

УДК 630*182.21

ОЦЕНКА ЗАПАСОВ УГЛЕРОДА В НАСАЖДЕНИЯХ ВЫСОТНОГО И ЗОНАЛЬНОГО ЭКОТОНОВ УРАЛА

© 2014 г. В. А. Усольцев^{1,2}, В. П. Часовских², О. А. Богословская²,
Ю. В. Норицина¹, В. А. Галако¹, Г. Г. Терехов¹

¹ Ботанический сад УрО РАН

620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202а

² Уральский государственный лесотехнический университет

620100, Екатеринбург, Сибирский тракт, 37

E-mail: Usoltsev50@mail.ru, u2007u@yandex.ru, BogoslovskayaOlga@yandex.ru,

Juzllnорice@inbox.ru, Vadim.Galako@botgard.uran.ru, terekhov_g_g@mail.ru

Поступила в редакцию 13.08.2014 г.

Исследованы запасы углерода в надземной фитомассе двух экотон Урального региона: в высотном градиенте западного склона Тылайского Камня и на зональном экотоне в низовьях р. Пур. Определено, что на первом из них запас углерода в фитомассе ельников по мере подъема с 864 до 960 м над ур. м. снижается в 19 раз, на втором в 45-летних лиственничниках в пойме реки он в 7 раз выше, чем на водоразделе при схожих густотах (1300–1700 деревьев на 1 га), а в 100-летних различается в 5 раз. Предложены 12 регрессионных уравнений зависимости надземной фитомассы (всей надземной, стволов, ветвей, хвои) от диаметра ствола дерева, которые могут быть использованы для оценки фитомассы (углерода) еловых и лиственничных насаждений Тылайского Камня и низовий р. Пур и прилегающих территорий на основе данных перечислительной таксации. С целью снижения трудоемкости последующего определения фитомассы насаждений приведены средние значения плотности и содержания сухого вещества во фракциях фитомассы, полученные в результате измерения модельных деревьев. Результаты могут быть полезны при оценке приходной части углеродного цикла в насаждениях высотных и зональных экотон Урала, а также при валидации имитационных экспериментов по оценке углерододепонирующей способности лесов.

Ключевые слова: высотный и зональный экотон, углерод фитомассы, надземная фитомасса, аллометрическое уравнение, квалитетрические показатели, Тылайский Камень, низовья реки Пур, Урал.

ВВЕДЕНИЕ

Исследование пространственно-временной динамики биологической продуктивности лесов в высокогорьях (высотные экотон) и на северном и южном пределах ареала (зональные экотон) имеет теоретическое и практическое значение, поскольку они играют существенную роль в глобальном углеродном цикле и именно здесь наблюдается наиболее выраженная реакция растительности на изменение климата (Медведев, 1952; Норин, 1961; Тихомиров, 1962; Букс, 1966; Фамелис, 1977; Шиятов, 1985; Kullman, 1990; Stevens, Fox, 1991; Hessler, Baker, 1997; Харук и др., 1998; Körner, 1999; Bugmann,

Pfister, 2000; Camarero et al., 2000; Holtmeier, 2003; Shiyatov, 2003; Shiyatov et al., 2005, 2007; Капралов и др., 2006; Juntunen, Neuvonen, 2006; Усольцев, 2007; Фомин, 2009; Grafius, 2012; Григорьев и др., 2012).

Установлено, что под влиянием современного глобального потепления граница лесов в горах сдвигается вверх по склону, а в лесотундре – в северном направлении (Горчаковский, Шиятов, 1985; Харук и др., 1998; Moiseev, Shiyatov, 2003; Капралов и др., 2006; Григорьев и др., 2012; IPCC, 2013).

Высотные и зональные (альпийские и арктические) экотон в бореальной зоне относятся к категории «холодных» (cold treelines) (Stevens, Fox, 1991), поскольку продуктив-

ность насаждений вверх по склону гор и в северном направлении снижается вследствие нехватки тепла. Эта общая закономерность в различных регионах характеризуется разными количественными показателями. На Приполярном Урале на северо-восточном склоне горы Хусь-Ойка (61°18' с. ш., 59°11' в. д., 1351 м над ур. м.) на высоте от 600 до 700 м над ур. м. надземная фитомасса лиственничников снижается с 40.7 до 0.17 т/га, а их возраст – с 90 до 48 лет (Григорьев и др., 2012). В лесотундре Средней Сибири по высотному профилю плато Путорана (70°30' с. ш., 92°50' в. д., 1701 м над ур. м.) трансекта длиной 1100 м охватывает основные типы растительности – от сомкнутого лиственничника на высоте 170 м в долине реки до альпийской тундры на высоте 390 м. Вверх по склону надземная фитомасса лиственницы снижается с 40.6 в долине до 8,6 т/га на верхней границе леса, а соотношение фитомасс древостоя, кустарников и напочвенного покрова изменяется соответственно от 83, 5 и 12 до 10, 8 и 82 % в общей фитомассе (Kirdeyanov et al., 2006).

Полярная граница древесной растительности в Евразии делится на 5 участков, каждый из которых формируется той или иной древесной породой (Тихомиров, 1962). В частности, в Северном Зауралье полярная граница представлена лиственницей сибирской, формирующей пойменные леса и тундровые редколесья. Здесь лиственница занимает 59 % лесопокрываемой площади. Специфика притундровых лесов определяется их удаленностью от экологического оптимума, произрастанием на холодных почвах при малой мощности корнеобитаемого слоя, краткостью безморозного периода (84–94 дня) и низкими летними температурами (12–13 °С). Преобладают торфяно-болотные почвы (Шишкин, 1997).

Наилучшее развитие у лиственницы в долине р. Хадыта-яха – притоке р. Пур в ее низовьях, где деревья достигают высоты 25 м и имеют узкую цилиндрическую крону (Матвеев, Семериков, 1993). В нижнем течении р. Пур сомкнутые лиственничники (*Larix sibirica* L.) довольно высокой производительности произрастают в пойме в направлении

устья реки и встречаются вплоть до Самбурга, достигая северной границы лесотундры. При этом вследствие дренажа, а также теплового и твердого речного стока (Миронов, Агафонов, 1992) они практически не отличаются от аналогичных древостоев таежной зоны.

Плакорные лиственничники представлены исключительно низкобонитетными разреженными сообществами. Внутрипочвенный надмерзлотный сток на плакорах обычно незначителен (Поздняков, 1963). Лиственница здесь имеет вид невысоких (4–9 м) деревьев, часто с искривленным стволом и низко опущенной кроной. В результате запас лиственничников в прирусловых долинах достигает 196 ± 6 , а на водоразделах (плакорах) – (64 ± 34) м³/га (Пряжников, Уткин, 1998).

Однако количественных данных о лесах здесь недостаточно, особенно об их биологической продуктивности, и в настоящем исследовании предпринята попытка заполнить некоторые из имеющихся пробелов.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Мы не рассматриваем экологические и географические аспекты высотных и зональных экотонов, которым посвящена многочисленная литература, в том числе обзорного характера, часть которой уже упомянута. Наше исследование посвящено оценке ранее не известной биологической продуктивности лесов на территории Уральского региона в двух типах экотонов – высотном и зональном (рис. 1). Горные еловые леса высотных экотонов Урала и циркумполярные лиственничные леса на северном пределе ареала не относятся к категории управляемых и не подлежат лесоинвентаризации. Наши данные об их таксационных характеристиках и биопродуктивности предоставляются впервые.

Высотный экотон на Тылайском Камне. Исследования биологической продуктивности ельников (*Picea obovata* L.) выполнены на каменистых россыпях западного склона Тылайского Камня (западной части Тылайско-Конжаковско-Серебрянского горного массива, 59°30' с. ш., 59°00' в. д.) (рис. 2). Лишь здесь на верхний предел леса выходят еловые мелколесья, протяженность верхней границы



Рис. 1. Расположение мест закладки пробных площадей в лесных насаждениях Уральского федерального округа РФ на высотном экотоне в Тылайско-Конжаковско-Серебрянском горном массиве (1) и на зональном экотоне в низовьях р. Пур (2).

которых составляет 19 % от общей протяженности границы леса на Тылайском Камне.

