*.

В травяно-кустарничковом ярусе отмечена *Vaccinium vitis-idaea* (3–5 %) и *Bergenia crassifolia* (2–3 %), с низким участием присутствуют *Bistorta vivipara*, *Festuca sphagnicola*, *F. altaica*, *Carex tristis* M. Bieb., *C. sabynensis* Less. ex Kunth, *Hedysarum austrosibiricum*, *Empetrum nigrum*, *Callianthemum angustifolium* Witasek и др.

Мохово-лишайниковый ярус представлен в основном *Cetraria islandica* (20–30 %) и *Ditrichum flexicaule* (Schwaegr.) Hampe (7–10 %), с более низким обилием отмечен *Dicranum spadecium* Zett. (2–3 %), единично *Cladonia stellaris*, *Brachythecium rotacanthum*, *Rhytidium rugosum*, *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt.

На пологом северном склоне водораздела рек Актру – Ян-Карасу заложено две постоянных пробных площади (табл. 3.6).

Таблица 3.6

Характеристика постоянных пробных площадей на северном склоне водораздела рек Актру – Ян-Карасу

№ ПП	Сообщество	Высота над ур. м., м	Крутизна, °	Состав древесного яруса
ПП17	Лиственнично-кедровое ерничково-дриадовое	2380	20–25	2Л8К
ПП18	Лиственнично-кедровое ерничково-дриадовое	2390	20–25	2Л8К

В качестве примера приводим описание ПП18:

Лиственнично-кедровое ерничково-дриадовое сообщество. Высота 2390 м над ур. м. Микрорельеф: крупные заросшие камни. Состав древесного яруса: 8К2Л,

состав подроста 10 К.

В кустарниковом ярусе представлены *Betula rotundifolia* (7–10 %) и *Salix glauca* (2–3 %).

Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса около 90 %. Здесь абсолютно преобладает *Dryas oxyodonta* (65–70 %), значительно участие *Festuca altaica* (15 %), более низкое – *Bergenia crassifolia* (2–5 %).

На каждой пробной площади и трансекте проводили картирование особей кедра. На план наносилось местонахождение каждой особи, основания их стволов и проекции крон. Отмечали условия произрастания деревьев. Проводили сплошной пересчет деревьев и их нумерацию, учитывалось число взрослых особей и подроста. У многоствольных особей подсчитывали число стволов.

В условиях лесотундрового экотона к подросту относили молодые особи кедра, не достигшие высоты 1,5 м (Моисеев и др., 2010б) и возраста 50 лет.

Для каждой особи кедра на пробных площадях и трансектах измеряли основные морфометрические показатели: высоту, диаметр ствола, форму кроны. Для определения высоты деревьев использовался высотомер-эклиметр, для особей высотой до 3 м применялась металлическая измерительная рулетка, для измерения окружности ствола и дальнейшего пересчета диаметра ствола – сантиметровая лента. У каждой особи кедра описывали форму кроны, высоту ее прикрепления (высота прикрепления первой живой ветви), искривление ствола и наличие перевершиниваний. Было отмечено, к какой экологической форме относится каждый экземпляр кедра. В большинстве случаев делался фотоснимок моделей.

Возраст деревьев кедра определялся путем подсчета годовых колец на кервах, отобранных возрастным буром, а также по спилам<sup>1</sup>. Определение возраста подроста проводилось путем подсчета числа годовых приростов главной оси по заметным на коре стволика следам от мутовок в виде пояска (Шмонов, 1976). В отдельных случаях у модельных особей подроста для определения и контроля

---

<sup>1</sup> Часть данных по подросту любезно предоставлена О.Ю. Пропастиловой

возраста подсчитывали число годичных колец на поперечных срезах у основания стволиков.

Как было показано П.Л. Горчаковским и С.Г. Шиятовым (1985) определять возраст деревьев путем подсчета годичных колец на высоте пня не рекомендуется, так как при этом ошибка может достигать нескольких десятков лет, поскольку подрост на верхней границе леса растет медленно. Поэтому керны отбирали как можно ближе к основанию ствола.

Дополнительно, для определения возраста и более точного расчета числа лет, которое необходимо прибавить к возрасту по керну, взятому не у основания ствола, использовали специальные модельные деревья. Для этого спиливали засохшие, сломанные, вывороченные из почвы деревья. Начиная от корневой шейки, т.е. от основания ствола и до высоты 10–20 см спилы делали через каждые 5 см, у тонких стволов (диаметром до 4 см) спилы делали через 2 см до высоты 6–10 см. У каждого спила подсчитывалось число лет и вычисляли необходимую поправку по возрасту.

В случае, когда сердцевина ствола сгнила и точное количество годичных колец подсчитать было невозможно, возраст дерева определяли расчетным способом. Для этой цели с учетом конфигурации сохранившихся годичных колец определяли местонахождение сердцевинного кольца, а также расстояние от сердцевины до первого сохранившегося кольца. У соседних модельных деревьев примерно такого же возраста определяли, сколько колец содержится в пределах сгнившей части, и это число прибавляли к числу имеющихся годичных колец у данной модели.

Плотность (число особей на единицу площади) взрослого поколения и подроста кедра изучалась на всех пробных площадях и трансектах. В 2007 и 2012 гг. проводился мониторинг динамики плотности взрослых и молодых особей кедра.

В лабораторных условиях керны приклеивали на специальные рейки с пазом и зачищали острым лезвием и в зашлифованную поверхность втирали порошок мела (Фильрозе, Гладушко, 1986). Ширину годичных колец измеряли на

измерительной установке LINTAB, полученные данные обрабатывали с помощью графического пакета TSAP (Rinn, 1996). Полученные серии перекрестно датировались для выявления выпавших колец, результат датировки контролировался программой COFESHA (Holmes, 1983).

По каждой пробной площади и трансекте высчитывался средний возраст особей взрослого поколения и подроста. В возрастных спектрах, отражающих возрастную структуру насаждений, особи распределяли по 10-летним интервалам.

Для изучения особенностей семеношения кедра на пробных площадях ежегодно проводилась глазомерная оценка числа женских шишек на деревьях по пятибалльной шкале (Некрасова, 1961).

Для ретроспективного анализа семеношения кедра был проведен отбор ветвей с модельных деревьев в верхнем женском генеративном ярусе. Отбиралось по 1–2 длительно плодоносящих ветви из верхней, средней и нижней частей женского яруса кроны.

На этих ветвях ретроспективными методами (Воробьев, 1979; Воробьев и др., 1990; Воробьев, 1999) последовательно, начиная с дистального конца ветви, восстанавливали число наружных (на коре побегов) и внутренних (на поперечных спилах) следов от женских шишек всех поколений (зачатки, 1-летние, 2-летние преждевременно опавшие и созревшие шишки) на каждом весеннем элементарном побеге.

Следы от женских шишек на коре подсчитывали на каждой скелетной ветви и ветвях всех порядков ветвления (сама скелетная ветвь – ось первого порядка и располагающиеся на ней латеральные – оси второго-третьего порядков). Данным методом были восстановлены следы от шишек за 10–15 последних лет. При дальнейшем нарастании годичных колец и растрескивании коры ветвей наружные следы становятся трудно различимыми. В этом случае следы от шишек разных поколений можно хорошо отличить по внутренним следам на побеге (Воробьев, 1979, Воробьев и др., 1990), для чего делался спил ветви.

С помощью вышеописанных методов были получены исходные ряды по

каждой ветви, которые усреднялись для получения индивидуальных временных рядов. Для каждого модельного дерева были получены репродуктивные временные ряды: количества зачатков, 1-летних, 2-летних преждевременно опавших и созревших шишек, длительностью 20 лет.

Для выявления связи семеношения и климата использовались ряды температуры воздуха и количества осадков за 1992–2011 гг. по близлежащей метеостанции Кош-Агач ( $49^{\circ}59'37''$  с. ш. и  $88^{\circ}41'12''$  в. д.), расположенной на высоте 1758 м над ур. м. в 60 км от горно-ледникового бассейна Актру.

На пробных площадях в 2004, 2006 и 2011 гг. случайным способом было отобрано по 20 зрелых неповрежденных насекомыми и птицами шишек. В лабораторных условиях определяли основные морфологические показатели, наиболее полно характеризующие структуру урожая: длину, диаметр шишек, также описывали их форму. Для анализа структуры шишки чешуи отделяли от оси и подсчитывали число стерильных (без семян) и фертильных (с семенами) чешуй. Определяли количество семян в каждой шишке. Для характеристики качества семян их делили на развитые и недоразвитые. К развитым относили семена нормального, к недоразвитым - явно меньшего размера. Среди нормально развитых семян определяли процент пустых семян. Вычисляли процент семинификации, т.е. фактическое количество семян от потенциально возможного (Вайнагий, 1974).

Статистическая обработка данных проводилась с помощью стандартных методов (Лакин, 1990) с использованием программ Statistica v.5.5A и Windows Microsoft Office Excel 2003, 2007.

Для оценки значимости различий морфологических показателей особей кедров разных экологических форм использовали доверительный интервал – это интервал, в котором с заданной вероятностью находится генеральный параметр. Для вычисления доверительного интервала для генеральной средней была использована формула:  $x_{\text{ср.}} - t \cdot s_{\text{ср.}} < M < x_{\text{ср.}} + t \cdot s_{\text{ср.}}$ , где:  $M$  – среднее генеральной совокупности,  $x_{\text{ср.}}$  – средняя арифметическая элементов выборки;  $t$  – нормированное отклонение варианты от средней арифметической,  $s_{\text{ср.}}$  – ошибка

средней арифметической (Зайцев, 1991).

Для определения зависимости семеношения от климата использовался коэффициент корреляции ( $r$ ). Показателем изменчивости значений относительно средней величины служил коэффициент вариации ( $Cv$ ). Варьирование считали слабым, если коэффициент вариации не превышал 10 %, средним – 11–25 % и значительным – более 25 % (Лакин, 1990). Коэффициент синхронности, который определяется количеством совпавших по направлению годичных отрезков кривой, использовался для оценки степени влияния общих факторов по отношению к двум рядам (Huber, 1943; Fritts, 1976). Перевод его количественных величин в качественные определения проводился по С.Г. Шиятову (1986).

В основу работы положены материалы, собранные на 12 постоянных пробных площадях общей площадью 4800 м<sup>2</sup> и 13 постоянных трансектах общей площадью 21000 м<sup>2</sup>. Данные включают сведения о особенностях морфологии 553 деревьев, из которых у 480 определен возраст; составе и структуре 25 кедровых насаждений; динамике подроста на всех пробных площадях и трансектах; особенностях семеношения на основе ретроспективной оценки 84 ветвей; размерах и форме 160 шишек и более 5000 семян кедра. Общая протяженность маршрутных исследований составила более 50 км.

## Глава 4. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФОРМЫ КЕДРА СИБИРСКОГО В ЛЕСОТУНДРОВОМ ЭКОТОНЕ

Разнообразие климатических и почвенных условий в горах приводит к возникновению экологических форм (экоморф) растений, проявляющихся, прежде всего во внешнем облике, т.е. форме роста растений (Серебряков, 1962; Крылова, 1964). Экоморфы – жизненные формы вида, существующие в определенных экологических условиях и отличающиеся габитуальными признаками (Жмылев и др., 2002).

На верхней границе распространения деревьев в горах, в зависимости от степени неблагоприятности среды и различных комбинаций климатических и эдафических факторов, возникают разные формы роста с большей или меньшей ортотропностью побегов.

На исследованной нами территории лесотундрового экотона Северо-Чуйского хребта выделено три экологических формы кедра сибирского: стволовая, кустовидная и стланиковая.

### 4.1 Стволовая форма

Кедр стволовой формы, для которой характерна хорошо выраженная главная ось, представлен прямостоячими одноствольными (рис. 4.1А) (одно- и многовершинными) и многоствольными деревьями (рис. 4.2Б) с симметричной и асимметричной кроной.

Многоствольные деревья сформировались в результате гибели в начальный период жизни лидерного побега, либо срастания стволиков при групповых всходах из спрятанных кедровкой кладок орехов (Филимонова, 2013б).

Особи кедра стволовой формы, преобладающие в нижней части экотона, имеют слабо асимметричную островершинную, конусовидную или широкоовальную крону большой густоты, наиболее развитую в нижней части ствола.

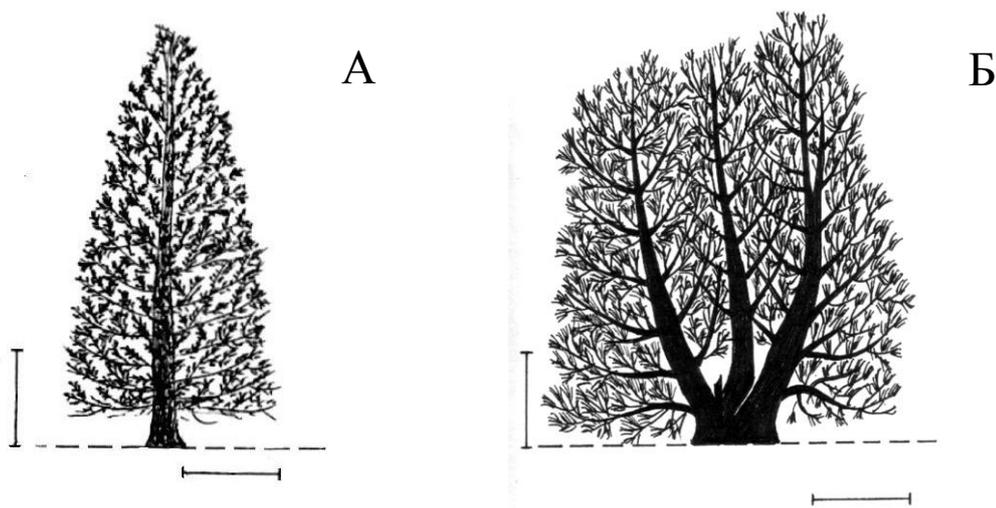


Рисунок 4.1 – Одноствольное (А) и многоствольное (Б) деревья кедра с симметричной кроной в группах деревьев в нижней части лесотундрового экотона. Масштабная линейка 1 м (Рисунок автора)

На восточно-юго-восточном склоне долины р. Актру в нижней части экотона одноствольные деревья кедра имеют среднюю высоту 5,0 м, многоствольные – 5,8 м (табл. 4.1). У деревьев, произрастающих в группах в верхней части экотона средняя высота в 1,5 раза меньше (3,5 м, 3,8 м соответственно), чем в нижней. В нижней части экотона высота особей с одним и несколькими стволами статистически не отличается. Диаметр ствола у основания у одноствольных особей имеет среднее значение 15,8 см, у многоствольных больше – 20,5 см. В верхней части экотона этот показатель, как и высота деревьев, меньше, чем в нижней части: у одноствольных деревьев – 10,4 см, у многоствольных – 16,2 см. Диаметр кроны у деревьев с одним и несколькими стволами составляет в среднем 2,1 и 2,5 м соответственно, в верхней части меньше – 1,5 и 2,1 м. Т.е. с увеличением высоты над уровнем моря выявлена тенденция уменьшения высоты деревьев, диаметра ствола и диаметра кроны. Крона у деревьев отмечена конусовидной, яйцевидной и широкоовальной формы. Отношение длины кроны к ее диаметру у одноствольных деревьев во всем экотоне и многоствольных в нижней части экотона имеет близкие значения (2,4-2,5 м). У многоствольных деревьев в верхней части экотона это отношение ниже и составило 1,8 м. Деревья здесь имеют более раскидистую крону.

Морфологическая характеристика стволовой формы кедра в лесотундровом экотоне Северо-Чуйского хребта

Высота над уровнем моря, м	Деревья	Высота дерева, м	Диаметр ствола у основания, см	Средний диаметр кроны, м	Форма кроны*, м
Восточно-юго-восточный склон долины р. Актру					
Нижняя часть экотона, 2235-2340	одноствольные	$5,0 \pm 0,26$ 4,5-5,5	$15,8 \pm 1,06$ 13,7-17,9	$2,1 \pm 0,13$ 1,9-2,4	$2,4 \pm 2,39$ 2,3-2,5
	многоствольные	$5,8 \pm 0,25$ 5,3-6,3	$20,5 \pm 1,95$ 16,7-24,4	$2,5 \pm 0,17$ 2,1-2,8	$2,5 \pm 0,13$ 2,2-2,7
Верхняя часть экотона, 2340-2480	одноствольные	$3,5 \pm 0,22$ 3,1-3,9	$10,4 \pm 0,74$ 8,9-11,9	$1,5 \pm 0,13$ 1,2-1,7	$2,4 \pm 0,14$ 2,1-2,7
	многоствольные	$3,8 \pm 0,18$ 3,4-4,1	$16,2 \pm 1,93$ 12,3-20,1	$2,1 \pm 0,14$ 1,8-2,4	$1,8 \pm 0,07$ 1,6-1,9
Западно-северо-западный склон долины р. Актру					
Нижняя часть экотона, 2240-2340	одноствольные	$5,5 \pm 0,69$ 4,1-6,9	$21,4 \pm 4,02$ 13,4-29,5	$2,5 \pm 0,37$ 1,7-3,2	$2,3 \pm 0,14$ 2,0-2,6
	многоствольные	$4,2 \pm 0,50$ 3,2-5,2	$16,9 \pm 2,02$ 12,9-20,9	$1,4 \pm 0,10$ 1,2-1,6	$2,8 \pm 0,21$ 2,3-3,2
Верхняя часть экотона, 2340-2470	одноствольные	$3,6 \pm 0,28$ 3,0-4,1	$12,9 \pm 1,18$ 10,6-15,3	$1,6 \pm 0,12$ 1,3-1,8	$2,4 \pm 0,16$ 2,1-2,7
	многоствольные	$4,2 \pm 0,32$ 3,5-4,8	$18,6 \pm 1,97$ 14,7-22,6	$1,7 \pm 0,11$ 1,5-1,9	$2,4 \pm 0,17$ 2,1-2,7
Восточно-юго-восточный склон долины р. Корумду					
2240-2350	одноствольные	$1,8 \pm 0,40$ 1,1-2,6	$9,2 \pm 2,31$ 4,6-13,8	$1,2 \pm 0,19$ 0,8-1,6	$1,3 \pm 0,11$ 1,1-1,6
	многоствольные	$1,3 \pm 0,09$ 1,1-1,5	$8,2 \pm 0,49$ 7,2-9,2	$1,0 \pm 0,10$ 0,8-1,2	$1,3 \pm 0,17$ 0,9-1,6
Западно-северо-западный склон долины р. Корумду					
2240-2360	одноствольные	$1,9 \pm 0,31$ 1,3-2,5	$7,2 \pm 0,98$ 5,2-9,1	$1,2 \pm 0,16$ 0,9-1,5	$1,4 \pm 0,20$ 1,0-1,8
	многоствольные	$1,7 \pm 0,19$ 1,3-2,1	$9,4 \pm 1,43$ 6,5-12,3	$1,4 \pm 0,06$ 1,3-1,5	$1,2 \pm 0,08$ 1,0-1,3
Северный склон водораздела рек Актру – Ян-Карасу					
2380-2390	одноствольные	$3,0 \pm 0,37$ 2,2-3,7	$9,8 \pm 1,16$ 7,5-12,1	$1,4 \pm 0,03$ 1,3-1,5	$1,9 \pm 0,24$ 1,4-2,4
	многоствольные	$2,9 \pm 0,46$ 2,0-3,8	$10,1 \pm 0,77$ 8,6-11,7	$1,8 \pm 0,10$ 1,6-2,0	$1,5 \pm 0,24$ 1,1-2,0

Примечание: в числителе приведено среднее  $\pm$  ошибка, в знаменателе – доверительный интервал, \* - форма кроны – отношение длины кроны к ее диаметру

На западно-северо-западном склоне долины р. Актру одноствольные деревья кедра имеют морфологические показатели, сходные с таковыми на восточно-юго-восточном склоне. В нижней части экотона средняя высота – 5,5 м, средний диаметр ствола у основания – 21,4 см, средний диаметр кроны – 2,5 м; в верхней – 3,6 м, 12,9 см 1,6 м соответственно. Морфологические показатели многоствольных деревьев в нижней и верхней частях экотона статистически не отличаются. Отношение длины кроны к ее диаметру у одноствольных деревьев во всем экотоне и многоствольных в верхней части экотона имеет близкие значения (2,3–2,4 м), у многоствольных деревьев в нижней части экотона это отношение выше (2,8 м).

В экотоне долины р. Корумду морфологические показатели одно- и многоствольных деревьев на двух обследованных склонах статистически значимых различий не имеют: средняя высота изменяется от 1,3 до 1,9 м, средний диаметр ствола – от 7,2 до 9,4, средний диаметр кроны – от 1,0 до 1,4 м. В целом в экотоне этой долины средняя высота деревьев в 2,5 раза меньше, чем в экотоне долины р. Актру. Соответственно и отношение длины кроны к ее диаметру в среднем почти в 2 раза ниже (1,3 м), чем в долине р. Актру (2,4 м).

На водоразделе рек Актру – Ян-Карасу близкие значения высоты (3,0 и 2,9 м соответственно) и диаметра ствола (9,8 и 10,1 см) выявлены у деревьев с одним и несколькими стволами, а диаметр кроны у последних (1,8 м) больше, чем у первых (1,4 м). Отношение длины кроны к ее диаметру в среднем здесь в 1,4 раза ниже, чем в экотоне долины р. Актру, но в 1,3 выше, чем в экотоне долины р. Корумду.

Деревья стволовой формы, как одно- так и многоствольные, произрастающие по периметру групп деревьев или одиночно, чаще всего имеют асимметричную крону, формирующуюся под воздействием господствующих ветров. Сильное воздействие ветров способствует формированию флаговости кроны. У одноствольных особей в центре групп под защитой окружающих их деревьев формируется более симметричная крона.

У деревьев кедра нами была изучена степень развития кроны по сторонам света. Наибольший диаметр и наименьшая асимметричность кроны у деревьев

кедра в экотоне на обоих склонах долины р. Актру выявлена в группах деревьев в нижней части экотона (рис. 4.2).

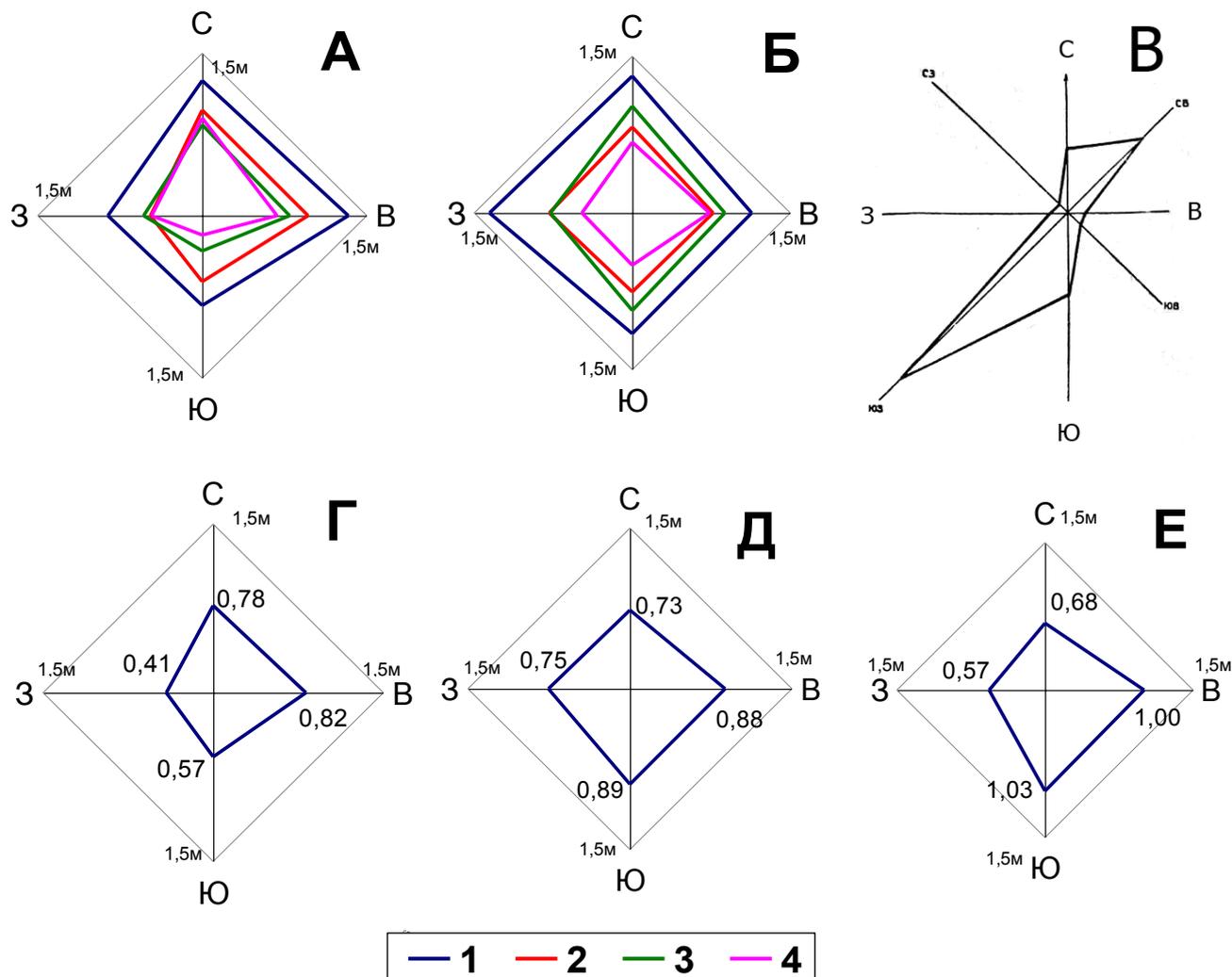


Рисунок 4.2 – Соотношение радиусов кроны (в м) у деревьев кедр в лесотундровом экотоне: 1 – группы деревьев в нижней части экотона, 2 – группы деревьев в верхней части, 3 – одиночные особи в нижней части, 4 – одиночные особи в верхней части; А – восточно-юго-восточный склон долины р. Актру, Б – западно-северо-западный склон долины р. Актру, В – роза ветров долины р. Актру на высоте 2150 м над ур. м. (по Тронов и др., 1965), Г – восточно-юго-восточный склон долины р. Корумду, Д – западно-северо-западный склон долины р. Корумду, Е – северный склон водораздела рек Актру – Ян-Карасу

На восточно-юго-восточном склоне у кедр в группах деревьев в верхней части экотона и, особенно у одиночных особей, выражена флаговость кроны. В

этих случаях крона деревьев наименее развита в юго-западном направлении. Ее протяженность у деревьев в группах составила в среднем с южной стороны 0,61, с западной – 0,47 м, что в последнем случае в 1,6 раза меньше среднего радиуса кроны (0,76 м).

У одиночных деревьев флаговая форма кроны встречается на протяжении всего профиля, как в верхней, так и в нижней частях экотона. Однобокие кроны формируются в результате отмирания побегов с наветренной южной и юго-западной стороны. Живые ветви ориентированны в ту сторону, куда дует ветер, т.е. на данном склоне крона по отношению к главному стволу наиболее развита в северном и северо-восточном направлении. У одиночных деревьев в нижней части экотона крона в южном направлении имеет средний радиус 0,33 м, что в два раза меньше среднего радиуса кроны и в 2,5 раза – радиуса с противоположной северной стороны. У одиночных особей в верхней части экотона средний радиус кроны с южной стороны не превышает 0,18 м, что более, чем в 3 раза меньше среднего радиуса. Таким образом, по мере увеличения абсолютной высоты, одиночные особи приобретают еще более выраженную асимметрию кроны, так как с увеличением высоты возрастает сила и повторяемость ветров в долине р. Актру (Слущкий, Коновалова, 1972) и эти особи более подвержены их влиянию, чем в группах деревьев в нижней части экотона.

На западно-северо-западном склоне долины р. Актру крона у деревьев кедра более симметрична, чем у деревьев на противоположном склоне (рис.4.2Б), так как этот склон, благодаря орографическому строению долины, менее подвержен влиянию господствующих ветров (Слущкий, Коновалова, 1972; Душкин, 1974). Лишь в верхней части экотона у одиночных деревьев кедра формируется выраженная флаговость кроны. Средний радиус кроны здесь в южном и западном направлении составляет 0,40 и 0,35 м соответственно, что почти в 1,5 раза превышает средний радиус.

В экотоне долины р. Корумду, как и в экотоне долины р. Актру, асимметричность крон деревьев выражена на восточно-юго-восточном склоне и практически отсутствует на западно-северо-западном. Так, в первом случае,

асимметричность кроны развита в юго-западном направлении и наименьший радиус кроны отмечен с западной стороны – 0,41 м, что в 1,6 раз меньше среднего радиуса кроны. На противоположном склоне крона более симметрична, средний ее радиус здесь составил 0,81 м.

