

Усыхание *Abies sibirica* Ledeb. в горных лесах Восточного Саяна

В. И. ХАРУК^{1, 2}, А. С. ШУШПАНОВ^{1, 3}, И. А. ПЕТРОВ¹, Д. А. ДЕМИДКО¹, С. Т. ИМ^{1, 2, 3}, А. А. КНОРРЕ^{2, 4}

¹Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН,
обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50/28
E-mail: viharuk@ksc.krasn.ru

²Сибирский федеральный университет
660041, Красноярск, просп. Свободный, 79

³Сибирский государственный университет науки и технологий им. М. Ф. Решетнева
660037, Красноярск, просп. Красноярский рабочий, 31

⁴Государственный природный заповедник “Столбы”
660006, Красноярск, ул. Карьерная, 26а

Статья поступила 23.11.2018

После доработки 20.01.2019

Принята к печати 20.01.2019

АННОТАЦИЯ

Анализировались индекс радиального прироста (ИП) *Abies sibirica* Ledeb. и динамика массового усыхания пихтовых древостоев в горных лесах Восточного Саяна (заповедник “Столбы”). Беспрецедентное по масштабам усыхание пихты оказалось спровоцировано водным стрессом, обусловленным возрастанием температуры воздуха, в синергизме с воздействием уссурийского полиграфа (*Polygraphus proximus* Blandford), ксилофага, ранее не наблюдавшегося в ареале *Abies sibirica*.

В начальной фазе потепления климата наблюдалось возрастание ИП, сменившееся его депрессией в 1985–2017 гг. Усыханию пихтарников предшествовало усиление зависимости ИП от индекса сухости SPEI и влажности корнеобитаемого слоя (ВКС). При этом ИП когорты усохших деревьев сильнее зависел от ВКС ($r^2 = 0,56$) и SPEI ($r^2 = 0,74$), чем ИП когорты выживших деревьев ($r^2 = 0,15$ и $r^2 = 0,39$ соответственно).

Усыхание пихты началось в 2000-х гг., когда ослабленные водным стрессом пихтарники подверглись атаке уссурийского полиграфа. В этот период погибшие древостои локализовались преимущественно на элементах рельефа с наибольшей вероятностью водного стресса (крутые склоны, расположенные в “дождевой тени”). К 2017 г. усыхание распространилось на всю территорию пихтарников, что привело к гибели ~75 % древостоев. В данный период наблюдалась тесная связь ИП со смертностью деревьев пихты ($r = -0,79$). Выжившие деревья по сравнению с усохшими произрастали в условиях более высокой влажности корнеобитаемой зоны. Примечательна близость траекторий ИП когорт усохших и живых деревьев, что указывает на вероятность гибели живых деревьев в условиях прогнозируемого возрастания засушливости климата.

Ключевые слова: изменения климата, засуха, усыхание хвойных древостоев, *Abies sibirica*, пихта сибирская, атаки насекомых, *Polygraphus proximus*, жуки-короеды.

© Харук В. И., Шушпанов А. С., Петров И. А., Демидко Д. А., Им С. Т., Кнорре А. А., 2019

В таежных лесах Сибири в последние десятилетия возрастает усыхание древостоев, сформированных пихтой (*Abies sibirica* Ledeb.) и кедром (*Pinus sibirica* Du Tour). В Прибайкалье, в горах Кузнецкого Алатау, Восточного и Западного Саяна ухудшается состояние кедровников и пихтарников [Kharuk et al., 2013; Харук и др., 2016a]. Данный процесс отмечается не только в Сибири, но и в “холодных” лесах бореальной зоны в целом. В США усыхают древостои, сформированные *Pinus ponderosa* Engel. [Logan et al., 2003; Millar, Stephenson, 2015]. Массовое усыхание еловых (*Picea abies* L.) древостоев происходит в странах Восточной и Западной Европы [Yousefpour et al., 2010; Martínez-Vilalta et al., 2012], а также в Белоруссии и европейской части России [Сазонов и др., 2013; Харук и др., 2016b]. Прогнозируется климатически индуцированное перераспределение видов древесных растений в бореальной зоне в целом, включая сокращение ареалов пихты и кедра в подзоне южной тайги [Anderegg et al., 2013; Kharuk et al., 2017]. Вероятной причиной усыхания хвойных бореальной зоны является синергизм неблагоприятных климатических факторов (преимущественно возрастание засушливости) и биотических воздействий (насекомые-вредители, грибные и бактериальные фитопатогены) [Raffa et al., 2008; Kharuk et al., 2013, 2017; Kolb et al., 2016].

Потепление климата способствовало активации насекомых-вредителей темнохвойных лесов Сибири – как “традиционных” (*Dendrolimus sibiricus* Tschetv), так и ранее не наблюдавшихся видов (*Polygraphus proximus* Blandf., полиграф уссурийский). Вспышка массового размножения сибирского шелкопряда в Приенисейской Сибири (2014–2018 гг.) охватила территорию свыше 800 тыс. га. Ее особенностью стало продвижение на север от ранее наблюдаемой границы очагового распространения этого насекомого [Харук и др., 2018a]. Другое насекомое, уссурийский полиграф, стало наиболее опасным вредителем пихты в современных климатических условиях. Этот ксилофаг, ранее известный только на территории Дальнего Востока [Криволицкая, 1983], обнаружен в 2006 г. в Московской обл. [Чилахсаева, 2008], а в 2008 г. – в Красноярском крае [Акулов, Мандельштам, 2012]. В настоящее время уссурийский поли-

граф распространен на большей части ареала пихты в подзоне южной тайги [Кривец и др., 2015], чему способствовало ослабление древостоев водным стрессом вследствие возрастания засушливости климата [Kharuk et al., 2018a].

Цель данной работы – анализ динамики и причин усыхания *Abies sibirica* Ledeb. в горных лесах Восточного Саяна (государственный заповедник “Столбы”). Леса заповедника относятся к категории особо охраняемых территорий, что минимизирует антропогенные воздействия на их жизненное состояние. Анализировались следующие аспекты проблемы: 1) пространственно-временная динамика усыхания пихтовых древостоев; 2) связь жизненного состояния и радиального прироста пихты с эколого-климатическими переменными; 3) модифицирующее влияние рельефа (высота над уровнем моря (ур. м.), экспозиция, крутизна склона) на состояние древостоев; 4) воздействие насекомых-вредителей.

Объект исследования. Изучались сомкнутые (сомкнутость > 0,3) темнохвойные древостои заповедника “Столбы”, а также близкие по породному составу и условиям произрастания древостои на прилегающей территории (рис. 1). Древостои сформированы преимущественно пихтой (75 %) при участии *Pinus sibirica* и *Picea obovata*. Заповедник “Столбы”, основанный в 1925 г., расположен в системе хребтов Восточного Саяна и занимает площадь 47,2 тыс. га с абсолютными отметками 200–800 м над ур. м. Низкогорная часть сложена известняками, песчаниками и глинистыми сланцами; в среднегорной части на поверхность выходят сиенитовые скалы.