Климат района исследований холодный, избыточно влажный, с коротким и умеренно теплым летом, длительной и холодной зимой, снежный покров устанавливается в конце сентября. Среднегодовая температура воз-

духа 1.4 °С. Годовое количество осадков – до 1200 мм. В горах мощность снежного покрова увеличивается на 17–18 см через каждые 100 м вверх по склону.

Строго говоря, объект исследования является не экотон в понимании С. Г. Шиятова (1985), а полосой леса, в пределах которой его верхняя граница, представленная еловыми редколесьями, за последние 100 лет поднялась с 864 до 960 м над ур. м. Исследования проводились на трех высотных уровнях – верхнем, среднем и нижнем, соответственно на высотах 960, 924 и 864 м над ур. м. На каждом высотном уровне заложены пробные площади размером 20×20 м в трех повторностях. Результаты таксации пробных площадей насаждений представлены в табл. 1.

Зональный экотон в низовьях р. Пур. Исследования биологической продуктивности лиственничников выполнены вблизи Северного полярного круга (66°30' с.ш. и 78°00' в.д.) в бассейне р. Хадытаяхи на трансекте, заложенной от надпойменных

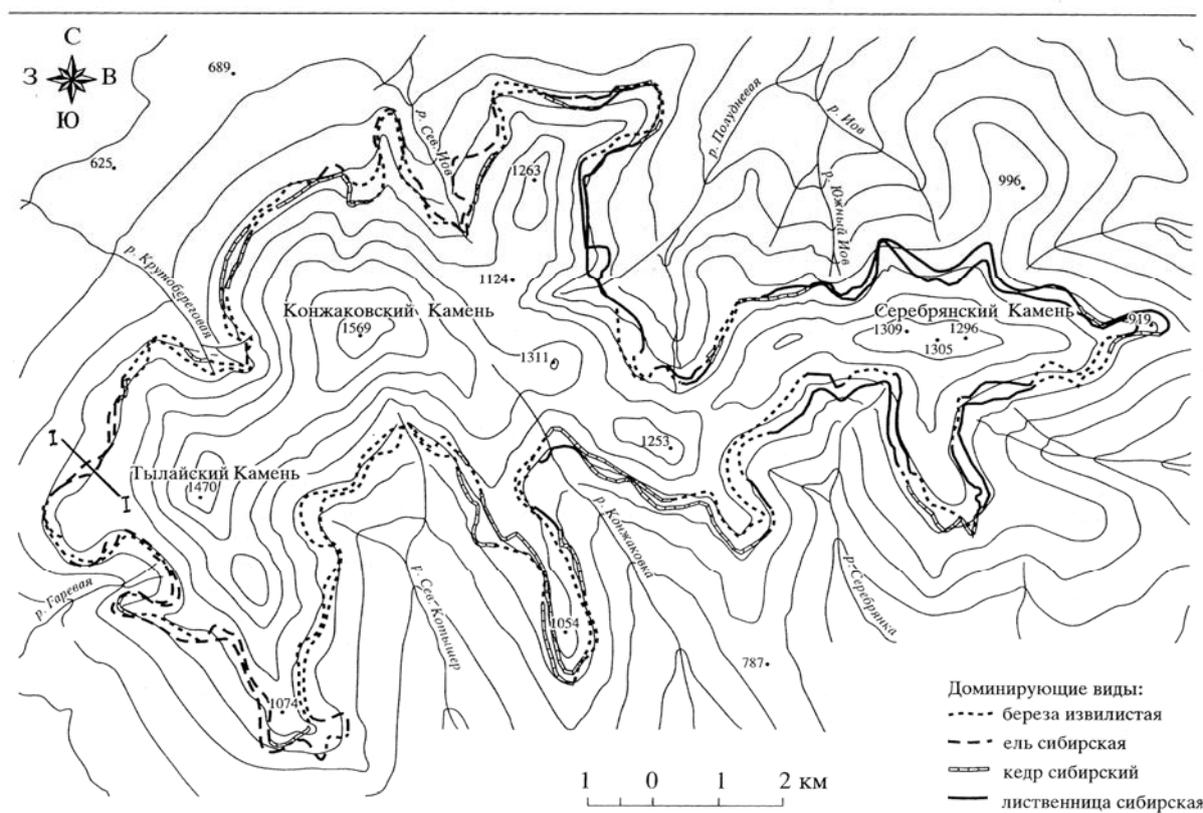


Рис. 2. Расположение трансекты (I – I, левая часть рисунка) на западном склоне Тылайского Камня, на которой заложены пробные площади. Показан сдвиг верхней границы редколесий, представленных разными преобладающими породами, с 1956 г. – нижняя линия до 2005 г. – верхняя линия (Капралов и др., 2006).

Таблица 1. Таксационная характеристика пробных площадей, заложенных по высотному градиенту Тылайского Камня

Древесная порода	Возраст, лет	Средняя высота, м	Средний диаметр, см	Сумма площадей сечений, м ² /га	Число стволов, экз./га	Запас, м ³ /га
<i>Высотный уровень 1 (960 м над ур. м.)</i>						
Ель	28	1.65	2.66	0.96	1725	2.94
Кедр	40	1.09	2.12	0.05	142	0.17
В целом	30	1.62	2.62	1.01	1867	3.11
<i>Высотный уровень 2 (924 м над ур. м.)</i>						
Ель	79	2.94	6.94	3.85	1017	18.89
Пихта	102	2.02	3.38	0.36	400	2.02
Береза	40	5.62	12.70	0.32	25	1.29
В целом	80	3.13	6.32	4.53	1442	22.20
<i>Высотный уровень 3 (864 м над ур. м.)</i>						
Ель	99	5.56	14.80	10.40	608	37.57
Пихта	101	2.60	3.03	0.18	250	0.73
Береза	97	6.34	13.20	8.67	634	35.20
В целом	100	5.88	12.80	19.25	1492	73.50

террас до плакоров на разном удалении от уреза воды. Район исследований расположен примерно в 70 км к северу от пос. Уренгой (рис. 3).

Если на плакорах обычный экотон как переходная полоса между тайгой и лесотундрой

может измеряться сотнями километров (Усольцев, 2007), то вследствие «вклинивания» поймы р. Пур и ее притоков в зону тундры объект нашего исследования представляет экотон в понимании Э. Г. Коломыца с соавторами (1993) – феномен раздвоения ландшафтно-экологического оптимума, в данном случае лиственницы, на полосе шириной в несколько десятков метров: биопродуктивность в дренируемой пойме соответствует условиям таежной зоны, а на удалении в несколько десятков метров от реки это уже лесотундра на близко залегающей мерзлоте.

Заложены 4 пробные площади (№ 1–4) на плакорах (брусничный тип леса) с древостоем в возрасте от 45 до 102 лет и 13 (№ 5–17) – в пойме (зеленомошный и багульниковый типы леса) с лиственничниками в возрасте от 25 до 350 лет (табл. 2). Размер пробных площадей на плакорах от 0.10 до 0.48 га и в пойме – от 0.14 до 0.41 га в зависимости от возраста и густоты древостоев. В пойменной части трансекты пробные площади № 5–17 заложены на расстоянии 20–50 м от уреза воды. Плакорная часть трансекты начинается на расстоянии около 50 м от уреза воды при резком перепаде высот (около 5–7 м) по отношению к пойме (пробные площади № 2–4). По мере удаления от поймы встречаются небольшие островки березовых и хвойно-лиственничных насаждений на ровных площадках и ивняковые заросли по берегам ручьев и стариц. На расстоянии около 3 км от берега на водоразделе встречаются как единичные

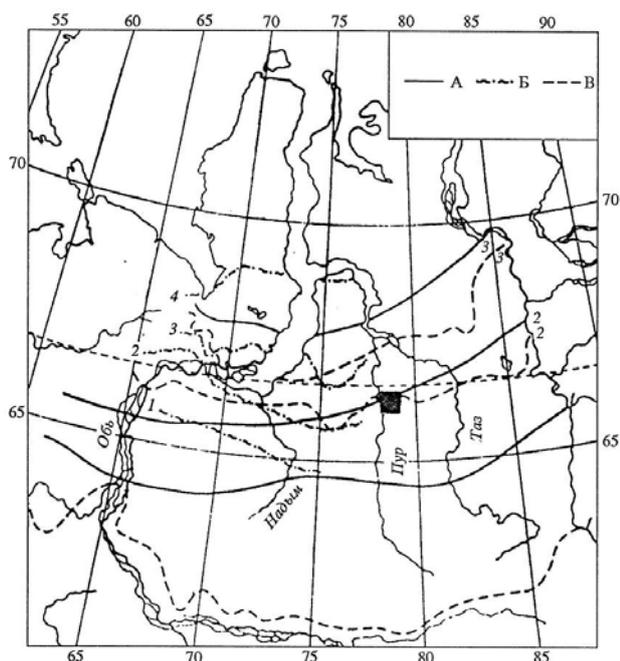


Рис. 3. Зональное деление растительного покрова в циркумполярной зоне Северного Зауралья по данным разных авторов (Норин, 1961): А – (Городков, 1916): 1, 2 – северная тайга, 2, 3 – лесотундра; Б – (Андреев, 1938): 1, 2 – южная лесотундра, 2, 3 – северная лесотундра, 3, 4 – южная тундра; В – (Сочава и др., 1953): 1, 2 – северная тайга, 2, 3 – предтундровые редколесья. Квадратом отмечено место закладки наших пробных площадей.