У деревьев кедра, произрастающих на пологом водоразделе рек Актру – Ян-Карасу на высотах 2380–2390 м над ур. м., также формируется асимметричность кроны. Однако, в отличие от долины р. Актру, асимметрия наиболее выражена не с юго-западной, а с северо-западной стороны (рис. 4.2Г). Радиус в северном направлении составил в среднем 0,68 м, в западном – 0,57, что в среднем почти в 1,3 раза меньше среднего радиуса кроны.

В условиях экотона для деревьев кедра кроме флаговости кроны характерны: деформация ствола и ветвей вследствие неоднократного перевершинивания, наличие большого количества сухих ветвей, коррозия хвои и ствола (механическое истирание частей растений снегом, переносимым ветром, Прозоров, 2004), искривление и растрескивание стволов и ветвей, формирование «юбочки».

Перевершинивание вызывается гибелью верхушечной почки или отмиранием главного осевого побега и заменой его новым побегом. Гибель происходит вследствие иссушающего влияния зимних ветров, камнепадов, лавин и селей. Погибший главный ствол замещается ветвью, растущей с подветренной стороны. При равномерном росте вверх нескольких боковых ветвей формируется многовершинное дерево.

На рис. 4.3 хорошо видно неоднократное замещение главной оси боковой ветвью с подветренной стороны. У деревьев кедра в группах в нижней части экотона перевершинивание ствола отмечено в среднем у 28 % особей, в верхней части – у 63 %; у одиночно произрастающих особей в нижней части экотона – у 56 %, в верхней – у 100 % особей.

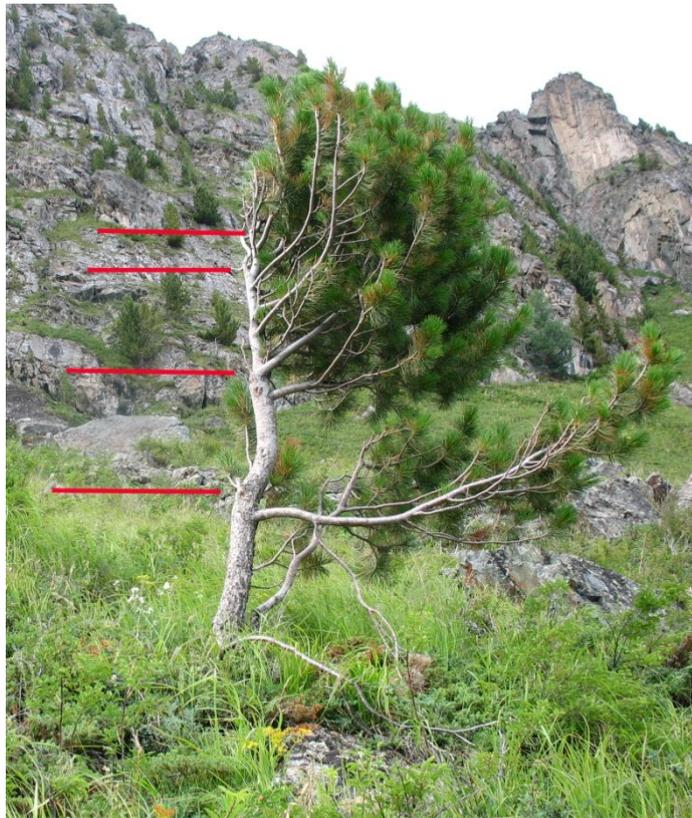


Рисунок 4.3 – Одноствольное дерево кедр с флаговой кроной и неоднократным перевершиниванием ствола (красные линии) при одиночном произрастании в лесотундровом экотоне на восточно-юго-восточном склоне долины р. Актру (Фото автора)

Усыханию ветвей, корразии хвои и ствола, морозному иссушению почек и побегов, расположенных выше уровня снега способствуют сильные (более 10–15 м/сек) ветры (Cairns, 2001). В долине р. Актру такие сильные ветры наиболее часто отмечаются в зимний период (Тронов и др., 1965). Под действием снеговой шлифовки с наветренной части ствола образуются трещины, кора отличается по цвету от подветренной части и истончается.

Искривление ствола, проявляющееся в серповидном изгибе, наклонном росте, формируется под давлением каменистого субстрата, тающего снега, его сползания, лавин. Искривление ствола у деревьев кедр, как и у других видов хвойных (Горчаковский, Шиятов, 1985) сопровождается эксцентричностью (неравномерностью) годовичных колец, которая выражается в развитии креновой древесины (в сторону наклона ствола). По мере постепенного восстановления

вертикального положения ствола, эксцентricность годовичных колец уменьшается, и они затем откладываются равномерно.

Однако в условиях лесотундрового экотона Северо-Чуйского хребта после восстановления вертикального положения ствола на формирование эксцентricности годовичных колец начинает влиять уже не крутизна склона, а ветер. В этом случае годовичные кольца имеют наибольшую ширину уже с северной и северо-восточной стороны, т.е. со стороны ствола противоположной преобладающим южным и юго-западным ветрам, аналогично флаговости кроны (рис. 4.4). Искривление ствола сохраняется в среднем до высоты 60 см.

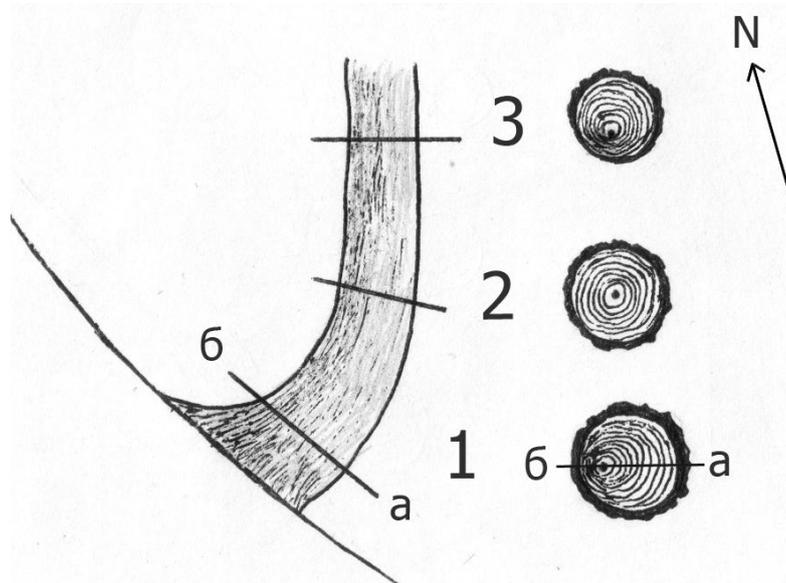


Рисунок 4.4 – Эксцентricность годовичных слоев при искривлении ствола у кедра в условиях экотона. Условные обозначения: а – кренивая древесина, б – тяговая древесина; высота спилов: 1 – у основания ствола, 2 – на уровне перехода к вертикальному росту, 3 – уровень вертикального роста (Рисунок автора)

Кроме асимметрии кроны, деревьям кедра, произрастающим в условиях экотона, особенно одиночным особям, свойственна так называемая «юбочка» (рис. 4.5). Она формируется в нижней части ствола из распланных по земле длинных и толстых, густо переплетенных ветвей, растущих под защитой снежного покрова. Выше этой конструкции, защищающей нижнюю часть ствола от неблагоприятных внешних воздействий, ствол имеет следы снеговой

шлифовки. Здесь скелетные ветви у особей или отсутствуют или сухие. Выше этого участка ствола расположена нормальная или флаговая крона.

Наиболее часто «юбочка» встречается у молодых многоствольных деревьев растущих одиночно или в разреженных группах на более влажном западно-северо-западном склоне долины р. Актру, который характеризуется наиболее интенсивным снегонакоплением (Душкин, 1974, Ледники Актру, 1987).

В условиях лесотундрового экотона диаметр «юбочки» в 1,5-3 раза больше, чем у выше расположенной части кроны. В условиях моренного комплекса ледника Малый Актру у деревьев кедр диаметры «юбочки» не более, чем в 2 раза превышает диаметры кроны в верхней части (Тимошок и др., 2003). У некоторых взрослых особей сохраняется часть «юбочки» в виде нескольких ветвей, распластанных по земле с одной-двух сторон.

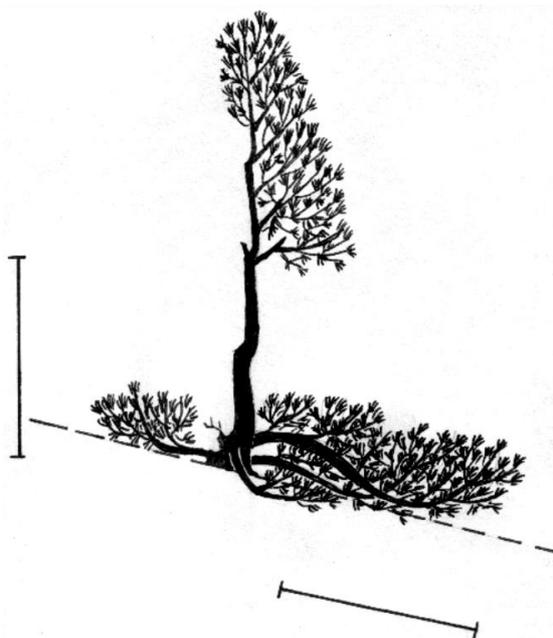


Рисунок 4.5 – Стволовая форма с флаговой кроной и «юбочкой» у одиночно произрастающей особи кедра. Масштабная линейка 1 м (Рисунок автора)

При повреждении, усыхании ствола хорошо развитые нижние ветви «юбочки» способны переходить к ортотропному росту и формировать кустовидную форму. Т.е. «юбочка» является одной из форм адаптации кедра сибирского к экстремальным условиям экотона и направлена на выживаемость

вида в этих условиях.

Часть особей кедр стволовой формы являются генеративными. Шишки отмечены у хорошо развитых деревьев с симметричной кроной. Доля генеративных особей от общего числа деревьев на восточно-юго-восточном склоне долины р. Актру в нижней части экотона составила 46 %, в верхней – 35 %, на западно-северо-западном – 41 % и 20 % соответственно. С увеличением абсолютной высоты происходит снижение числа генеративных деревьев. В долине р. Корумду и водоразделе Актру – Ян-Карасу генеративные особи в экотоне встречаются единично.

#### 4.2 Кустовидная форма

Кустовидная форма кедр распространена в верхней части экотона на восточно-юго-восточном и западно-северо-западном склонах долин рек Актру и Корумду, на водоразделе рек Актру – Ян-Карасу. Эта форма встречается на пологих и открытых участках, а также участках, частично защищенных скальными выступами.

Формирование низкорослых кустовидных особей кедр происходит аналогично формированию их у ели (Серебряков, 1962; Крылова, 1964) и пихты (Нухимовская, 1974). Под влиянием суровых климатических условий или от механического повреждения (перелома) в процессе таяния, сползания снега, селевых и лавинных явлений главный ствол молодых особей неоднократно погибает, что сопровождается развитием скелетных ветвей под усохшей вершиной. Нижние ветви, сохраняющиеся благодаря защите снежного покрова, пригибаются к почве, зачастую засыпаются мелкоземом, обрастают мхами. Происходит усиленный горизонтальный рост нижних ветвей, часть из которых, изгибаясь вверх, принимает положение, близкое к вертикальному.

Кедр сибирский в форме кустарника был отмечен на верхней границе распространения на Северо-Восточном Алтае (Воробьев, 1967).

В условиях лесотундрового экотона Северо-Чуйского хребта формирование этой формы чаще происходит у молодых особей кедр, в результате гибели почки

главного побега вследствие заморозков, иссушающего действия ветров, камнепадов и лавин, из нижних ветвей формируется кустовидная форма (рис. 4.6А). Причем на восточно-юго-восточном склоне наибольшее влияние оказывают ветры, лавины и сели, на западно-северо-западном – обвально-осыпные процессы.

Как показали наши наблюдения, формированию кустовидной формы также способствует групповая посадка орешков кедровкой (Филимонова, 2013б). Молодые стволы переплетаются друг с другом, срastaются у основания, изогнутые стволы и ветви принимают впоследствии ортотропное положение.

В районе исследований мы наблюдали не только формирование кустовидной формы у молодых особей, но и переход к ней от стволовой и стланиковой форм у взрослых деревьев. При сходе лавин или камнепадах происходит либо слом, либо повреждение ствола, приводящее к его усыханию, что стимулирует рост нижних ветвей, находящихся в более благоприятных условиях. В этом случае стволовая форма переходит в кустовидную (рис. 4.6Б), что чаще отмечается на восточно-юго-восточном склоне долины р. Актру, на котором крупные лавины, характерные для конца зимнего и зимне-весеннего периодов, сходят наиболее часто (Душкин, 1974).

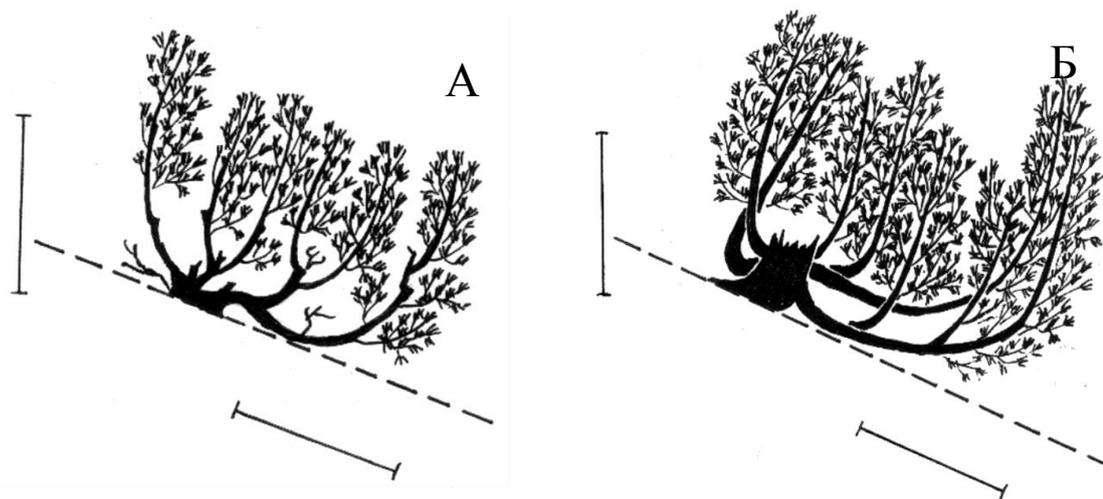


Рисунок 4.6 – Кустовидная форма кедра сибирского в верхней части лесотундрового экотона. А – сформировавшаяся в молодом возрасте в результате неоднократной гибели побегов, Б – образовавшаяся у взрослой особи в результате слома ствола у дерева. Масштабная линейка 1 м (Рисунок автора)

Число стволиков у особей кустовидной формы колеблется от 4 до 16 шт. Особи этой формы, произрастающие на склонах разной ориентации долин рек Актру, Корумду и на водоразделе рек Актру – Ян-Карасу, имеют сходные морфологические показатели: средняя высота составила 1,5–1,6 м, средний диаметр ствола – 7,5–8,8 см, средний диаметр кроны – 1,0–1,4 м (табл. 4.2). Крона у особей этой формы имеет шаровидную или чашевидную форму. Соотношение длины кроны к ее диаметру составило в долине р. Актру 1,1–1,2 м, в долине р. Корумду – 1,3–1,5 м, на водоразделе Актру – Ян-Карасу – 1,2 м.

Таблица 4.2.

Морфологическая характеристика кустовидной формы кедра в лесотундровом экотоне Северо-Чуйского хребта

Высота над уровнем моря, м	Высота дерева, м	Диаметр ствола у основания, см	Средний диаметр кроны, м	Форма кроны, м
Восточно-юго-восточный склон долины р. Актру				
2235-2475	$\frac{1,5 \pm 0,21}{1,3-1,8}$	$\frac{8,8 \pm 0,69}{7,5-10,1}$	$\frac{1,4 \pm 0,07}{1,2-1,5}$	$\frac{1,1 \pm 0,08}{1,0-1,3}$
Западно-северо-западный склон долины р. Актру				
2240-2470	$\frac{1,6 \pm 0,17}{1,2-1,9}$	$\frac{8,7 \pm 0,99}{6,8-10,7}$	$\frac{1,3 \pm 0,08}{1,1-1,4}$	$\frac{1,2 \pm 0,09}{1,0-1,4}$
Восточно-юго-восточный склон долины р. Корумду				
2300-2350	$\frac{1,6 \pm 0,29}{1,1-2,2}$	$\frac{8,3 \pm 1,11}{6,1-10,4}$	$\frac{1,0 \pm 0,19}{0,7-1,4}$	$\frac{1,5 \pm 0,12}{1,3-1,8}$
Западно-северо-западный склон долины р. Корумду				
2300-2360	$\frac{1,6 \pm 0,25}{1,1-2,1}$	$\frac{8,3 \pm 0,63}{7,0-9,5}$	$\frac{1,3 \pm 0,14}{1,0-1,6}$	$\frac{1,3 \pm 0,15}{1,0-1,6}$
Северный склон водораздела рек Актру – Ян-Карасу				
2380-2390	$\frac{1,6 \pm 0,15}{1,3-1,9}$	$\frac{7,5 \pm 0,84}{5,9-9,2}$	$\frac{1,5 \pm 0,12}{1,2-1,7}$	$\frac{1,2 \pm 0,15}{0,9-1,5}$

Примечание: в числителе приведено среднее  $\pm$  ошибка, в знаменателе – доверительный интервал

Как показали наблюдения, и для этой экоморфы характерна выраженная асимметричность кроны, как это было отмечено для стволовой формы. Так, на

восточно-юго-восточных склонах долин рек Актру и Корумду крона асимметрична с юго-западной стороны. Крона здесь наиболее развита в северном (1,00 и 0,60 м соответственно) и восточном (0,81 и 0,68 м) направлении и наименее в южном (0,46 и 0,38 м) и западном (0,48 и 0,35 м) (рис. 4.7). На западно-северо-западном склоне долины р. Актру крона наиболее развита в восточном направлении – 0,77 м, в противоположном западном направлении радиус кроны почти в 2 раза меньше (0,40 м). В долине р. Корумду на западно-северо-западном склоне крона более симметричная: в северном направлении радиус кроны – 0,78 м, в южном – 0,59, в западном и восточном – 0,60 м.

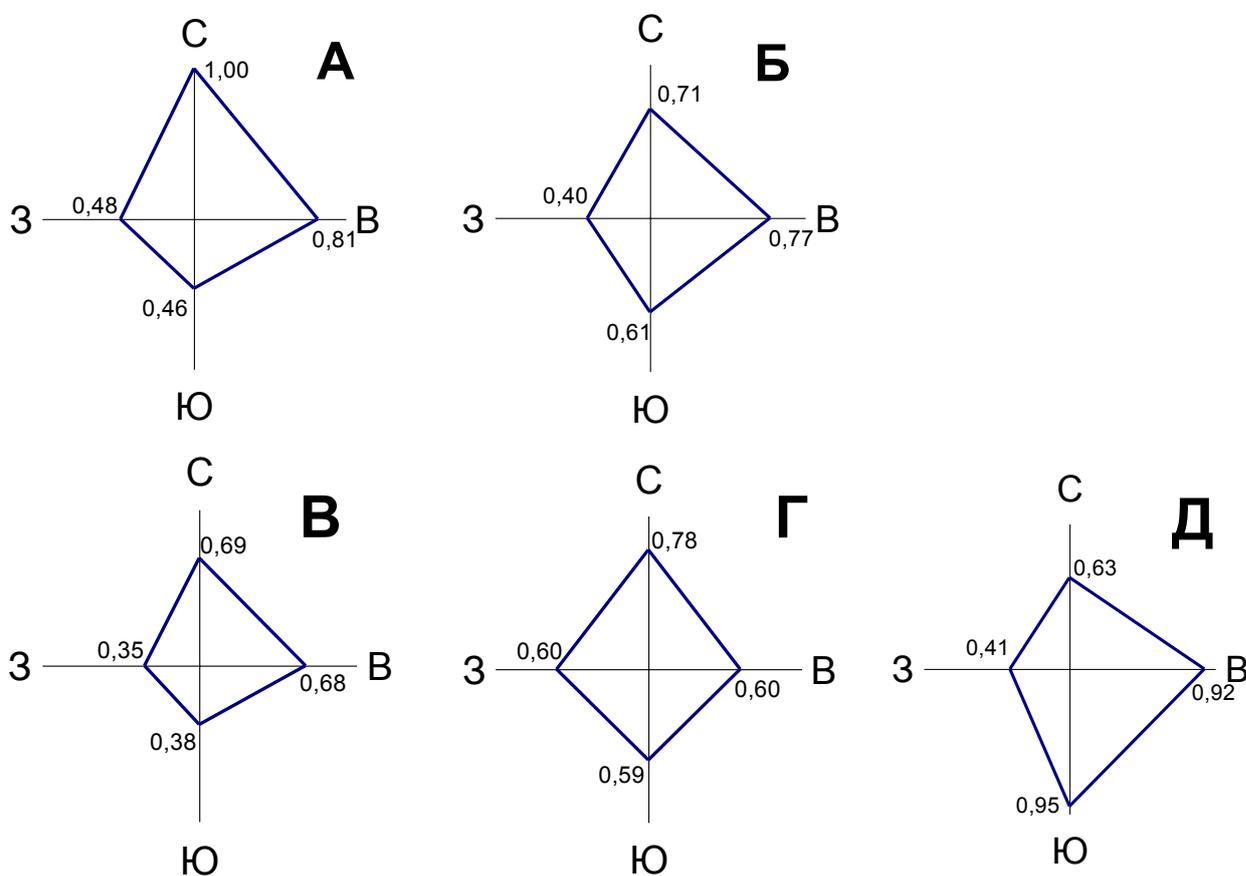


Рисунок 4.7 – Соотношение радиусов кроны (в м) у особей кедрового дерева кустовидной формы в лесотундровом экотоне. А – восточно-юго-восточный склон долины р. Актру, Б – западно-северо-западный склон долины р. Актру, В – восточно-юго-восточный склон долины р. Корумду, Г – западно-северо-западный склон долины р. Корумду, Д – северный склон водораздела рек Актру – Ян-Карасу

На пологом водоразделе рек Актру – Ян-Карасу крона асимметрична с северо-западной стороны (рис. 4.7*В*), как и у стволовой формы. Наименьший радиус здесь отмечен в западном направлении (0,41 м), что более чем в 1,8 раза меньше среднего радиуса кроны.

В лесотундровом экотоне Северо-Чуйского хребта на высотах 2235–2475 м над ур. м. у кедра кустовидной формы в годы наших наблюдений женских шишек не обнаружено, как и на Северо-Восточном Алтае на высоте 2000–2100 м над ур. м. (Воробьев, 1967).

#### 4.3 Стланиковая форма

Наименее распространена в лесотундровом экотоне Северо-Чуйского хребта стланиковая форма, формирование которой у кедра сибирского отмечалось на Урале (Горчаковский, 1975), в горах Восточной Сибири (Галазий, 1954), на Западном Саяне (Горошкевич, Кустова, 2002), в Центральном Алтае на Семинском хребте (Хуторной, 2000; Хуторной и др., 2001).

В лесотундровом экотоне Северо-Чуйского хребта данная экоморфа распространена среди одиночно произрастающих особей кедра преимущественно в верхней части экотона на сильно ветрообдуваемых и подверженных частым сходам лавин и камнепадов участках. Здесь стланиковые экземпляры кедра представлены либо особью с одной лидерной ветвью и единичными боковыми побегами, растущими у поверхности земли (рис. 4.8*А*), либо особью, сформировавшейся из нескольких сближенных ветвей, которые также располагаются плагиотропно под защитой снежного покрова (Филимонова, 2007*в*) (рис. 4.8*Б*).

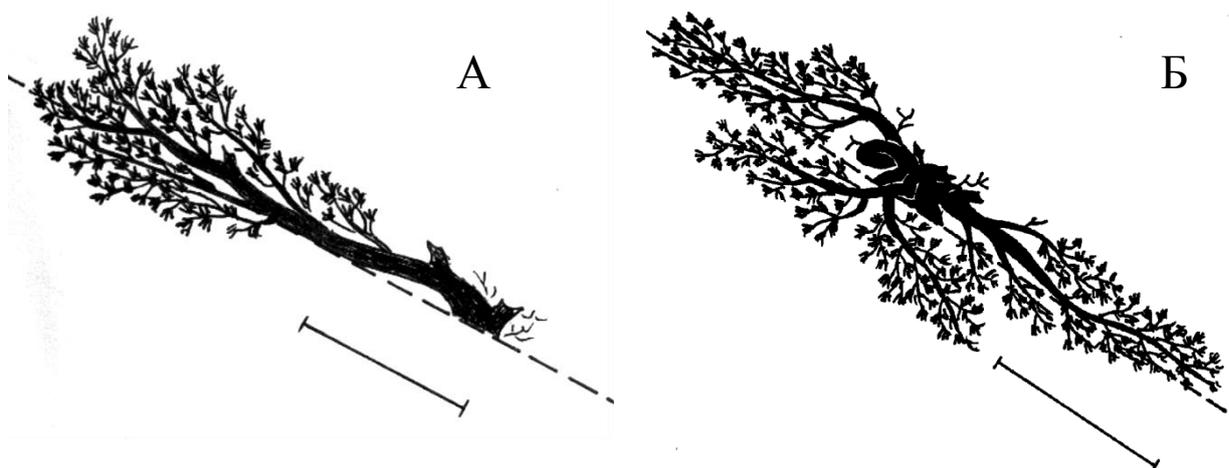


Рисунок 4.8 – Стланиковая форма кедра сибирского в верхней части лесотундрового экотона. Условные обозначения: А – особь с одной лидерной ветвью, Б – особь с несколькими ветвями. Масштабная линейка 1 м (Рисунок автора)

Формирование стланиковой формы у кедра в условиях экотона происходит следующим образом: у молодых особей отмирает верхушечная почка или усыхает/обламывается верхняя часть главного осевого побега, вследствие чего из спящих почек возникают новые побеги или нижние ветви начинают разрастаться и стелиться у поверхности субстрата.

На восточно-юго-восточном склоне долины р. Актру на формирование этой формы оказывают влияние иссушающие ветры и лавины, на противоположном – в основном обвально-осыпные процессы (рис. 4.9).



Рисунок 4.9 – Стланиковая форма кедра сибирского на западно-северо-западном склоне долины р. Актру на высоте 2350 м над ур. м. (Фото автора)

Отмечен также переход стволовой формы в стланиковую при выворачивании дерева вследствие схода лавин, селей, камнепадов. У такой особи сохраняется корневое питание за счет части живых корней. В нижней, прижатой к почве части ствола, повреждаются ветви, возможна гибель главной оси. Кустовидные особи переходят в стланиковую при повреждении/усыхании вертикальных стволиков и усилении роста стелющихся приземных ветвей. И наоборот, стланиковая форма может переходить в кустовидную в результате роста нескольких вертикальных стволиков, преодолевших зону метелевого переноса снега и возвышающихся над поверхностью снежного покрова. Случаи такого перехода отмечены на западно-северо-западном склоне долины р. Актру.

У особей стланиковой формы на разных склонах и высотах морфологические показатели статистически не различаются. Средняя высота особей составила 0,9–1,0 м и соответствует в среднем высоте снежного покрова, который достигает максимальных значений во второй декаде апреля и на высотах 2250–2400 м над ур. м. составляет 70–100 см (Душкин, 1974, Бочаров, 2013).

Диаметр ствола этой формы и кустовидной имеют близкие значения. Он составил здесь 8,0-10,4 см (табл. 4.3). Диаметр кроны стланиковых особей превышает ее высоту и в среднем равен 1,3-1,6 м; отдельные особи имеют диаметр до 3,4 м. Форма кроны у этих особей наиболее вытянута в горизонтальной плоскости. Отношение длины кроны к ее диаметру составило около 0,7 м, что почти в 2 раза меньше, чем для кустовидной формы.

Таблица 4.3.