Территория заповедника делится на два высотных пояса, отличающихся климатическими условиями, растительным и почвенным покровом, орографическими характеристиками. Среднегорный пояс с высотными отметками от 500 до 800 м над ур. м. занимает более 2/3 площади заповедника. Здесь господствует темнохвойная тайга, в почвенном покрове преобладают буроземы. В низкогорном поясе (высоты 200–500 м над ур. м.) растительные сообщества изменяются от светлохвойных и мелколиственных лесов до остепненных лугов, почвы – от дерново-подзолистых до черноземов [Тропина, 2015]. Климат резко-континентальный со среднелетними температурами 15,5 °С, зимними – минус 17,3 °С, среднегодовыми – минус 0,2 °С. Коли-

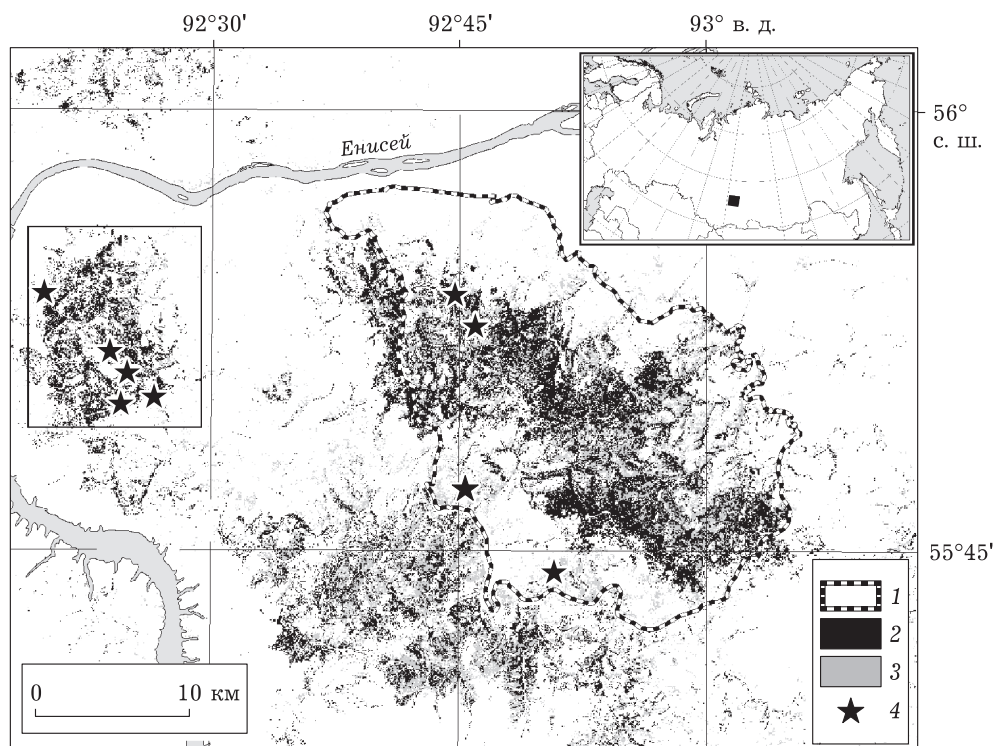


Рис. 1. Картограмма объекта исследования: 1 – граница заповедника “Столбы”; 2 – усохшие пихтовые древостои; 3 – неповрежденные темнохвойные древостои; 4 – пробные площади. Прямоугольник – древостои, породный состав и условия произрастания которых близки к таковым в заповеднике

чество летних осадков составляет 230 мм, зимних – 132, годовых – 680 мм.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использовали материалы дистанционного зондирования и наземных обследований, дендрохронологического анализа и лесоинвентаризации [Проект..., 2007], климатические переменные и ГИС-технологии. Величины осадков, температуры, влажности корнеобитаемого слоя приведены по базе данных CRU TS 4.01 (<http://www.cru.uea.ac.uk/>; разрешение $0,5 \times 0,5^\circ$) и MERRA2 (<https://gmao.gsfc.nasa.gov/reanalysis/MERRA-2/>; $0,625 \times 0,5^\circ$). Индекс SPEI (разность между величинами осадков и потенциальной эвапотранспирацией [Vicente-Serrano et al., 2010]) рассчитывали по данным <http://sac.csic.es/spei> (разрешение $0,5 \times 0,5^\circ$). Среднемесячные величины влажности корнеобитаемого слоя (ВКС, принимаемого равным 1,0 м), приведены по данным базы MERRA2 (доступны с 1980 г.).

Материалы дистанционного зондирования включали снимки среднего (Landsat, 30 м;

<http://glovis.usgs.gov>) и высокого (WorldView, GeoEye; 0,41–0,46 м; www.google.com/maps; www.bing.com/maps) разрешений. Картограммы генерировали на основе анализа временной серии ($N = 11$) летних снимков Landsat-5, 7, 8. Снимки высокого разрешения использовали, наряду с наземными данными, для верификации картограмм древостоев. Снимки подвергали топографической коррекции [Riano et al., 2003] и обрабатывали в программном пакете Erdas Imagine (<http://www.hexagongeospatial.com>). Для ГИС-анализа использовали ЦМР SRTMGL1 (разрешение 30 м, <https://lpdaac.usgs.gov>), для статистического – Microsoft Excel и StatSoft Statistica (<http://www.statsoft.ru>).

Генерирование картограмм древостоев.

Серия картограмм охватила период с 1999 г. (до усыхания древостоев) по 2017 г. Выделялись здоровые и усохшие древостои. Дешифрирование включало следующие этапы.

1. Генерирование маски темнохвойных древостоев по снимку Landsat 1999 г. Использовали 24 обучающих выборки (1444 ± 217 пикселей в каждой). Точность классификаций оценивали методом каппа (κ)-статистики.

Ошибки пропуска и включения составили 8 и 13 % при $\kappa = 0,79$, что соответствует хорошему уровню точности классификации.

2. Для дешифрирования усыхающих древостоев применяли нормализованный инфракрасный индекс NDII (1):

$$NDII = (NIR - SWIR)/(NIR + SWIR), \quad (1)$$

где NIR – яркость в ближнем ИК-диапазоне (851–879 нм); SWIR – яркость в среднем ИК-диапазоне (1566–1651 нм). Интервал значений NDII – ± 1 ; индекс эффективен в оценке состояния растительности [Gu et al., 2007]. В данной работе применимость NDII для классификации усохших древостоев оценивали по данным дешифрирования снимка Landsat-8 (2017 г.). Полученная гистограмма значений индекса NDII соответствовала нормальному распределению ($\chi^2 = 6,48$; $p = 0,17$); усохшие древостои характеризовал интервал NDII 0,003–0,151 (средние медианные значения NDII = 0,077; $\sigma = 0,037$). Для калибровки других снимков Landsat, полученных в различные даты и различными сенсорами (Landsat-5/TM, Landsat-7/ETM+), использовали тестовые точки ($N = 40$) с относительно стабильными яркостными характеристиками (каменистые и водные поверхности, объекты инфраструктуры). На основе полученных данных составили линейные регрессионные уравнения, связывающие значения индекса NDII опорного снимка (Landsat-8, 2017 г.) и NDII остальных снимков.

Точность классификационных картосхем усохших древостоев, оцененная по набору тестовых участков ($N = 255$ размером 42 ± 10 пикселей), приведена в таблице (удовлетворительный уровень точности).

3. При анализе пространственного распределения поврежденных древостоев экспози-

цию рассчитывали по секторам величиной 45° ; крутизну склонов определяли с шагом в один градус. Поскольку распределение элементов рельефа неравномерно в пределах анализируемой территории, применяли нормализацию

$$K_{c(i)} = \frac{(A_{c(i)f}/A_{c(i)I}) \cdot 100}{\sum_{i=a}^b (A_{c(i)f}/A_{c(i)I})}, \quad (2)$$

где $K_{c(i)}$ – коэффициент нормализации; $c(i)$ – i -я категория элементов рельефа c ; $A_{c(i)f}$ – площадь данного элемента рельефа внутри i -й категории топографического признака c ; $A_{c(i)I}$ – площадь i -й категории топографического признака c .

Полевые работы выполняли в зонах усыхания пихтарников на территории заповедника “Столбы” и прилегающих территориях (см. рис. 1). Временные пробные площади (ПП; $N = 9$) представляли собой круговые площадки ($R = 9,8$ м), на которых определяли тип леса, видовой состав, высоту и диаметр, описывали напочвенный покров и почву, характеристики рельефа (направление, крутизна, выпуклость/вогнутость склона, высота над ур. м.). Образцы для дендрохронологического анализа отбирали на высоте 1,3 м в случайном порядке на территории $\sim 0,5$ га (с центром в ПП). В обследованных древостоях сомкнутость составляет 0,4–0,6, средние высоты и диаметры пихты 16 м и 20 см, кедра – 17,5 м и 36,0 см соответственно. Средний возраст пихты 85 лет, кедр – 115 лет. Дренаж почв характеризуется как умеренный и хороший. Кустарники представлены спиреей (*Spiraea* sp.), смородиной (*Ribes* sp.), шиповником (*Rosa* sp.). Напочвенный покров сформирован осокой (*Carex* sp.), папоротником (*Athyrium* sp., *Pteridium* sp.), мхами и лишайниками.