Таблица 2. Таксационная характеристика пробных площадей, заложенных на трансекте в лесотундре низовий р. Пур

№ пробной площади	Состав	Возраст, лет	Класс бонитета	Средняя высота, м	Средний диаметр, см	Число стволов на 1 га	Запас, м ³ /га
<i>Плакорные местообитания, лиственничник брусничный</i>							
1	10Л	45	V	7.6	6.6	1740	24
2	8Л2Б	102	Va	9.3	10.9	550	25
3	5Л3К2Е	100	Va	9.5	11.9	677	38
4	7Л3Б	102	Va	9.4	11.1	798	41
<i>Надпойменные террасы, лиственничник зеленомошный</i>							
5	7Л2С1Б	25	III	7.0	4.8	6993	55
6	9Л1Б	27	III	6.9	5.1	5188	42
7	10Л	27	III	8.0	5.8	8555	111
8	7Л3Б	29	III	6.8	4.7	10740	78
9	10Л	45	II	15.2	15.0	1329	200
10	7Л3Б	46	III	11.0	7.1	7050	168
<i>Надпойменные террасы, лиственничник багульниковый</i>							
11	7Л1К1Е1Б	76	Va	9.2	7.5	7167	164
12	3Л3К3Б1Е	80	V	13.0	12.0	2100	177
13	8Л1К1Б	100	IV	19.3	19.0	438	121
14	7Л2Б1К	119	V	16.3	14.7	1825	262
15	6Л3К1Е	230	V	16.2	17.6	1195	249
16	8Л1Е1Б	260	III	23.7	31.3	944	446
17	5Л4К1Е	350	IV	21.0	24.0	484	218

деревья, так и небольшие группы преимущественно лиственницы (пробная площадь № 1).

Таким образом, если по высотному экотону Тылайского Камня изменение биологической продуктивности древостоев ели прослежено во временной динамике с подъемом верхней границы леса за последнее столетие, то зональный экотон представлен в статике, и пробные площади в древостоях лиственницы заложены на трансекте в переходной (триггерной) полосе «пойма – водораздел».

На заложенных временных пробных площадях в течение июля и августа проанализированы 133 модельных дерева, из них 25 (19 елей, 4 березы и 2 кедра сибирского) – на высотном экотоне Тылайского Камня и 108 деревьев – на трансекте «пойма – водораздел» в лесотундре низовий р. Пур (в пойме и на водоразделе соответственно 80 и 28 деревьев).

Фитомасса стволов определена путем измерения диаметров в коре и без коры вдоль ствола через 1 или 2 м, определения объема каждого отрезка с последующим переводом единиц объема в единицы массы по данным базисной плотности древесины и коры, рассчитанной по выпиленным дискам. Базисная плотность определена путем обмера и взвешивания

дисков в коре и без коры с последующим определением их абсолютно сухой массы в сушильном шкафу.

Фитомассу кроны делили на три равные части вдоль по стволу, каждую часть взвешивали полностью и затем определяли долю массы хвои в каждой части кроны путем или непосредственного ошипывания (у мелких деревьев), или обрезки охвоенных ветвей с помощью секатора (у крупных деревьев). Из всей массы охвоенных ветвей взяты пробы массой около 700 г, у каждой отделена хвоя, определена ее доля в охвоенных ветвях и по ней определена масса хвои и ветвей каждого дерева. Основанием для подобного метода послужила низкая вариабельность доли хвои в охвоенных ветвях – всего 2–5 % (Усольцев, 1988). Для перевода фитомассы хвои и ветвей со свежего в абсолютно сухое состояние у каждого модельного дерева взяты навески хвои и выпилены ветвей разной толщины, термовесовым методом рассчитаны показатели содержания сухого вещества и определена масса хвои и ветвей дерева в абсолютно сухом состоянии.

У лиственницы вследствие некоторых особенностей ее охвоения выполнены дополнительные определения массы хвои. У нее хво-

ей покрыта не только внешняя часть мантии кроны, как у ели и некоторых других пород, но и приствольная часть ветвей, а также верхняя часть ствола. Специальным исследованием (Усольцев и др., 1999) установлено, что масса хвои в трех названных частях дерева распределена в соотношении 88, 10 и 2 % к ее общей массе. Поэтому в нашем исследовании у лиственницы дополнительно взяты пробы ветвей из внутренней части кроны массой около 200 г с последующим ошипыванием и взвешиванием хвои. Ошипывали также хвою с одного погонного метра ствола и результат пересчитывали на всю длину охвоенной части ствола.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Известны три наиболее распространенных метода определения фитомассы древостоев: 1) среднего дерева, 2) отношения площадей сечений модельных деревьев и всего древостоя и 3) регрессионный (Sato, 1970). Поскольку в качестве регрессионной зависимости обычно применяют аллометрическую (степенную) функцию, последний метод называют аллометрическим.

В рамках нашего исследования предпринята попытка анализа в качестве региональных видовых характеристик некоторых аллометрических зависимостей, полученных по материалам взятых модельных деревьев. Графики зависимости фитомассы разных фракций ели от диаметра ствола (рис. 4) показывают, что поля распределения фактических данных деревьев разных высотных уровней накладываются друг на друга и различие их статистически незначимо (t -критерий Стьюдента равен $0.05 \div 1.09 < t_{0.5}$).

Поэтому для всего высотного профиля Тылайского Камня по фактическим данным модельных деревьев ели сибирской рассчитано обобщенное уравнение

$$\ln P_i = a_0 + a_1 (\ln d), \quad (1)$$

где P_i – фитомасса i -й фракции: надземной части дерева (Pa), в которую входят стволы в коре, ветви и хвоя (соответственно Ps , Pb и Pf), кг; d – диаметр ствола на высоте груди, см. Уравнение (1) действительно в диапазоне диаметров от 1 до 24 см. Оно может быть использовано для оценки фитомассы еловых насаждений Северного Урала на основе данных перечислительной таксации (табл. 3).