Морфологическая характеристика стланиковой формы кедра в лесотундровом экотоне Северо-Чуйского хребта

Высота над уровнем моря, м	Высота дерева, м	Диаметр ствола у основания, см	Средний диаметр кроны, м	Форма кроны, м
Восточно-юго-восточный склон долины р. Актру				
2330-2375	$\frac{0,9 \pm 0,10}{0,7-1,1}$	$\frac{8,5 \pm 1,28}{6,0-11,0}$	$\frac{1,4 \pm 0,15}{1,1-1,7}$	$\frac{0,6 \pm 0,02}{0,6-0,7}$
Западно-северо-западный склон долины р. Актру				
2320-2370	$\frac{0,9 \pm 0,11}{0,7-1,2}$	$\frac{10,4 \pm 0,81}{8,8-12,0}$	$\frac{1,6 \pm 0,16}{1,3-2,0}$	$\frac{0,6 \pm 0,10}{0,4-0,8}$
Восточно-юго-восточный склон долины р. Корумду				
2280-2350	$\frac{0,9 \pm 0,15}{0,6-1,2}$	$\frac{8,0 \pm 1,53}{5,0-11,1}$	$\frac{1,3 \pm 0,14}{1,0-1,5}$	$\frac{0,7 \pm 0,20}{0,3-1,1}$
Западно-северо-западный склон долины р. Корумду				
2270-2360	$\frac{1,0 \pm 0,15}{0,7-1,3}$	$\frac{8,3 \pm 1,20}{6,0-10,7}$	$\frac{1,5 \pm 0,13}{1,2-1,7}$	$\frac{0,7 \pm 0,16}{0,4-1,0}$

Примечание: в числителе приведено среднее  $\pm$  ошибка, в знаменателе – доверительный интервал

У особей стланиковой формы, как и у двух предыдущих форм, наблюдается асимметричность кроны. На восточно-юго-восточном склоне долины р. Актру кроны особей этой формы также наименее развиты в юго-западном направлении. Радиус в северном направлении составил в среднем – 0,92 м, восточном – 0,74 м, южном и западном почти в два раза меньше – 0,44 и 0,36 м соответственно (рис. 4.10А). На противоположном склоне этой долины стелющиеся побеги максимально вытянуты вверх по склону в восточном направлении, в среднем на 1,63 м (у отдельных особей до 2,8 м), в северном в 2 раза меньше, а в западном и

южном – в 3 раза меньше (рис. 4.10Б). У стланиковых особей кедр лидерный побег зачастую стелется вверх по склону и таким образом особи удерживаются/закрепляются на крутых участках, где нередки камнепады.

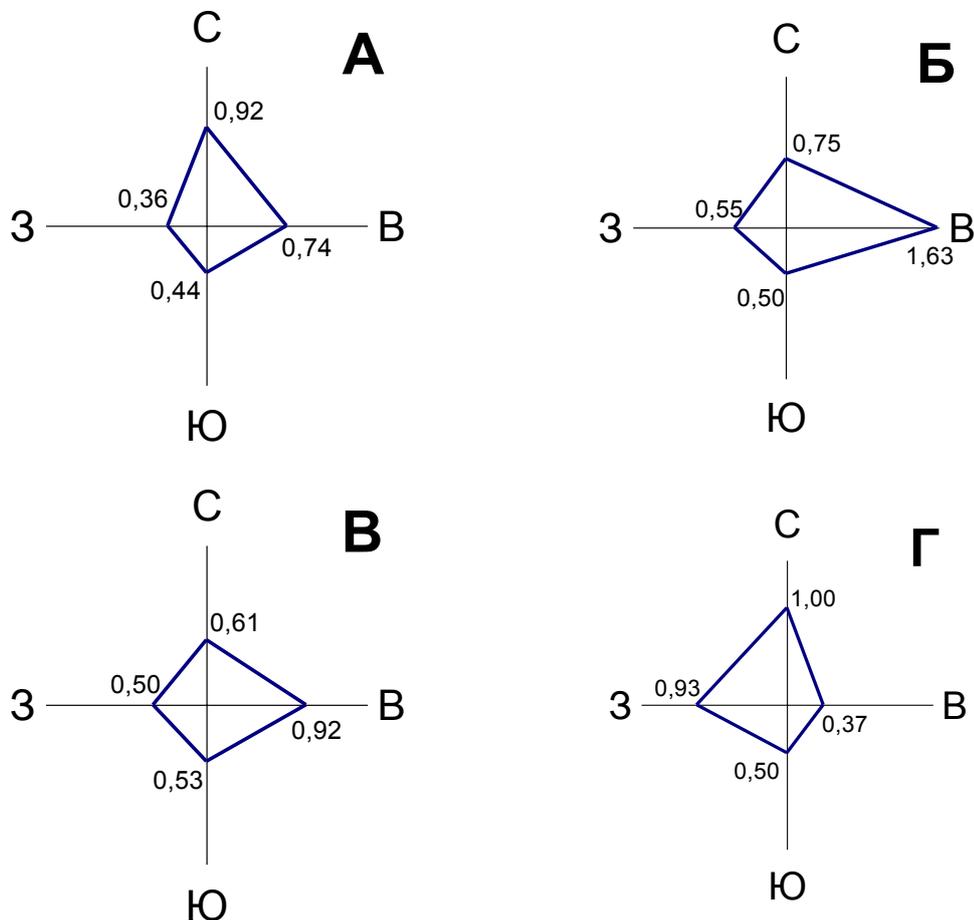


Рисунок 4.10 – Соотношение радиусов кроны (в м) у особей кедр стланиковой формы в лесотундровом экотоне. А – восточно-юго-восточный склон долины р. Актру, Б – западно-северо-западный склон долины р. Актру, В – восточно-юго-восточный склон долины р. Корумду, Г – западно-северо-западный склон долины р. Корумду

В экотоне долины р. Корумду кроны у стланиковых особей наиболее асимметричны на западно-северо-западном склоне и наименее – на восточно-юго-восточном. На последнем склоне крона с северной стороны имеет радиус 0,92 м, что больше среднего радиуса кроны в 1,4 раза, на противоположном склоне – крона распростерта в северо-западном направлении. Радиус кроны с северной

стороны имеет протяженность 1,00 м, с западной – 0,93 м, радиус с южной стороны здесь в 1,4 раза меньше среднего радиуса, с восточной – в 1,9 раза.

Как показали наши наблюдения, у стланиковых особей кедра сибирского в лесотундровом экотоне Северо-Чуйского хребта на высотах 2335–2475 м над ур. м., как и на Семинском хребте на высоте 2170 м над ур. м. (Хуторной и др., 2001) отсутствуют женские шишки.

Считается, что многие виды растений в экстремальных условиях высокогорья могут переходить к вегетативному размножению (Волков, Эбель, 2002). В условиях экотона мы, как и С.Н. Горошкевич, Е.А. Кустова (2002) на границе леса в районе Западно-Саянского перевала (Хакасия) на высоте 2050 м и С.А. Николаева, Д.А. Савчук (2010, 2013б) в верхней части лесного пояса на Северо-Чуйском хребте (Центральный Алтай) на высотах 2150–2300 м над ур. м., отмечали у особей кедра укоренение нижних ветвей.

Укоренение нижних ветвей, погруженных во влажную почву, мы отмечали у особей стволовой, кустовидной и стланиковой форм.

У взрослых деревьев из-под корневых лап зафиксировано развитие ветвей, растущих первое время плагиотропно – на протяжении 50–120 см. Затем, выше места укоренения, изгибаясь, ветви переходили к ортотропному росту. В одном из таких случаев стелющаяся ветвь росла из-под засыхающего одноствольного дерева. Спустя 4 года основание этой ветви в месте соприкосновения с корневыми лапами начало отмирать (рис. 4.11А), а еще через год укоренившаяся ветвь погибла (рис. 4.11Б). Возможно, при отмирании основания этой ветви прекратилось питание отделившейся особи от материнской особи и собственного укоренения оказалось недостаточно для ее выживания.



Рисунок 4.11 – Укоренение ветви у кедра в условиях экотона долины р. Актру. А – 2012 г., Б – 2013 г. Стрелкой обозначено место укоренения (Фото автора)

У кустовидных и стланиковых особей укоренившиеся ветви не теряют связи с материнской особью и после формирования корней отмечается усиленный рост ветви и переход к ортотропному росту.

#### 4.4. Распространение экологических форм

В долине р. Актру на восточно-юго-восточном склоне в нижней части экотона в группах деревьев кедр полностью представлен стволовой формой. При одиночном произрастании доля участия особей стволовой формы составила 89,3 %. В обоих случаях преобладают одноствольные деревья (67,6 и 60,7 % соответственно) (табл. 4.4). В верхней части экотона в группах деревьев также доминирует стволовая форма, более половины деревьев имеют один ствол. Здесь среди одиночных особей 48,4 % относится к стволовой форме, большинство из которых многоствольные деревья (25,8 %); значительно участие особей кустовидной формы (38,7 %). Участие стланиковых особей кедр на этом склоне в нижней и верхней частях экотона незначительно (3,6 и 12,9 %). Стланиковые экземпляры кедр отмечены преимущественно среди одиночно произрастающих особей.

Распределение (в %) особей кедров с разной экологической формой в лесотундровом экотоне

Высота над ур. м. м	Способ произрастания	Стволовая			Кусто-видная	Стлани-ковая
		одно-ствольная	много-ствольная	всего		
Восточно-юго-восточный склон долины р. Актру, нижняя часть экотона						
2235-2335	группы деревьев	67,6	32,4	100,0	-	-
	одиночные особи	60,7	28,6	89,3	7,1	3,6
Восточно-юго-восточный склон долины р. Актру, верхняя часть экотона						
2335-2475	группы деревьев	53,8	42,3	96,2	3,8	-
	одиночные особи	22,6	25,8	48,4	38,7	12,9
Западно-северо-западный склон долины р. Актру, нижняя часть экотона						
2240-2335	группы деревьев	67,6	27,0	94,6	5,4	-
	одиночные особи	51,6	35,5	87,1	9,7	3,2
Западно-северо-западный склон долины р. Актру, верхняя часть экотона						
2335-2470	группы деревьев	44,7	47,4	92,1	7,9	-
	одиночные особи	21,1	26,3	47,4	36,8	15,8
Восточно-юго-восточный склон долины р. Корумду						
2240-2350	одиночные особи	15,4	30,8	46,2	38,5	15,4
Западно-северо-западный склон долины р. Корумду						
2240-2360	одиночные особи	30,0	25,0	55,0	35,0	10,0
Северный склон водораздела рек Актру - Ян-Карасу						
2380-2390	группы деревьев	19,4	35,5	54,8	41,9	3,2

На западно-северо-западном склоне в группах деревьев, как в нижней, так и в верхней частях экотона в целом преобладает стволовая форма, ее участие составило 94,6 % и 92,1 % соответственно. Причем, в группах нижней части экотона большинство деревьев одноствольные, а в верхней – многоствольные. Среди одиночно произрастающих на этом склоне особей распределение по формам аналогично восточно-юго-восточному: в нижней части экотона большинство особей имеют стволовую форму (87,1 %), в верхней – их доля

уменьшается (47,4 %). На долю кустовидных особей здесь приходится 36,8 %. Кедр стланиковой формы встречен на этом склоне также лишь среди одиночно произрастающих особей. В нижней части экотона участие этой формы составило 3,2 %, в верхней – 15,8 %.

Таким образом, в долине р. Актру с увеличением абсолютной высоты участие одноствольных деревьев уменьшается, а многоствольных, кустовидных и стланиковых особей увеличивается.

В экотоне долины р. Корумду также преобладает кедр стволовой формы, однако его участие на восточно-юго-восточном склоне составляет 46,2 %, на противоположном – 55 %. В первом случае большинство деревьев многоствольные, во втором – одноствольные. На склонах этой долины значительно участие кустовидной формы – 38,5 % и 35,0 % соответственно. На долю стланиковой формы приходится значительно меньше – 15,4 % и 10,0 %.

На водоразделе рек Актру – Ян-Карасу участие особей стволовой формы составило около 55 %, из которых 35,5 % многоствольные деревья; значительно участие кустовидной – 41,9 %. Стланиковые особи единичны (3,2 %).

Таким образом, в лесотундровом экотоне Северо-Чуйского хребта кедр сибирский представлен тремя экологическими формами: стволовой, кустовидной и стланиковой, преобладающей из которых является стволовая.

Формированию этих экоморф способствуют сильные ветры, снежная абразия, резкие перепады температур, также лавины и сели на восточно-юго-восточном склоне и обвально-осыпные процессы на западно-северо-западном.

С увеличением абсолютной высоты, т.е. с ухудшением условий произрастания, увеличивается участие многоствольных, кустовидных и стланиковых особей, кроны приобретают ярко выраженную асимметричность.

Возможность кедра сибирского, как и других видов деревьев, образовывать в лесотундровом экотоне разные экологические формы и «переходить» из одной формы в другую свидетельствует о его высоких адаптивных способностях. Благодаря таким способностям, кедр сохраняет свои позиции и распространяется на новые высоты.

## Глава 5. ПЛОТНОСТЬ И ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА КЕДРОВЫХ НАСАЖДЕНИЙ В ЛЕСОТУНДРОВОМ ЭКОТОНЕ СЕВЕРО-ЧУЙСКОГО ХРЕБТА

### 5.1. Долина р. Актру

В лесотундровом экотоне долины р. Актру граница леса отнесена к двум экологическим типам – термическому и эдафическому (по Горчаковскому, Шиятову, 1985). Экотон занимает полосу от 2235 до 2475 м над ур. м.

На большей части восточно-юго-восточного склона она относится к термическому типу и определяется главным образом недостатком тепла для поселения кедра (Тимошок, Филимонова..., 2009). На участке склона, примыкающем к моренам ледников, из-за резких скальных выступов граница леса отнесена к эдафическому типу.

Сухие условия здесь маркируются закустаренным разнотравно-злаковым травяным покровом (Тимошок и др., 2008а).

Исследования, проведенные на этом склоне, показали, что кедр сибирский произрастает в плотных и разреженных группах деревьев, кулисами, а также – одиночными особями. Верхняя граница групп деревьев в настоящее время проходит на высоте 2370 м над ур. м., верхняя граница отдельных деревьев кедра – 2475 м над ур. м. (рис. 5.1).

В нижней части экотона на абсолютных высотах от 2235 до 2335 м преобладают группы деревьев, которые имеют ширину 20–30 м, длину 30–50 м, площадь от 600 до 1500 м<sup>2</sup>. С увеличением абсолютной высоты уменьшается число групп деревьев и их размеры.

В верхней части экотона на высотах от 2335 до 2475 м над ур. м. наиболее распространены одиночные деревья кедра, реже – небольшие кулисы, сформированные несколькими особями кедра. Менее распространены группы деревьев, которые имеют площадь 100–600 м<sup>2</sup>.

Основными факторами, оказывающими влияние на появление и формирование групп деревьев на этом склоне, являются особенности

микроклимата, микрорельефа, интенсивность ветра, распределение снега, напочвенный покров. Снежный покров, переносимый господствующими юго-западными ветрами, концентрируется в понижениях (Душкин, 1974). Снег накапливается с северо-восточной стороны крупных камней, где создаются благоприятные условия для формирования групп деревьев. Группы, сформировавшиеся на пологих участках под защитой скалистых выступов или больших камней, имеют округлую форму, вблизи микропонижений временных водотоков кедр формирует вытянутые полосы (кулисы).

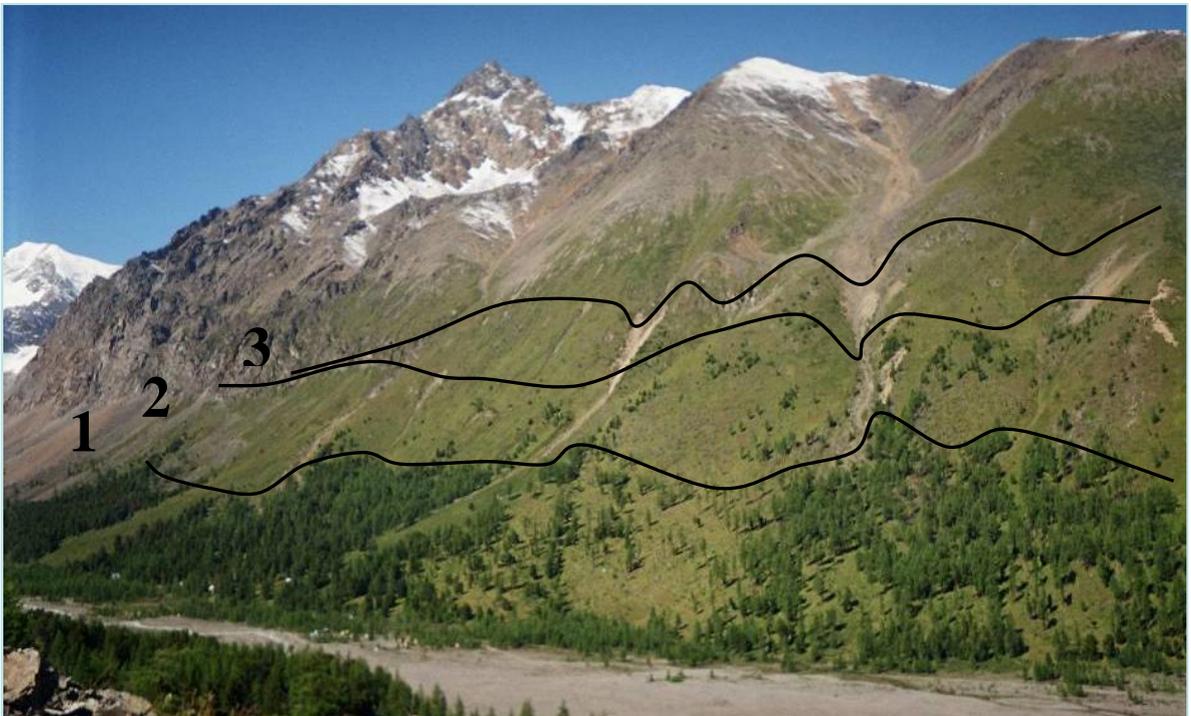


Рисунок 5.1 – Границы распространения кедра сибирского на восточно-юго-восточном склоне долины р. Актру. Условные обозначения: 1 – верхняя граница сплошных лесов, 2 – групп деревьев, 3 – отдельных деревьев (Фото автора)

На этом склоне в нижней части экотона плотность взрослых особей кедра в группах деревьев в 2007 г. колебалась от 375 до 475 шт./га, подроста – от 125 до 200 шт./га (табл. 5.1); на трансектах – от 25 до 90 шт./га и от 30 до 120 шт./га соответственно. В 2012 г. в группах отмечен отпад взрослых особей (5–13 %) и подроста – 14–20 %. Появление новых молодых особей кедра в группах деревьев

на этом склоне не отмечено. На трансектах отпад взрослых деревьев достигал 14 %, подроста – 8 %. Здесь отмечено появление молодых особей (13 и 33 %).

Таблица 5.1

Динамика плотности насаждений кедра сибирского в нижней части лесотундрового экотона на восточно-юго-восточном склоне долины р. Актру

Пробные площади, трансекты	Высота над ур. м., м	Год учета		Отпад, %	Появилось молодых особей, %
		2007	2012		
ПП1	2235	<u>450</u>	<u>450</u>	<u>0</u>	0
		125	100	20	
ПП2	2240	<u>475</u>	<u>450</u>	<u>5</u>	0
		175	150	14	
ПП3	2265	<u>375</u>	<u>325</u>	<u>13</u>	0
		200	200	0	
Т1	2235–2300	<u>90</u>	<u>90</u>	<u>0</u>	0
		120	110	8	
Т2	2240–2340	<u>25</u>	<u>25</u>	<u>0</u>	33
		30	40	0	
Т3	2265–2340	<u>35</u>	<u>30</u>	<u>14</u>	13
		40	45	0	

Примечания: в числителе приведена плотность взрослых особей, в знаменателе – подроста, шт./га

В верхней части экотона плотность взрослых деревьев особей кедра в 2007 г. в группах деревьев составила 225–300 шт./га, подроста – 75–125 шт./га, на трансектах – 25–33 и 55–80 шт./га соответственно (табл. 5.2).

В 2012 г. по сравнению с 2007 г. плотность кедра в группах осталась неизменной. На одной трансекте отпад взрослых особей составил 20 %, на другой отпад подроста – 6 %. Появление новых особей отмечено только среди одиночных особей (11–18 %).

Динамика плотности насаждений кедра сибирского в верхней части лесотундрового экотона на восточно-юго-восточном склоне долины р. Актру

Пробные площади, трансекты	Высота над ур. м., м	Год учета		Отпад, %	Появилось молодых особей, %
		2007	2012		
ПП4	2335	$\frac{300}{75}$	$\frac{300}{75}$	$\frac{0}{0}$	0
ПП5	2350	$\frac{225}{125}$	$\frac{225}{125}$	$\frac{0}{0}$	0
T4	2335–2475	$\frac{33}{60}$	$\frac{33}{63}$	$\frac{0}{6}$	11
T6	2335–2425	$\frac{25}{55}$	$\frac{20}{65}$	$\frac{20}{0}$	18
T7	2335–2400	$\frac{30}{80}$	$\frac{30}{90}$	$\frac{0}{0}$	13

Примечания те же, что и для табл. 5.1

Анализ динамики плотности подроста на восточно-юго-восточном склоне показал, что за 5 лет в нижней части экотона она изменилась следующим образом: в двух группах деревьев и одной трансекте уменьшилась, в одной группе осталась неизменной, на двух трансектах увеличилась, хоть и незначительно (5–10 шт./га). В верхней части экотона плотность подроста не изменилась в группах и увеличилась среди одиночных особей.

Кроме изучения плотности кедровых насаждений, важным является изучение возраста составляющих их компонентов: взрослого поколения и подроста.

Как показали наши исследования, в нижней части экотона взрослое поколение кедра сибирского в группах деревьев имеет средний возраст 77,5 лет, возрастной интервал – 52–126 лет, одиночно произрастающих особей – 66,9 лет, с интервалом 52–89 лет (табл. 5.3), коэффициент вариации средний (24,4 и 16,1 % соответственно). Средний возраст подроста в группах деревьев составил 34,5 года, с колебаниями от 14 до 50 лет, одиночно произрастающих особей – 33,0 года, варьируя от 9 до 50 лет. Коэффициент вариации высокий и (31,9 и 40,4 % соответственно).

Таблица 5.3

Возраст кедров в экотоне на восточно-юго-восточном склоне долины р. Актру

	Нижняя часть экотона, 2235–2335 м над ур. м.		Верхняя часть экотона, 2335–2475 м над ур. м.	
	Группы деревьев	Одиночные особи	Группы деревьев	Одиночные особи
Возраст взрослых особей, лет				
$\bar{x} \pm S_x$	77,5±2,1	66,9±2,2	73,6±4,3	67,7±2,1
lim	52–126	52–89	50–130	52–88
Cv, %	22,4	16,1	27,3	15,9
Возраст подростов, лет				
$\bar{x} \pm S_x$	34,5±2,1	33,0±3,1	39,1±2,8	29,6±3,2
lim	14–50	9–50	26–48	5–49
Cv, %	31,9	40,4	20,0	50,5

В верхней части экотона средний возраст взрослых деревьев кедров в группах составил 73,6 лет, с колебаниями от 50 до 130 лет, коэффициент вариации высокий (27,3 %); у одиночно произрастающих особей – 67,7 лет, с колебаниями от 52 до 88 лет, коэффициент вариации средний (15,9 %). Таким образом, возраст одиночно произрастающих деревьев кедров, как в нижней, так и в верхней частях экотона не превышает 90 лет, а в группах достигает 130 лет. Средний возраст подростов в группах деревьев составил 39,1 лет (от 26 до 48 лет), среди одиночно произрастающих особей – 29,6 лет (от 5 до 49 лет), коэффициент вариации средний и высокий (20,0 и 50,5 % соответственно).

Возрастная структура насаждений отражает историю их возникновения, динамику на определенных временных этапах развития, позволяет оценить их устойчивость и способность к самовоспроизведению (Ценопопуляции..., 1988; Семечкин, 2002).

В нижней части экотона группа деревьев кедров на высоте 2235 м представлена особями в возрастном интервале от 21 до 100 лет (рис. 5.2А). В правостороннем спектре этого насаждения преобладают деревья от 61 до 90 лет, суммарное участие которых составляет 67 %. Максимум приходится на особи

81–90 лет. Суммарное участие подроста составило 24 %. На долю особей, заселившихся в период современного потепления, приходится лишь 8 %. Здесь не встречены особи кедров моложе 20 лет.

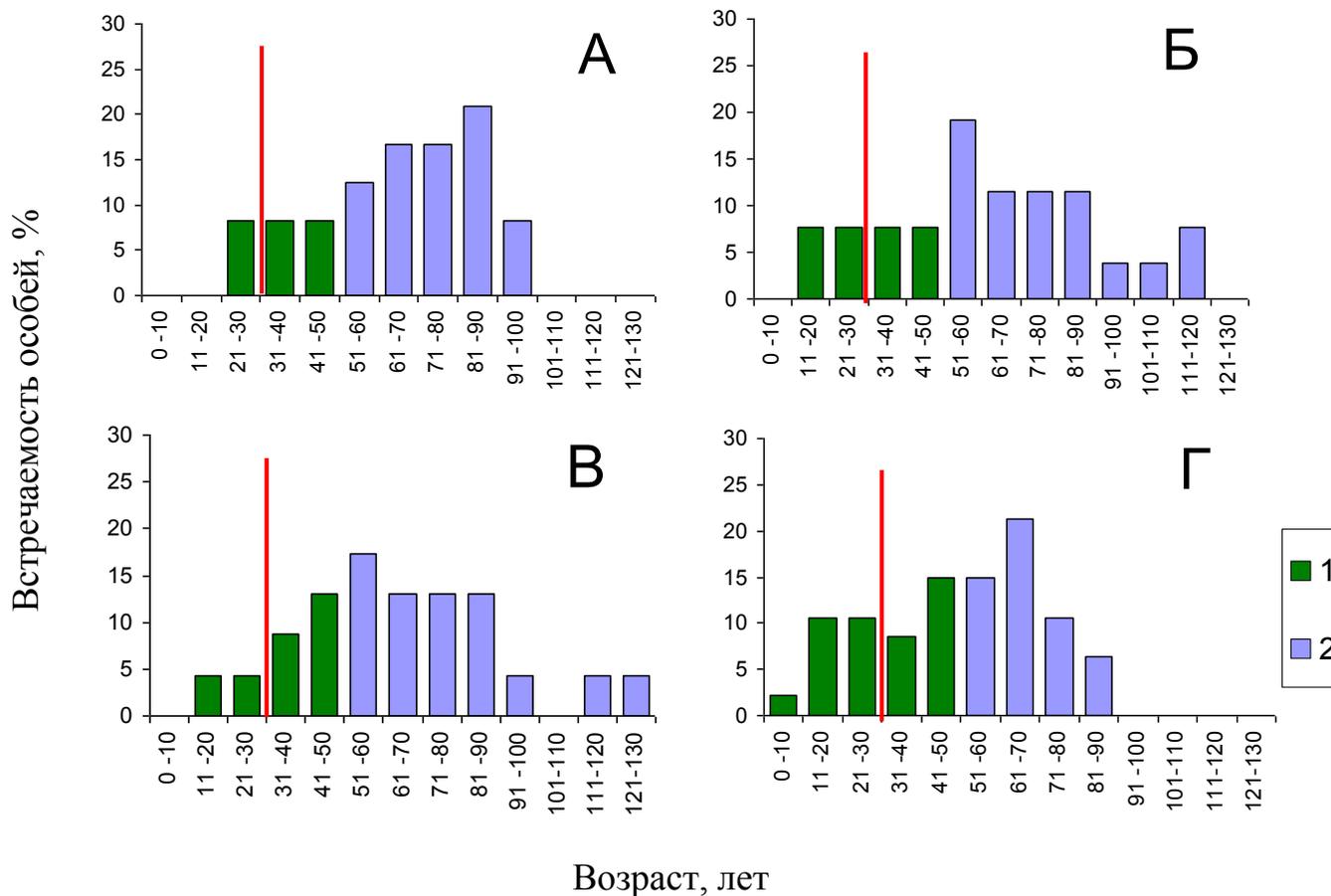


Рисунок 5.2 – Возрастные спектры насаждений кедров сибирского в нижней части экотона на восточно-юго-восточном склоне долины р. Актру. Условные обозначения: группы деревьев: А – на высоте 2235 м, Б – 2240 м, В – 2265 м; одиночные особи: Г – 2235-2335 м над ур. м.; 1 – подрост, 2 – взрослое поколение; красной линией отмечено начало современного потепления

Возрастной спектр группы деревьев на высоте 2240 м над ур. м. представлен особями от 11 до 120 лет (рис.5.2Б). Основная часть (54 %) этой группы сформирована взрослыми деревьями в возрасте от 51 до 90 лет, с выраженным пиком участия особей 51–60 лет (около 20 %). Участие подростов в этой группе деревьев составило 32 %. На долю подростов, заселившегося в последние десятилетия, приходится 16 %. Отсутствуют особи моложе 10 лет.