Оценка точности классификационных картосхем усохших древостоев

Класс	Количество пикселей пользователя	Количество классифицированных пикселей	Количество совпадений	Программная точность, %	Точность пользователя, %	Индекс каппа	Ошибка пропуска, %	Ошибка включения, %
Фоновая территория	86	85	77	90	91	0,86	10	9
Темнохвойные древостои	80	85	67	84	79	0,69	16	21
Усыхающие древостои	89	85	70	79	82	0,73	21	18
Сумма	255	255	214					
Общая точность классификации = 84 %								
Общий индекс-каппа статистики = 0,76								

Дендрохронологический анализ выполняли на основе репрезентативной выборки ($N = 166$) деревьев пихты. Образцы древесины извлекали с помощью приростного бурава. Измерения проводили на платформе LINTAB 3 с точностью 0,01 мм. В результате получены абсолютные индивидуальные хронологии для каждого дерева (мм). Для проверки качества перекрестной датировки использовали программы TSAP и COFECOA [Holmes, 1983; Rinn, 1996]. Средний межсерийный коэффициент корреляции составил 0,48 для когорты живых деревьев и 0,44 – для усохших. Показатель популяционного сигнала (EPS) для обеих когорт составляет 0,98. Для устранения возрастного тренда применяли стандартизацию с использованием программы ARSTAN, которая преобразует временные ряды ширины годичных колец к временным рядам безразмерных индексов (индекс прироста, ИП) со средним 1,0 и относительно постоянной дисперсией [Speer, 2010].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Динамика усыхания древостоев. Усыхание древостоев пихты наблюдается после 2005 г., резко возрастая в 2014–2017 гг., охватив ~75 % темнохвойных древостоев заповедника (см. рис. 1, 2). Этому явлению предшествовало повышение засушливости климата (снижение индекса сухости SPEI и влажности корнеобитаемого слоя ВКС) и периодические засухи (рис. 3, б, в).

Усыхание на начальной фазе наблюдалось преимущественно на сравнительно крутых (10°) дренированных склонах северо-восточной экспозиции, охватив в дальнейшем большую часть пихтарников и распространяясь на склоны меньшей крутизны; форма азимутального распределения усохших древостоев приближается к таковой для темнохвойных в целом (рис. 4, а, б).

Динамика прироста усыхающих деревьев. Индекс прироста (ИП) пихты возрастал в период с середины 1950-х гг. с последующей депрессией в 1980-х гг.; “смена знака” кривой прироста (точка перегиба) произошла в 1983–1985 гг. В дальнейшем, после слабого возрастания ИП в 2005–2010 гг., произошло резкое падение ИП с разделением деревьев на когорты усохших и живых и возрастанием смертности деревьев (рис. 5).

В целом в фазе возрастания прироста (1955–1983 гг.) значимых корреляций ИП с климатическими переменными когорт не выявлено (рис. 6), однако в отдельные периоды (1960-е и 1977–1982 гг.) наблюдалась зависимость ИП от индекса сухости SPEI (рис. 7). В фазе депрессии ИП негативно коррелировал с температурой воздуха в начале вегетации (май – июнь; см. рис. 6, 7), что наблюдалось на фоне низких значений SPEI и влажности корнеобитаемого слоя (ВКС) (см. рис. 3, б, в). Значимые корреляции ИП с параметрами влагообеспечения (SPEI и ВКС) возникли в конце 1990-х гг. Прирост когорты живых деревьев был связан с величиной

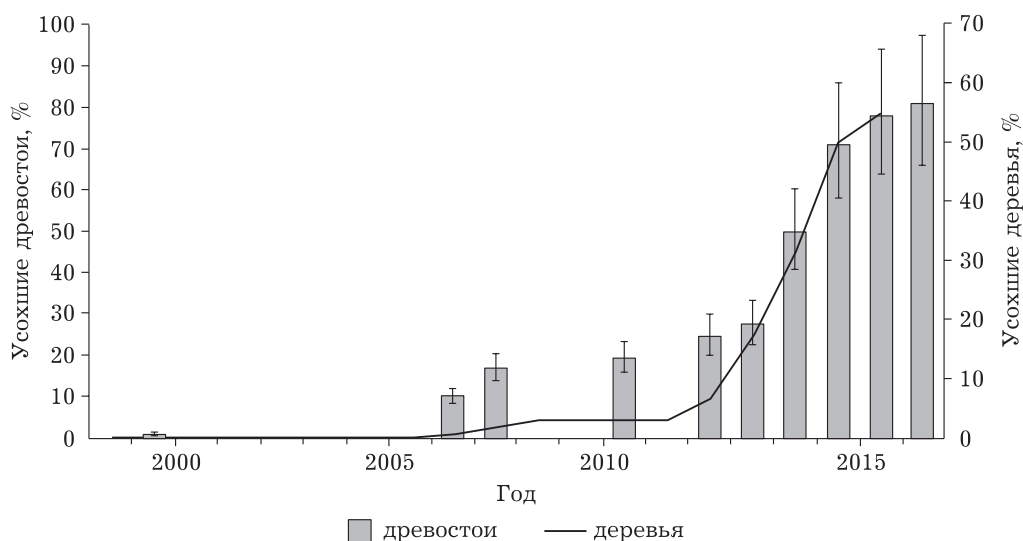


Рис. 2. Динамика усыхания пихтовых древостоев (данные космосъемки) и деревьев (данные дендрохронологии) пихты. Ошибки пропуска/включения показаны рисками