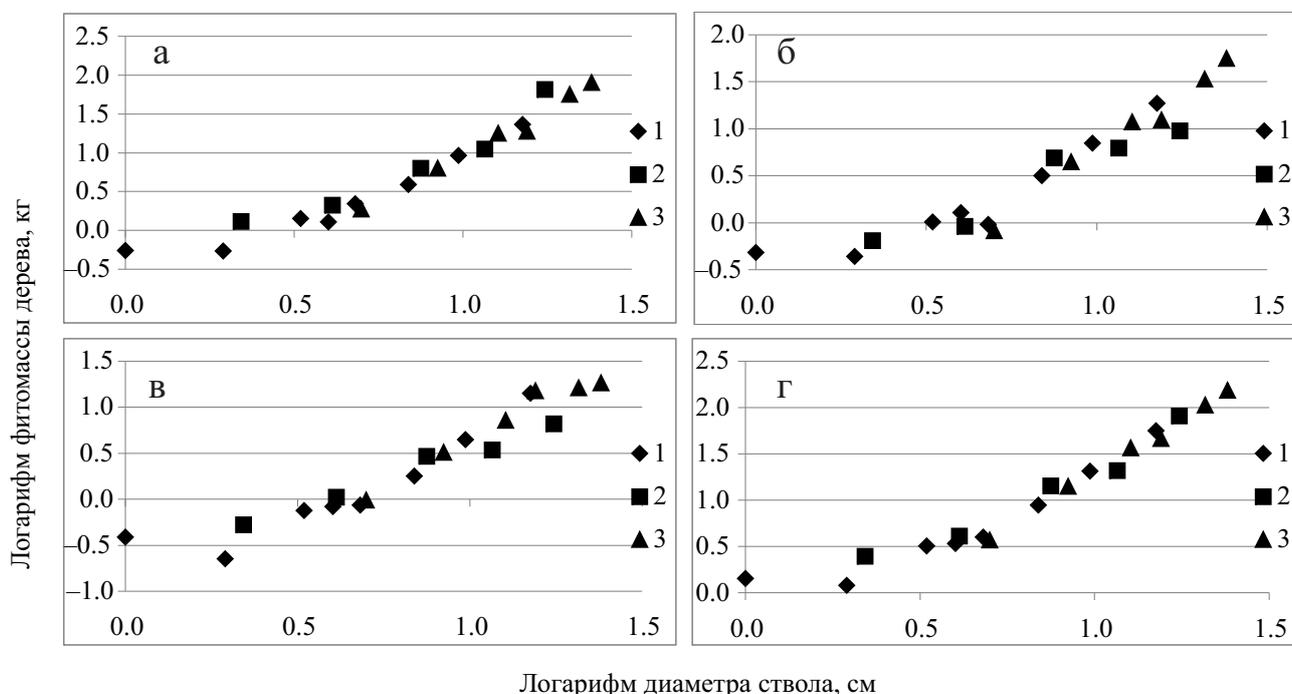


Рис. 4. Зависимость фитомассы деревьев ели на трех высотных уровнях от диаметра ствола на высоте груди (см) в логарифмических координатах; 1, 2 и 3 – номера высотных уровней соответственно 960, 924 и 864 м над ур. м.; а, б, в и г – фитомасса ствола в коре, ветвей, хвои и вся надземная в абсолютно сухом состоянии (кг).

Таблица 3. Характеристика уравнения (1), описывающего зависимость фитомассы деревьев ели сибирской от диаметра ствола на высоте груди

$\ln P_i$	Значения констант		R^2	SE
	a_0	a_1		
$\ln Pa$	-0.6221	1.6405	0.930	0.40
$\ln Ps$	-1.3886	1.6847	0.925	0.43
$\ln Pb$	-1.8490	1.6117	0.890	0.50
$\ln Pf$	-1.9731	1.4887	0.905	0.43

Для лиственницы низовий Пура по аналогии с елью сибирской Тылайского Камня построены графические зависимости фитомассы разных фракций от диаметра ствола (рис. 5). В данном случае поля распределения фактических данных деревьев двух выборок смещены относительно друг друга и различие их статистически значимо (t -критерий Стьюдента равен $2.9 \div 8.1 > t_{0.5}$).

По фактическим данным модельных деревьев лиственницы уравнение (1) рассчитано отдельно для плакоров и пойм (табл. 4). Уравнение в табл. 4 действительно на уровне $P_{0.5}$ и выше для диаметров ствола от 2 до 38 см. Оно может быть использовано для оценки фитомассы лиственничных насаждений низовий р. Пур и прилегающих территорий на основе данных перечета деревьев по диаметру.

Если судить по рис. 5, то при условии равенства диаметров стволов их фитомасса на плакорях меньше, а фитомасса крон больше, чем в поймах. Причина – в меньшей густоте древостоев на плакорях по сравнению с поймой и в различии классов бонитета, вследствие чего при одном и том же значении диаметра стволов высота деревьев в поймах в 1.3–1.6 раза больше, чем на плакорях.

Для получения значений фитомассы древостоев на 1 га для каждой заложеной пробной площади (см. табл. 1 и 2) рассчитаны аллометрические уравнения (1) с последующим их табулированием по числу деревьев каждой ступени толщины на пробных площадях. Фитомасса других древесных пород на пробных площадях определена методом соотношения площадей сечения, который по точности не уступает аллометрическому (Madgwick, 1982). На высотном градиенте Тылайского Камня использовано соотношение суммарной площади сечений модельных деревьев березы и кедра сибирского и их соответствующих сумм площадей сечения на 1 га по данным таксации пробных площадей. Для смешанных лиственничников низовий Пура использовано соотношение сумм площадей сечений той или иной породы

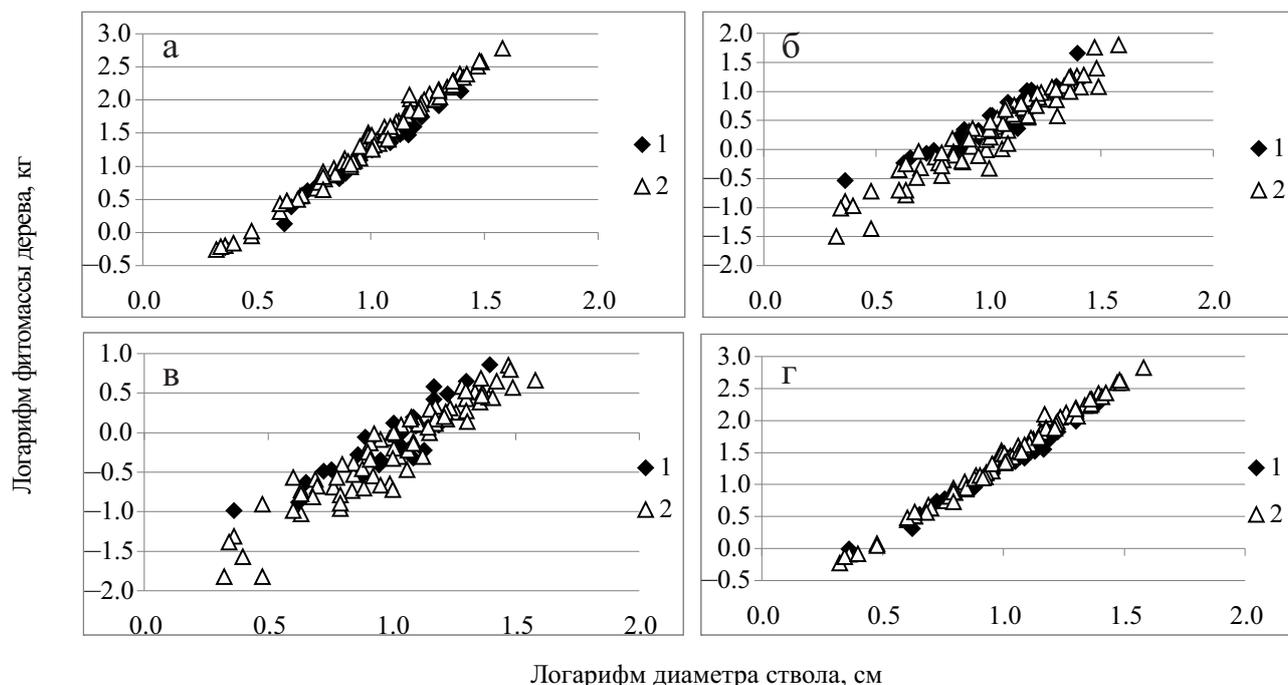


Рис. 5. Зависимость фитомассы деревьев лиственницы плакорей (1) и пойм (2) от диаметра ствола на высоте груди (см) в логарифмических координатах; а, б, в и г – фитомасса ствола в коре, ветвей, хвои и вся надземная в абсолютно сухом состоянии (кг).