В возрастном спектре группы деревьев на высоте 2265 м над ур. м. представлены особи кедра от 11 до 130 лет (рис.5.2В). В основном (57 %) эта группа сформирована взрослыми деревьями в возрасте от 51 до 90 лет. Максимум в спектре приходится на деревья 51–60 лет, суммарное участие взрослых особей старше 100 лет составило 18 %. На долю подроста приходится 30 %, преобладают особи 41–50 лет. Участие молодых особей, появившихся в период потепления – незначительно (8 %). Здесь, как и в предыдущей группе, отсутствует подрост моложе 10 лет.

В целом на восточно-юго-восточном склоне в нижней части экотона в группах деревьев во взрослом поколении доминируют особи кедра от 51 до 90 лет. Максимум участия приходится на 51–60-летние или 81–90-летние особи. Доля подроста, заселившегося в последние три десятилетия, колеблется от 8 до 16 %. Характерной особенностью является отсутствие особей моложе 10 лет.

Одиночно произрастающие особи кедра в нижней части экотона на этом склоне имеют возраст от 9 до 90 лет (рис.5.2Г). В спектре доминируют взрослые особи 61–70 лет (21 %), значительно участие 51–60-летних (15 %). На долю подроста приходится 48 %, максимум участия 41–50-летних особей. Подрост, заселившийся в последние три десятилетия, занимает 24 %, из которых большинство составляют особи от 11 до 30 лет. Подрост моложе 10 лет встречается единично (2 %).

В верхней части экотона на этом склоне группа деревьев, сформировавшаяся под защитой крупного валуна на высоте 2335 м, представлена особями от 31 до 90 лет (рис. 5.3А). В возрастном правостороннем спектре преобладают взрослые особи 71–80 лет (29 %), значительно участие 51–60-летних особей (21 %). На долю подроста приходится 28 %. Преобладают особи 41–50 лет (21 %). Спектр характеризуется отсутствием подроста моложе 30 лет. Иными словами, в этой группе деревьев не отмечены особи кедра, появившиеся в период современного потепления.

В спектре группы деревьев на высоте 2350 м над ур. м. представлены особи кедра от 21 до 130 лет (рис. 5.3Б). Группа сформировалась вблизи скального

выступа вокруг единичных деревьев 100–130 лет. Во взрослом поколении наибольшее участие занимают деревья 51–60 лет (20 %), значительно участие 91–100-летних особей. На долю подроста приходится 33 %. Среди него в равной мере преобладают особи 31–40 и 41–50 лет, суммарное участие которых составляет 26 %. Участие подроста, появившегося в период современного потепления, составило лишь 7 % – это подрост 21–30 лет. Заселение единичных особей кедра происходило здесь в начале периода потепления и не отмечалось в течение двух последних десятилетий.

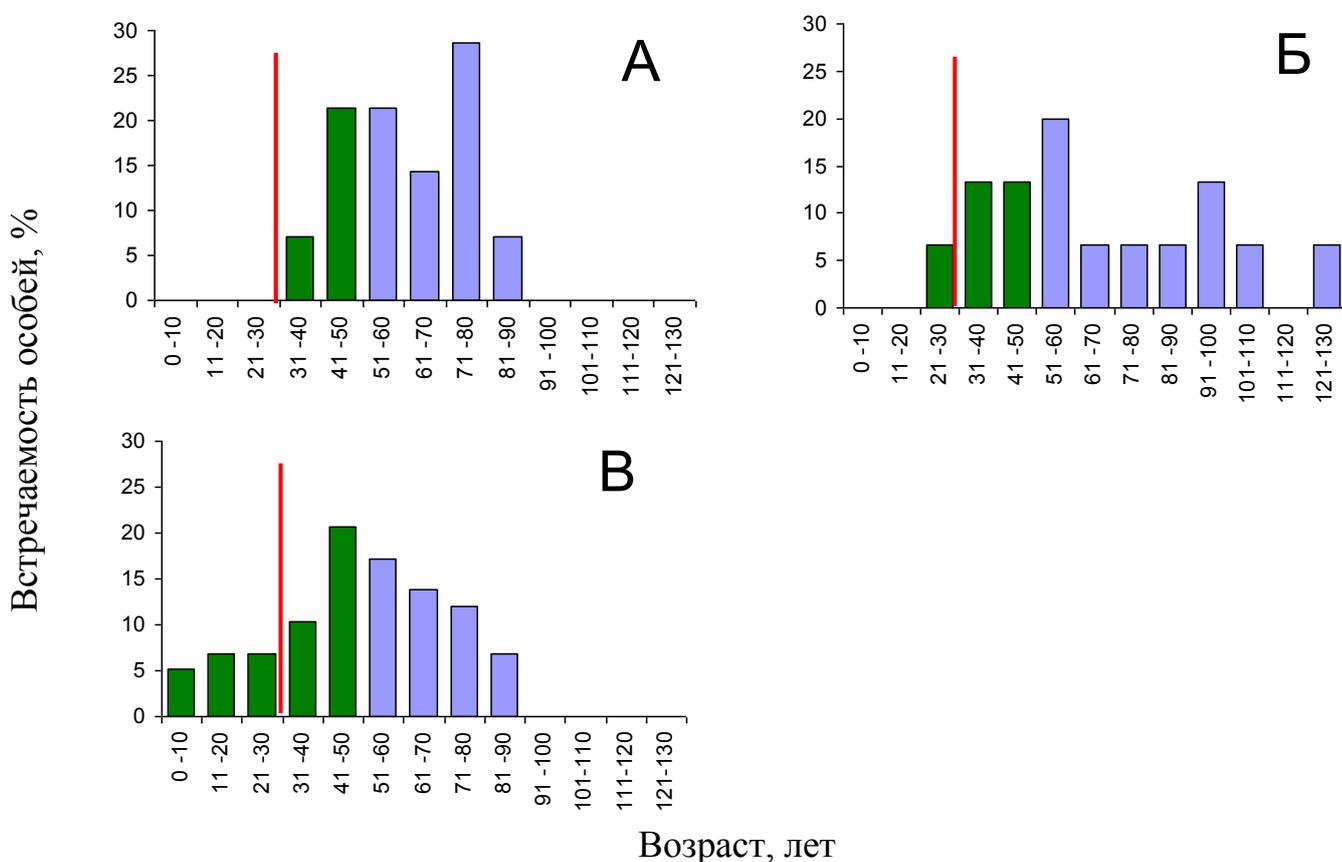


Рисунок 5.3 – Возрастные спектры насаждений кедра сибирского в верхней части экотона на восточно-юго-восточном склоне долины р. Актру. Условные обозначения: группы деревьев: А – на высоте 2335 м, Б – 2350 м; одиночные особи: В – 2335-2475 м над ур. м. Остальные условные обозначения те же, что и на рис. 5.2

В целом в верхней части экотона в группах деревьев произрастает кедр от 21 до 130 лет. В спектрах этих групп по сравнению с группами из нижней части экотона во взрослом поколении доминируют особи близких возрастов (51–60 и 71–80 лет). Участие деревьев старше 100 лет также незначительно. Близка и доля подроста. Участие подроста, заселившегося в период современного потепления, здесь либо немного ниже, либо таковой полностью отсутствует.

Одиночно произрастающие особи кедра в верхней части экотона на этом склоне имеют возраст от 5 до 90 лет (рис. 5.3В). Во взрослом поколении преобладают деревья 51–60 лет. С увеличением возраста деревьев происходит снижение доли их участия в возрастном спектре. На долю подроста приходится 50 %. Наибольшее участие, как и в нижней части экотона, отмечено для 41–50-летних особей. В отличие от групп деревьев, среди одиночных особей встречен подрост моложе 20 лет. В период потепления заселилось 19 % молодого подроста, из которых 5 % – в начале XXI в. Таким образом, возрастной спектр одиночных деревьев верхней части экотона сходен с таковым нижней части.

На основе анализа возрастной структуры насаждений кедра установлено, что на этом склоне в нижней части экотона группы деревьев кедра сформировались в основном с 1920 по 1980 гг. с пиком заселения в середине XX в. Среди одиночно произрастающих особей кедра большинство деревьев заселилось в 1940-е гг. В верхней части экотона формирование групп деревьев происходило из особей, появившихся в основном с 1930 по 1980 гг., наибольшее число деревьев здесь, как и в нижней части экотона заселилось в середине XX в. Пик заселения одиночно произрастающих особей кедра отмечался в 1960-е гг. (Филимонова, 2013а).

Доля подроста, заселившегося в период современного потепления в обеих частях экотона в группах деревьев ниже, чем среди одиночных особей. На участках, где произрастают одиночные особи кедра, условия для появления подроста более благоприятны, чем на участках с группами деревьев, где почва значительно задернована и конкуренция подроста с деревьями более выражена.

Факторами, ограничивающими появление и выживание новых особей кедра

на крутом восточно-юго-восточном склоне являются почти полное отсутствие снежного покрова, недостаток влаги; задернованность почвы, препятствующая посадке орешков кедровкой; частые сходы лавин, приводящие к гибели как молодых, так и взрослых особей кедр.

В период современного потепления климата продвижение кедр вверх за пределы экотона на восточно-юго-восточном склоне долины р. Актру не отмечено. Здесь происходит заселение единичных особей кедр в пределах экотона.

На западно-северо-западном склоне долины р. Актру граница леса отнесена к эдафическому типу. Здесь границу распространения деревьев снижают обширные подвижные осыпи и скальные выходы (Тимошок, Филимонова, 2012). Экотон занимает полосу 2230–2470 м над ур. м. Границы верхних пределов распространения кедр имеют более извилистый вид, группы деревьев более фрагментарное расположение (Смелянцева, Тимошок, 2006) (рис. 5.4).



Рисунок 5.4 – Границы распространения кедр сибирского на западно-северо-западном склоне долины р. Актру. Условные обозначения те же, что и для рис. 5.1 (Фото автора)

В нижней части экотона кедр произрастает в разреженных группах и одиночно. В верхней части экотона наиболее распространены одиночные деревья, которые поднимаются до высоты 2470 м над ур. м.. Кедр здесь формирует небольшие кулисы вдоль склона у скальных обнажений и небольшие плотные группы деревьев, которые под защитой скал поднимаются до высоты 2390 м. Группы деревьев имеют площадь 100–400 м<sup>2</sup>, но в отличие от противоположного склона, с увеличением абсолютной высоты число деревьев в группах увеличивается и группы в верхней части экотона формируются более плотные.

В нижней части экотона на этом склоне в группах деревьев плотность взрослых особей кедра в 2007 г. составила 250 шт./га, подроста – 200–375 шт./га (табл. 5.4). Плотность взрослого поколения на трансектах составила 110–120 шт./га, подроста – 100–130 шт./га. В 2012 г. отмечен отпад взрослых особей в группе деревьев на высоте 2320 м, отпад подроста (от 8 и 27 %) – в двух группах и среди одиночных особей. Новые молодые особи появились в двух группах деревьев (25 и 27 %) и на трансектах – 15 и 30 %.

Таблица 5.4

Динамика плотности насаждений кедра сибирского в нижней части лесотундрового экотона на западно-северо-западном склоне долины р. Актру

Пробные площади, трансекты	Высота над ур. м., м	Год учета		Отпад, %	Появилось молодых особей, %
		2007	2012		
ПП8	2240	<u>250</u>	<u>250</u>	<u>0</u>	25
		200	225	13	
ПП9	2270	<u>250</u>	<u>250</u>	<u>0</u>	0
		275	275	0	
ПП10	2320	<u>250</u>	<u>225</u>	<u>10</u>	27
		375	375	27	
Т8	2240–2310	<u>120</u>	<u>120</u>	<u>0</u>	15
		130	140	8	
Т9	2270–2335	<u>110</u>	<u>110</u>	<u>0</u>	30
		100	110	20	

Примечания те же, что и для табл. 5.1

В верхней части экотона плотность кедров в группах деревьев выше, чем в нижней части. Плотность взрослых особей в 2007 г. составила 300–400 шт./га., подростов – 450–675 шт./га; на трансекте плотность взрослых особей ниже – 80 шт./га, подростов – 130 шт./га (табл. 5.5). По данным учета 2012 г. установлено, что произошла гибель взрослых деревьев в группе на высоте 2360 м над ур. м., гибель подростов – в двух исследованных группах (28 и 37 %) и среди одиночных особей (23 %). На этом склоне, в отличие от противоположного, молодого подростов за 5 лет появилось больше: в группах деревьев – 22 %, среди одиночных особей – 38 %.

Таблица 5.5

Динамика плотности насаждений кедров сибирского в верхней части лесотундрового экотона на западно-северо-западном склоне долины р. Актру

Пробные площади, трансекты	Высота над ур. м., м	Год учета		Отпад, %	Появилось молодых особей, %
		2007	2012		
ПП11	2360	<u>400</u>	<u>375</u>	<u>6</u>	22
		450	425	28	
ПП12	2390	<u>300</u>	<u>300</u>	<u>0</u>	22
		675	575	37	
Т12	2400–2470	<u>80</u>	<u>80</u>	<u>0</u>	38
		130	150	23	

Примечания те же, что и для табл. 5.1

В целом плотность подростов кедров за 5 лет в нижней части экотона осталась неизменной в двух группах деревьев, увеличилась в одной группе (на 25 шт./га) и двух трансектах (на 10 шт./га). В верхней части экотона она уменьшилась в группах деревьев (на 25 и 100 шт./га), а увеличилась на трансектах (на 20 шт./га).

На этом склоне в нижней части экотона взрослое поколение кедров в группах имеет средний возраст 89,5 лет, с колебаниями от 52 до 225 лет; отмечены отдельные особи 300 и 500 лет (табл. 5.7). Коэффициент вариации 45,9 % говорит о высоком уровне изменчивости этого показателя. Средний возраст подростов 25,7 лет, с колебаниями от 4 до 50 лет. Коэффициент вариации также высокий (63,1 %).

Одиночно произрастающие взрослые деревья кедра имеют средний возраст 86,3 года, с колебаниями от 54 до 139 лет (единичные особи 300 лет). Коэффициент вариации 23,6 % показывает средний уровень варьирования. Средний возраст подроста – 17,9 лет, с колебаниями от 4 до 50 лет, коэффициент вариации высокий – 82,0 %.

Таблица 5.6

Возраст кедра в экотоне на западно-северо-западном склоне долины р. Актру

	Нижняя часть экотона, 2240–2335 м над ур. м.		Верхняя часть экотона, 2335–2470 м над ур. м.	
	Группы деревьев	Одиночные особи	Группы деревьев	Одиночные особи
Возраст взрослых особей, лет				
$x \pm Sx$	89,5±6,9	86,3±4,2	82,6±3,9	69,0±4,0
lim	52–225 (300, 505)	54–139 (300)	52–122	54–84
Cv, %	45,9	23,6	24,7	15,5
Возраст подроста, лет				
$x \pm Sx$	25,7±3,1	17,9±3,7	22,6±2,6	15,0±3,4
lim	4–50	4–50	4–49	4–38
Cv, %	63,1	82,0	75,8	75,4

В верхней части экотона средний возраст взрослых деревьев в группах составил 82,6 лет (от 52 до 122 года), подроста – 22,6 лет (от 4 до 49 лет). Средний возраст одиночно произрастающих особей ниже, чем в группах: взрослых – 69,0 лет (от 54 до 84 года), подроста – 15,0 лет (от 4 до 38 лет). В верхней части экотона для групп деревьев и одиночных особей, коэффициент вариации по возрасту взрослых особей имеет средние значения (15,5–24,7 %), по возрасту подроста – высокие (75,4–75,8 %).

В возрастном спектре насаждений на западно-северо-западном склоне в нижней части экотона в группе деревьев на высоте 2240 м отмечены особи кедра от 4 до 130 лет (рис. 5.5А). В двухвершинном спектре во взрослом поколении преобладают деревья от 61 до 80 лет, суммарное участие которых составило 32 %, среди подроста – особи 11–20 лет (16 %). Всего участие подроста составило 42 %, среди взрослых – 58 %.

из которых в период потепления появилось 26 %.

Группа деревьев на высоте 2270 м над ур. м. состоит из особей кедра от 11 до 510 лет (рис. 5.5Б). Здесь во взрослом поколении преобладают деревья 81–90 лет (13 %), значительно участие особей 71–80 и 91–100 лет, суммарное участие которых составило около 18 %. Спектр характеризуется наличием деревьев кедра возрастом от 150 до 510 лет. На долю подроста приходится 30 %. Преобладают особи 31–40 и 11–20 лет (по 9 %). Участие подроста, заселившегося в период современного потепления, составило 17 %, из которых лишь 4 % – особи, появившиеся в первое десятилетие XXI в.

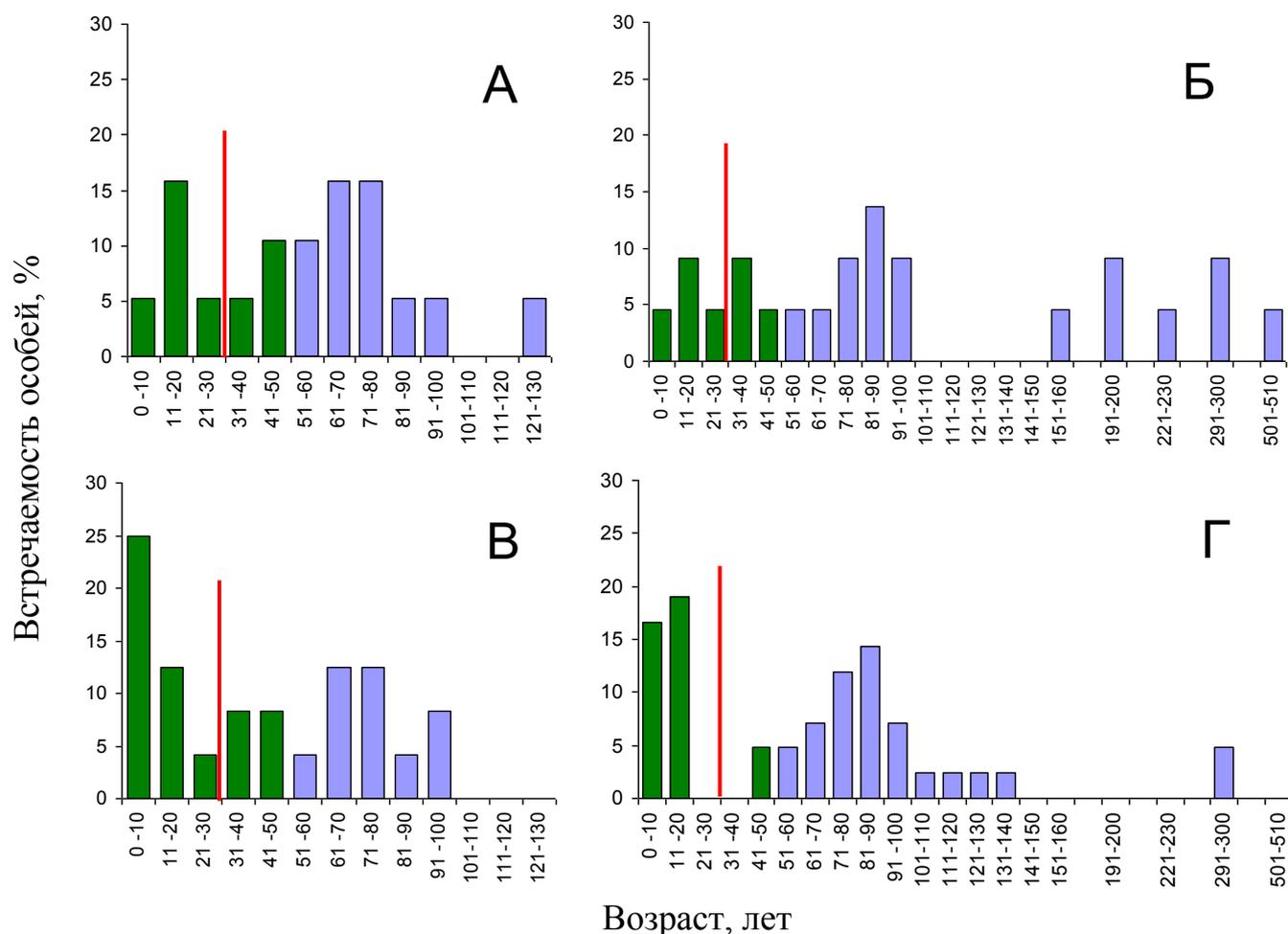


Рисунок 5.5 – Возрастные спектры насаждений кедра сибирского в нижней части экотона на западно-северо-западном склоне долины р. Актру. Условные обозначения: группы деревьев: А – на высоте 2240 м, Б – 2270 м, В – 2320 м; одиночные особи: Г – 2240-2335 м над ур. м. Остальные условные обозначения те же, что и на рис. 5.2

Спектр насаждения на высоте 2320 м представлен особями в возрастном интервале от 5 до 100 лет (рис. 5.5В). Во взрослом поколении преобладают деревья от 61 до 80 лет. Подрост в целом составляет 58 %, из которых 42 % особей кедра появилось в период современного потепления. В левостороннем возрастном спектре абсолютный максимум приходится на молодые особи, заселившие экотон в последние 10 лет.

В целом на западно-северо-западном склоне в нижней части экотона в группах деревьев кедр представлен особями от 4 до 510 лет. Среди взрослых деревьев преобладают 61–80 или 81–90-летние особи. В отличие от противоположного склона участие подроста здесь больше. Доля подроста, появившегося в начале потепления имеет сходные значения, а в последнее десятилетие значительно возрастает (до 25 %).

Одиночно произрастающие особи кедра в нижней части экотона имеют возраст от 4 до 140 лет, единичные деревья – около 300 лет (рис. 5.5Г). В возрастном спектре во взрослом поколении преобладают особи 81-90 лет (14 %), значительно участие особей 71–80 лет (12 %). Подрост, занимающий в целом 41 %, представлен в основном особями, заселившимися в два последних десятилетия (36 %). Подрост от 21 до 40 лет отсутствует.

Таким образом, характер распределения одиночных взрослых деревьев по возрасту близок к таковому в группах. Доля участия подроста также сходна. Следует отметить значительное число подроста возрастом до 20 лет (36 %) и отсутствие более старшего (21–40 лет). При сравнении возрастных спектров насаждений кедра на двух склонах выявлено, что возрастное распределение подроста противоположно: на западно-северо-западном склоне преобладают более молодые особи, на восточно-юго-восточном – более взрослые.

В верхней части экотона группа деревьев на высоте 2360 м сформирована особями от 4 до 120 лет (рис. 5.6А). Во взрослом поколении доминируют деревья 91-100 лет. На долю подроста приходится 57 %. Возрастной спектр характеризуется преобладанием подроста в возрасте до 10 лет (17 %) и высоким

участием особей 11–20 и 41–50 лет (по 14 %). Большая часть подроста появилась в период современного потепления климата.

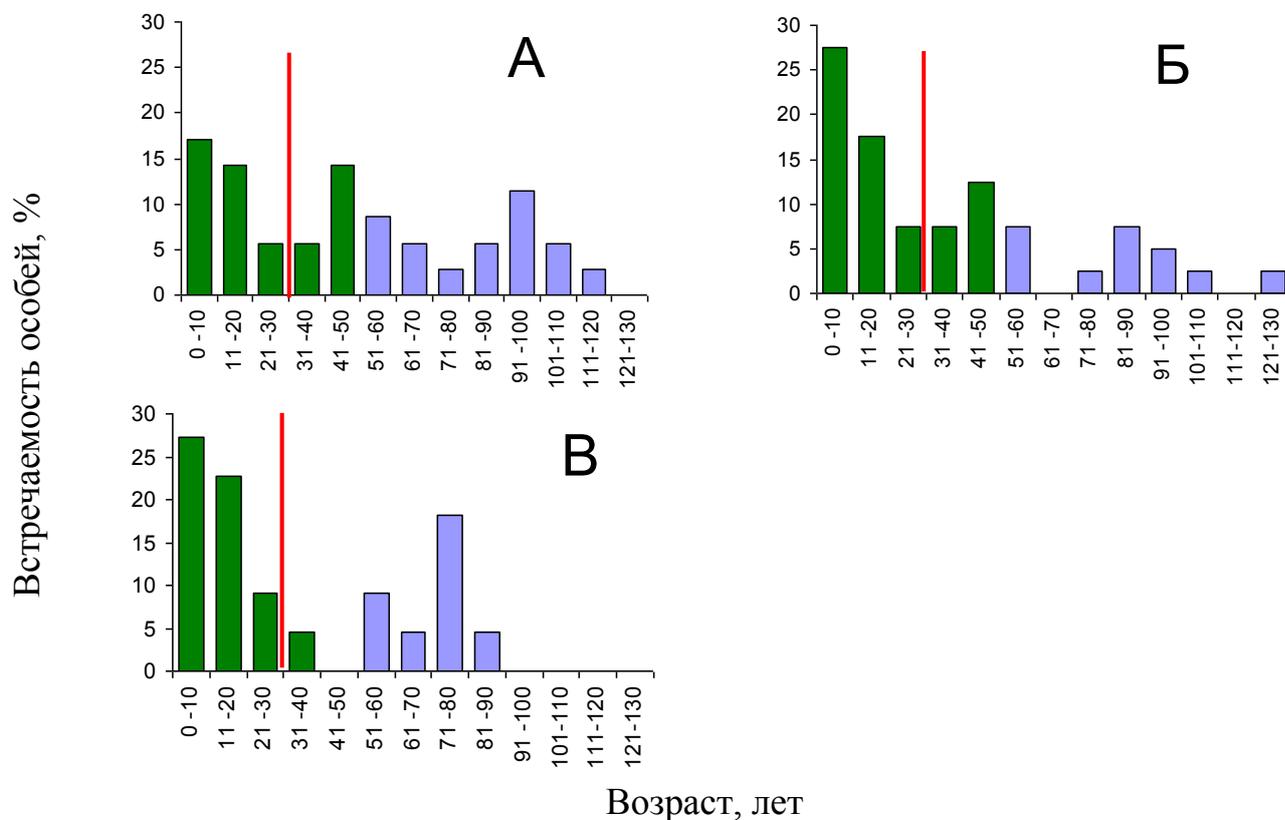


Рисунок 5.6 – Возрастные спектры насаждений кедра сибирского в верхней части экотона на западно-северо-западном склоне долины р. Актру. Условные обозначения: группы деревьев: А – на высоте 2360 м, Б – 2390 м; одиночные особи: В – 2400-2480 м над ур. м. Остальные условные обозначения те же, что и на рис. 5.2

В группе деревьев на высоте 2390 м представлены особи от 4 до 130 лет (рис. 5.6Б). Во взрослом поколении незначительно преобладают деревья 81–90 лет. Спектр характеризуется отсутствием особей 61–70 и 111–120 лет. Основную часть группы (72 %) составляет молодое поколение. В возрастном спектре абсолютный максимум приходится на подрост в возрасте до 10 лет (28 %), значительно участие молодых особей 11-20 лет (17 %). Доля подроста, заселившего экотон в период потепления, составила 53 %, из которых половина появилось в последнее десятилетие.

В целом в верхней части экотона в группах деревьев на этом склоне распределение деревьев и подроста по возрасту близко к таковому нижней части. Отличия заключаются в снижении участия взрослых деревьев и увеличении участия подроста. Сравнении с противоположным склоном показало, что доля подроста резко возрастает (до 72 %), особенно, появившегося в период современного потепления (до 52 %). Преобладают особи возраста до 20 лет.

Одиночно произрастающие особи кедра в верхней части экотона имеют возраст от 4 до 90 лет (рис. 5.6B). Среди немногочисленного взрослого поколения преобладают особи 71–80 лет. В возрастном спектре на долю подроста приходится 64 %, максимум (27 %) – на особи до 10 лет. Всего участие подроста, появившегося в период потепления, составило 59 %.

В целом распределение взрослых одиночных деревьев по возрасту меньше, чем в группах деревьев. Доли подроста в верхней и нижней частях экотона близки: абсолютно преобладают особи, появившиеся в последние два десятилетия, в то время как на противоположном восточно-юго-восточном склоне доля такого подроста значительно ниже.

Анализ возрастной структуры насаждений показал, что сформировались группы в основном в период с 1910 по 1980 гг. Здесь отмечены единичные старые деревья середины и конца XIX в., начала XVIII и XVI вв.

В период современного потепления климата здесь отмечено массовое заселение экотона молодыми особями кедра (Филимонова, 2013а). Интенсивность заселения в верхней части экотона больше, чем в нижней.

К факторам, способствующим появлению и выживанию молодых особей кедра на этом склоне, относятся мохово-лишайниковый и дриадовый покров, предпочитаемый кедровкой для запасания орешков и более благоприятный для прорастания семян благодаря влажности субстрата; более высокий уровень снега, защищающий подрост от вымерзания; меньшее влияние ледниковых ветров. Факторами, ограничивающими расселение кедра по экотону, выступают обвально-осыпные процессы, приводящие к гибели молодых и взрослых особей, скальные выступы.