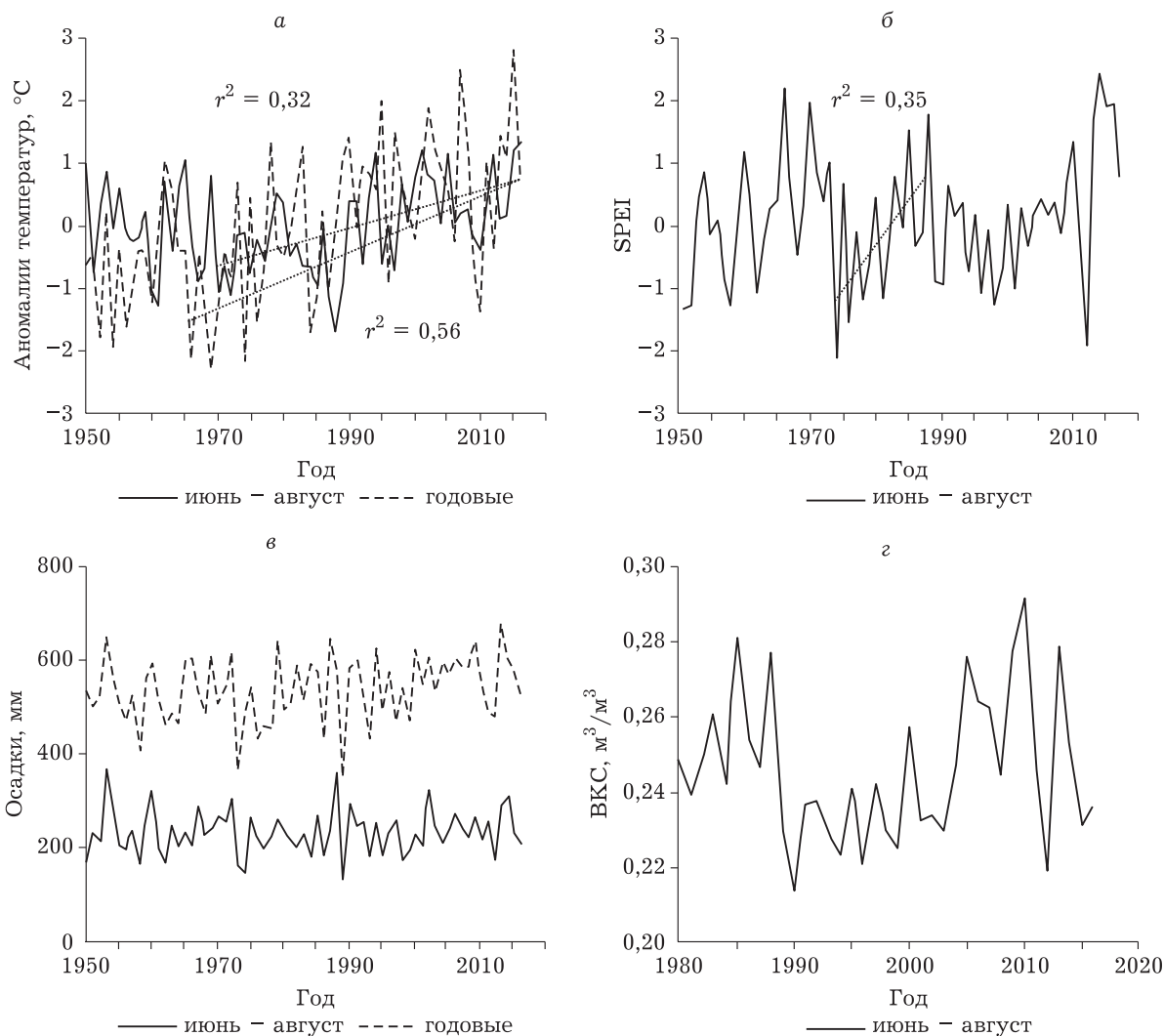


Рис. 3. Динамика температуры воздуха (а), индекса сухости SPEI (б; июнь – август), осадков (в) и влажности корнеобитаемого слоя (ВКС) (г; июнь – август). Минимумы на рис. (б), (в) соответствуют засухливым годам. Снижение SPEI индицирует возрастание засухливости. Тренды значимы при $p < 0,05$

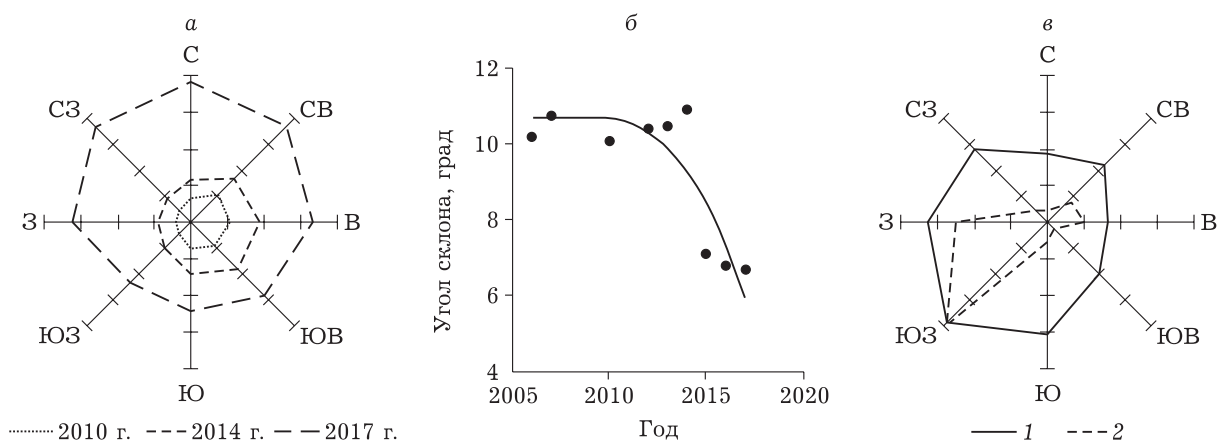


Рис. 4. Азимутальное распределение усохших древостоев в 2010, 2014 и 2017 гг. (а); зависимость площади усыхания древостоев от угла склона (б); азимутальное распределение осадков (1, май – сентябрь) и роза ветров (2, июнь – август) (в)

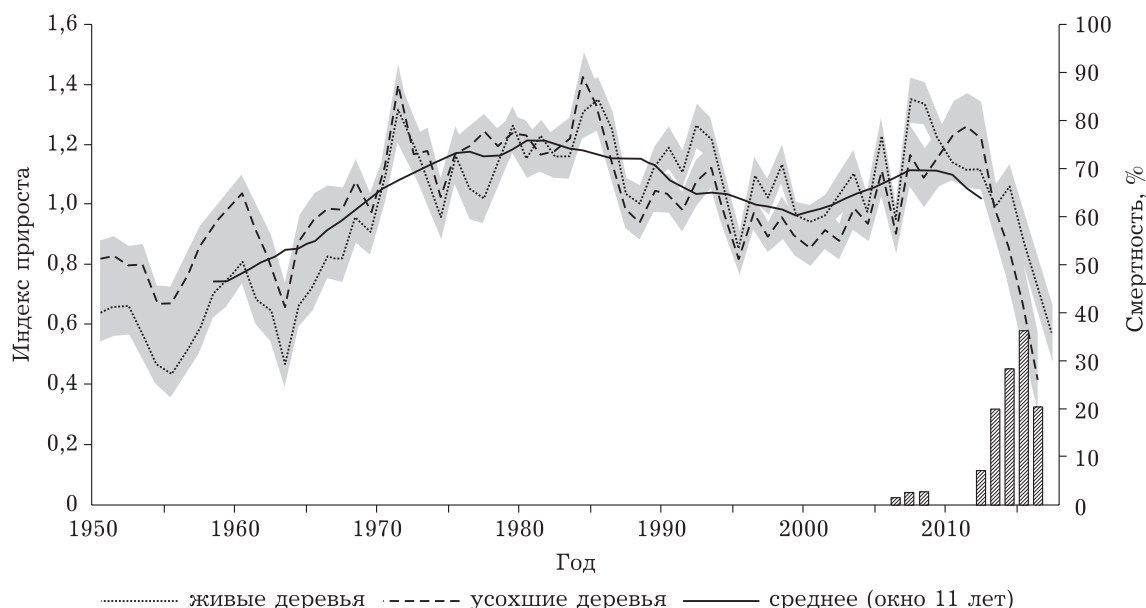


Рис. 5. Динамика индекса прироста когорт живых ($N = 80$) и усохших ($N = 86$) деревьев пихты. Смертность деревьев (процент погибших) указана столбцами. Доверительный интервал ($P > 95\%$) отмечен серым фоном

SPEI, тогда как ИП усохших деревьев зависел также от ВКС (см. рис. 6, 7).

Максимальные значения корреляции ИП с параметрами влагообеспечения наблюдались в 1997–2010 гг. с более тесной связью для когорты усыхающих деревьев (рис. 8). В период массового усыхания древостоев (после 2010 г.) корреляции ИП с климатическими переменными оказались незначимыми.

ОБСУЖДЕНИЕ

Массовое усыхание пихты в заповеднике “Столбы”, когда за короткий временной интервал погибло 2/3 древостоев, – феномен, ранее не наблюдавшийся ни на территории заповедника, ни в ареале пихты. Усыханию древостоев предшествовало снижение индекса радиального прироста (ИП) деревьев пихты, начавшееся в середине 1980-х гг. Депрессия ИП связана с повышением температуры воздуха в начале периода вегетации, что повлекло за собой водный стресс вследствие снижения влажности корнеобитаемого слоя (ВКС) и возрастания атмосферной засухливости (индекс сухости SPEI). Ранее, в фазе возрастания ИП (начиная с 1960-х гг.) повышение температуры воздуха в начале вегетации стимулировало увеличение ИП. Таким образом,

“точка перегиба” кривой прироста (середина 1980-х) связана с достижением температурой порогового значения, после которого стимулирование прироста температурой воздуха сменилось его угнетением через индуцированный возрастающей температурой водный стресс. Аналогичная траектория ИП (возрастание с последующей депрессией) отмечена и в других частях ареала пихты, а также у кедра (*Pinus sibirica*) и лиственницы (*Larix sibirica*, *L. dahurica*), произрастающих в условиях лимитирования по влаге, тогда как в зонах достаточного увлажнения депрессия ИП отсутствовала либо являлась слабо выраженной [Харук и др., 2018б; Kharuk et al., 2018b].