Таблица 4. Характеристика уравнения (1), описывающего зависимость фитомассы деревьев лиственницы сибирской от диаметра ствола на высоте груди

$\ln P_i$	Значения констант		R^2	SE
	a_0	a_1		
<i>Плакоры</i>				
$\ln Pa$	-2.1593	2.2381	0.982	0.16
$\ln Ps$	-2.6312	2.3468	0.984	0.16
$\ln Pb$	-3.4022	1.9457	0.859	0.42
$\ln Pf$	-4.3132	1.7848	0.804	0.47
<i>Поймы</i>				
$\ln Pa$	-2.4789	2.4780	0.991	0.16
$\ln Ps$	-2.7031	2.5202	0.988	0.19
$\ln Pb$	-4.5755	2.2812	0.917	0.46
$\ln Pf$	-4.9720	1.9410	0.887	0.47

Таблица 5. Количество углерода в надземной фитомассе лесообразующих пород на трех высотных уровнях западного склона Тылайского Камня

Древесная порода	Возраст, лет	Запас, м ³ /га	Углерод надземной фитомассы, т/га:				Итого
			стволов в коре	кору стволов	ветвей	хвои (листвы)	
<i>Высотный уровень 1 (960 м над ур. м.)</i>							
Ель	28	2.94	0.665	0.055	0.480	0.306	1.451
Кедр	40	0.17	0.033	0.007	0.012	0.005	0.050
В целом	30	3.11	0.698	0.062	0.492	0.311	1.501
<i>Высотный уровень 2 (924 м над ур. м.)</i>							
Ель	79	18.89	4.27	0.20	1.060	0.617	5.947
Пихта	102	2.02	0.40	0.020	0.100	0.059	0.559
Береза	40	1.29	0.31	0.019	0.125	0.014	0.449
В целом	80	22.20	4.98	0.239	1.285	0.690	6.955
<i>Высотный уровень 3 (864 м над ур. м.)</i>							
Ель	99	37.57	8.500	0.515	5.250	2.426	16.176
Пихта	101	0.73	0.145	0.009	0.090	0.041	0.276
Береза	97	35.20	8.450	0.510	3.415	0.405	12.270
В целом	100	73.50	17.095	1.034	8.755	2.872	28.722

Таблица 6. Количество углерода в надземной фитомассе лиственничников в низовьях р. Пур

№ пробной площади	Породный состав	Возраст, лет	Запас, м ³ /га	Углерод надземной фитомассы, т/га:				Итого
				стволов в коре	кору стволов	ветвей	хвои (листвы)	
<i>Плакорные местообитания, лиственничник брусничный</i>								
1	10Л	45	24	5.7	0.96	1.28	0.33	7.3
2	8Л2Б	102	25	5.6	1.54	0.67	0.15	6.4
3	5Л3К2Е	100	38	8.3	2.42	1.41	0.48	10.2
4	7ЛЗБ	102	41	9.4	2.06	2.03	0.40	11.8
<i>Надпойменные террасы, лиственничник зеленомошный</i>								
5	7Л2С1Б	25	55	12.9	2.39	2.08	0.48	15.5
6	9Л1Б	27	42	9.9	1.78	1.71	0.58	12.2
7	10Л	27	111	26.5	3.93	3.35	1.09	30.9
8	7ЛЗБ	29	78	18.2	3.46	2.59	0.90	21.7
9	10Л	45	200	48.6	6.20	4.54	0.81	53.9
10	7ЛЗБ	46	168	38.8	7.75	2.47	0.90	42.2
<i>Надпойменные террасы, лиственничник багульниковый</i>								
11	7Л1К1Е1Б	76	164	37.3	8.65	4.14	0.81	42.3
12	3Л3К3Б1Е	80	177	41.0	8.20	4.14	0.91	46.0
13	8Л1К1Б	100	121	29.6	4.48	3.03	0.54	33.2
14	7Л2Б1К	119	262	60.0	12.70	4.65	1.19	65.8
15	6Л3К1Е	230	249	55.8	13.80	2.43	0.72	59.0
16	8Л1Е1Б	260	446	103.9	19.90	7.05	1.27	112.2
17	5Л4К1Е	350	218	53.1	7.75	4.78	0.58	58.5

по перечету и аналогичного показателя, взятого из базы данных о фитомассе насаждений (Усольцев, 2010; Usoltsev, 2013). Данные фитомассы переведены на показатели органического углерода по коэффициентам 0.50 для древесных частей и 0.45 – для хвои (Кобак, 1988). Полученные результаты показаны в табл. 5 и 6.

Анализ таксационных показателей древостоев пробных площадей на Тылайском Камне (см. табл. 1) позволяет заключить, что на нижнем уровне (864 м над ур. м.) примерно 100 лет назад возникло смешанное елово-пихтово-березовое насаждение. Примерно в это же время пихтой было также занято более высокое положение по экотону – на среднем высотном уровне (924 м над ур. м.). Спустя 20 лет среднего высотного уровня достигла ель. Спустя еще примерно 40 лет верхний высотный уровень (960 м над ур. м.) был занят кедром сибирским, а еще через 12 лет сюда же поднялась ель. Вследствие постепенного смещения верхней границы леса средний возраст ельников снижается примерно со 100 лет на нижнем высотном уровне до 28 лет – на верхнем. Таким образом, при подъеме верхней границы леса первыми в разные периоды времени заселяли ее разные древесные виды.

Снижение запаса углерода в фитомассе на каждый метр высоты над уровнем моря составляет 0.28 т/га. Для сравнения: З. Я. Нагимов с соавторами (2007) приводят для высотных уровней 1360, 1300, 1260 и 1210 м

над ур. м. горы Малый Ирмель (54°33' с. ш., 58°51' в. д., 1393 м над ур. м.) на Южном Урале запасы углерода в наземной фитомассе ельников соответственно 1.1, 22.2, 40.1 и 64.6 т/га при среднем возрасте древостоев соответственно 36, 51, 64 и 95 лет. Таким образом, запас углерода в фитомассе ельников на нижнем уровне горы Малый Ирмель по отношению к верхнему больше в 59 раз. В указанном высотном диапазоне снижение названного показателя на каждый метр высоты над уровнем моря составляет 0.42 т/га.

В упомянутых ранее высотных экотонах Приполярного Урала и плато Путорана содержание углерода в фитомассе лиственничников снижается на каждый метр высоты над уровнем моря соответственно на 0.20 и 0.07 т/га (Григорьев и др., 2012; Kirduyanov et al., 2006). Таким образом, запас углерода в фитомассе древостоев вверх по склону гор снижается на каждый метр высоты над уровнем моря (назовем этот показатель *удельным снижением*) на разных широтах следующим образом: в лиственничниках это удельное снижение составляет 0.07 т/га на широте 70°30' и 0.20 т/га – на широте 61°18' и в ельниках соответственно 0.28 и 0.42 т/га на широтах соответственно 59°30' и 54°33'. В целом в диапазоне широт от 70°30' до 54°33' величина удельного снижения запаса углерода в наземной фитомассе древостоев монотонно возрастает с 0.07 до 0.42 т/га и описывается линейной функцией

Таблица 7. Изменение чистой экосистемной наземной продукции NEP по высотному градиенту Тылайского Камня

Древесная порода	Возраст, лет	Наземная фитомасса, т/га	Чистая экосистемная продукция, т/га в год
<i>Высотный уровень 1 (960 м над ур. м.)</i>			
Ель	28	2.90	0.104
Кедр	40	0.10	0.003
В целом	30	3.00	0.100
<i>Высотный уровень 2 (924 м над ур. м.)</i>			
Ель	79	11.89	0.150
Пихта	102	1.12	0.011
Береза	40	0.90	0.022
В целом	80	13.91	0.174
<i>Высотный уровень 3 (864 м над ур. м.)</i>			
Ель	99	32.36	0.327
Пихта	101	0.55	0.005
Береза	97	24.54	0.253
В целом	100	57.45	0.574

$$Y = 1.546 - 0.0212 X; R^2 = 0.946; SE = 0.04, \quad (2)$$

где Y – удельное снижение запаса углерода в надземной фитомассе древостоев вверх по склону гор, т/га; X – географическая широта, град. Согласно уравнению (2), показатель удельного снижения запаса углерода в фи-

томассе древостоев увеличивается на величину 21 кг/га на каждый градус широты в направлении с севера на юг.