Таким образом, появление здесь большого числа молодых особей кедра, свидетельствует о более благоприятных условиях для его заселения, чем на восточно-юго-восточном склоне. Современное потепление климата благоприятно сказывается на расселении здесь кедра, о чем свидетельствует массовое появление подроста в последние десятилетия.

В настоящее время на территории Алтая наблюдается период пониженного увлажнения, который начался в 2003 г. (Харламова, 2012). По нашим данным, за последнее десятилетие произошло снижение интенсивности заселения экотона на сухом восточно-юго-восточном склоне (вплоть до полного отсутствия подроста) и ее повышение на влажном западно-северо-западном склоне.

Распределение жидких атмосферных осадков по склонам одинаково, но их испаряемость выше на восточно-юго-восточном склоне (Шмыглева, 1978). Распределение твердых осадков различно на склонах: снега значительно больше на западно-северо-западном склоне по сравнению с противоположным (Душкин, 1974; см. рис. 2.1 в главе 2). Мохово-лишайниковый покров способствуют сохранению почвенной влаги (Кленов, 2001; Романюк, 2013), что является благоприятным условием для появления и существования подроста кедра на западно-северо-западном склоне.

В период современного потепления на западно-северо-западном склоне отмечается как более интенсивное расселение кедра в пределах экотона за счет увеличения размеров существующих и формирования новых групп деревьев, так и продвижение молодых особей за пределы экотона в горную тундру. Граница распространения одиночных молодых особей кедра за последние 30 лет продвинулась вверх по склону на 20–30 м.

## 5.2. Долина р. Корумду

В лесотундровом экотоне долины р. Корумду граница леса на восточно-юго-восточном и западно-северо-западном склонах отнесена к термическому типу.

Лесотундровый экотон здесь занимает полосу от 2240 до 2400 м над ур. м.,

где деревья произрастают одиночно, реже – группировками из 3–6 особей.

Здесь плотность кедра на обоих склонах низкая, ее значения близки к плотности на трансектах в верхней части экотона на восточно-юго-восточном склоне долины р. Актру (Филимонова, 2007б). В 2007 г. плотность взрослых особей на склонах долины р. Корумду составила 30–40 шт./га, подроста – 35–60 шт./га (табл. 5.7). В 2012 г. на восточно-юго-восточном склоне произошла гибель подроста (8 %), новые молодые особи отсутствуют.

Таблица 5.7

Динамика плотности насаждений кедра сибирского в лесотундровом экотоне в долине р. Корумду

Трансекты	Высота над ур. м., м	Год учета		Отпад, %	Появилось молодых особей, %
		2007	2012		
восточно-юго-восточный склон					
T13	2240–2350	$\frac{25}{60}$	$\frac{25}{55}$	$\frac{0}{8}$	0
T14	2250–2300	$\frac{30}{50}$	$\frac{30}{50}$	$\frac{0}{0}$	0
западно-северо-западный склон					
T15	2240–2350	$\frac{25}{45}$	$\frac{25}{55}$	$\frac{0}{33}$	56
T16	2250–2360	$\frac{40}{50}$	$\frac{35}{65}$	$\frac{13}{20}$	50

Примечания те же, что и для табл. 5.1

На западно-северо-западном склоне отпад взрослых деревьев составил 13 %, подроста – 20–33 %, появились молодые особи кедра – 50–56 %. Вследствие гибели и появления новых особей кедра плотность подроста за 5 лет увеличилась (на 10–15 шт./га).

Средний возраст взрослых деревьев на восточно-юго-восточном склоне составил 75,0–81,2 лет, с колебаниями от 61 до 100 лет, подроста – 39,2, от 15 до 50 лет (табл. 5.12). На западно-северо-западном склоне средний возраст взрослых особей составил 66,4–73,0 года, варьируя от 55 до 100 (единичные деревья 160 и 185 лет), средний возраст подроста 30,0–34,2 лет, колеблясь от 8

до 50 лет. Коэффициент вариации возраста взрослых деревьев для обоих склонов в основном средний (17,5–18,7 %), подроста – высокий (30,0–58,5 %).

Таблица 5.8

Возраст кедров сибирского в лесотундровом экотоне в долине р. Корумду

Склон	Восточно-юго-восточный		Западно-северо-западный	
Высота над ур. м., м	2235–2350	2250–2280	2240–2350	2250–2360
Возраст взрослых особей, лет				
$\bar{x} \pm S_x$	75,0±5,9	81,2±7,2	66,4±4,7	73,0±6,3
lim	61–94	66–100	55–89	57–100 (160, 185)
$C_v$ , %	17,5	17,8	18,7	22,9
Возраст подроста, лет				
$\bar{x} \pm S_x$	39,2±3,4	ед.* 45	34,2±5,5	30,0±6,6
lim	15–50		15–47	8–50
$C_v$ , %	30,0		39,2	58,5

Примечание: \* - единичные особи, статистическая обработка невозможна

В возрастном спектре насаждений кедров на восточно-юго-восточном склоне долины представлены особи от 11 до 100 лет (рис. 5.7А). В двухвершинном спектре во взрослом поколении, как и среди одиночных особей в нижней части экотона в долине р. Актру, преобладают деревья 61–70 лет. На долю подростов приходится 44 %, из них почти половину составляют 41–50-летние особи. В период современного потепления здесь появилось 15 % подростов кедров, особи моложе 10 лет – отсутствуют.

В целом распределение по возрасту взрослых одиночных деревьев на этом склоне близко к таковому на восточно-юго-восточном склоне долины р. Актру. Сходно также распределение подростов – преобладание 41–50-летних особей.

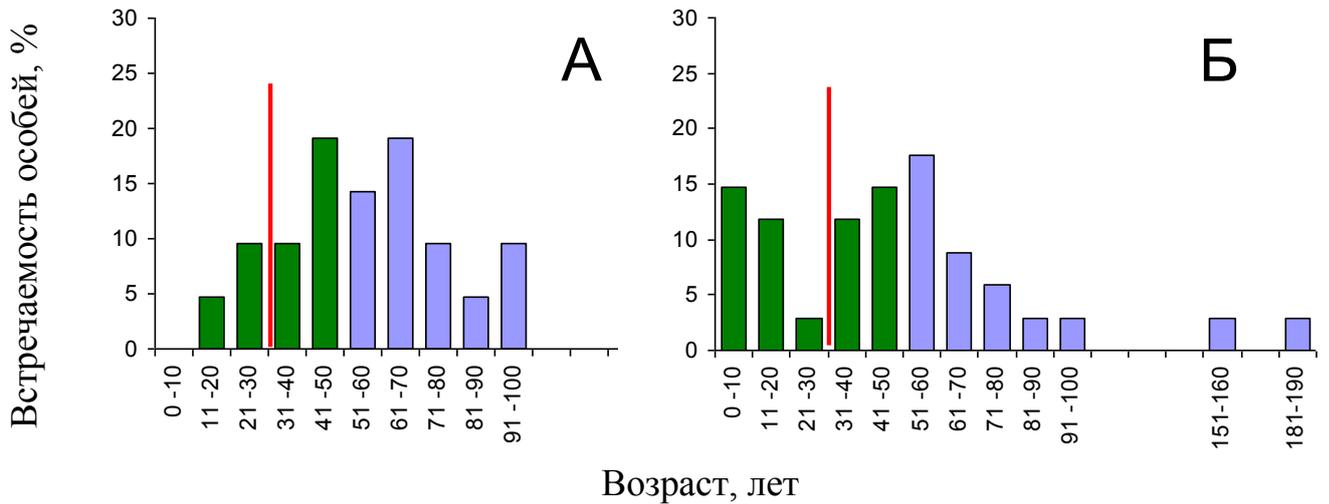


Рисунок 5.7 – Возрастные спектры насаждений кедра в лесотундровом экотоне в долине р. Корумду. Условные обозначения: А – насаждения на восточно-юго-восточном склоне на высотах 2240-2350 м, Б – на западно-северо-западном склоне на 2240-2360 м над ур. м. Остальные условные обозначения те же, что и на рис. 5.2

Одновершинный спектр насаждений кедра на западно-северо-западном склоне представлен особями от 8 до 190 лет (рис. 5.7Б). Во взрослом поколении преобладают 51–60-летние особи (17 %), встречены единичные деревья возрастом более 150 лет. Участие подроста составляет 57 %, больше половины из которых заселились в три последних десятилетия.

Таким образом, в спектре насаждений этого склона по сравнению с противоположным, во взрослом поколении доминируют особи близких возрастов; подрост здесь больше (57 %) благодаря значительной доле особей, заселившихся в период современного потепления.

При сравнении возрастных спектров насаждений кедра в долинах р. Корумду и р. Актру выявлено, что на западно-северо-западных склонах долин встречаются единичные деревья, заселившиеся в экотоне 150 и более лет назад. На восточно-юго-восточных склонах обследованных долин среди подроста, заселившегося в экотоне в современный период потепления, преобладают особи 21–30-летнего возраста, на западно-северо-западных – до 20 лет.

Анализ возрастной структуры насаждений показал, что на восточно-юго-восточном склоне долины р. Корумду с ерниково-разнотравным покровом заселение большей части деревьев кедра произошло с 1940 по 1970 гг., на западно-северо-западном с ерниковым мохово-лишайниковым – с 50-х по 80-е гг. XX в.

Таким образом, здесь, как и в долине р. Актру, влажный западно-северо-западный склон более благоприятен для появления и выживания молодого подростка кедра, чем восточно-юго-восточный.

В период современного потепления климата в лесотундровом экотоне долины р. Корумду повышение границы распространения кедра не отмечено, наблюдается лишь его расселение в пределах экотона. Молодые особи кедра появляются как на участках склонов, уже занятых одиночными деревьями, так и на участках, свободных от деревьев.

### 5.3. Водораздел рек Актру – Ян-Карасу

В лесотундровом экотоне на водоразделе рек Актру – Ян-Карасу граница леса отнесена к термическому типу.

На пологом увлажненном северном склоне водораздела экотон занимает наиболее узкую полосу между сомкнутыми кедрово-лиственничными лесами в верхней части лесного пояса и ерниковыми тундрами. Группы деревьев здесь поднимаются до высоты 2390 м над ур. м. (Тимошок, Филимонова, ..., 2009) и формируются вблизи крупных камней.

Плотность взрослых особей кедра в 2007 г. составила 200 и 275 шт./га, а плотность подростка – 500–750 шт./га (табл.5.9), которая близка к плотности в группах деревьев на западно-северо-западном склоне долины р. Актру. При повторном исследовании в 2012 г. выявлено, что отпад взрослых деревьев в группе на высоте 2390 м составил 13 %, отпад подростка в обеих группах – 30–33 %. Отмечено появление новых особей – 17–18 %.

Динамика плотности особей кедра сибирского в группах деревьев в лесотундровом экотоне на водоразделе рек Актру – Ян-Карасу

Пробные площади	Высота над ур. м., м	Год учета		Отпад, %	Появилось молодых особей, %
		2007	2012		
ПП17	2380	<u>275</u>	<u>275</u>	<u>0</u>	18
		500	425	30	
ПП18	2390	<u>200</u>	<u>175</u>	<u>13</u>	17
		750	600	33	

Примечания те же, что и для табл. 5.1

В группе деревьев на высоте 2380 м над ур. м. средний возраст взрослого поколения кедра составил 72,9 лет, с колебаниями от 51 до 109 лет (табл. 5.10), на высоте 2390 м – 66,1 года, с колебаниями от 52 до 92 лет. Коэффициент вариации средний (22,6 и 18,2 %). Средний возраст подростка в этих группах деревьев составил соответственно 31,3 лет (от 8 до 58) и 28,5 лет (от 4 до 47), коэффициент вариации высокий – 44,1 и 53,1 %.

Таблица 5.10

Возраст кедра сибирского в группах деревьев на северном склоне водораздела рек Актру – Ян-Карасу

	2380 м над ур. м.	2390 м над ур. м.
Возраст взрослых особей, лет		
$x \pm S_x$	72,9 $\pm$ 3,5	66,1 $\pm$ 3,1
lim	51–109	52–92
Cv	22,6	18,2
Возраст подростка, лет		
$x \pm S_x$	31,3 $\pm$ 4,1	28,5 $\pm$ 3,9
lim	8–48	4–47
Cv	44,1	53,1

Группа деревьев на высоте 2380 м сформирована особями кедра от 8 до 110 лет (рис.5.8А). В возрастном спектре преобладают взрослые деревья 61–70 лет,

значительно участие 51–60 лет. Доля подростка составляет 37 %, преобладают 41–50-летние особи. В последние три десятилетия появилось 15 % молодых особей.

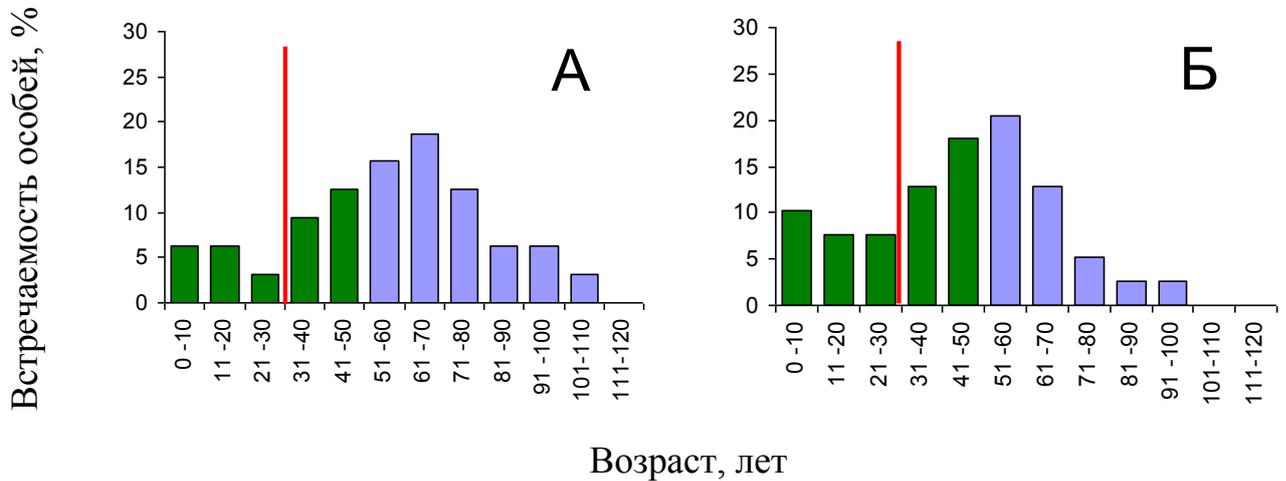


Рисунок 5.8 – Возрастные спектры насаждений кедр в лесотундровом экотоне на северном склоне водораздела рек Актру – Ян-Карасу. Условные обозначения: группы деревьев: А – на высоте 2380 м, Б – 2390 м над ур. м.

Остальные условные обозначения те же, что и на рис. 5.2

Выше по водоразделу в группе деревьев на высоте 2390 м представлены особи от 4 до 100 лет. В одновершинном спектре максимум приходится на взрослые деревья 51-60 лет. Доля подростка составила 56 %, с преобладанием 41-50-летних особей. Доля же молодых особей, появившихся в период потепления, составила 26 %. (рис. 5.8Б).

Таким образом, на водоразделе рек Актру – Ян-Карасу возрастная структура двух групп деревьев кедр близка. Однако, в том числе и появившегося в период современного потепления климата, значительно больше в группе на абсолютной высоте 2390 м. В целом доля подростка близка к таковому в группах деревьев на западно-северо-западном склоне долины р. Актру.

На основе данных по возрастной структуре выявлено, что основное заселение кедр в этих условиях происходило в середине XX в. В современный период потепления климата заселение кедр в экотоне происходит интенсивнее в

выше расположенном насаждении.

Факторами, ограничивающими массовое появление подроста, являются неравномерный снежный покров и сильные зимние ветры, приводящие к гибели незащищенных молодых особей. Подрост кедра появляется в основном вблизи скальных обнажений и в микропонижениях.

В период современного потепления климата граница распространения кедра на пологом водоразделе рек Актру – Ян-Карасу поднялась вверх по склону на 15–25 м.

Таким образом, лесотундровом экотоне Северо-Чуйского хребта кедр сибирский распространен на высотах от 2235 до 2475 м над ур. м. В долине р. Актру в нижней части экотона он произрастает преимущественно в виде групп деревьев, в верхней части одиночными особями, реже в кулисах и группах деревьев. В долине р. Корумду он представлен в основном редкостоящими особями. На водоразделе рек Актру – Ян-Карасу формирует плотные и разреженные группы.

В долине р. Актру на восточно-юго-восточном склоне в группах деревьев плотность взрослых особей кедра (325–450 шт./га) и подроста (100–200 шт./га) в нижней части экотона больше, чем в верхней (225–300 и 75–125 шт./га соответственно). На западно-северо-западном склоне, наоборот, в группах деревьев с увеличением абсолютной высоты увеличивается плотность кедра: в нижней части экотона она составила 225–250 шт./га взрослого поколения и 225–375 шт./га подроста; в верхней части – 300–375 и 425–575 шт./га соответственно. Плотность подроста на этом склоне в 2–5 раз выше, чем на восточно-юго-восточном. Появление новых молодых особей кедра (с 2007 по 2012 гг.) отмечено на этом склоне среди одиночных особей, на западно-северо-западном – в группах деревьев и среди одиночных особей.

В насаждениях этой долины на сухом восточно-юго-восточном склоне преобладают особи от 41 до 90 лет. На долю подроста, заселившегося в период современного потепления в группах деревьев приходится около 8 %, среди

одиночных особей – около 20 %. На влажном западно-северо-западном склоне в насаждениях кедра доминирует подрост. Участие подроста, заселившегося в последние три десятилетия в группах деревьев составляет около 34 %, среди одиночных особей – около 48 %. Появление новых молодых особей происходит более активно в верхней части экотона.

В долине р. Корумду плотность кедра на обоих склонах существенно не отличается и ее низкие значения (25–40 шт./га взрослых особей и 50–65 шт./га подроста) близки к таковой на трансектах на восточно-юго-восточном склоне долины р. Актру. Появление новых молодых особей отмечено здесь также на западно-северо-западном склоне. В насаждениях преобладают особи от 41 до 70 лет. Участие подроста, заселившегося в период современного потепления на восточно-юго-восточном склоне (14 %) меньше, чем на западно-северо-западном склоне (29 %).

На водоразделе рек Актру – Ян-Карасу плотность кедра имеет сходные значения с плотностью в группах деревьев в верхней части экотона на западно-северо-западном склоне долины р. Актру. В насаждениях преобладают особи от 41 до 70 лет. На долю подроста, заселившегося в течение трех последних десятилетий приходится около 20 % особей.

Движение границы распространения кедра вверх за пределы экотона на восточно-юго-восточном склоне долины р. Актру в период современного потепления климата не отмечено. На западно-северо-западном склоне граница распространения одиночных молодых особей кедра повысилась на 20–30 м.

В лесотундровом экотоне в долине р. Корумду наблюдается лишь расселение кедра в пределах экотона.

На пологом водоразделе рек Актру – Ян-Карасу граница распространения кедра поднялась вверх по склону на 15–25 м.

## Глава 6. ДИНАМИКА СЕМЕНОШЕНИЯ КЕДРА СИБИРСКОГО В ЛЕСОТУНДРОВОМ ЭКОТОНЕ

Экологическая амплитуда произрастания кедра сибирского в Горном Алтае охватывает условия с различной тепло- и влагообеспеченностью. Для семеношения, по мнению Т.П. Некрасовой (1972), оптимальным является умеренно холодный и влажный климат средней части гор.

Как было показано В.Н. Воробьевым (1967) для Прителецкой тайги (Северо-Восточный Алтай) на высотах 2000–2100 м и О.В. Хуторным с соавторами (2001) для Семинского хребта (Центральный Алтай) на высоте 2170 м над ур. м., кедр сибирский на верхней границе представлен низкорослым стерильным деревцем или кустарником без признаков заложения мужских или женских генеративных зачатков.

Изучении семеношения кедра сибирского в долине р. Актру с 2004 по 2013 гг. показало, что полный цикл развития шишек от заложения зачатков до полного созревания женских шишек на восточно-юго-восточном склоне отмечен у деревьев, произрастающих на абсолютных высотах от 2235 до 2370 м, на западно-северо-западном – от 2240 до 2390 м. На восточно-юго-восточном и западно-северо-западном склонах долины р. Корумду в пределах экотона встречены единичные генеративные экземпляры кедра на высотах от 2250 до 2300 м над ур. м. На водоразделе рек Актру – Ян-Карасу семеношение кедра в экотоне отмечено на абсолютных высотах от 2370 до 2380 м. Таким образом, современная «репродуктивная граница» кедра сибирского в лесотундровом экотоне Северо-Чуйского хребта проходит на высоте 2390 м над ур. м.

В условиях лесотундрового экотона Северо-Чуйского хребта семеношение кедра начинается с 60–70 лет (Филимонова, 2012), в сомкнутых лесах долины р. Актру (2150–2300 м над ур. м.) – с 90–130 лет и на открытых хорошо освещенных участках – в 30–50 лет (Тимошок и др., 2009а).

Как показывают наши данные, интервал средних возрастов генеративных деревьев кедра, произрастающих в группах на восточно-юго-восточном склоне,

составляет 75–98 лет, на западно-северо-западном – 82–176 лет. Максимальный же возраст отдельных плодоносящих деревьев достигает 500 лет. Большинство деревьев вступило в генеративную фазу в период современного потепления, особенно в два последних десятилетия.

Ретроспективная оценка относительных размеров семеношения за последние 20 лет по следам от опавших женских шишек разных поколений (зачатки, 1-летние, 2-летние преждевременно опавшие и созревшие шишки) исследована на восточно-юго-восточном склоне долины р. Актру в нижней части экотона в группах деревьев, на высотах 2235, 2240, 2265 м, в верхней – на 2335, 2350 м, на западно-северо-западном склоне в нижней части экотона – на высотах 2240, 2270 м и в верхней – на 2360, 2390 м над ур. м.

Как показала ретроспективная оценка, заложение зачатков шишек происходит ежегодно. За 20-летний период (1992–2011 гг.) не отмечено ни одного года с их отсутствием. На восточно-юго-восточном склоне число зачатков шишек у деревьев в нижней части экотона в среднем составило 1,6 шт./побег, с колебаниями от 0,4 до 2,6 шт./побег (рис. 6.1), в верхней части – 1,4 (от 0,7 до 2,0 шт./побег). На западно-северо-западном склоне среднее число зачатков у деревьев в нижней части экотона составило 1,5 с колебаниями от 0,7 до 2,2 шт./побег, верхней части – 1,6 (от 0,7 до 2,6 шт./побег). В целом в группах деревьев на обоих склонах в нижней и верхней частях экотона число зачатков шишек статистически не различалось.

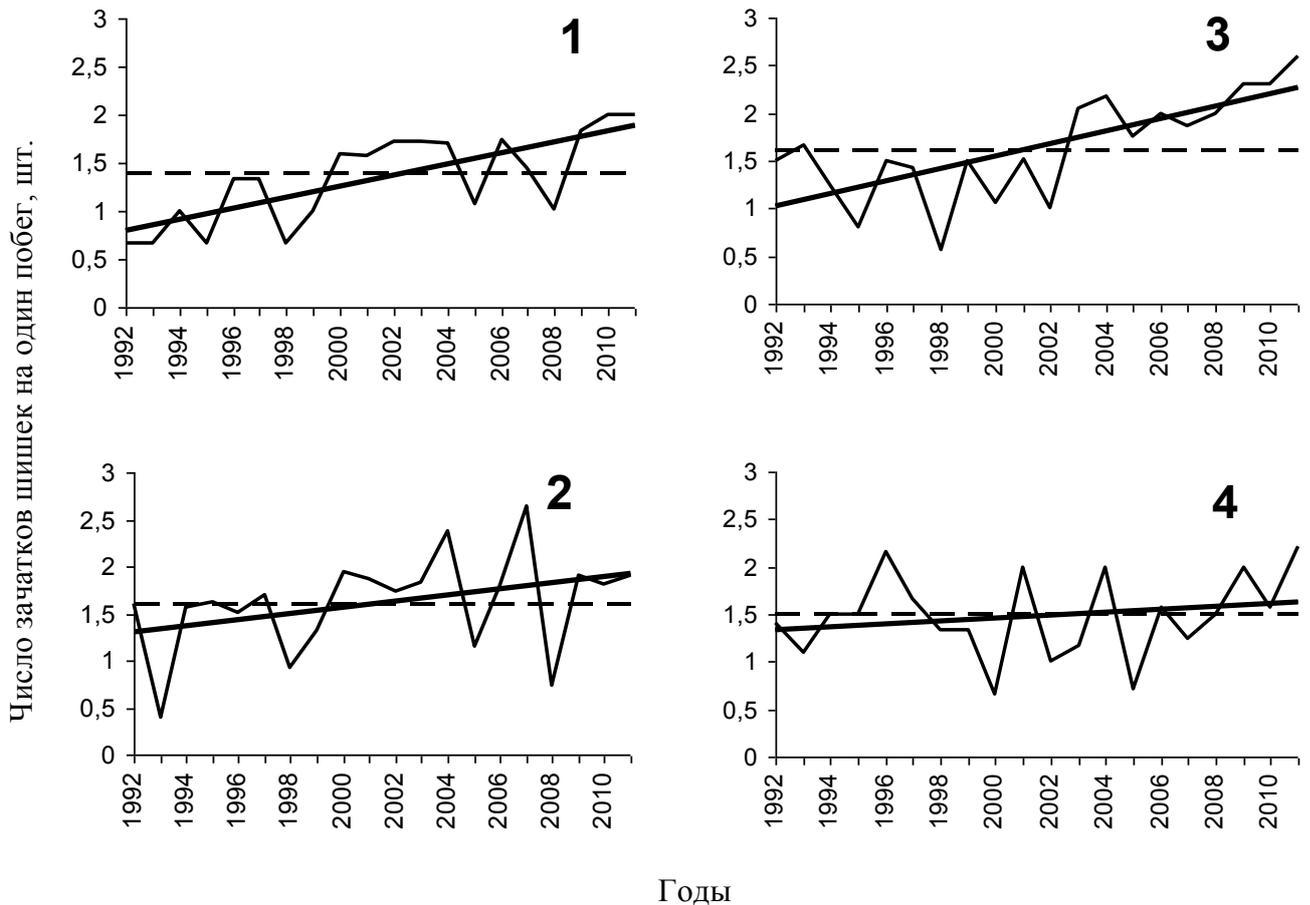


Рисунок 6.1 – Динамика числа зачатков шишек на один побег у деревьев кедра в лесотундровом экотоне долины р. Актру: 1– восточно-юго-восточный склон, верхняя часть экотона, 2 – тот же склон, нижняя часть экотона, 3 – западно-северо-западный склон, верхняя часть, 4 – тот же склон, нижняя часть. Сплошной прямой линией обозначен тренд, горизонтальной пунктирной – среднее значение за 20-летний период

Высокий уровень заложения зачатков шишек, общий для групп деревьев на восточно-юго-восточном и западно-северо-западном склонах, наблюдался в 1996, 1997, 2004, 2009–2011 гг., низкий – в 1998, 2005 гг. Однако в отдельные годы выявлены отличия в значениях этого показателя. Так, в 1993 и 2008 гг. у деревьев на западно-северо-западном склоне число зачатков было близкое к среднему, на восточно-юго-восточном склоне (особенно в верхней части экотона) – ниже среднего. В 1995 г. у деревьев нижней части экотона на обоих склонах отмечено число зачатков близкое к среднему, в верхней части – ниже среднего почти в два

раза. В течение пяти лет с 2000 по 2004 гг. у деревьев в нижней и верхней частях экотона на восточно-юго-восточном склоне ежегодно закладывалось повышенное число зачатков. На противоположном склоне у деревьев в нижней части экотона из этих пяти лет лишь два года (2001 и 2004 гг.) характеризовались высоким уровнем их заложения, а в верхней части экотона такой уровень заложения отмечался ежегодно в период с 2003 по 2011 гг.

Тренды изменчивости этого показателя положительные, что объясняется вступлением деревьев кедра в стадию более обильного семеношения, на что, возможно, наложились благоприятные условия современного потепления климата.