Зависимость ИП от параметров влагообеспечения (ВКС и SPEI) и, следовательно, водного стресса достигла максимума в первой декаде XXI в. (см. рис. 7, 8, б); в этот период отмечено появление уссурийского полиграфа (*Polygraphus proximus*), агрессивного ксилофага, ранее не наблюдавшегося в ареале пихты сибирской. На территории заповедника этот жук-короед впервые обнаружен в 2008 г. [Кнорре и др., 2015]. Наземные обследования показали, что усыхающие и усохшие деревья пихты оказались заселены либо отработаны этим насекомым; его атаки также зафиксированы на большинстве живых де-

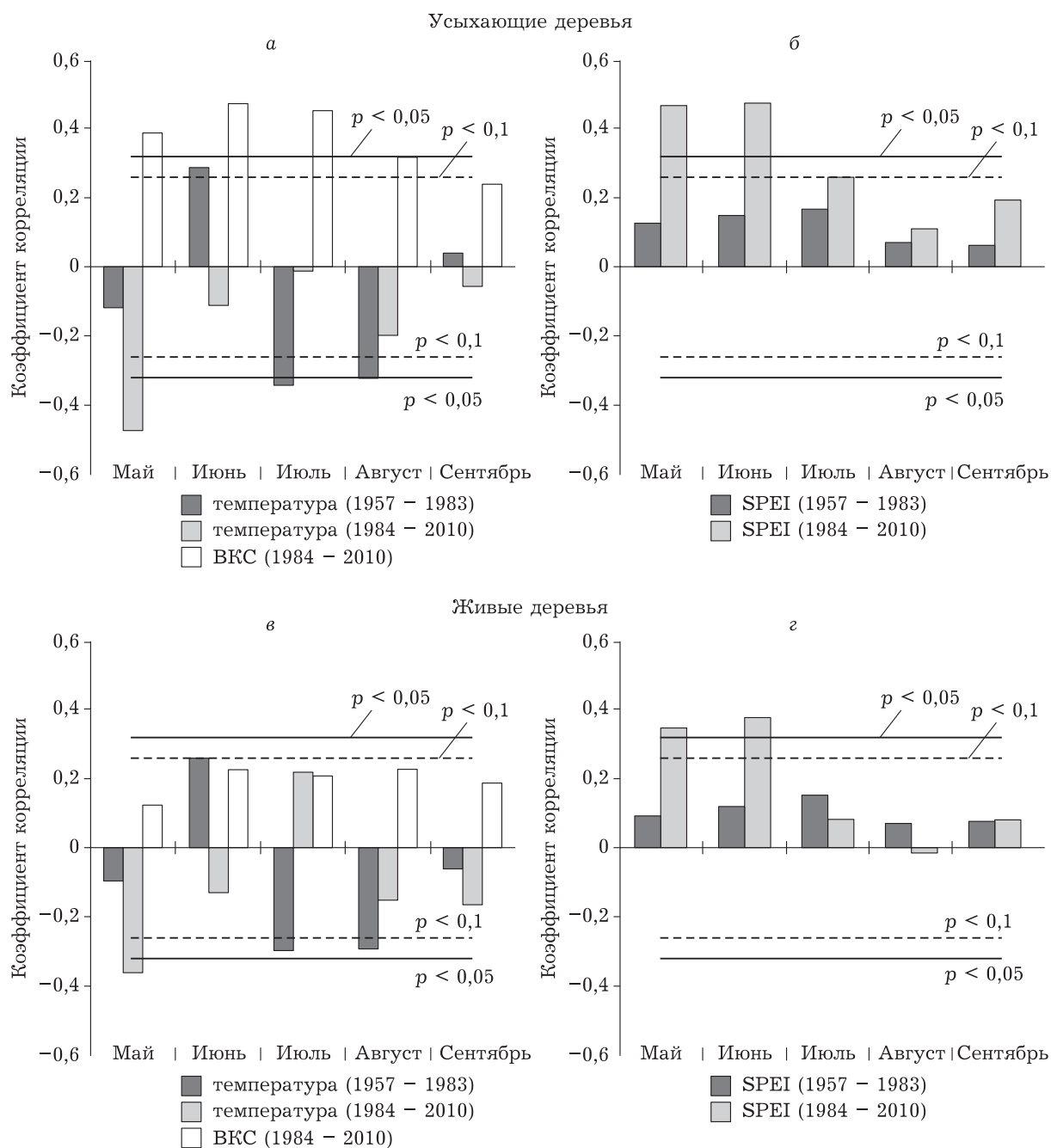


Рис. 6. Корреляции индекса прироста (ИП) когорт усохших и выживших деревьев с температурой воздуха (а, в), с индексом сухости SPEI (в, г) и с влажностью корнеобитаемого слоя (ВКС) (а, в). Временной интервал разбит на периоды возрастания и депрессии ИП (до и после 1984 г.)

ревяев. Известно, что при водном стрессе снижается синтез защитных веществ – фенолов и терпенов [Sangüesa-Barreda et al., 2015; Kolb et al., 2016]. Наряду с этим дефицит влажности влечет возрастание питательной ценности тканей растения для дендрофагов вследствие повышения концентрации растворимых углеводов [Liu et al., 2011]. Размножению на-

секомых-вредителей способствует также увеличение периода вегетации [Bark Beetles..., 2015], возросшее на территории заповедника (начиная с 1970-х гг.), на ~8 дней. Синергизм воздействий водного стресса и насекомых повлек усыхание древостоев, охватившее к 2017 г. 75 % площади пихтарников; наибольшие повреждения произошли в течение

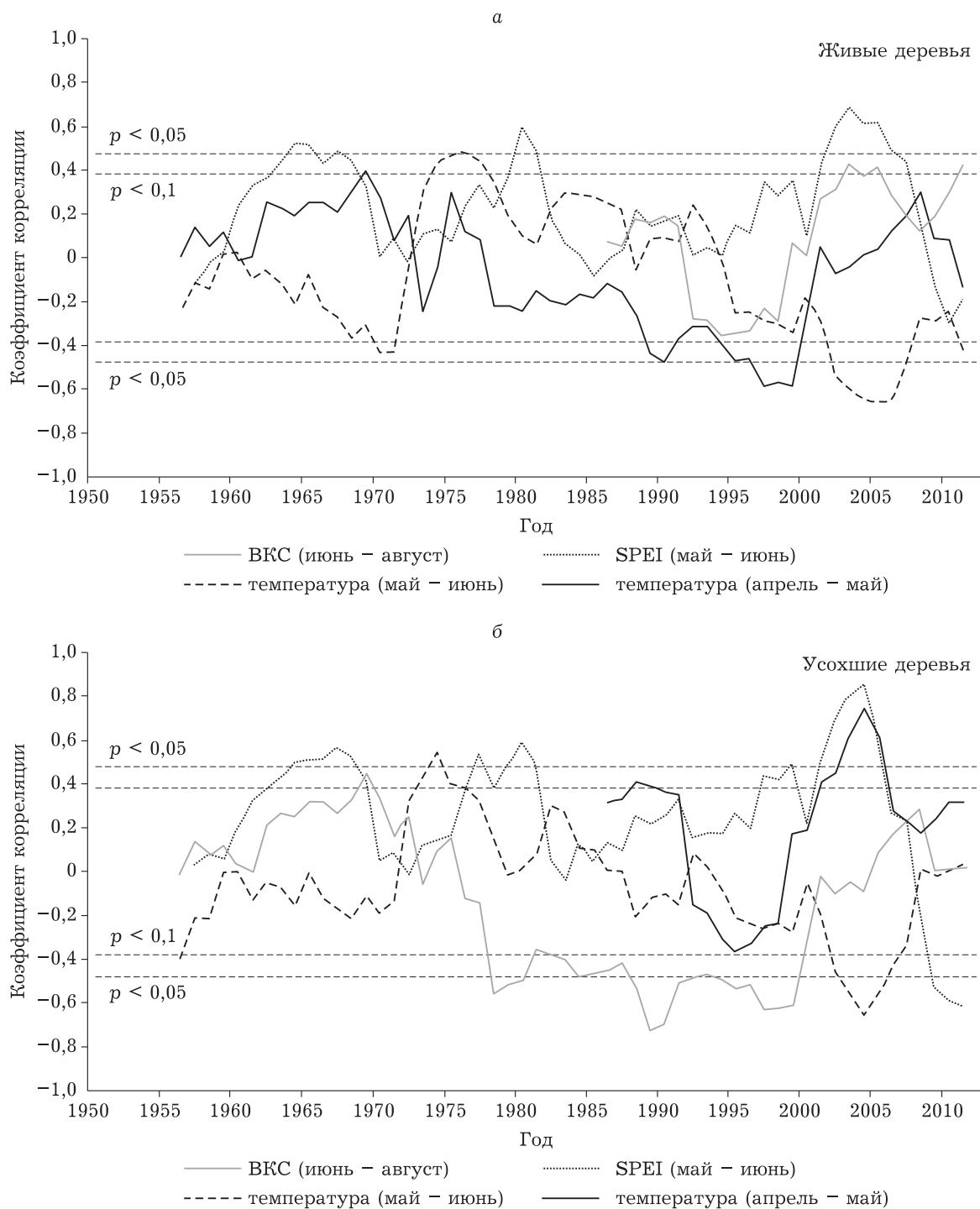


Рис. 7. Зависимость индекса прироста (скользящие коэффициенты корреляции, окно 13 лет) когорты усохших и выживших деревьев от температуры воздуха, индекса сухости SPEI и влажности корнеобитаемого слоя (ВКС)