Если принять потоки углерода в отпаде фитомассы и ее разложении равновесными, т. е. допустить, что отпад и гетеротрофное дыхание взаимно уравновешены (Швиденко и др., 2001), то среднее изменение надземной

Таблица 8. Органический углерод в надземной фитомассе лиственницы в притундровых лесах Средней и Восточной Сибири

№	Тип леса	Класс бонитета	Возраст, лет	Углерод фитомассы, т/га:					Авторы
				стволов	в том числе коры	ветвей	хвои	всего	
Средняя Сибирь, Таймыр, урочище «Ары-Мас», 72°28' с. ш., 101°00' в. д.									
Тундра, <i>Larix gmelinii</i>									
1	<i>Ledosum</i>	Vб	142	3.44	–	1.36	0.22	5.02	Кнорре, 1977
2	<i>Alnosum</i>	Vб	142	2.07	–	1.00	0.09	3.16	
3	<i>Caricosum</i>	Vб	142	1.62	–	1.25	0.11	2.98	
4	<i>Caricosum</i>	Vб	142	0.15	–	0.21	0.03	0.39	
5	<i>Caricosum</i>	Vб	142	0.15	–	0.09	0.013	0.25	
Средняя Сибирь, плато Путорана, 70° с. ш., 90° в. д.									
Лесотундра, <i>Larix gmelinii</i>									
1	<i>Alnosum</i>	V	155	25.6	–	1.53	0.55	27.7	Деева, 1985, 1987
2	<i>Vaccinosum</i>	Vб	155	1.51	–	0.20	0.045	1.75	
3	<i>Fruticosum</i>	V	150	6.60	–	2.75	0.23	9.58	
4	<i>Alnosum</i>	V	150	7.65	–	3.10	0.22	11.0	Паутова, 1976
5	<i>Alnosum</i>	V	150	7.95	–	3.25	0.27	11.5	
6	<i>Ledosum</i>	V	150	12.4	–	3.90	0.31	16.6	
7	<i>Alnosum</i>	V	150	14.4	–	3.30	0.36	18.1	
8	<i>Fruticosum</i>	Vб	150	1.10	–	0.50	0.07	1.67	
Восточная Сибирь, Якутия, Жиганск, Верхоянск, 67° с. ш., 123° в. д.									
Предлесотундра, плато, <i>Larix cajanderi</i>									
1	<i>Ledosum</i>	Vб	300	14.9	2.85	1.90	0.27	17.1	Поздняков, 1975; Митрофанов, 1984
2	<i>Ledosum</i>	Vа	190	18.9	3.65	1.00	0.50	20.4	
3	<i>Fruticosum</i>	Vа	85	5.1	1.00	0.60	0.27	5.97	
4	<i>Ledosum</i>	Vб	350	15.7	2.45	1.35	0.31	17.4	
5	<i>Fruticosum</i>	Vа	150	15.5	2.80	1.05	0.18	16.7	
6	<i>Vaccinosum</i>	V	170	24.7	4.10	1.10	0.36	26.2	
Восточная Сибирь, Якутия, Жиганск, Верхоянск, 67° с. ш., 123° в. д.									
Предлесотундра, долины, <i>Larix cajanderi</i>									
1	<i>Uliginosum</i>	IV	60	21.5	4.15	3.65	0.54	25.7	Митрофанов, 1984
2	<i>Vaccinosum</i>	IV	255	21.9	3.35	1.15	0.50	23.6	
3	<i>Empetrosum-Arctostaphylosum</i>	V	90	3.05	0.60	0.45	0.23	3.73	
4	<i>Fruticosum</i>	IV	32	7.45	1.65	1.05	0.58	9.08	
5	<i>Empetrosum-Vaccinosum</i>	V	44	14.6	3.25	0.55	0.36	15.5	
6	<i>Vaccinosum</i>	Vа	200	12.9	2.50	1.75	0.72	15.4	
Восточная Сибирь, Якутия, устье р. Джанкы, 67° с. ш., 133° в. д.									
Предлесотундра, плакоры, <i>Larix cajanderi</i>									
1	<i>Sphagnosum</i>	Vб	113	6.27	1.25	0.79	0.19	7.25	Щепашенко и др., 2001
2	<i>Sphagnosum</i>	Vб	124	14.4	2.84	1.92	0.45	16.8	
3	<i>Sphagnosum</i>	Vб	115	3.38	0.68	0.48	0.12	3.98	
Предлесотундра, пойма, <i>Larix cajanderi</i>									
1	<i>Vaccinosum</i>	Vа	125	20.0	3.86	6.41	0.66	27.1	Щепашенко и др., 2001
2	<i>Uliginosum</i>	Vб	127	8.58	1.73	1.08	0.27	9.93	
3	<i>Caricosum</i>	Vб	92	1.62	0.34	0.13	0.04	1.79	

фитомассы на каждом из высотных уровней Тылайского Камня можно представить как чистую экосистемную продукцию NEP (т/га в год) за период, равный соответствующему возрасту деревьев на том или ином высотном уровне. Расчет NEP показал, что в полосе подъема верхней границы леса по высотным уровням ее величина постепенно снижается от 0.57 до 0.10 т/га в год (табл. 7).

Сопоставление таксационных показателей лиственничников в табл. 2 показывает скачкообразное (7–8-кратное в возрасте 45 лет и 3–5-кратное в возрасте 100 лет) снижение стволового запаса древостоев при переходе от надпойменных террас в мерзлотную зону, поскольку, как уже отмечалось, действие дренажа, а также теплового и твердого речного стока проявляется лишь на сравнительно узкой полосе поймы (Миронов, Агафонов, 1992).

Подобными контрастами характеризуются не только запасы, но и показатели биологической продуктивности лиственничников (см. табл. 6). Установлено, что в возрасте

45 лет при близких густотах (1300–1700 деревьев на 1 га) количество углерода в надземной фитомассе лиственничников в пойме в 6–7 раз выше, чем на плакорах, а в 100-летних древостоях – в 3–5 раз.

Количество углерода в фитомассе пойменных лиственничников *Larix sibirica* в бассейне р. Пур сопоставлено с аналогичными показателями лиственницы *L. gmelinii* в Восточной Сибири (табл. 8). Оказалось, что по сравнению с лиственницей плато Путорана названный показатель выше в 5 раз, а по сравнению с лиственницей самого северного на планете массива *L. gmelinii*, расположенного в урочище «Ары-Мас» на Таймыре (72°30' с. ш.), – в 28 раз. Это может быть обусловлено более высокой континентальностью климата либо иным сопутствующим фактором (например, количеством осадков или суммой летних температур) Восточной Сибири по сравнению с низовьями р. Пур в Северном Зауралье.

Однако на плакорах средние запасы углерода в фитомассе спелых древостоев *L. sibi-*

Таблица 9. Доля сухого вещества (%) во фракциях фитомассы насаждений на высотном профиле Тылайского Камня

Фракция фитомассы	<i>M</i>	$\pm\sigma$	<i>CV</i>	Диапазон	<i>n</i>
<i>Ель сибирская</i>					
Древесина ствола	50.8	3.3	6.6	45÷58	
Кора ствола	40.4	4.1	10.1	34÷49	19
Хвоя	39.3	4.0	10.2	31÷46	19
Ветви	48.7	4.9	10.0	40÷59	18
<i>Береза белая</i>					
Древесина ствола	65.4	4.0	6.2	62÷69	4
Кора ствола	54.5	4.3	7.9	50÷59	4
Листья	30.0	3.4	11.5	26÷34	4
Ветви	60.9	1.9	3.2	60÷64	4
<i>Кедр сибирский</i>					
Древесина ствола	45.5	–	–	–	1
Кора ствола	41.5	–	–	–	2
Хвоя	34.6	–	–	–	2
Ветви	43.0	–	–	–	2

Примечание. Здесь и в табл. 10 *M* – среднее значение; $\pm\sigma$ – среднеквадратическое отклонение; *CV* – коэффициент вариации, %; *n* – число измерений.

Таблица 10. Квалиметрические показатели фракций фитомассы лиственницы в низовьях р. Пур

Квалиметрический показатель	Фракция фитомассы	<i>M</i>	$\pm\sigma$	<i>CV</i>	Диапазон	<i>n</i>
Содержание сухого вещества, %	Ствол в коре	48.5	5.1	10.5	35÷58	27
	Хвоя	25.4	4.1	16.3	18÷36	78
	Ветви	50.4	4.1	8.2	42÷59	79
Базисная плотность, кг/м ³	Ствол в коре	462.5	17.4	3.8	414÷494	104

rica (Северное Зауралье, низовья р. Пур), *L. gmelinii* (Средняя Сибирь, плато Пutorана) и *L. cajanderi* (Восточная Сибирь, Якутия) различаются в меньшей степени и составляют соответственно 9.5, 12.2 и 14.6 т/га. Для сравнения: Д. В. Карелин с соавторами (1995) приводят усредненные и обезличенные по породному составу аналогичные показатели для лесотундр тех же провинций 17.7, 24.0 и 22.0 т/га. По-видимому, во всех трех сибирских провинциях фактор, лимитирующий рост древостоев на плакорах, один и тот же – многолетняя мерзлота (см. табл. 8).