Несмотря на постоянное ежегодное заложение зачатков шишек, они могут останавливаться в развитии и погибать. На следующий год их развития в условиях лесотундрового экотона происходит гибель в среднем около 24,1 % зачатков. В 1991 г. отмечена их полная гибель у деревьев в нижней части экотона на восточно-юго-восточном склоне. Здесь за 20-летний период отмечены случаи их повышенной гибели (более 75 % погибших от числа заложившихся) в 1993, 1998, 2000 и 2008 гг., в среднем погибло 27,3 %. В верхней части экотона этого склона повышенная гибель отмечена лишь в 2008 г., а в среднем за этот период погибло 29,6 % зачатков. На противоположном склоне процент гибели зачатков минимальный для экотона – 15,8 % в его нижней части. В верхней части экотона повышенная гибель зачатков отмечена в 1998, 2000 и в 2005 гг. и в среднем составила 23,6 %. Большой процент остановившихся в развитии и погибших зачатков на восточно-юго-восточном склоне по сравнению с западно-северо-западным связан с иссушающим действием господствующих ветров в зимний период, когда происходит массовое обмерзание верхушек побегов и почек на них.

В отдельные годы (1995, 2003 и 2011 гг.) фиксировалась полная и высокая сохранность зачатков на обоих склонах.

На следующий вегетационный сезон происходит опыление шишек кедра. В лесах долины р. Актру на высотах 2100–2300 м над ур. м. «цветение» и опыление отмечалось в конце июня - начале июля (Тимошок и др., 2008б), в лесотундровом

экотоне мы отмечаем этот процесс и в конце июля.

Число однолетних шишек на восточно-юго-восточном склоне у деревьев в нижней части экотона в среднем составило 1,2 шт./побег, с колебаниями от 0 до 2,6 шт./побег (рис. 6.2), в верхней части – 0,9, с колебаниями от 0,2 до 2,0 шт./побег. На противоположном склоне их число в нижней части экотона составило 1,2, варьируя от 0,3 до 2,1 шт./побег, в верхней части – 1,3, от 0,1 до 2,6 шт./побег.

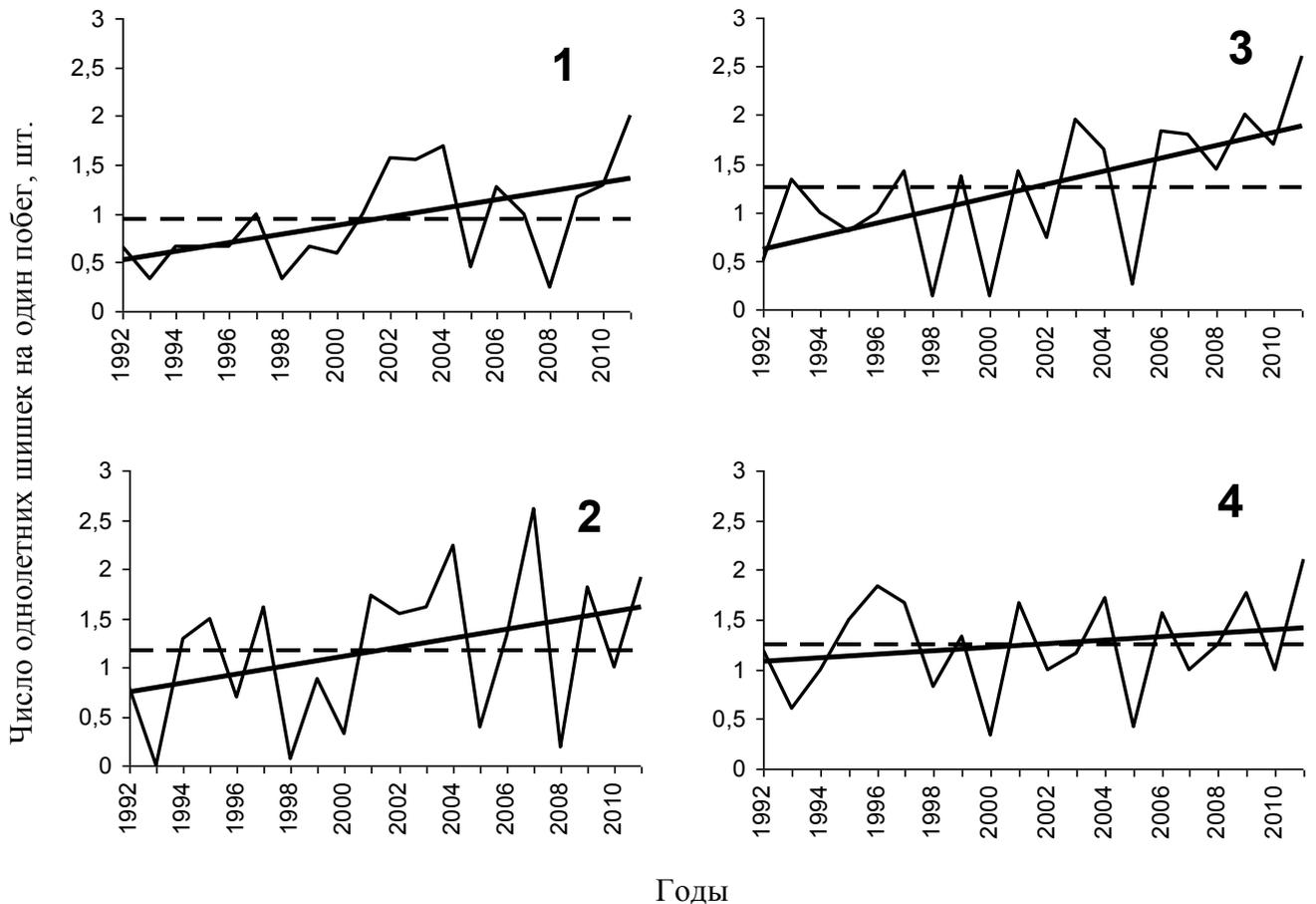


Рисунок 6.2 – Динамика числа однолетних шишек на один побег у деревьев кедра в лесотундровом экотоне долины р. Актру. Условные обозначения те же, что и для рис. 6.1

В целом в группах деревьев на обоих склонах в нижней и верхней частях экотона различия числа однолетних шишек статистически не значимы. Тренд этого показателя за 20-летний период слабо положительный.

В период опыления часть однолетних шишек также может останавливаться в своем развитии и погибать. Доля таких погибших шишек на восточно-юго-восточном склоне в нижней части экотона составила в среднем 7,0 %, в верхней – 6,8 %, на западно-северо-западном – 11,5 и 18,7 % соответственно. В среднем по экотону эта величина составила 11,0 %. Более низкий процент гибели однолетних шишек у деревьев на восточно-юго-восточном склоне по сравнению с западно-северо-западным указывает на более благоприятные условия для опыления, которым способствуют преобладающие ветры в долине р. Актру южного и юго-западного направления.

Опылившиеся однолетние шишки зимуют и на следующий год – год созревания – часть их также может погибнуть. Доля погибших незрелых двухлетних шишек от числа опылившихся и перезимовавших шишек в третий вегетационный сезон у деревьев в нижней части экотона на восточно-юго-восточном склоне составила 3,6 %, в верхней части – 8,8 %, в нижней части западно-северо-западного склона – 1,0 %, в верхней – 3,6 %. В среднем по экотону погибает 4,2 %. Заметное превышение гибели шишек в верхней части экотона по сравнению с нижней связано с ухудшением условий произрастания по мере увеличения абсолютной высоты.

За 20-летний период на восточно-юго-восточном склоне у деревьев в нижней части экотона число двухлетних созревших шишек (урожай) в среднем составило 1,0 шт./побег, с колебаниями от 0 до 2,1 шт./побег, в верхней части – 0,7, с колебаниями от 0 до 2,0 шт./побег (рис. 6.3), на противоположном склоне – 1,1 (от 0,3 до 1,9) и 0,9 (от 0 до 2,5) шт./побег соответственно. В целом различия этих показателей статистически не значимы. Отмечается тенденция к снижению урожая у деревьев в верхней части экотона обоих склонов по сравнению с нижней.

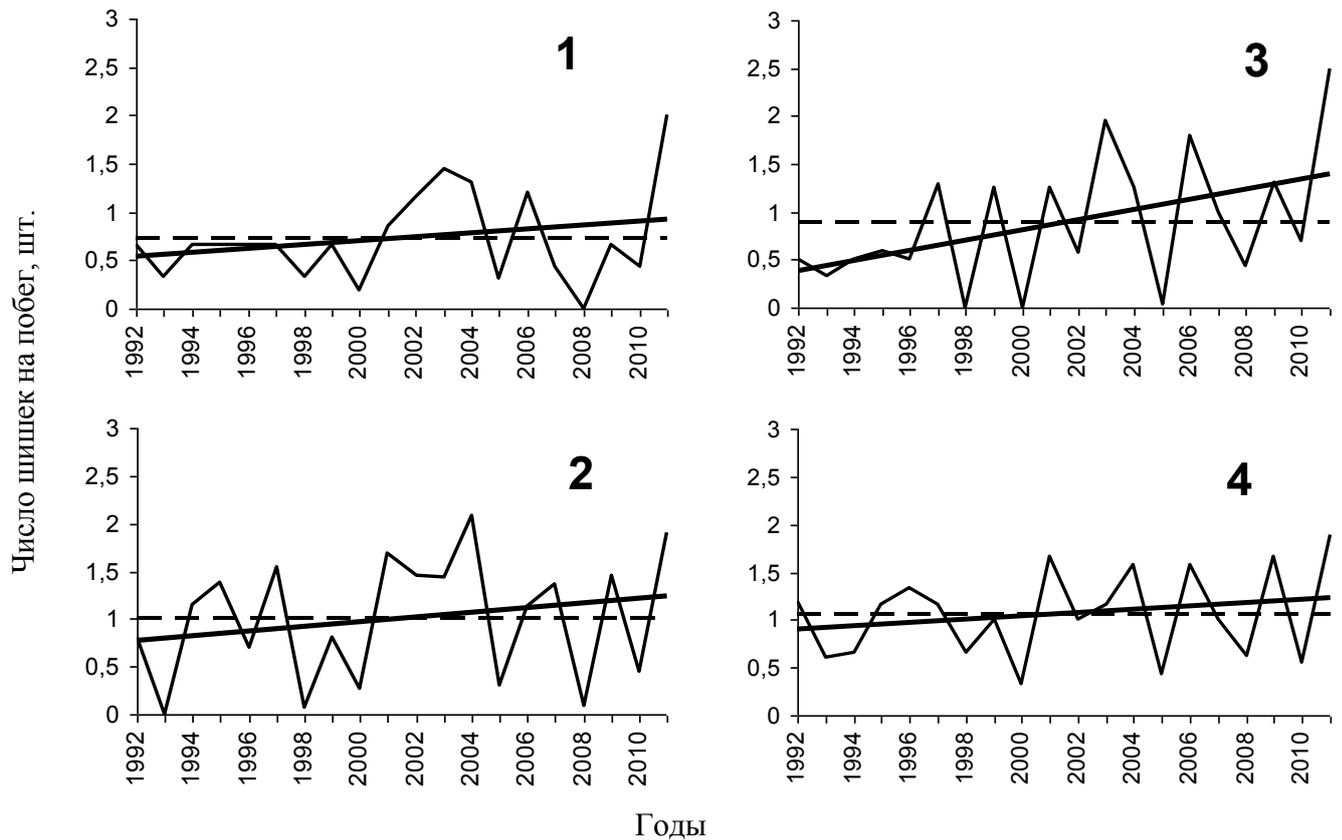


Рисунок 6.3 – Динамика числа зрелых двухлетних шишек в лесотундровом экотоне долины р. Актру. Условные обозначения те же, что и для рисунка 6.1

В условиях лесотундрового экотона в семеношении кедра выявлена высокая погодичная изменчивость (Филимонова, 2012). Максимальный урожай в экотоне на разных склонах и высотах был отмечен в 2011 г. (1,9–2,5 шт./побег), высокоурожайным был 2006 г. (1,1–1,8 шт./побег). Выявлены отличия в погодичной изменчивости урожая шишек у деревьев с разных высот и склонов. Так, у деревьев на восточно-юго-восточном склоне в нижней и верхней частях экотона выделяется период повышенных урожаев с 2001 по 2004 гг. (рис. 6.3, 1,2), обусловленный высокой закладкой зачатков (рис. 6.1, 1,2). На противоположном склоне в нижней части экотона из этих четырех лет высокоурожайными были 2001, 2004 гг., а в верхней – 2001, 2003 и 2004 гг.

Неурожайными на обоих склонах были 1993, 2000, 2005 и 2008 гг. В эти годы число шишек на побег не превышало 0,6 шт. Наиболее резкие колебания этого показателя выявлены у деревьев в нижней части экотона на восточно-юго-восточном склоне (рис. 6.3,2) и в верхней части на западно-северо-западном

(рис. 6.3, 3). В первом случае полный неурожай был отмечен в 2008 г., во втором – в 1998 и 2000 гг. В целом за 20-летний период тренды этого показателя положительные.

При сравнении погодичной изменчивости семеношения кедра в группах деревьев в экотоне долины р. Актру на высотах 2235-2390 м над ур. м. с динамикой в коренных лесах этой долины на высотах 2150–2250 м (Савчук, Николаева, 2008; Николаева и др., 2009) и в кедровых насаждениях субальпийского пояса Семинского хребта на высоте 1920 м над ур. м. (Земляной, Барановский, 2007) выявлено, что во всех вышеуказанных насаждениях высокоурожайным был 2004 г., а неурожайными – 2000 и 2005 гг.

Общий (суммарный) опад шишек разных генераций за 20-летний период на восточно-юго-восточном склоне в нижней части экотона составил в среднем 37,9 %, в верхней – 45,2 %, на западно-северо-западном склоне в нижней части – 28,3 %, в верхней – 45,8 %, по экотону в среднем – 39,3 % (рис. 6.4).

Таким образом, в лесотундровом экотоне Северо-Чуйского хребта с увеличением абсолютной высоты от 2235 до 2390 м возрастает величина опада шишек. Аналогичную зависимость на более низких высотных отметках отмечал В.Н. Воробьев (1974) для Северо-Восточного Алтая на высотном профиле от 450 до 2000 м над ур. м.; А.И. Ирошников (1963а, б) для Восточного Саяна на высотах от 800 до 1100 м и Западного Саяна – от 350 до 1500 м.

Основной вклад в общий опад шишек вносят зачатки – 61 % от общего суммарного опада. Преобладание зачатков в общем проценте погибших шишек также отмечено у кедров сибирского, произрастающего в высокогорных районах Западного Саяна (Ирошников, 1963а) и Северо-Восточного Алтая (Воробьев, 1974).

Тренд суммарного опада шишек у деревьев за 20-летний период слабо отрицательный, т.е. отмечается его незначительное снижение. Исключение составляют деревья в верхней части экотона на восточно-юго-восточном склоне (рис. 6.3.1), где увеличение опада связано с особенностями микроклимата (сухой и ветренный склон). Здесь отмечена 100%-ая суммарная гибель шишек всех

генераций в 2008 г., высокая в 2000 г. (88 %) и в 2010 г. (80 %). С другой стороны, в этих условиях отмечено три года с полной суммарной сохранностью шишек – 1992, 1995 и 2011 гг.

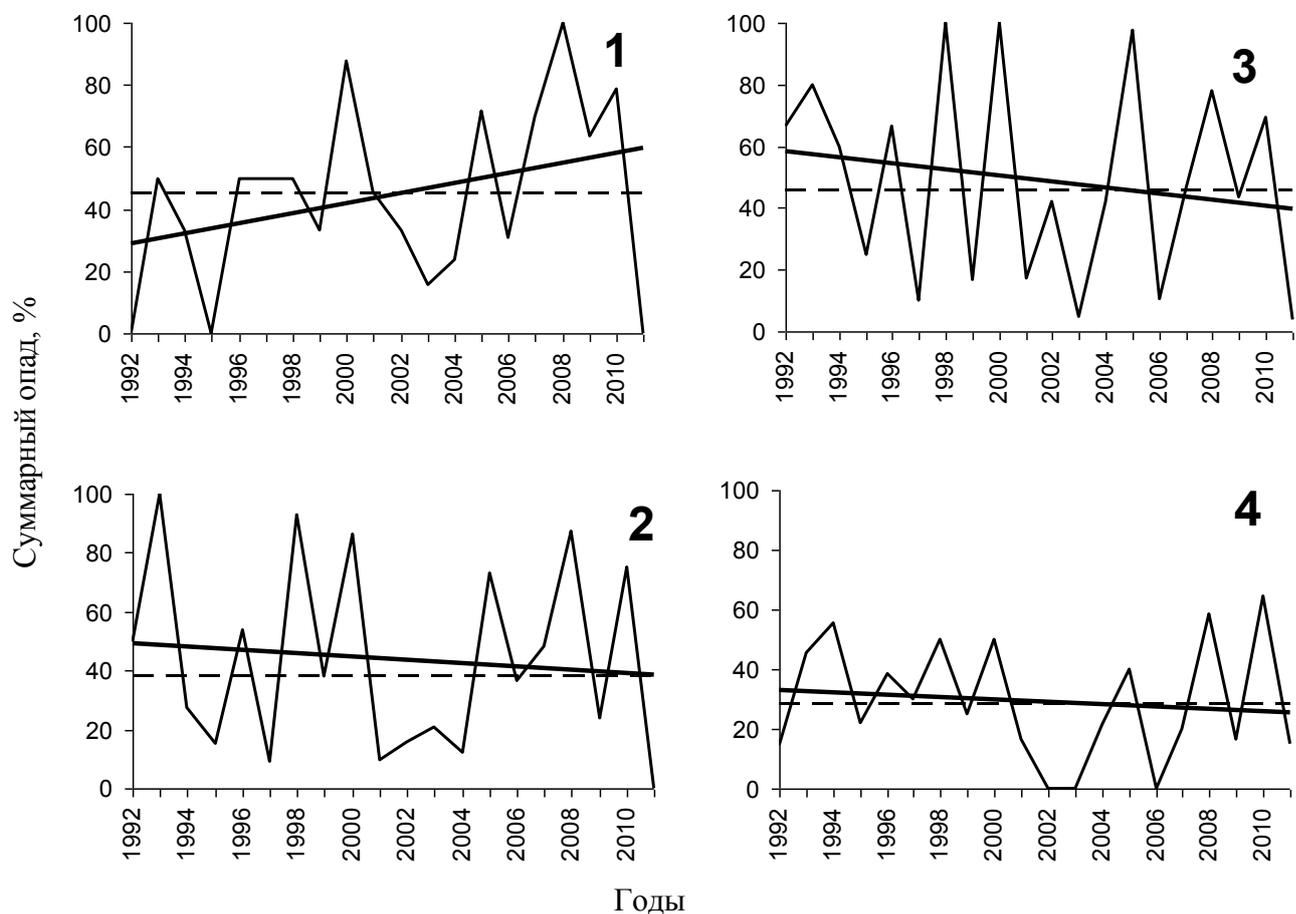


Рисунок 6.4 – Динамика суммарного опада шишек (на год созревания шишек) в лесотундровом экотоне долины р. Актру. Условные обозначения те же, что и для рис. 6.1.

В целом, у деревьев кедра в условиях экотона Северо-Чуйского хребта в динамике общего опада шишек отмечена высокая амплитуда колебаний, которая достигала 90 %. Наименьшие колебания опада выявлены в нижней части экотона на западно-северо-западном склоне, здесь они не превышали 50 % (рис. 6.3.4).

Корреляция между числом заложившихся шишек и суммарным опадом за исследованный период у деревьев на восточно-юго-восточном склоне в нижней части экотона средняя ( $r=0,66$ ), в верхней – слабая ( $r=0,46$ ). Синхронность между этими двумя показателями высокая (89 %) и средняя (69 %)

соответственно. На противоположном склоне у деревьев в нижней части экотона корреляция высокая ( $r=0,77$ ), в верхней – средняя ( $r=0,57$ ), синхронность здесь одинаково низкая (64 %).

Кроме ретроспективной оценки половой репродукции по следам от шишек, проводилась глазомерная оценка (табл. 6.1) числа созревших шишек на деревьях в экотоне по пятибалльной шкале (Некрасова, 1961). Выявлена высокая корреляция бальной и ретроспективной оценок семеношения ( $r=0,89-0,95$ ). За период глазомерной оценки (2004–2013 гг.) выявлены годы с высоким (2011, 2013 гг.) и хорошим (2004, 2006, 2009) урожаем, а также с полным его отсутствием (2012 г.).

Таблица 6.1.

Бальная оценка урожайности кедра сибирского в лесотундровом экотоне долины р.

Актру

Год наблюдений	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013
Баллы	4	2	4	3	1	4	2	5	0	5

Корреляция между числом заложившихся зачатков и созревших шишек за 20-летний период у деревьев в нижней части экотона на восточно-юго-восточном и западно-северо-западном склонах – средняя ( $r=0,66$  и  $0,77$ ), в верхней части – слабая ( $r=0,46$  и  $0,57$  соответственно). Синхронность этих показателей у деревьев в нижней части экотона на двух обследованных склонах очень высокая (95 и 92 %), в верхней – средняя и низкая (76 и 63 % соответственно).

На динамику семеношения оказывают влияние погодно-климатические факторы. На сухом восточно-юго-восточном склоне обнаружена значительная корреляция числа зачатков шишек с температурой вегетационного сезона ( $r=0,45-0,68$ ). Формирующиеся зачатки шишек нуждаются в повышенной теплообеспеченности. Подобная зависимость выявлена в динамике числа зачатков шишек в черневых (450 м над ур. м.) и субальпийских (1800 м над ур. м.) кедровниках Горного Алтая (Воробьев, 1983), кедровниках Восточного Саяна на

высотах 800–1100 м над ур. м. (Ирошников, 1963б). В то же время температура летних месяцев не является лимитирующей для заложения шишек у деревьев влажного западно-северо-западного склона. На этом склоне обнаружена значимая отрицательная связь с температурой декабря предшествующего года ( $r = -0,47 - 0,60$ ). Такая же отрицательная связь с температурой декабря предшествующего года ( $r = -0,49 - 0,52$ ) найдена для динамики числа однолетних шишек у деревьев в верхней части экотона обоих склонов. Других зависимостей с температурой не обнаружено. В то же время осадки мая-августа лимитируют число однолетних шишек на побеге ( $r = -0,38 - 0,60$ ). Для опыления благоприятной является сухая погода. Аналогичная зависимость числа шишек и осадков вегетационного периода отмечена для кедра в равнинных (Мишуков, 1968; Некрасова, 1972) и горных условиях (Воробьев, 1983). Корреляций числа созревших двухлетних шишек с температурой воздуха не найдено, но выявлено, что осадки мая-августа лимитируют процесс их созревания на обоих склонах экотона ( $r = -0,42 - -0,70$ ).

К существенной характеристике семеношения относятся и морфологические показатели зрелых шишек. Изучая форму шишек, собранных в урожайные годы, мы вслед за Л.Ф. Правдиным (1963) и А.И. Ирошниковым (1963а) в лесотундровом экотоне выделили следующие формы шишек по отношению длины к ширине: конусовидная, цилиндрическая и круглая (рис. 6.5).

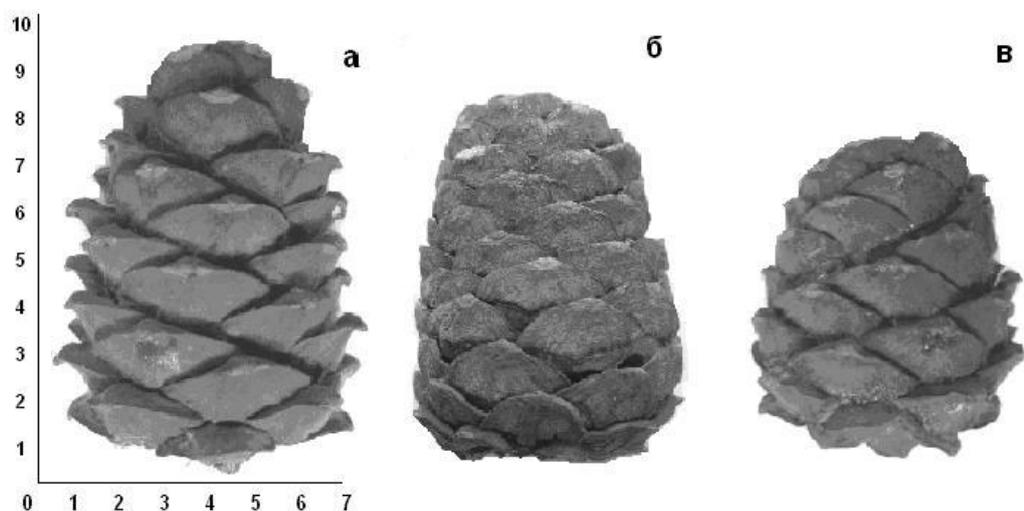


Рисунок 6.5 – Форма шишек кедра сибирского в лесотундровом экотоне долины р. Актру: а - конусовидная; б - цилиндрическая; в - круглая

На восточно-юго-восточном склоне у деревьев в нижней части экотона преобладает цилиндрическая форма, в верхней – круглая. Вероятно, чем более сухие условия для произрастания деревьев, тем шишки становятся мельче и приобретают более округлую форму. На влажном западно-северо-западном склоне, несмотря на большую высоту над ур. м. (2390 м) преобладают шишки цилиндрической формы.

Форма шишек (отношение длины к диаметру) определяется в большей степени длиной шишек ( $r=0,73$ ) и слабо зависит от ширины ( $r=0,48$ ).

Средняя длина шишек у деревьев, произрастающих на высоте 2235 м над ур. м. на восточно-юго-восточном склоне составила 6,0–6,6 см, у деревьев выше по склону (2335 м над ур. м.) отличается незначительно – 5,8–6,1 см (табл. 6.2.). Сходные размеры (5,9 см) отмечены О.В. Хуторным (1998) для шишек кедра в субальпийском поясе Семинского хребта на высоте 1710 м над ур. м.

Таблица 6.2.

Морфологическая характеристика шишек кедрового сибирского в лесотундровом экотоне бассейна Актру

Склон	Восточно-юго-восточный				Западно-северо-западный	
	2235		2335		2390	
Высота над ур. м., м	2004	2006	2004	2006	2004	2006
Длина, см						
$x \pm Sx$	6,0±0,1	6,6±0,2	5,8±0,1	6,1±0,1	-	7,6±0,2
lim	5,2-6,5	5,0-8,1	5,0-6,4	5,5-6,7	-	6,5-9,4
$Cv, \%$	6,5	14,1	7,7	6,9	-	10,8
Диаметр, см						
$x \pm Sx$	4,7±0,07	4,9±0,1	4,6±0,1	4,6±0,06	-	4,7±0,1
lim	4,2-5,2	4,2-5,5	4,0-5,2	4,2-5,1	-	4,3-5,8
$Cv, \%$	6,6	8,3	8,5	5,9	-	9,7
Отношение длина/диаметр, см						
$x \pm Sx$	1,3±0,03	1,4±0,05	1,3±0,04	1,3±0,02	-	1,6±0,05
lim	1,0-1,5	0,9-1,8	1,0-1,6	1,2-1,6	-	1,3-2,1
$Cv, \%$	9,4	15,4	13,0	5,8	-	14,8

Примечание: прочерк – данные отсутствуют

Средняя длина, диаметр шишек и их отношение у деревьев на восточно-юго-восточном склоне характеризуются низким уровнем погодичной изменчивости (Тимошок, Филимонова, 2008). На противоположном склоне шишки значительно длиннее и соответственно больше значения отношения длины к диаметру. Это связано, по-видимому, с тем, что генеративные особи произрастают на более влажном склоне под защитой скалистых выступов.

Наименьшим варьированием характеризуется диаметр шишки. В целом, изменчивость морфологических показателей шишек кедра имеет низкий и средний уровень варьирования. Низкий уровень изменчивости этих показателей отмечался и для подзоны южной тайги Западной Сибири (Горошкевич, Хуторной, 1996).

Чешуи шишек различаются по размеру и наличию семян в зависимости от их положения на оси шишки. Самыми мелкими и лишенными семян являются чешуи у проксимального и дистального полюсов шишки. В средней части шишки размер чешуй больше и они, как правило, с семенами. В соответствии с этим выделяют фертильную и две стерильные зоны, фертильные чешуи делятся на два вида: с одним и двумя семенами (Горошкевич, Хуторной, 1996).

В обследованных группах кедра в лесотундровом экотоне, кроме чешуй с одним и двумя семенами, нами были выделены единичные фертильные чешуи с тремя семенами (рис. 6.6в), в которых боковые семена полные нормально развитые, а среднее – недоразвитое пустое (Филимонова, 2007а).



Рисунок 6.6 – Фертильные чешуи кедра сибирского: а - с одним семенем; б - с двумя семенами; в - с тремя семенами

У деревьев, произрастающих на обоих склонах, число стерильных чешуй в шишке в 2004 и 2006 гг. в проксимальной зоне было в 1,4–2,3 раза больше, чем в дистальной. В 2011 г. таких различий не выявлено (табл. 6.3).