всего трех лет (2014–2016 гг.). Резкое изменение статуса растения (с живого на погибшее) типично при воздействии насекомых-вредителей. Аналогичное явление наблюдалось в горах Сьерра-Невада (США), где площадь погибших

хвойных древостоев, предварительно ослабленных засухой, возросла на 40–50 % в течение 2015–2016 гг. [Pile et al., 2018].

Индекс прироста когорты усохших деревьев более чувствителен к климатическим пере-

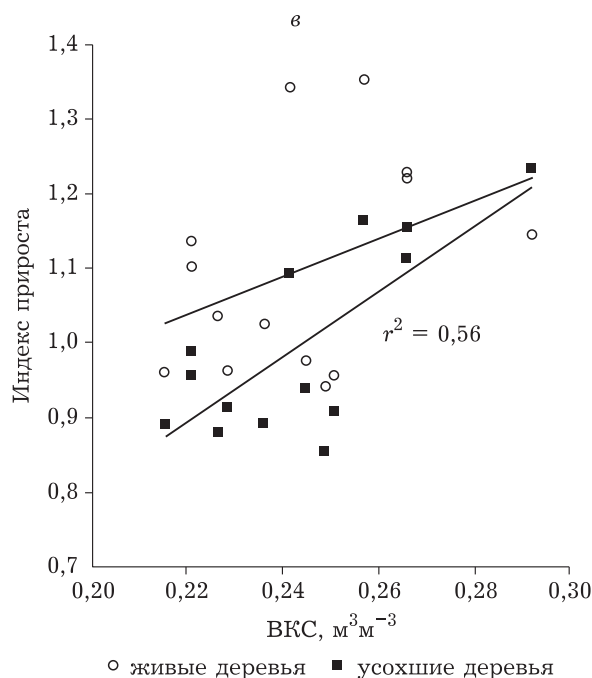
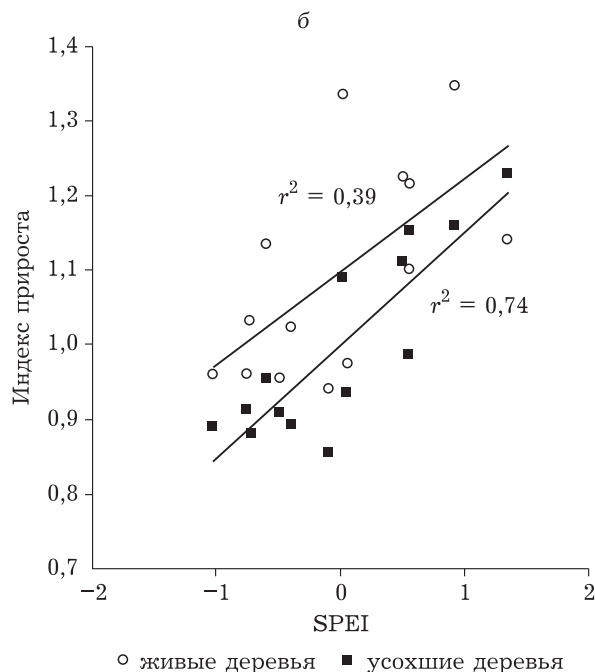
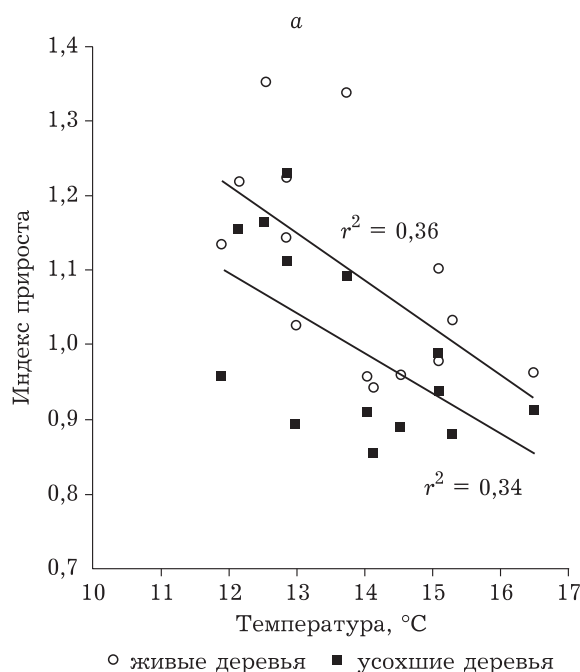


Рис. 8. Зависимость индекса прироста когорт усохших и живых деревьев от температуры воздуха (май – июнь) (а), индекса сухости SPEI (май – июнь) (б) и влажности корнеобитаемого слоя (ВКС, июнь – август) (в) за 1997–2010 гг. ($p < 0,05$). Уменьшение SPEI соответствует возрастанию засухливости

менным, чем у когорты живых деревьев (см. рис. 8). Эта предрасположенность к усыханию обусловлена микроусловиями произрастания, локализацией деревьев на элементах рельефа с наибольшим риском водного стресса. В начальной фазе усыхания гибель древостоев приурочена преимущественно к сравнительно крутым (10°) северо-восточным склонам, находящимся в дождевой тени, поскольку

осадками сопровождается чаще всего перенос воздушных масс с юго-западного направления (см. рис. 4, б, в). Зависимости площади усыхания древостоев от высоты над уровнем моря не выявлено, что обусловлено низкорельефом территории (< 800 м над ур. м.). Как показано ранее [Kharuk et al., 2018], усыхание темнохвойных в Алтае-Саянском регионе (включающем заповедник “Столбы”), наблюдается преимущественно в низкогорьях (< 1000 м), тогда как в верхнем высотном поясе происходит возрастание радиального прироста и сомкнутости темнохвойных древостоев. Стоит отметить, что непосредственной связи ИП с осадками не выявлено, что обусловлено как отсутствием значимых трендов осадков (см. рис. 2, в), так и усилением эвапотранспирации с возрастанием температуры воздуха (отображаемой индексом сухости SPEI).

Примечательно негативное воздействие температуры воздуха в мае на прирост пих-

ты. Аномальное повышение температуры воздуха ранней весной активирует фотосинтез и усиливает эвапотранспирацию, что происходит на фоне отсутствия подпитки влагой из почвы, и десикацию хвои. Как показывают наблюдения, в годы с аномально высокими весенними температурами происходит покраснение хвои пихты (преимущественно однолетней, имеющей сравнительно менее плотную кутикулу) на обширных территориях.

В период усыхания деревьев (см. рис. 5) наблюдается тесная связь ИП со смертностью деревьев пихты ($r = -0,79$). Это подтверждает возможность использования параметров прироста в качестве предикторов усыхания древесного растения [Cailleret et al., 2017]. Обращает на себя внимание отсутствие связи между ИП и климатическими переменными в фазе массовой гибели древостоев (после 2010 г.), что связано с доминирующим воздействием уссурийского полиграфа на жизненное состояние древесных растений.