Запасы углерода в фитомассе лиственничников плакорных местообитаний в низовьях р. Пур превышают таковые урочища «Ары-Мас» на Таймыре почти в 4 раза (см. табл. 8), что может быть обусловлено различиями по зональному градиенту, т. е. более низким значением суммы летних температур на Таймыре по сравнению с низовьями р. Пур.

Определение фитомассы насаждений может быть существенно облегчено, если станут известны показатели содержания сухого вещества в ее фракциях и значения плотности древесины. В табл. 9 и 10 приведены некоторые квалитетические показатели фитомассы, полученные для наших модельных деревьев.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты дают возможность оценить увеличение связываемого растительностью углерода при дальнейшем потеплении климата и подъеме верхней границы леса на Тылайском Камне. В низовьях Пура запасы углерода в фитомассе определены в статике, и при потеплении климата они, по-видимому, будут возрастать, что потребует дополнительных исследований. Возможно, соотношения запаса углерода в лиственничниках пойм и плакоров со временем могут оставаться без изменения. Наши исследования и выводы могут быть полезны при оценке приходной части углеродного цикла в насаждениях высотных и зональных экотон Урала, а также при валидации результатов

имитационных экспериментов по оценке углерододепонирующей способности лесов.

Данные фитомассы (углерода) насаждений по исследованным высотному и зональному переходам могут быть дополнены и расширены с целью получения дополнительной и более надежной информации на основе современных количественных методов, в частности с использованием понятия полной энтропии системы, позволяющего корректно оценить не только разнообразие подсистем (например, по фитомассе и породному составу), но и степень согласованности разнообразий, обусловленных внешними факторами (Корман и др., 2014). Модели экологического фазового перехода второго рода, используемые для описания сукцессионных процессов на высотном и зональном переходах (Овчинникова и др., 2014), позволяют количественно оценить реакцию лесных экосистем на климатические изменения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев В. Н.* Обследование тундровых оленьих пастбищ с помощью самолета // Тр. Ин-та полярного земледелия, животноводства, промыслового хозяйства. Сер. Оленеводство. 1938. Вып. 1. С. 7–32.
- Букс И. И.* Лиственничные редколесья на севере Лено-Оленекского междуречья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1966. Т. LXXI. № 4. С. 71–74.
- Городков Б. Н.* Опыт деления Западно-Сибирской низменности на ботанико-географические области // Ежегодник Тобольского губернского музея. Тобольск, 1916. Вып. 27. С. 1–56.
- Горчаковский П. Л., Шиятов С. Г.* Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. М.: Наука, 1985. 208 с.
- Григорьев А. А., Моисеев П. А., Нагимов З. Я.* Формирование древостоев в высокогорьях Приполярного Урала в условиях современного изменения климата. Екатеринбург: УГЛТУ, 2012. 170 с.
- Деева Н. М.* Запасы фитомассы лесных сообществ северо-западной части плато Пу-

- торана // Ботан. журн. 1985. Т. 70. № 1. С. 54–58.
- Деева Н. М. Структура растительной массы лесных фитоценозов северо-западной части плато Путорана // Ботан. журн. 1987. Т. 72. № 4. С. 505–511.
- Капралов Д. С., Шиятов С. Г., Моисеев П. А., Фомин В. В. Изменения в составе, структуре и высотном положении мелколесий на верхнем пределе их произрастания в горах Северного Урала // Экология. 2006. № 6. С. 403–409.
- Карелин Д. В., Замолотчиков Д. Г., Гильманов Т. Г. Запасы и продукция углерода в фитомассе тундровых и лесотундровых экосистем России // Лесоведение. 1995. № 5. С. 29–36.
- Кнорре А. В. Надземная фитомасса лиственничников в основных сообществах лесного массива «Ары-Мас» // Тр. гос. заповедника «Столбы». Вып. 11. Красноярск, 1977. С. 91–100.
- Кобак К. И. Биотические компоненты углеродного цикла. Л.: Гидрометеиздат, 1988. 248 с.
- Коломыц Э. Г., Юнина В. П., Сидоренко М. В., Воротников В. П. Экосистемы хвойного леса на зональной границе: организация, устойчивость, антропогенная динамика. Нижний Новгород: Ин-т экологии Волжского бассейна РАН, 1993. 347 с.
- Кофман Г. Б., Коновалова М. Е., Коновалова А. Е. Дифференцированная оценка сопряженности доминирующих древесных видов и элементов рельефа // Лесные биогеоценозы бореальной зоны: география, структура, функции, динамика: мат-лы Всерос. науч. конф. с междунар. участ., посвящ. 70-летию создания Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, 16–19 сентября 2014 г. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2014. С. 278–280.
- Матвеев А. В., Семериков Л. Ф. Экологические особенности лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) на полярной границе леса // Мат-лы VI совещ. «Вид и его продуктивность в ареале» / Программа ЮНЕСКО «Человек и биосфера». СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 319–320.
- Медведев П. М. О пределе леса и причинах безлесия тундр Азии // Изв. Всесоюз. геогр. об-ва. 1952. Т. 84. Вып. 3. С. 229–237.
- Мионов Б. А., Агафонов Л. И. Лесная растительность поймы нижней Оби // Природа поймы нижней Оби: наземные экосистемы. Екатеринбург: УрО РАН, 1992. С. 92–116.
- Митрофанов Д. П. Оценка продуктивности северо-таежных лесов Сибири // Продуктивность лесных фитоценозов. Красноярск: ИЛиД им. В. Н. Сукачева СО АН СССР, 1984. С. 95–102.
- Нагимов З. Я., Бабенко Т. С., Шевченко И. Г., Рахманов И. В., Моисеев П. А. Особенности роста и формирования фитомассы древостоев ели в высокогорьях Южного Урала (на примере г. Малый Ирмель) // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. 24. № 4–5. С. 427–430.
- Норин Б. Н. Что такое лесотундра? // Ботан. журн. 1961. Т. 46. № 1. С. 21–38.
- Овчинникова Т. М., Суховольский В. Г., Бабой С. Д. Высотно-поясная зональность древесных пород в горных условиях Саян: модель экологических фазовых переходов второго рода // Журн. общ. биол. 2014. Т. 75. № 1. С. 38–47.
- Паутова В. Н. Надземная масса и транспирация растений некоторых сообществ в зоне тундролесья // Тр. Лимнол. ин-та СО АН СССР. 1976. Т. 22(42). С. 92–128.
- Поздняков Л. К. Гидроклиматический режим лиственничных лесов Центральной Якутии. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 146 с.
- Поздняков Л. К. Продуктивность лесов Сибири // Ресурсы биосферы: итоги советских исследований по Международной биологической программе. Вып. 1. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1975. С. 43–55.
- Пряжников А. А., Уткин А. И. Лиственничные леса и редколесья российской Субарктики // Экология таежных лесов: тез. докл. Междунар. конф. Сыктывкар, 1998. С. 93–95.
- Сочава В. Б., Исаченко Т. И., Лукичева А. Н. Общие черты географического распространения лесной растительности Западно-Сибирской низменности // Изв. Всесоюз. геогр. об-ва. 1953. Т. 85. Вып. 2. С. 125–138.