Таблица 6.3.

Характеристика шишек и семян кедра сибирского в лесотундровом экотоне долины р. Актру

Год		Стерильные чешуи, шт.			Фертильные чешуи с, шт.			Всего чешуи, шт.	Число семян, шт.
		Основание	Верх	Итого	1 семенем	2 семенами	Итого		
Восточно-юго-восточный склон, 2235 м над ур. м.									
2004	x±Sx	21,8±0,9	12,0±0,9	34,6±1,80	8,1±0,7	43,3±1,4	50,6±1,7	85,2±1,4	94,7±2,6
	lim	16–30	6–21	28–45	3–13	30–55	43–59	76–96	73–118
2006	x±Sx	21,8±0,7	9,3±0,8	32,1±1,8	6,6±0,6	49,6±2,7	55,2±2,9	87,3±1,6	106,0±3,8
	lim	15–25	5–18	23–40	1–12	38–66	43–72	73–99	81–138
2011	x±Sx	10,2±0,7	9,4±0,8	19,8±1,1	5,4±0,6	38,8±2,1	44,0±2,4	63,8±1,5	83,0±3,9
	lim	6–15	5–16	14–27	2–12	22–56	29–60	51–74	51–101
Восточно-юго-восточный склон, 2335 м над ур. м.									
2004	x±Sx	20,8±1,0	14,9±1,4	37,4±1,70	10,1±1,0	39,3±1,3	47,6±1,5	85,0±1,1	88,7±2,3
	lim	12–26	8–27	27–46	4–19	28–47	40–56	78–94	74–104
2006	x±Sx	18,2±1,0	9,8±0,8	29,5±2,1	6,9±0,5	45,3±1,1	50,6±1,8	80,2±1,6	97,5±2,5
	lim	12–28	4–16	19–43	4–12	37–54	45–61	68–95	82–116
2011	x±Sx	10,9±0,6	9,1±0,6	19,8±1,1	10,8±1,2	30,2±2,0	40,5±1,9	60,9±1,1	71,2±3,3
	lim	5–16	6–15	14–27	3–24	18–49	31–56	50–68	55–101
Западно-северо-западный склон, 2390 м над ур. м.									
2006	x±Sx	16,8±0,4	11,1±0,7	29,5±1,1	9,1±0,4	58,4±1,4	66,3±1,8	95,4±1,3	126,0±2,6
	lim	13–20	5–16	24–34	7–13	48–68	58–76	87–110	106–144
2011	x±Sx	12,7±0,7	9,6±0,6	22,3±1,1	3,9±0,5	47,2±2,2	51,1±2,4	73,2±3,0	98,3±4,4
	lim	6–18	5–16	11–31	2–12	32–68	35–71	52–95	67–139

На восточно-юго-восточном склоне в группах кедра на высоте 2235 и 2335 м над ур. м. в 2004 г. среднее число стерильных чешуй в шишке составило 34,6 и 37,4 шт. соответственно, в 2006 г. – 32,1 и 29,5, на западно-северо-западном в этом году – 29,5 шт. Таким образом, в пределах одного года число стерильных чешуй у деревьев с разных высот не различалось. В 2011 г., отмечено достоверное резкое уменьшение числа стерильных чешуй в шишке: на 43–47 % по сравнению с 2004 г., на 33–38 % – с 2006 г. на восточно-юго-восточном склоне

и на 24 % на западно-северо-западном.

Общее число фертильных чешуй в шишках у деревьев на восточно-юго-восточном склоне на высоте 2235 м над ур. м. в 2004 г. составило 50,6 шт., в 2006 г. – 55,2, а в 2011 г. уменьшилось до 44,0 шт. (на 13 и 20 %); на высоте 2335 м над ур. м. в те же годы – 47,6, 50,6 и 40,5 шт. (на 15 и 20 %) соответственно. На противоположном склоне в 2011 г. число этих чешуй также снизилось с 66,3 (2006 г.) до 51,1 шт. (23 %). Среднее число фертильных чешуй в шишках в годы наблюдений на восточно-юго-восточном склоне на высоте 2235 м над ур. м. на 6–8 % больше, чем у выше расположенных (2335 м над ур. м.). Среди фертильных чешуй на обоих склонах абсолютно преобладали чешуи с 2 семенами. На западно-северо-западном склоне общее число чешуй в шишке в среднем на 25 % превышает эту величину для шишек с восточно-юго-восточного склона.

Общее число стерильных и фертильных чешуй на восточно-юго-восточном склоне в 2011 г. на 12–20 % меньше по сравнению с 2004 г. и на 22–27 % – с 2006 г., на западно-северо-западном склоне в 2011 г. чешуй меньше на 22 % по сравнению с предшествующим рассмотренным годом.

Выявлено уменьшение числа семян в шишке у деревьев, произрастающих на высоте 2335 м над ур. м. по сравнению с 2235 м в течение трех лет наблюдений. Отмечено значимое увеличение числа семян на западно-северо-западном склоне по сравнению с противоположным (Филимонова, 2007а). Иными словами, чем выше абсолютная высота и чем суше склон, тем число семян в шишке меньше.

Часть семян в шишке являются недоразвитыми, не имеющими ни эндосперма, ни зародыша. Доля недоразвитых семян от общего числа семян в шишке в исследованных нами группах деревьев в лесотундровом экотоне (2235–2390 м над ур. м.) составила около 4 %, что в два раза ниже, чем в кедровниках субальпийского пояса Семинского хребта (1710 м над ур. м.) (Хуторной, 1998). В исследованных нами группах деревьев в экотоне, по доле развитых семян от их общего числа в шишке, не выявлено достоверных отличий между двумя склонами, нижней и верхней частями экотона и в разные годы (табл. 6.4). Коэффициент вариации по данному показателю имеет низкие значения (1–3,9 %).

Элементы семенной продуктивности кедра сибирского в лесотундровом экотоне долины р. Актру

Склон	Восточно-юго-восточный						Западно-северо-западный	
Высота над ур. м., м	2235			2335			2390	
Год	2004	2006	2011	2004	2006	2011	2006	2011
Доля развитых семян в шишке от общего числа семян, %								
$x \pm Sx$	95,7 $\pm$ 0,5	95,2 $\pm$ 0,8	96,6 $\pm$ 0,6	95,3 $\pm$ 0,5	97,0 $\pm$ 0,4	96,8 $\pm$ 0,5	98,9 $\pm$ 0,2	95,6 $\pm$ 0,8
lim	90,8-99,0	85,2-99,1	88,2-100,0	91,3-99,0	92,9-99,1	91,1-100,0	97,6-100,0	87,4-100,0
$Cv$ , %	2,4	3,6	2,6	2,5	1,6	2,5	1,0	3,9
Процент семинификации, %								
$x \pm Sx$	92,1 $\pm$ 0,7	94,1 $\pm$ 0,5	93,5 $\pm$ 0,8	89,8 $\pm$ 1,0	93,5 $\pm$ 0,4	86,4 $\pm$ 1,6	93,2 $\pm$ 0,4	96,2 $\pm$ 0,5
lim	87,9-96,5	90,5-99,0	86,4-97,3	79,8-95,6	90,2-96,1	71,4-97,1	90,0-95,2	90,3-98,0
$Cv$ , %	3,4	2,5	4,0	4,9	2,0	8,1	1,7	2,2

В обследованных группах деревьев кедра в лесотундровом экотоне Северо-Чуйского хребта процент семинификации составил 86,4–96,2 %, что согласуется с данными (87–91 %) для коренных кедровых лесов Северо-Чуйского хребта на высотах 2100–2300 м над ур. м. (Тимошок и др., 2008б) и для субальпийских кедровников (84 %) Семинского хребта на высоте 1710 м над ур. м. (Хуторной, 1998). Изменчивость данного показателя во всех исследованных нами группах деревьев низкая ( $Cv = 1,7$ –8,1 %) (Тимошок, Филимонова, 2008).

Таким образом, в условиях лесотундрового экотона Северо-Чуйского хребта образование женских шишек у кедра сибирского на восточно-юго-восточном склоне отмечено на высотах от 2235 до 2370 м и на западно-северо-западном – от 2240 до 2390 м над ур. м.

Особенностью семеношения является стабильное заложение зачатков шишек на разных абсолютных высотах и высокие амплитуды колебаний числа заложившихся зачатков, однолетних, недозрелых двухлетних и созревших шишек

и положительные тренды всех показателей семеношения за последние 20 лет. С увеличением абсолютной высоты возрастает величина потерь шишек разных генераций, наибольший вклад в опад вносит гибель зачатков.

На сухом восточно-юго-восточном склоне длина шишек и число семян в них меньше, чем на влажном западно-северо-западном. Процент семинификации на обоих склонах и разных высотах характеризуется стабильно высокими значениями (86–96 %).

Способность кедра сибирского к семеношению в условиях лесотундрового экотона Северо-Чуйского хребта, формирование и созревание шишек с большим числом развитых семян может обеспечить верхнюю часть экотона собственными семенами и дать возможность к дальнейшему распространению кедра на его верхнем пределе.

## ВЫВОДЫ

1. В лесотундровом экотоне Северо-Чуйского хребта кедр сибирский распространен на высотах от 2235 до 2475 м над ур. м. В долине р. Актру в нижней части экотона он произрастает преимущественно в виде групп, в верхней части одиночными особями, реже в кулисах и группах деревьев. В долине р. Корумду он представлен в основном редкостоящими особями. На водоразделе рек Актру – Ян-Карасу он формирует плотные и разреженные группы.

2. В лесотундровом экотоне кедр представлен тремя экологическими формами: стволовой, кустовидной и стланиковой, из которых преобладает стволовая. С увеличением абсолютной высоты, т.е. с ухудшением условий произрастания, в насаждениях увеличивается участие многоствольных, кустовидных и стланиковых особей. Кроны приобретают ярко выраженную асимметричность.

3. В долине р. Актру на восточно-юго-восточном склоне в нижней части экотона в группах деревьев плотность взрослых особей кедра (325–450 шт./га) и подроста (100–200 шт./га) больше, по сравнению с таковыми в верхней части (225–300 и 75–125 шт./га соответственно). На западно-северо-западном склоне, наоборот, в группах деревьев с увеличением абсолютной высоты увеличивается плотность особей кедра: с 225–250 шт./га взрослого поколения и 225–375 шт./га подроста до 300–375 и 425–575 шт./га соответственно. Плотность подроста на этом склоне в 2–5 раз выше, чем на восточно-юго-восточном.

В долине р. Корумду плотность кедра в насаждениях на обоих склонах существенно не различается и имеет низкие значения – 25–40 шт./га взрослых особей и 50–65 шт./га подроста. Эти значения близки к таковым на трансектах восточно-юго-восточного склона долины р. Актру.

На водоразделе рек Актру – Ян-Карасу плотность особей кедра имеет сходные значения с плотностью в группах деревьев в верхней части экотона на западно-северо-западном склоне долины р. Актру.

4. В насаждениях кедра в долине р. Актру на восточно-юго-восточном склоне в нижней части экотона преобладают деревья от 51 до 90 лет, в верхней части от 41 до 80 лет. На долю подроста в группах в нижней и верхней частях приходится около 30 % от общего числа особей кедра, среди одиночных особей – около 50 %. На западно-северо-западном склоне в нижней и верхней частях экотона во взрослом поколении кедра преобладают деревья от 61 до 90 лет. Участие подроста в нижней части экотона в группах деревьев и среди одиночных особей составило около 42 %, в верхней значительно больше – около 65 %.

В долине р. Корумду и на водоразделе рек Актру – Ян-Карасу в насаждениях преобладают особи от 41 до 70 лет. Доля подроста составляет около 50 % особей.

5. В период современного потепления (за последние 30 лет) в долине р. Актру на восточно-юго-восточном склоне в группах деревьев заселилось около 8 % особей кедра, среди одиночных особей – около 20 %. На влажном западно-северо-западном склоне участие подроста в группах деревьев составляет около 34 %, среди одиночных особей – около 48 %. Здесь появление новых молодых особей происходит более активно в верхней части экотона. В долине р. Корумду на восточно-юго-восточном склоне в течение трех последних десятилетий заселилось 14 % особей кедра, на западно-северо-западном склоне больше – 29 %. На водоразделе рек Актру – Ян-Карасу в этот период заселилось около 20 % особей.

В период современного потепления климата западно-северо-западные склоны являются более благоприятными для заселения кедра.

Движение границы распространения кедра в период современного потепления климата вверх за пределы экотона на восточно-юго-восточном склоне долины р. Актру не отмечено. На западно-северо-западном склоне граница распространения одиночных молодых особей кедра повысилась на 20–30 м.

В лесотундровом экотоне в долине р. Корумду наблюдается расселение кедра в пределах экотона.

На пологом водоразделе рек Актру – Ян-Карасу граница распространения

кедра поднялась вверх по склону на 15–25 м.

6. Образование женских шишек у кедров сибирского на восточно-юго-восточном склоне долины р. Актру отмечено на высотах от 2235 до 2370 м, на западно-северо-западном – от 2240 до 2390 м над ур. м. Современная верхняя «репродуктивная граница» кедров на Северо-Чуйском хребте проходит на высоте 2390 м над ур. м.

Особенностью семеношения кедров в лесотундровом экотоне является стабильное заложение шишек на разных абсолютных высотах, высокие амплитуды колебаний числа заложившихся зачатков, однолетних, незрелых двухлетних и созревших шишек, положительные тренды всех показателей семеношения за последние 20 лет и стабильно высокий процент семинификации (86–96 %).

## СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Акатов, П.В. Изменение верхней границы распространения древесных видов растений на Западном Кавказе (бассейн р. Белой) в связи с современным потеплением климата / П.В. Акатов // Экология. – 2009. № 1. – С. 37–43
2. Акатов, П.В. Тенденции изменения верхней границы распространения древесных видов растений на Западном Кавказе: автореф. дисс. ... канд. биол. наук: Акатов Павел Валерьевич. – Ростов-на-Дону, 2010. – 21 с.
3. Александрова, В.Д. Классификация растительности. Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах / В.Д. Александрова. – Л.: Наука, 1969. – 274 с.
4. Алтае-Саянская горная область. – М.: Наука, 1969. – 414 с.
5. Бочаров, А.Ю. Структура кедровых древостоев в высокогорьях Центрального Алтая: автореф. дисс. ... канд. биол. наук: Бочаров Анатолий Юрьевич. – Красноярск, 2009. – 23 с.
6. Бочаров, А.Ю. Структура высокогорных лесов в верховьях реки Корумду (Горный Алтай) / А.Ю. Бочаров // Контроль окружающей среды и климата. Мат-лы VII Всерос. симпоз. – Томск, 2010. – С 105-106.
7. Бочаров, А.Ю. Структура и динамика высокогорных лесов Северо-Чуйского хребта (Горный Алтай) в условиях изменения климата / А.Ю. Бочаров // Вестник Томского государственного университета. – Томск, 2011. № 352. – С. 203-206.
8. Бочаров, А.Ю. Распределение снега в верхней части лесного пояса в горно-ледниковом бассейне Актру (Центральный Алтай) / А.Ю. Бочаров // Десятое сибирское совещание по климато-экологическому мониторингу: Тез. рос. конф. – Томск: Аграф-Пресс, 2013. – С. 29-31.
9. Вайнагий, В.И. О методике изучения семенной продуктивности растений / В.И. Вайнагий // Бот. журнал. – 1974. Т. 59. № 6. – С. 826–831.
10. Волков, И.В. Эволюционные аспекты, связанные с бесполом и половым размножением горных растений / И.В. Волков, А.Л. Эбель // Вестник ТГПУ. – 2002. Вып 2 (30). – С. 46-50.

11. Воробьев, В.Н. О структуре урожаяев кедр сибирского / В.Н. Воробьев, Г.А. Перцев // Вопросы совершенствования организации лесного хозяйства Сибири и Дальнего Востока. – Новосибирск, 1966. – С. 142–149.
12. Воробьев В.Н. Горные экологические формы кедр сибирского (*Pinus sibirica Du Tour*) / В.Н. Воробьев // Совещание по объему вида и внутривидовой систематике. – Л.: Наука, 1967. – С. 31-32.
13. Воробьев, В.Н. Особенности плодоношения кедр сибирского в горных условиях / В.Н. Воробьев // Биология семенного размножения хвойных Западной Сибири. – Новосибирск, 1974. – С. 15–70.
14. Воробьев, В.Н. Метод ретроспективного изучения динамики семеношения *Pinus sibirica Du Tour* / В.Н. Воробьев // Ботан. журн. – 1979. Т. 64, № 7. – С. 971-974.
15. Воробьев, В.Н. Биологические основы комплексного использования кедровых лесов / В.Н. Воробьев. – Новосибирск, 1983. – 256 с.
16. Воробьев, В.Н. Рост и пол кедр сибирского / В.Н. Воробьев, Н.А. Воробьева, С.Н. Горошкевич. – Новосибирск: Наука, 1989. – 167 с.
17. Воробьев, В.Н. Ретроспективное изучение динамики половой репродукции кедр сибирского / В.Н. Воробьев, С. Н. Горошкевич, Д.А. Савчук // Проблемы дендрохронологии и дендроклиматологии. – Свердловск, 1990. – С. 33-34.
18. Воробьев, В.Н. Репрохронология хвойных: программа и методы / В.Н. Воробьев // Сибирский экологический журнал. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 1999, № 2. – С. 117-123.
19. Галазий, Г.И. Вертикальный предел древесной растительности в горах Восточной Сибири и его динамика / Г.И. Галазий // Труды бот. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1954. – С. 210-329.
20. Гармс, Е.О. Экосистемный отклик горных ландшафтов Алтая на изменения климата / Е.О. Гармс, М.Г. Сухова // Мир науки, культуры, образования. – 2012. № 6 (37). – С. 500-504.
21. Городков, Б.Н. Полярный Урал в верхнем течении рек Соби и Войкара /

Б.Н. Городков // Известия АН СССР. – 1926. Т. 20, № 9. – С. 747-766.

22. Горошкевич С.Н. Внутрипопуляционное разнообразие шишек и семян *Pinus sibirica Du Tour* / С.Н. Горошкевич, О.В. Хуторной // Растительные ресурсы. – 1996. Т. 32, Вып. 3. – С. 1-21.

23. Горошкевич, С.Н. Морфогенез жизненной формы стланца у кедра сибирского на верхнем пределе распространения в горах Западного Саяна / С.Н. Горошкевич, Е.А. Кустова // Экология. – 2002. № 4. – С. 243–249.

24. Горчаковский, П.Л. Флора и растительность высокогорий Урала / П.Л. Горчаковский. – Свердловск, 1966. – 268 с.

25. Горчаковский, П.Л. Фитоиндикация климатических условий на верхнем пределе леса / П.Л. Горчаковский, С.Г. Шиятов // Экология. – 1973. №1. – С.50-65.

26. Горчаковский, П.Л. Растительный мир высокогорного Урала / П.Л. Горчаковский. – М.: Наука, 1975. – 284 с.

27. Горчаковский, П.Л. Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях / П.Л. Горчаковский, С.Г. Шиятов. – М.: Наука, 1985. – 208с.

28. Григорьев, А.А. Формирование древостоев лиственницы и березы в высокогорьях Приполярного Урала в условиях современного изменения климата: автореф. дисс. ... канд. с/х. наук: / Григорьев Андрей Андреевич. – Екатеринбург, 2011. – 23с.

29. Григорьев, А.А. Формирование древостоев в высокогорьях Приполярного Урала в условиях современного изменения климата / А.А. Григорьев, П.А. Моисеев, З.Я. Нагимов. – Екатеринбург: Урал. гос. лесотехн. ун-т, 2012. – 170 с.

30. Груза, Г.В. Колебания и изменения климата на территории России / Г.В. Груза, Э.Я. Ранькова // Известия РАН. Физика атмосферы и океана. – 2003. Т. 39, № 2. С. 1-20.

31. Давыдов, В.В. Эдафические условия произрастания кедровых лесов в субальпийском и подгольцовом поясе Алтая / В.В. Давыдов, С.Г. Копысов // Проблемы кедра. Экология, современное состояние, использование и восстановление кедровых лесов Сибири. Выпуск 7, – Томск, 2003. – С. 48-55.

32. Давыдов, В.В. Формирование почв на молодых моренных отложениях. / В.В. Давыдов // Почвы национальное достояние России. Материалы IV съезда Докучаевского общества почвоведов. – Новосибирск, 2004. – С. 403.
33. Давыдов, В.В. Почвы высокогорных лесов Алтая / В.В. Давыдов // Вестник Томского государственного университета. – 2005. №15. – С. 223-224.
34. Давыдов, В.В. Почвы верхней части бассейна Актру / В.В. Давыдов, С.Г. Копысов // Природные ресурсы Сибири: Современное состояние и проблемы природопользования. – Новосибирск: Наука, 2010. С. 168-173.
35. Дадыкин, В.П. Особенности поведения растений на холодных почвах / В.П. Дадыкин. – М.: Изд-во АН СССР, 1952. – 280 с.
36. Двинская, М.Л. Динамика подроста кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) и лиственницы (*Larix sibirica* Ledeb., *Larix gmelinii* Rupr.) на северной и альпийской границах ареала кедра: автореф. дисс. ... канд. биол. наук: / Двинская Мария Леонидовна. – Красноярск, 2011. – 20 с.
37. Душкин, М.А. Геоморфологический очерк ледникового бассейна Актру / М.А. Душкин // Гляциология Алтая. – Томск, 1967. Вып. 5. – С. 42-65.
38. Душкин, М.А. Лавины в верховьях долины Актру (Северо-Чуйский хребет, Центральный Алтай) / М.А. Душкин // Гляциология Алтая. – Томск, 1974. Вып. 8. – С. 39-59.
39. Дэви, Н.М. Морфогенез лиственницы сибирской в связи с современным изменением климата в высокогорьях Полярного Урала: автореф. дисс. ... канд. биол. наук: / Дэви Надежда Михайловна – Пермь, 2008. – 24 с.
40. Жмылев, П.Ю. Основные термины и понятия биоморфологии растений / П.Ю. Жмылев, Ю.Е. Алексеев, Е.А. Карпухина. – М.: Изд-во МГУ, 1993. – С. 149.
41. Зайцев, Г.Н. Математический анализ биологических данных / Г.Н. Зайцев. – М.: Наука, 1991. – 182 с.
42. Земляной, А.И. Особенности семеношения кедра сибирского на северной границе ареала / А.И. Земляной, В.И. Барановский // Хвойные бореальной зоны, – 2007. XXIV, № 2-3. – С. 183-186.
43. Иванова, Р.Н., Кедр сибирский / Р.Н. Иванова. – Иркутск: – Книжное

издательство, 1958. – 94 с.

44. Игнатенко, М.М. Сибирский кедр (биология, интродукция, культура) / М.М. Игнатенко. – М.: Наука, 1988. – 160 с.

45. Изменение климата, 2001 г. Обобщенный доклад. Вклад рабочих групп I, II, III в подготовку Третьего доклада об оценке Межправительственной группы экспертов по изменению климата / Под ред. Р.Т. Уотсон. ВМО ЮНЕП. – Женева, 2003. – 220 с.

46. Изменение климата и его воздействие на экосистемы, население и хозяйство российской части Алтае-Саянского экорегиона: оценочный доклад / Под ред. А.О. Кокорина. Всемирный фонд дикой природы (WWF России). – М., 2011. – 168 с.

47. Ирошников, А.И. Плодоношение кедра сибирского в Западном Саяне / А.И. Ирошников // Плодоношение кедра сибирского в Восточной Сибири. – М.: Труды Ин-та леса и древесины, 1963а. Т.62. – С. 104-120.

48. Ирошников, А.И. Плодоношение кедровых лесов в северо-западной части Восточного Саяна / А.И. Ирошников // Плодоношение кедра сибирского в Восточной Сибири. – М.: Труды Ин-та леса и древесины, 1963б. Т.62. – С. 93-103.

49. Ирошников, А.И. Прогноз урожая семян кедра сибирского / А.И. Ирошников // Лесное хозяйство. – 1963в. № 11. – С. 23-27.

50. Ирошников А.И. Полиморфизм популяций кедра сибирского / А.И. Ирошников // Изменчивость древесных растений Сибири. – Красноярск, 1974. – С. 77–103.

51. Ирошников, А.И. Плодоношение и качество семян хвойных пород в северных и горных районах Сибири / А.И. Ирошников // Плодоношение лесных пород Сибири. – Новосибирск: Наука, 1982. – С. 98-116.

52. Ирошников, А.И. Биоэкологические свойства и изменчивость кедра сибирского / А.И. Ирошников // Кедровые леса Сибири. – Новосибирск, 1985. – С. 8-40.

53. Капралов, Д.С. Изменения в составе, структуре и высотном положении мелколесий на верхнем пределе их произрастания в горах Северного Урала / Д.С.

Капралов, С.Г. Шиятов, П.А. Моисеев, В.В. Фомин // Экология. – 2006. № 6. – С. 403-409.

54. Капралов Д.С. 2007. Изучение пространственно-временной динамики верхней границы леса на Северном и Южном Урале: автореф. дисс. ... канд. с/х. наук: / Капралов Денис Сергеевич. – Екатеринбург, 2007. – 21 с.

55. Каталог ледников СССР. – Л.: Гидрометеоздат, 1978. Т. 15, вып. 1, ч.4. – 48 с.

56. Кедровые леса Сибири / Семечкин И.В., Поликарпов Н.П., Ирошников А.И. и др. - Новосибирск: Наука, 1985. 258 с.

57. Кирсанов, В.А. Возрастной состав и возобновляемость ценопопуляций кедра сибирского в болотных лесах среднетаежного Зауралья / В.А. Кирсанов // Экология. – 1970. № 6. – С. 46-51.

58. Кленов, Б.М. Экология почв / Б.М. Кленов. – Новосибирск: СГГА, 2001. – 84 с.

59. Корчагин, А.А. Происхождение пихтового стланца темнохвойных лесов северо-востока европейской части СССР / А.А. Корчагин // Советская ботаника. – 1936. №5. – С. 49-53.

60. Крылова, И.Л. О закономерностях распространения некоторых жизненных форм / И.Л. Крылова // Ботанический журнал. – 1964. Т. 49, № 9. – С. 1237-1247.

61. Крылов, А.Г. Типы кедровых и лиственничных лесов Горного Алтая / А.Г. Крылов, С.П. Речан. – М.: Наука, 1967. – 223 с.

62. Крылов, Г.В. Типы леса Западной Сибири / Г.В. Крылов, В.М. Потапович, Н.Ф. Кожеватова). – Новосибирск, 1958. – 211 с.

63. Крылов, Г.В. Леса Западной Сибири. История изучения, типы лесов, районирование, пути использования и улучшения / Г.В. Крылов. – М.: Изд-во АН СССР, 1961. – 257 с.

64. Крылов, Г.В. Кедр / Г.В. Крылов, Н.К. Таланцев, Н.Ф. Козакова. – М.: Лесн. пром-сть, 1983. – 216 с.

65. Крылов, П.Н. Фито-статистический очерк альпийской области Алтая / П.Н.

Крылов. – 1931, – С 2-10.

66. Куминова, А.В. Растительный покров Алтая / А.В. Куминова. – Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1960. – 450 с.

67. Лакин, Г.Ф. Биометрия / Г.Ф. Лакин. – М.: Высш. шк., 1990. – 352 с.

68. Лебединова, Н.С. Кедровые леса северо-восточного Алтая / Н.С. Лебединова // Труды Восточно-Сибирского биол. Ин-та СО АН СССР. – 1962. Вып. 2. – 102 с.

69. Ледники Актру (Алтай). – Л.: Гидрометеиздат, 1987. – 120 с.

70. Лесное хозяйство: Терминологический словарь / Под общ. ред. А.Н. Филиппчука. – М.: ВНИИЛМ, 2002. – 480 с.

71. Литвинов, Д.И. Высокогорные хвойные стланики на севере Туркестана / Д.И. Литвинов. // Известия АН СССР. – 1926. сер.6, 20. – С. 113-120.

72. Лупина, Н.Х. Сходство и различие температуры и осадков в некоторых типичных горноледниковых бассейнах Алтая / Н.Х. Лупина, М.Ф. Адаменко. // Вопросы географии Кузбасса и Горного Алтая. – Новокузнецк, 1970. Вып. 3. – С. 124-132.

73. Лупина, Н.Х. Сравнительные данные метеорологических наблюдений летом 1967 г. в двух близлежащих горноледниковых бассейнах Алтая – Актру и Корумду / Н.Х. Лупина, М.Ф. Адаменко // Гляциология Алтая. – Томск, 1972. Вып.7. – С. 130-137.