В отличие от пихты, кедровые древостои не подверглись усыханию, хотя у части деревьев наблюдались признаки ослабления (смолотечение) и следы атак насекомых, преимущественно шестизубчатого короеда (*Ips sexdentatus* Boern). Несоответствия в резистентности между *Pinus sibirica* и *Abies sibirica*, видами, в равной степени влаголюбивыми, можно отнести к различиям в глубине корнеобитаемого слоя, а также в индексе листовой поверхности (ИЛП). Глубина корнеобитаемого слоя кедра (до 2–3 м на легких почвах) значительно превосходит таковую у пихты, корни которой локализованы в слое до 0,5 м. Точные значения ИЛП *Abies sibirica* и *Pinus sibirica*, важнейшего параметра водного баланса растения, в литературе отсутствуют, однако у аналогичных представителей древесной флоры Северной Америки – дугласии (*Pseudotsuga menziesii* Mirb.) и сосны Веймута (*Pinus strobus* L.) – величины ИЛП составляют 9,3 и 4,5 соответственно [Thomas et al., 2000; Guiterman et al., 2012]; указанные значения можно рассматривать как ориентировочные для ИЛП пихты и кедра.

Наряду с различиями в ИЛП и глубине корнеобитаемого слоя важно отметить исключительную агрессивность уссурийского полиграфа по сравнению с вредителями *Pinus sibirica*. Так, за период с момента об-

наружения *Polygraphus proximus* в начале 2000-х гг. усыхание пихты распространилось на территорию свыше 400 тыс. га. В другой части бореальной зоны – в лесах США синергизм засушливости климата и атак ксилофага *Dendroctonus ponderosae*, относящегося, как и *Polygraphus proximus*, к подсемейству короедов (Scolytinae), повлек катастрофическое по масштабам (~25 млн га) усыхание хвойных [Millar, Stephenson, 2015].

Возобновление пихты под пологом погибших древостоев в большинстве случаев благонадежное, без видимых признаков повреждения, что при благоприятных климатических условиях может позволить пихте восстановиться. Сохранность возобновления обусловлена, вероятно, буферной ролью верхнего полога; еще Г. Ф. Морозов [1926] указывал на сравнительно более высокую влажность воздуха под древесным пологом. Вместе с тем наиболее вероятные климатические сценарии прогнозируют усиление засушливости климата в подзоне южной тайги, что повлечет исчезновение пихты из южной части ее ареала. В этой связи примечательна близость траекторий ИП живых и усохших деревьев (см. рис. 5), указывающей на вероятность гибели и этой когорты деревьев в условиях прогнозируемого возрастания засушливости климата и частоты засух [Pachauri et al., 2014].

ВЫВОДЫ

1. Массовой гибели пихтарников предшествовало снижение индекса радиального прироста пихты с возрастанием его зависимости от влажности корнеобитаемого слоя и индекса сухости SPEI (атмосферная засуха).

2. Усыхание пихты началось в 2000-х гг., когда ослабленные водным стрессом пихтарники подверглись атаке уссурийского полиграфа (*Polygraphus proximus* Blandford). В начальной фазе усыхания погибшие древостои локализовались преимущественно на элементах рельефа с наибольшей вероятностью водного стресса (крутые склоны, расположенные в “дождевой тени”). К 2017 г. усыхание распространилось на всю территорию пихтарников, что привело к гибели ~75 % древостоев. Выжившие деревья произрастали в условиях более высокой, по сравнению с усохшими, влажности корнеобитаемой зоны.

3. В период усыхания наблюдалась тесная связь ИП со смертностью деревьев пихты. Близость траекторий ИП усохших и живых деревьев указывает на вероятность гибели “выживших” деревьев в условиях прогнозируемого усиления засушливости климата.

4. Снижение ИП и усыхание *Abies sibirica* в заповеднике “Столбы” представляют часть феномена массового усыхания древостоев пихты в подзоне южной тайги, наблюдаемого в XXI в. Начало процесса спровоцировано возрастанием засушливости климата и частоты засух. Ослабление пихтарников водным стрессом индуцировало вспышку массового размножения *Polygraphus proximus* как в пихтарниках на территории заповедника “Столбы”, так и в целом в южной части ареала пихты.

Работа поддержана грантами РФФИ № 18-45-240003 и 18-05-00432. Дендрохронологический и дендроклиматический анализ выполнен при поддержке гранта РНФ № 17-74-10113.

ЛИТЕРАТУРА

- Акулов Е. Н., Мандельштам М. Ю. О новых находках короедов (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) на юге Красноярского края и в Республике Хакасия // Экологические и экономические последствия инвазий дендрофильных насекомых: мат.-лы Всерос. конф., Красноярск, 25–27 сент. 2012 г. Красноярск, 2012. С. 123–128.
- Кнорре А. А., Разнобарский В. Г., Вагнорус П. А., Шайдуров Р. Л., Лесников Е. М., Астапенко С. А., Акулов Е. Н. Угроза исчезновения пихтовых древостоев в заповеднике “Столбы” в результате инвазии полиграфа уссурийского (*Polygraphus proximus* Blandf.) // Тр. гос. заповедника “Столбы”. 2015. Вып. 20. С. 211–222.
- Кривец С. А., Керчев И. А., Бисирова Э. М., Петько В. М., Баранчиков Ю. Н. Распространение уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) в Сибири // Изв. СПб. лесотехн. акад. 2015. Вып. 211. С. 190–211.
- Криволицкая Г. О. Эколого-географическая характеристика фауны короедов (Coleoptera, Scolytidae) Северной Азии // Энтомол. обозрение. 1983. Т. 62, № 2. С. 287–301.
- Морозов Г. Ф. Учение о лесе. Л.: Госиздат, 1926. 368 с.
- Проект организации и ведения лесного хозяйства. Государственный природный заповедник “Столбы”. Красноярск, 2007.
- Сазонов А. А., Кухта В. Н., Блинцов А. И. и др. Проблема массового усыхания ельников Беларуси и пути ее решения // Лесное и охотничье хозяйство: науч., производ.-практ. журн. для работников лесной отрасли. Минск, 2013. № 7. С. 10–15.
- Тропина Е. Ф. История почвенных исследований в заповеднике “Столбы” // Тр. гос. заповедника “Столбы”. 2015. Вып. 20. С. 69–98.
- Харук В. И., Им С. Т., Петров И. А., Ягунов М. Н. Усыхание темнохвойных древостоев Прибайкалья // Сиб. экол. журн. 2016а. № 5. С. 750–760 [Kharuk V. I., Im S. T., Petrov I. A., Yagunov M. N. Decline of dark coniferous stands in Baikal Region // Contemporary Problems of Ecology. 2016. Vol. 9, N 5. P. 617–625].
- Харук В. И., Им С. Т., Двинская М. Л. Усыхание ели (*Picea abies*) в лесах Беларуси // Экология. 2016б. № 3, С. 189–196 [Kharuk V. I., Im S. T., Dvinskaya M. L. Decline of spruce (*Picea abies*) in forests of Belarus // Rus. Journal. Ecol. 2016. Vol. 47, N 3. P. 241–248].
- Харук В. И., Им С. Т., Ягунов М. Н. Миграция северной границы распространения сибирского шелкопряда // Сиб. экол. журн. 2018а. № 1. С. 32–44 [Kharuk V. I., Im S. T., Yagunov M. N. Migration of the Northern Boundary of the Siberian Silkmouth Habitat // Contemporary Problems of Ecology. 2018. Vol. 11, N 1. P. 26–34].
- Харук В. И., Петров И. А., Двинская М. Л., Им С. Т., Шушпанов А. С. Сравнительная реакция прироста лиственницы (*Larix sibirica* Ledeb.) на изменения климата в лесостепи и высокогорьях Южной Сибири // Сиб. экол. журн. 2018б. Т. 25, № 4. С. 438–448. DOI: 10.15372/SEJ20180405 [Kharuk V. I., Petrov I. A., Dvinskaya M. L., Im S. T., Shushpanov A. S. Comparative Reaction of Larch (*Larix sibirica* Ledeb.) Radial Increment on Climate Change in the Forest Steppe and Highlands of Southern Siberia // Contemporary Problems of Ecology. 2018. Vol. 11, N 4. P. 388–395].
- Чилахсаева Е. А. Первая находка *Polygraphus proximus* Blandford, 1894 (Coleoptera, Scolytidae) в Московской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2008. Вып. 113, № 6. С. 39–42.
- Anderegg L. D. L., Anderegg W. R. L., Berry J. A. Tree physiology review: Not all droughts are created equal: Translating meteorological drought into woody plant mortality // Tree Physiol. 2013. Vol. 33, N 7. P. 701–712.
- Bark Beetles. Biology and Ecology of Native and Invasive Species / eds. F. E. Vega, R. W. Hofstetter: Elsevier, 2015. 620 p.
- Cailleret M. et al. A global synthesis of radial growth patterns preceding tree mortality // Global Change Biol. 2017. Vol. 23. P. 1675–1690. DOI: 10.1111/gcb.13535.
- Gu Y., Brown J. F., Verdin J. P., Wardlow B. A five-year analysis of MODIS NDVI and NDWI for grassland drought assessment over the Central Great Plains of the United States // Geophys. Res. Lett. 2007. Vol. 34, N 6: L06407.
- Guiterman C., Seymour R. S., Weiskittel A. R. Long-term thinning effects on the leaf area of *Pinus strobus* L. as estimated from litterfall and individual-tree allometric models // Forest Sci. 2012. Vol. 58, N 1. P. 85–93. DOI: 10.5849/forsci.10-002.
- Holmes R. L. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement // Tree-Ring Bull. 1983. Vol. 44. P. 69–75.
- IPCC, 2014: Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, R. K. Pachauri, L. A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 151 p.
- Kharuk V. I., Im S. T., Oskorbin P. A., Petrov I. A., Ranson K. J. Siberian Pine Decline and Mortality in Southern Siberian Mountains // Forest Ecol. Manag. 2013. Vol. 310. P. 312–320.