- Тихомиров Б. А.* Безлесье тундры, его причины и пути преодоления. М.; Л.: АН СССР, 1962. 89 с.
- Усольцев В. А.* Рост и структура фитомассы древостоев. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1988. 253 с. <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3352>
- Усольцев В. А.* Биологическая продуктивность лесов Северной Евразии: методы, база данных и ее приложения. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 636 с. <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3281>
- Усольцев В. А.* Фитомасса и первичная продукция лесов Евразии. Екатеринбург: УрО РАН, 2010. 570 с. <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/2606>
- Усольцев В. А., Нагимов З. Я., Фимущин А. Б., Логинов М. В., Азаренок М. В., Колтунова А. И., Галако В. А.* Структура надземной фитомассы лиственничников в низовьях р. Пур // Лесная таксация и лесоустройство. Межвуз. сб. науч. тр. Красноярск: СибГТУ, 1999. С. 24–28.
- Фамелис Т. В.* Применение метода экологических рядов для выявления закономерностей высотного распределения растительности // Геоботаника, экология и морфология растений на Урале: Зап. Свердловского отд-ния Всесоюз. ботан. об-ва, 1977. Вып. 7. С. 22–27.
- Фомин В. В.* Климатогенная и антропогенная пространственно-временная динамика древесной растительности во второй половине XX века. Екатеринбург: УрО РАН, 2009. 150 с.
- Харук В. И., Наурзбаев М. М., Федотова Е. В., Мезенцев А. Г.* Реакция древесной растительности на изменения климата в переходной зоне «лес-тундра» // Аэрокосмические методы и геоинформационные системы в лесоведении и лесном хозяйстве. М.: НИЦ изучения природных ресурсов, 1998. С. 42–45.
- Швиденко А. З., Нильссон С., Столбовой В. С., Рожков В. А., Глюк М.* Опыт агрегированной оценки основных показателей биопродукционного процесса и углеродного бюджета наземных экосистем России. 2. Нетто-первичная продукция экосистем // Экология. 2001. № 2. С. 83–90.
- Шишкин А. М.* Притундровые леса Тюменской области (типология, строение, ведение хозяйства): Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.03. Екатеринбург: УГЛТА, 1997. 30 с.
- Шиятов С. Г.* Понятие о верхней границе леса // Растительный мир Урала и его антропогенные изменения. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985. С. 32–58.
- Щенащенко Д. Г., Щенащенко М. В., Пакай О. Д.* Биологическая продуктивность древостоев северо-восточной Якутии в зависимости от почвенных условий // Лесн. вестн. 2001. № 1. С. 165–169.
- Bugmann H., Pfister C.* Impacts of interannual climate variability on past and future forest composition // Reg. Environ. Chang. 2000. N. 1. P. 112–125.
- Camarero J. J., Gutierrez E., Fortin M.-J.* Spatial pattern of subalpine forest-alpine grassland ecotones in the Spanish Central Pyrenees // For. Ecol. Manag. 2000. V. 134. P. 1–16.
- Grafius D. R.* Distribution and biomass dynamics of the alpine treeline ecotone across the western United States. Univ. of Iowa. Dissertation. 2012. 237 p. <http://ir.uiowa.edu/etd/2880>
- Hessl A. E., Baker W. L.* Spruce-fir growth form changes in the forest-tundra ecotone of Rocky Mountain National Park, Colorado, USA // Ecography. 1997. V. 20. P. 356–367.
- Holtmeier F.-K.* Mountain timberlines. Ecology, patchiness, and dynamics. Dordrecht, Boston, London: Kluwer Acad. Publ., 2003. 369 p.
- IPCC, 2013. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change / Ed. by T. F. Stocker et al. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA: Cambridge Univ. Press, 2013. 1535 p.
- Juntunen V., Neuvonen S.* Natural regeneration of Scots pine and Norway spruce close to the timberline in northern Finland // Silva Fennica. 2006. V. 40. N. 3. P. 443–458.
- Kirdyanov A. V., Knorre A. A., Rigling A., Fedotova E. V., Naurzbaev M. M.* Vegetation and above-ground phytomass changes along an altitudinal transect at the treeline ecotone

- of the Putorana mountains (Siberia) // Climate changes and their impact on boreal and temperate forests: Abstr. Int. Conf. Ekaterinburg: Ural State Forest Engineering University, 2006. P. 43.
- Körner Ch.* Alpine plant life. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 1999. 343 p.
- Kullman L.* Dynamics of altitudinal tree-limits in Sweden: a review // Norsk. Geogr. Tidsskr. 1990. V. 44. P. 103–116.
- Madgwick H. A. I.* Estimating the above-ground weight of forest plots using the basal area ratio method // N. Z. J. For. Sci. 1982. V. 11. N. 3. P. 278–286.
- Moiseev P. A., Shiyatov S. G.* Vegetation dynamics at the tree line ecotone in the Ural Highlands, Russia // Alpine Biodiversity in Europe / Ed. by L. Nagy et al. Berlin-Heidelberg: Springer Verlag, 2003. P. 423–435 (Ecol. Stud. V. 167).
- Satoo T.* A synthesis of studies by the harvest method: primary production relations in the temperate deciduous forests of Japan // Ecol. Stud.: Analysis and Synthesis. V. 1. N.Y.: Springer Verlag. 1970. P. 55–72.
- Shiyatov S. G.* Rates of change in the upper tree line ecotone in Polar Ural Mountains // PAGES News. 2003. V. 11. N. 1. P. 8–10.
- Shiyatov S. G., Terent'ev M. M., Fomin V. V.* Spatiotemporal dynamics of forest-tundra communities in the Polar Urals // Rus. J. Ecol. 2005. V. 36. N. 2. P. 69–75.
- Shiyatov S. G., Terent'ev M. M., Fomin V. V., Zimmermann N. E.* Altitudinal and horizontal shifts of the upper boundaries of open and closed forests in the Polar Urals in the 20th century // Rus. J. Ecol. 2007. V. 38. N. 4. P. 223–227.
- Stevens G. C., Fox J. F.* The causes of tree line // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1991. V. 22. P. 177–191.
- Usoltsev V. A.* Forest biomass and primary production database for Eurasia. CD-version. The second edition, enlarged and reharmonized. Yekaterinburg: Ural State Forest Engineering University, 2013. <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3059>

Estimating Forest Carbon Stock in Alpine and Arctic Ecotones of the Urals

V. A. Usoltsev^{1,2}, V.P. Chasovskikh², O. A. Bogoslovskaya²,
Yu. V. Noritsina¹, V. A. Galako¹, G. G. Terekhov¹

¹ Botanical Garden, Russian Academy of Sciences, Ural Branch
8 Marta str., 202a, Yekaterinburg, 620144 Russian Federation

² Ural State Forest Engineering University
Sibirskii Trakt, 37, Yekaterinburg, 620144 Russian Federation

E-mail: usoltsev50@mail.ru, u2007u@yandex.ru, bogoslovskayaolga@yandex.ru,
juzllnorice@inbox.ru, vadim.galako@botgard.uran.ru, terekhov_g_g@mail.ru

This paper reports on measured carbon stocks in the forests of two tree line ecotones of the Ural region where climate change might improve growing conditions. The first is an alpine ecotone that is represented by an altitudinal gradient of the spruce-dominated forests on the Western slope of the Tylaiskii Kamen Mountain (Western part of the Konzhakovskii-Tylaiskii-Serebryanskii Mountain system, 59°30'N, 59°00'E), at the alpine timber line that has risen from 864 to 960 m above sea level in the course of the last 100 years. The second is an arctic ecotone in larch-dominated forests at the lower course of the Pur river (67°N, 78°E), at the transition zone between closed floodplain forests and open or island-like communities of upland forests on tundra permafrost. According to our results, there are large differences in the carbon of the aboveground biomass of both ecotones across environmental gradients. In the alpine tree line ecotone, a 19-fold drop of the carbon stocks was detected between the lower and higher altitudinal levels. In the arctic ecotone the aboveground biomass carbon stock of forests of similar densities (1300 to 1700 trees per ha) was 7 times as much in the river flood bed, and 5 times as much in mature, dense forests as the low density forests at higher elevations. Twelve regression equations describing dependencies of the aboveground tree biomass (stems, branches, foliage, total aboveground part) upon stem diameter of the tree are proposed, which can be used to estimating the biological productivity (carbon) of spruce and larch forests on Tylaiskii Kamen Mountain and the lower Pur river and on surrounding areas on the base of traditional forest mensuration have been proposed. In order to reduce the labor intensity of a coming determination of forest biomass the average values of density and dry matter content in the biomass fractions are given that were obtained by taking our sample trees. The results can be useful in assessing the income part of the carbon cycle in forests of alpine and arctic tree communities of the Ural region, as well as when validating the results of simulation experiments on evaluation of the carbon depositing capacity of forests.

Keywords: *tree line, ecotone, carbon stock, allometric equations, qualimetry indices, Tylaiskii Rock Mountain, the lower Pur river, the Urals.*