74. Лыпа, А.Л. Тундрово-высокогорная форма сибирской ели на Южном Урале / А.Л. Лыпа // Природа. – 1944, №2. – С. 65

75. Мазепа, В.С. Образование многоствольных жизненных форм деревьев лиственницы сибирской в экотоне верхней границы леса на Полярном Урале как индикатор изменения климата / В.С. Мазепа, Н.М. Дэви. // Экология. – 2007. № 6. – С. 471-475.

76. Методы изучения лесных сообществ. – СПб.: НИИХимии СПбГУ. – 2002. – 240 с.

77. Мишуков, Н.П. Особенности плодоношения кедра сибирского на севере / Н.П. Мишуков // Известия Сиб. отд. АН СССР. – 1968. № 10, вып.2. – С. 78–81.

78. Модина, Т.Д. Климаты Республики Алтай / Т.Д. Модина. – Новосибирск, 1997. – 176с.

79. Моисеев, П.А. Изменения климата и динамика древостоев на верхнем пределе их произрастания в горах Северного Урала / П.А. Моисеев, А.А. Бартыш, З.Я. Нагимов // Экология. – 2010а. №6. – С. 432-443.

80. Моисеев, П.А. Программа мониторинга экотона верхней границы древесной растительности на особо охраняемых природных территориях Алтае-Саянского экорегиона / П.А. Моисеев, С.Г. Шиятов, Н.М. Дэви. – Красноярск, 2010б. – 86 с.

81. Моисеев, П.А. Структура и динамика древесной растительности на верхнем пределе ее произрастания на Урале: автореф. дисс. ... докт. биол. наук: / Моисеев Павел Александрович. – Екатеринбург, 2011. – 42 с.

82. Некрасова, Т.П. Плодоношение кедра в Западной Сибири / Т.П. Некрасова. – Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1961. – 70 с.

83. Некрасова, Т.П. Биологические основы семеношения кедра сибирского / Т.П. Некрасова. – Новосибирск: Наука, 1972. – 272 с.

84. Николаева, А.Н. Особенности биологии цветения кедра сибирского в условиях Западного Саяна / А.Н. Николаева // Известия Сиб. отд. АН СССР, сер. биол.-мед., – 1965. № 8, вып. 2. – С. 76-80.

85. Николаева, С.А. Динамика семеношения и возобновления кедра сибирского в приледниковых лесах (Северо-Чуйский хребет, Центральный Алтай) / С.А. Николаева, Д.А. Савчук, О.Ю. Пропастилова // Восьмое Сибирское совещание по климато-экологическому мониторингу: Матер. рос. конф. – Томск: Аграф-Пресс, 2009. – С. 208-210.

86. Николаева, С.А. Возможности вегетативного размножения деревьев кедра сибирского в высокогорье Актру (Северо-Чуйский хребет, Центральный Алтай) / С.А. Николаева, Д.А. Савчук // Проблемы изучения растительного покрова Сибири. Материалы IV Межд. науч. конф., посвящ. 125-летию Гербария им. П.Н. Крылова Томск. гос. ун-та и 160-летию со дня рождения П.Н. Крылова. – Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та, 2010. – С. 213-215.

87. Николаева, С.А. Морфологические формы кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в высокогорных лесах Северо-Чуйского хребта: 1. Морфологический аспект / С.А. Николаева, Д.А. Савчук // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2013а. № 2 (22). – С. 101-114.

88. Николаева, С.А. Экологические особенности кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в высокогорных лесах Северо-Чуйского хребта / С.А. Николаева, Д.А. Савчук // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии, – Барнаул. 2013б. – С. 86-89.

89. Ниценко, А.А. Границы растительных ассоциаций и синузии в травяном покрове (морфология, причинная обусловленность и динамика) / А.А. Ниценко // Труды Петергоф. Биолог. Ин-та. – 1973. № 22. – С. 12-243.

90. Нухимовская, Ю.Д. О жизненных формах пихты сибирской на высокогорьях Алтая / Ю.Д. Нухимовская // Вестник Московского университета. Серия VI. Биология, почвоведение. – 1974. № 4. – С. 44–49.

91. Одум, Ю. Основы экологии / Ю. Одум. – М., 1975. – 740 с.

92. Окишев, П.А. Современное оледенение Северо-Чуйских гор на Алтае / П.А. Окишев // МГИ. – 1968. Вып. 14. – С. 190-199.

93. Оценочный доклад об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. Том I. Изменения климата. – М.: Росгидромет, 2008. – 228 с.

94. Парамонов, Е.Г. Возобновление кедра сибирского под пологом леса в Горном Алтае / Е.Г. Парамонов // Проблемы комплексного использования кедровых лесов. – Томск, 1982. – С. 94-98.

95. Пац, Е.Н. Состояние естественного возобновления в высокогорье Центрального Алтая (на примере Семинского хребта) / Е.Н. Пац // Проблемы кедра. Экология, современное состояние, использование и восстановление кедровых лесов Сибири. – Томск, 2003. Вып. 7. – С. 120-126.

96. Пац, Е.Н. Возобновление кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в антропогенно нарушенных сообществах Семинского хребта: автореф. дисс. ... канд. биол. наук: / Пац Елена Николаевна. – Томск, 2009. – 23 с.

97. Петров, Б.Ф. Почвы Алтае-Саянской области / Б.Ф. Петров //Тр. почв. ин-та им. В.В. Докучаева. – 1952. Т.35. – 247 с.
98. Поварницын, В.А. Кедровые леса СССР / В.А. Поварницын. – Красноярск: Изд. СибЛТИ, 1944. – 220 с.
99. Полевая геоботаника / Под редакцией Е.М. Лавренко, А.А. Корчагин. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1976. Т. 5. – 320 с.
100. Попов, М.Г. Основы типологии лесов Восточной Сибири / М.Г. Попов // Труды Восточно-Сибирского филиала АН СССР, – 1959. Вып. 5. – С. 5-21.
101. Почвы Горно-Алтайской автономной области / Под ред. д-ра с.-х. наук Р.В. Ковалева. – Новосибирск: Наука, 1973. – 352 с.
102. Правдин, Л.Ф. Селекция и семеноводство кедра сибирского / Л.Ф. Правдин // Плодоношение кедра сибирского в Восточной Сибири. – М.: Труды Ин-та леса и древесины, 1963. – С. 5-21.
103. Прозоров Л.Л. Энциклопедический словарь «Геоэкология». М.: Научный мир, 2004. 396 с.
104. Ревякин, В.С. Горно-ледниковые бассейны Алтая / В.С. Ревякин, В.П. Галахов, В.Н. Голещихин. – Томск: Изд-во Том. ун-та, 1979. – 288 с.
105. Романова, Л.В. Сравнительный анализ метеорологических элементов за лето 1973 года в двух горноледниковых бассейнах Алтая – Актру и Мульта / Л.В. Романова // Материалы научной конференции «Проблемы гляциологии Алтая». – Томск. Вып. 2. 1974.
106. Романова, Л.В. Сравнительный анализ метеорологических условий в летний период в горноледниковых бассейнах Алтая (Актру, Корумду, Тулдура) / Л.В. Романова, Л.М. Севастьянова, Г.М. Шмыглева // Гляциология Алтая. – Томск, 1981. Вып. 15. – С. 97-107.
107. Романюк, Ф.А. Трансформация солнечной энергии, тепла и влаги различными фитоценозами. Средообразующая роль растений. [Электронный ресурс] / Ф.А. Романюк. – 2013. – Режим доступа:  
<http://www.scienceforum.ru/2014/pdf/531.pdf>.
108. Савчук, Д.А. Многолетняя динамика половой репродукции кедра

сибирского в горах Алтая / Д.А. Савчук, С.А. Николаева // Контроль и реабилитация окружающей среды. Матер. межд. симпоз. – Томск: Аграф-Пресс, 2008, – С. 182-183.

109. Савчук, Д.А. Рост и плодоношение кедра сибирского: Временная изменчивость и взаимосвязь. / Д.А. Савчук, С.А. Николаева. – Saarbrucken: LAP Lambert Academic Publishing, 2011. – 226 с.

110. Сапожников, В.В. Катунь и ее истоки: Путешествия 1897-1899 годов / В.В. Сапожников. – Томск, 1901. – 362 с.

111. Сапожников, В.В. Пути по Русскому Алтаю // В.В. Сапожников. – Томск: Изд. Сиб. т-ва печ. дела, 1912. – 172 с.

112. Севастьянова, Л.М. Фены Горного Алтая / Л.М. Севастьянова, В.В. Севастьянов. – Томск, 2000. – 139 с.

113. Севастьянов, В.В. Климат высокогорных районов Алтая и Саян / В.В. Севастьянов. – Томск: Изд-во Томск, госунив-та, 1998. – 201 с.

114. Седельников, В.П. Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области / В.П. Седельников. – Новосибирск: Наука. Сиб. отделение, 1988. – 223 с.

115. Семечкин, И.В. Кедровые леса Сибири / И.В. Семечкин, Н.П. Поликарпов, А.И. Ирошников и др. – Новосибирск: Наука, 1985. – 258 с.

116. Семечкин, И.В. Структура и динамика кедровников Сибири / И.В. Семечкин. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. – 253 с.

117. Серебряков, И.Г. Экологическая морфология растений / И.Г. Серебряков. – М.: Высшая школа, 1962. – 380 с.

118. Слуцкий, В.И. Ледниковый ветер в горно-ледниковом бассейне Актру / В.И. Слуцкий, Г.Ф. Коновалова // Гляциология Алтая. – Томск, 1972. Вып. 7. – С. 147-163.

119. Смелянцева (Филимонова), Е. О. Возрастные особенности и онтогенетическая структура насаждений кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в лесотундровом экотоне Северо-Чуйского хребта (Центральный Алтай) / Е.О. Смелянцева (Филимонова), Е. Е. Тимошок // Измерения, моделирование и информационные системы для изучения окружающей среды. – Томск: Изд.

Томского ЦНТИ, 2006. – С. 131-135.

120. Соловьев, Ф.А. Плодоношение кедровых лесов в Зауралье / Ф.А. Соловьев // Тр. Ин-та биологии УФ АН СССР. – М.; Л., 1955. Вып.6. – С. 76-96.

121. Сочава, В.Б. Пределы лесов в горах Ляпинского Урала / В.Б. Сочава. // Труды Ботанического музея. – 1930. Вып.22.

122. Справочник по климату СССР. – Л.: Гидрометеиздат, 1969. Вып. 20, ч. 4. – 332 с.

123. Справочник по климату СССР. – Л.: Гидрометеиздат, 1977. Вып. 20, ч. 2. – 278 с.

124. Сукачев В.Н., Зонн С.В. Методические указания к изучению типов леса. 1961. 144 с.

125. Тимошок, Е.Е. Растительность горноледникового бассейна Актру / Е.Е. Тимошок // Гляциология Сибири. – Томск: Изд-во ТГУ, 2001. Вып. 5 (20). – С. 74-85.

126. Тимошок, Е.Е. Структура ценопопуляций кедра сибирского на моренном комплексе малой ледниковой эпохи ледника Малый Актру (Центральный Алтай, Северо-Чуйский хребет) / Е.Е. Тимошок, С.А. Николаева, Д.А. Савчук, А.В. Лазарев // Проблемы кедра. – Томск: Изд-во ИОА СО РАН, 2003. Вып. 7. – С. 182-188.

127. Тимошок, Е.Е. Оценка и сохранение биологического разнообразия растительного покрова высокогорного ледникового бассейна Актру / Е.Е. Тимошок. – Томск, 2004. – 72 с.

128. Тимошок, Е.Е. Семеношение *Pinus sibirica* (*Pinaceae*) в высокогорных лесных сообществах Северо-Чуйского хребта (Центральный Алтай) / Е.Е. Тимошок, Е.О. Филимонова // Растительные ресурсы. – СПб.: Наука, 2008. вып.2 – С. 10-15.

129. Тимошок, Е.Е. Динамика ледников и формирование растительности на молодых моренах Центрального Алтая / Е.Е. Тимошок, Ю.К. Нарожный, М.Н. Диркс, С.Н. Скороходов, А.А. Березов. – Томск: Изд-во НТЛ, 2008а. – 208 с.

130. Тимошок, Е.Е. Адаптация деревьев кедра сибирского в лесных

экосистемах к условиям высокогорий / Е.Е. Тимошок, С.А. Николаева, Д.А. Савчук, С.Н. Скороходов // Контроль и реабилитация окружающей среды. Матер. VI междунар. симпоз. – Томск, 2008б. – С. 162-163.

131. Тимошок, Е.Е. Биологические особенности возрастных состояний генеративного периода *Pinus sibirica (Pinaceae)* в лесах Центрального Алтая / Е.Е. Тимошок, С.А. Николаева, С.Н. Скороходов, Д.А. Савчук, А.Ю. Бочаров // Растительные ресурсы. – СПб.: Наука, 2009а. Вып.1, Том 45. – С. 3-12.

132. Тимошок, Е.Е. Структура и формирование древостоев хвойных в экотоне верхней границы древесной растительности Северо-Чуйского хребта (Центральный Алтай) / Е.Е. Тимошок, Е.О. Филимонова, О.Ю. Пропастилова // Экология. – 2009б, №3. – С. 187-194.

133. Тимошок, Е.Е. Мониторинг состояния индикаторных видов в лесотундровом экотоне Северо-Чуйского хребта (Центральный Алтай) / Е.Е. Тимошок, Е.О. Филимонова // Региональный отклик окружающей среды на глобальные изменения в Северо-Восточной и Центральной Азии. Материалы межд. научной конференции. – Иркутск: Изд-во Института географии им. В.Б.Сочавы СО РАН, 2012. Т.1. – С.112-114.

134. Тимошок, Е.Е. Междисциплинарные экологические исследования в горно-ледниковом бассейне Актру / Е.Е. Тимошок, А.Ю. Бочаров, М.Н. Диркс, С.А. Николаева, Д.А. Савчук, С.Н. Скороходов, Е.Н. Тимошок, Е.О. Филимонова // Климатология и гляциология Сибири: Матер. межд. науч.-практич. конф. – Томск: ЦНТИ, 2012а. – С.283-285.

135. Трифонова, Л.И. К вопросу о приведении температуры и осадков станции Нижняя Актру к многолетнему ряду / Л.И. Трифонова, Л.П. Федюшина // Гляциология Алтая. – Томск, 1965. Вып. – С. 255-270.

136. Тронов, М.В. Горно-ледниковый бассейн Актру как показатель характерных свойств ороклиматической базы оледенения / М.В. Тронов // Проблемы гляциологии Алтая. – Томск, 1973. – С. 7-20.

137. Тронов, М.В. Ледники горного узла Биш-Иирду М.В. Тронов // Тр. ТГУ им. В.В. Куйбышева. – 1939. Т. 95. – С. 1-27.

138. Тронов, М.В. Ледники и климат / М.В. Тронов. – Л.: Гидрометеоздат, 1966. – 407 с.

139. Тронов, М.В. Основные черты климата горноледникового бассейна Актру / М.В. Тронов, Л.Б. Тронова, Н.И. Белова // Гляциология Алтая. – 1965. Вып. 4. – С. 3-48.

140. Тронов, М.В. Очерки оледенения Алтая / М.В. Тронов. – М.: Географиз, 1949. – 376 с.

141. Федоров, Е.С. Сведения о Северном Урале / Е.С. Федоров, П.П. Иванов // Известия Русского географ. общества – 1886. № 22, вып. 3. – С. 255-589.

142. Филимонова, Е. О. Особенности плодоношения кедра сибирского в горно-ледниковом бассейне Актру / Е.О. Филимонова // Лесное хозяйство и зеленое строительство в Западной Сибири: Материалы III-го международного Интернет-семинара. – Томск: Том. гос. унив., 2007а. – С. 287-292.

143. Филимонова, Е. О. Распространение и возраст особей кедра сибирского на верхней границе произрастания (Северо-Чуйский Хребет) / Е.О. Филимонова // Седьмое Сибирское совещание по климато-экологическому мониторингу. Материалы российской конференции. – Томск, Аграф-Пресс, 2007б. – С. 257-260.

144. Филимонова, Е. О. Экологические формы кедра сибирского на верхней границе распространения (Северо-Чуйский хребет) / Е.О. Филимонова // Седьмое Сибирское совещание по климато-экологическому мониторингу. Материалы российской конференции. – Томск, Аграф-Пресс, 2007в. – С. 254-257.

145. Филимонова, Е.О. Динамика плодоношения кедра сибирского в лесотундровом экотоне (Северо-Чуйский хребет, Центральный Алтай) в период потепления климата / Е.О. Филимонова // Региональный отклик окружающей среды на глобальные изменения в Северо-Восточной и Центральной Азии: Матер. междунаучной конференции. – Иркутск.: Изд-во Института географии им. В.Б. Сочавы СО РАН, 2012. Т.1. – С.238-240.

146. Филимонова, Е.О. Динамика заселения кедра сибирского в конце XX – начале XXI века в лесотундровом экотоне Северо-Чуйского хребта / Е.О. Филимонова // Десятое сибирское совещание по климато-экологическому

мониторингу. Материалы российской конференции. – Томск: Аграф-Пресс, 2013а. – С. 277-278.

147. Филимонова, Е.О. Экологическое разнообразие деревьев кедров сибирского на верхней границе древесной растительности (Северо-Чуйский хребет) / Е.О. Филимонова // Биоразнообразие, проблемы экологии Горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее. Материалы III Международной конференции. – Горно-Алтайск, 2013б. – С.198-202.

148. Фильрозе, Е.М. Дендрохронология и дендроклиматология / Е.М. Фильрозе, Г.М. Гладушко. – Новосибирск: Наука, сиб. отд-ние, 1986. – С. 68-71.

149. Харламова Н.Ф. Оценка и прогноз современных изменений климата Алтайского региона: автореф. дисс. ... канд. геогр. наук: / Харламова Наталья Федоровна. – Барнаул, 2012, – 19 с.

150. Харламова, Н.Ф. Долговременные климатические изменения на внутриконтинентальной территории России (Алтайский регион) / Н.Ф. Харламова // Известия АлтГУ. – 2010. №3/1 (67). – С. 133-140.

151. Харук, В.И. Древесная растительность экотона лесотундры Западного Саяна и климатические тренды / В.И. Харук, М.Л. Двинская, С.Т. Им, К.Дж. Рэнсон // Экология. – 2008. № 1. – С. 10-15.

152. Хуторной О.В. Экологическая изменчивость морфоструктуры кроны кедров сибирского на верхней границе распространения / О.В. Хуторной, С.Н. Велисевич, В.Н. Воробьев // Экология. – 2001. № 6. – С. 427-433.

153. Хуторной, О.В. Разнообразие экологических форм роста хвойных на верхнем пределе произрастания / О.В. Хуторной // Проблема вида и видообразование: Тез. докл. I Межд. конф. – Томск, 2000. – С. 126-128.

154. Хуторной, О.В. Структура урожая кедров сибирского (*Pinus sibirica Du Tour*): автореф. дисс. ... канд. биол. наук: Хуторной Олег Викторович. – Красноярск. 1998. – 22 с.

155. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А., Комаров А. С. и др. – М.: Наука, 1988. – 184 с.

156. Черепанов, С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств

(в пределах бывшего СССР) / С.К. Черепанов. – Санкт-Петербург: Изд-во Мир и семья – 95, 1995. – 990 с.

157. Шиятов, С.Г. Возрастная структура и формирование древостоев лиственничных редколесий на верхней границе леса в бассейне реки Соби (Полярный Урал) / С.Г. Шиятов // География и динамика растительного покрова. Труды Ин-та биологии УФАН СССР. – 1965. Вып. 42. – С. 81-96.

158. Шиятов, С.Г. Дендрохронология верхней границы леса на Урале / С.Г. Шиятов. – М.: Наука, 1986. – 136 с.

159. Шиятов, С.Г. Динамика древесной и кустарниковой растительности в горах Полярного Урала под влиянием современных изменений климата / С.Г. Шиятов // – Екатеринбург, 2009. – 219 с.

160. Шиятов, С.Г. Изменения климата и их влияние на горные экосистемы Национального парка «Таганай» за последние столетия / С.Г. Шиятов, В.С. Мазепа, П.А. Моисеев, М.Ю. Братухина // Влияние изменений климата на экосистемы. Раздел II. – М.: Русский университет, 2001. – С. 16-31.

161. Шиятов, С.Г. Климатогенная динамика лесотундровой растительности на Полярном Урале / С.Г. Шиятов, В.С. Мазепа // Лесоведение. – 2007. № 6. – С. 11-22.

162. Шиятов, С.Г. Климатогенная динамика подгольцовых редколесий на Полярном Урале в XX столетии / С.Г. Шиятов // Тез. Всерос. совещ. «Реакция растений на глобальные и региональные изменения природной среды». – Иркутск, 2000. – С. 109.

163. Шиятов, С.Г. Пространственно-временная динамика лесотундровых сообществ на Полярном Урале / С.Г. Шиятов, М.М. Терентьев, В.В. Фомин // Экология. – 2005. №2. – С 83-90.

164. Шмонов, А.М. Определение возраста у подроста кедра сибирского в полевых условиях / А.М. Шмонов // Лесное хозяйство. – 1976. № 1. – С. 68-71.

165. Шмыглева, Г.М. Некоторые особенности метеорологического режима скального склона в горноледниковом бассейне Актру / Г.М. Шмыглева // Гляциология Алтая. – Томск, 1978. Вып. 14. – С. 143-157.

166. Щербакова, М.А. Плодоношение кедра сибирского в прителецкой черни Алтайского края / М.А. Щербакова // Плодоношение кедра сибирского в Восточной Сибири. – М., 1963. – С. 120-126.

167. Cairns, D.M. Patterns of winter desiccation in krummholz forms of *Abies Lasiocarpa* at treeline sites in Glacier National Park, Montana, USA / D.M. Cairns // Geografiska Annaler: Series A, Physical Geography. – 2001, Vol.83. – P. 157-168.

168. Camarero, J. Spatial pattern of subalpine forest-alpine grassland ecotones in the Spanish Central Pyrenees / J. Camarero, E. Gutie'rrez, M.-J. Fortin // Forest Ecology and Management. – 2000. V. 134. – P. 1-16.

169. Devi, N. Expanding forests and changing growth forms of Siberian larch at the Polar Urals treeline during the 20<sup>th</sup> century / N. Devi, F. Hagedorn., P. Moiseev., H. Bugmann., S. Shiyatov // Global Change Biology. – 2008. Vol. 14. – P. 1581-1591.

170. Dullinger, S. Patterns of Shrub Invasion into High Mountain Grasslands of the Northern Calcareous Alps, Austria / S. Dullinger, T. Dirnböck, G. Grabherr // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. – 2003. V. 35. №4. – P. 434-441.

171. Dullinger, S., Dirnböck, T., Grabherr, G. Modelling climate change-driven treeline shifts: relative effects of temperature increase, dispersal and invisibility / S. Dullinger, T. Dirnböck, G. Grabherr // Journal of Ecology. – 2004. V.92, №2. – P. 241-252.

172. Fritts H.S. Tree rings and climate / H.S. Fritts. – London: Acad. Press, 1976. – 245 p.

173. Holmes, R.L. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurements / R.L. Holmes // Tree-Ring Bull. – 1983. Vol. 44. – P. 69-75.

174. Holtmeier, F.-K. Ablegerbildung im Hochlagenwald und an der oberen Waldgrenze in der Front Range, Colorado / F.-K. Holtmeier // Mitteilungen der Deutschen Dendrologischen Gesellschaft. – 1999. V. 84. – P. 39-61.

175. Holtmeier, F.-K. Mountain timberlines. Ecology, patchiness, and dynamics. Advances in Global Change Research 14 / F.-K. Holtmeier. – Dordrecht, Boston, London: Kluwer Academic Publishers, 2003. – 369 p.

176. Holtmeier, F.-K. Regeneration of trees in the treeline ecotone. Northern

Finnish Lapland / F.-K. Holtmeier, G. Broll, A. Mütterthies, K. Anschlag // Fennia. – 2003.V. 181, № 2. – P. 103-128.

177. Holtmeier, F.-K. Relocation of show and its effects in the treeline ecotone / F.-K. Holtmeier. // Die Erde. – 2005. V. 136. – P. 143-173.

178. Holtmeier, F.-K. Treeline advance – driving processes and adverse forces / F.-K. Holtmeier, G. Broll // Landscape Online. – 2007. № 1. – P. 1-33.

179. Huber, B. Über die Sicherheit Jahrring-chronologischer Datierung / B. Huber // Holz Roh und Werst. – 1943. Jg. 6, H. 10/12. – P. 263–268.

180. IPCC (2007). Climate Change 2007. Synthesis of the Fourth Assessment Report / R. Pachauri, Reisinger A. (Eds.). Geneva: IPCC. [http://www.ipcc.ch/publications\\_and\\_data/ar4/syr/en/contents.html](http://www.ipcc.ch/publications_and_data/ar4/syr/en/contents.html)

181. Ives, J. Stability and instability of natural and modified upper timberline landscapes in the Colorado Rocky Mountains, U.S.A. / J. Ives, K. Hansen-Bristow // Mountain Research and Development. – 1983. V. 3. – P. 14-155.

182. Juntunen, V. Potential for timberline advance in northern Finland, as revealed by monitoring during 1983-1999 / V. Juntunen, S. Neuvonen, Y. Norokorpi, T. Tasanen // Arctic. – 2002. V. 55, №4. – P. 348-361.

183. Körner, Ch. Alpine Plant Life / Ch. Körner. – Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 1999. – 343p.

184. Kullmann, L. Alpine flora dynamics – a critical review of responses to climate change in the Swedish Scandes since the early 1950s / L. Kullmann // Nordic Journal of Botany. – 2010. V. 28. – P. 398-408.

185. Kullmann, L. The changing face of the alpine world / L. Kullmann // Global Change Newsletter. – 2004. V. 57. – P. 12-14.

186. Kullmann, L. Tree line population monitoring of *Pinus sylvestris* in the Swedish Scandes, 1973-2005: implications for tree line theory and climate change ecology / L. Kullmann // Journal of Ecology. – 2007. V. 95. – P. 41-52.

187. Kullmann, L. Wind-Conditioned 20th Century Decline of Birch Treeline Vegetation in the Swedish Scandes / L. Kullmann // Arctic. – 2005. Vol. 58, №3, – P. 286-294.

188. Mellmann-Brown, S. Regeneration of whitebark pine in the timberline ecotone of the Beartooth Plateau, U.S.A.: Spatial distribution and responsible agents. In Broll G., Keplin, B. (eds.); *Mountain Ecosystems: Studies in Treeline Ecology*. Berlin Heidelberg. – Germany: Springer, 2005. – P. 97-115.

189. Mellmann-Brown, S. The regeneration of whitebark pine in the timberline ecotone of the Beartooth Plateau, Montana and Wyoming. Dissertation, Fachbereich Geowissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Fakultät der Westfälischen Wilhelms-Universität, – Münster, Germany, 2002.

190. Narozhniy, Yu.K. Current State of the Altai Glaciers (Russia) and Trends Over the Period of Instrumental Observations 1952-2008 / Yu.K. Narozhniy, V.A. Zemtsov // *AMBIO*. – 2011. Vol. 40. – P. 575–588.

191. Öberg L. Ancient Subalpine Clonal Spruces (*Picea abies*): Sources of Postglacial Vegetation History in the Swedish Scandes / L. Öberg, L. Kullman // *Arctic*. – 2011. V. 64, № 2. – P. 183-196.

192. Rinn, F. TSAP. Reference manual. Version 3.0. / F. Rinn. – Heidelberg, 1996. – 263 p.

193. Schröeter, C. Das Pflanzenleben der Alpen: Eine Schilderung der Hochgebirgsflora / C. Schröeter // Neubearb und vor mehrte Auft. Zunch: Vorl. Von Albert Rausie. 1926. – 1288 p.

194. Schweingruber, F.H. Tree rings and environment. Dendroecology / F.H. Schweingruber. – Berne; Stuttgart; Vienna: Paul Haupt Publishers, 1996. – 609 p.

195. Sturm M. Climate change – Increasing shrub abundance in the Arctic / M. Sturm, C. Racine, K. Tape // *Nature*. – 2001. № 411(6837). –P. 546–547.

196. Szeicz, J. Recent white spruce dynamics at the subarctic alpine treeline of north-western Canada / J. Szeicz, G. MacDonald // *Journal of Ecology*. – 1995. V. 83. – P. 873-885.

197. Tasanen, T. Monitoring timberline dynamics in northern Lapland / T. Tasanen, Y. Norokorpi, O. Sepponen, V. Juntunen // *Research and management of the northern timberline region. Proceedings of the Gustav Siren Symposium*. 1998. – P. 75-86.