- Kharuk V. I., Im S. T., Petrov I. A. Warming hiatus and evergreen conifers in Altay-Sayan Region, Siberia / J. Mountain Sci. 2018a. Vol. 15, N 12. P. 2579–2589. DOI: 10.1007/s11629-018-5071-610.1007/s11629-016-4286-7.
- Kharuk V. I., Im S. T., Petrov I. A., Dvinskaya M. L., Fedotova E. V., Ranson K. J. Fir decline and mortality in the Southern Siberian Mountains // Regional Environ. Change. 2017. Vol. 17, N 3. P. 803–812. DOI: 10.1007/s10113-016-1073-5.
- Kharuk V. I., Ranson K. J., Petrov I. A., Dvinskaya M. L., Im S. T., Golyukov A. S. Larch (*Larix dahurica* Turcz) Growth Response to Climate Change in the Siberian Permafrost Zone // Regional Environ. Change. 2018b. Vol. 19, N 1. P. 233–243. DOI: 10.1007/s10113-18-1401-z. DOI: 10.1007/s10113-18-1401-z
- Kolb T. E., Fettig C. J., Ayres M. P., Bentz B. J., Hicke J. A., Mathiasen R., Stewart J. E., Weed A. S. Observed and anticipated impacts of drought on forests insects and diseases in the United States // Forest. Ecol. Manag. 2016. Vol. 380. P. 321–324. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2016.04.051>.
- Liu C., Liu Y., Guo K., Fan D., Li G., Zheng Y., Yu L., Yang R. Effect of drought on pigments, osmotic adjustment and antioxidant enzymes in six woody plant species in karst habitats of southwestern China // Environ. Experim. Bot. 2011. Vol. 71. P. 174–183.
- Logan J. A., Regniere J., Powell J. A. Assessing the impacts of global warming on forest pest dynamics // Front. Ecol. Environ. 2003. Vol. 1. P. 130–137.
- Martínez-Vilalta J., Lloret F., Breshears D. D. Drought-induced forest decline: causes, scope and implications // Biol. Lett. 2012. Vol. 8, N 5. P. 689–691.
- Millar C. I., Stephenson N. L. Temperate forest health in an era of emerging megadisturbance // Science. 2015. Vol. 349, N 6250. P. 823–826. DOI:10.1126/science.aaa9933.
- Pile L. S., Marc D. M., Rojas R., Roe O. Characterizing tree mortality after extreme drought and insect outbreaks in the southern Sierra Nevada // Proc. the 19th biennial southern silvicultural research conference. 2018. P. 89–96.
- Raffa K. F., Aukema B. H., Bentz B. J. et al. Cross-scale drivers of natural disturbances prone to anthropogenic amplification: The dynamics of bark beetle eruptions // Bioscience. 2008. Vol. 58. P. 501–517.
- Riano D., Chuvieco E., Salas J., Aguado I. Assessment of different topographic corrections in Landsat-TM data for mapping vegetation types // IEEE Trans. Geosci. Remote Sens. 2003. Vol. 41. P. 1056–1061.
- Rinn F. TSAP V 3.6 Reference manual: Computer program for tree-ring analysis and presentation // Germany: Heidelberg, 1996. 263 p.
- Sangüesa-Barreda G., Linares J. C., Camarero J. J. Reduced growth sensitivity to climate in bark-beetle infested Aleppo pines: Connecting climatic and biotic drivers of forest dieback // Forest Ecol. Management. 2015. Vol. 357. P. 126–137.
- Speer J. H. Fundamentals of Tree-Ring Research. University of Arizona Press. 2010. 509 p.
- Thomas S. C., Winner W. E. Leaf area index of an old-growth Douglas-fir forest estimated from direct structural measurements in the canopy // Can. J. For. Res. 2000. Vol. 30. P. 1922–1930.
- Vicente-Serrano S. M., Beguería S., López-Moreno J. I. A Multiscalar Drought index sensitive to global warming. The standardized precipitation evapotranspiration index // J. Climate. 2010. Vol. 23. P. 1696–1718.
- Yousefpour R., Hanewinkel M., Le Moguédec G. Evaluating the suitability of management strategies of pure Norway spruce forests in the black forest area of Southwest Germany for adaptation to or mitigation of climate change // Environ. Management. 2010. Vol. 45, N 2. P. 387.

Fir (*Abies sibirica* Ledeb.) mortality in mountain forests of Eastern Sayan Ridge, Siberia

V. I. KHARUK^{1,2}, A. S. SHUSHPANOV^{1, 3}, I. A. PETROV¹, D. A. DEMIDKO¹, S. T. IM^{1, 2, 3}, A. A. KNORRE^{2, 4}

¹V. N. Sukachev Institute of Forest of SB RAS
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok, 50/28
E-mail: viharuk@ksc.krasn.ru

²Siberian Federal University
60041, Krasnoyarsk, Svobodny ave., 79

³Reshetnev Siberian State University of Science and Technology
60037, Krasnoyarsk, Krasnoyarsky Rabochy ave., 31

⁴“Stolby” State Nature Reserve
660006, Krasnoyarsk, Kar’yernaja str., 26a

The radial increment of *Abies sibirica* Ledeb. and the decline dynamics of fir stands in the mountain forests of the Eastern Sayan (“Stolby” State Nature Reserve) were analyzed. The unprecedented declining of fir stands was caused by water stress caused by an increase in air temperature, in synergy with the impact of

the *Polygraphus proximus* Blandford. This xylophage was not previously observed in the *Abies sibirica* range.

In the initial phase of climate warming, an increase in radial increment was observed, which was replaced by a depression in 1985–2017. The declining of fir trees was preceded by an increase in the relationship between growth index and SPEI, also between growth index and root zone moisture content. At the same time, growth index of the declining cohort was more closely associated with root zone moisture content ($r^2 = 0.56$) and SPEI ($r^2 = 0.74$) than growth index of the surviving cohort ($r^2 = 0.15$ and $r^2 = 0.39$, respectively).

Fir declining began in the 2000s, when *Abies sibirica* trees, weakened by water stress, were attacked by *Polygraphus proximus* Blandford. During this period, dead stands were localized mainly on the relief elements with the highest probability of water stress (steep slopes located in “rain shadow”). By 2017, the declining spread throughout the entire territory of fir stands, which led to the mortality of ~75 % of fir stands. During the period of tree declining, a close relationship was observed between growth index and fir mortality ($r = -0.79$). The surviving trees grew in conditions of a higher humidity of root zone (compared to declining trees). Noteworthy is the proximity of growth index trajectories of cohorts of declining and surviving trees, which indicates the probability of mortality of surviving trees in the context of a predicted climate aridity increase.

Key words: tree mortality, coniferous decline, climate change, pest attacks, bark beetles, *Polygraphus proximus*, drought, *Abies sibirica*, Siberian fir.