

УДК 574.2+674.06

ВЛИЯНИЕ КЛИМАТИЧЕСКИХ И АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ НА ПРОДУКТИВНОСТЬ ДРЕВОСТОЕВ В ЭКОТОНЕ СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЫ ЛЕСА НА ПОЛУОСТРОВЕ ЯМАЛ

© 2024 г. Н. М. Дэви^a, В. А. Бессонова^{a, b, *}, В. В. Кукарских^a, Р. М. Хантемиров^a

^a Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

^b Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина, Россия 620002

Екатеринбург, ул. Мира, 19

*e-mail: bessonova-varechka@mail.ru

Поступила в редакцию 07.12.2023 г.

После доработки 19.04.2024 г.

Принята к публикации 27.04.2024 г.

Проанализированы данные о времени появления и гибели, а также о продуктивности около 1000 деревьев лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) и ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) на 12 пробных площадях, заложенных в экотоне северной границы леса в долине р. Хадыта-Яха на полуострове Ямал. За последние 140 лет в пределах изучаемого экотона произошло резкое увеличение запасов и годичного прироста стволовой фитомассы древесных растений. С 1970 г. средний ежегодный прирост фитомассы увеличился в 1.2–39 раз, чему способствовал рост средней температуры воздуха июня–июля на 0.9°C. Однако на участках смешанных редколесий, подвергавшихся периодическим рубкам, это влияние незначимо.

Ключевые слова: лиственница сибирская, ель сибирская, экотон северной границы древесной растительности, продуктивность древостоев, изменения климата, антропогенный фактор, полуостров Ямал

DOI: 10.31857/S0367059724040032 EDN: BJGQLA

Изменения климата, наблюдаемые в течение последнего столетия [1], оказывают значительное влияние на биологическое разнообразие и продуктивность растительных сообществ по всему миру [2, 3]. Самые заметные изменения происходят в таких переходных зонах экосистем, как верхняя и северная границы леса [4, 5]. В данных экотонах наблюдаются быстрое вытеснение и модификация тундровой растительности [6–8] за счет увеличения площади и продуктивности лесотундровых экосистем [2, 9–11]. Поскольку деревья как эдификаторы среды способны существенно изменять состав и структуру почвы, а также оказывать большое влияние на состав и продуктивность растительных сообществ, в которых они произрастают, экспансия деревьев в тундровые сообщества, вероятно, будет иметь серьезные последствия для различных экосистемных процессов [12–15].

Для большинства арктических регионов показано значительное увеличение густоты и продуктивности сообществ с преобладанием древесной растительности [16]. Основными факторами, влияющими на процессы трансформации переходной зоны лес–тундра, являются гидротермические

условия вегетационного периода, а также периода покоя [15, 17, 18]. Помимо климата, одним из факторов, влияющим на экспансию древесной растительности, может выступать прямое или косвенное воздействие человека на рассматриваемые экосистемы. Существенными негативными факторами антропогенного характера считаются рубки [14], пожары [19], выпас домашних животных [20, 21] и промышленное загрязнение [22, 23]. При этом практически отсутствуют работы по количественной оценке антропогенного влияния на продуктивность лесотундровых древостоев.

Цель данного исследования – оценка текущих запасов и динамики среднего годичного прироста стволовой фитомассы в различных типах лесотундровых древостоев и анализ влияния климатических и антропогенных факторов, которые определяют динамику продукционных процессов на границе распространения древесной растительности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Закладку пробных площадей и сбор дендрохронологических образцов для оценки годичного

прироста фитомассы древостоев осуществляли в 2015 г. в долине р. Хадыта-Яха в экотоне северной границы леса в южной части полуострова Ямал (рис. 1). Здесь лесная растительность приурочена к долинам рек, текущих с севера на юг.

Пробные площади закладывали в четырех типах древостоя, которые выделены согласно методике, предложенной С.Г. Шиятовым [24]. Участки заложены в тундре с одиночными деревьями (среднее расстояние между деревьями 20–50 м, средняя высота деревьев ≤ 2 м), в зоне северной границы лиственничных редколесий, зоне северной границы смешанных елово-лиственничных редколесий (расстояние между деревьями в обоих случаях составляло от 7 до 20 м) и зоне сомкнутых лесов (расстояние < 7 м). В зоне редколесий и лесов заложено 11 пробных площадей размером 25×25 м и одна пробная площадь размером 4000 м^2 в тундре с одиночными деревьями (см. табл. 1).

На каждой пробной площади проведено общее геоботаническое описание. Типичная растительность на площадках представлена кустарниками и кустарничками (*Betula nana*, *Vaccinium* spp., *Empetrum nigrum*), мхами (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Sphagnum* spp.), лишайниками (*Cladonia* spp. и *Flavocetraria* spp.) и травами (*Avenella*

flexuosa, *Nardus stricta*). Для оценки текущего состояния и реконструкции структуры древостоев в разные периоды XIX–XX вв. положение каждой живой особи (деревьев и элементов подроста) на пробной площади зафиксировано при помощи GPS-приемника (Garmin Oregon 650).

Также закартированы все находящиеся на пробных площадях древесные остатки. Поскольку вдоль реки проходят пути сезонной кочевки местного населения, некоторые погибшие стволы и сохранившиеся пни имели отчетливые следы рубки, информацию о которых фиксировали отдельно. В пределах границы леса на Ямале структура годичных колец в большинстве случаев нарушается только через 60–70 лет после гибели дерева [25]. Следовательно, оценивать динамику появления и отпада древесных растений в этом районе можно за продолжительное время.

Всего закартировано и описано 942 особи двух древесных видов – лиственницы сибирской и ели сибирской. У каждой особи измерены высота ствола, диаметры ствола у основания и на высоте 1.3 м, а также проекции кроны в двух направлениях. Деревья высотой более 5 м оценивали с помощью цифрового дальномера (TruPulse 200B, точность измерения 0.3 м), а для низких деревьев

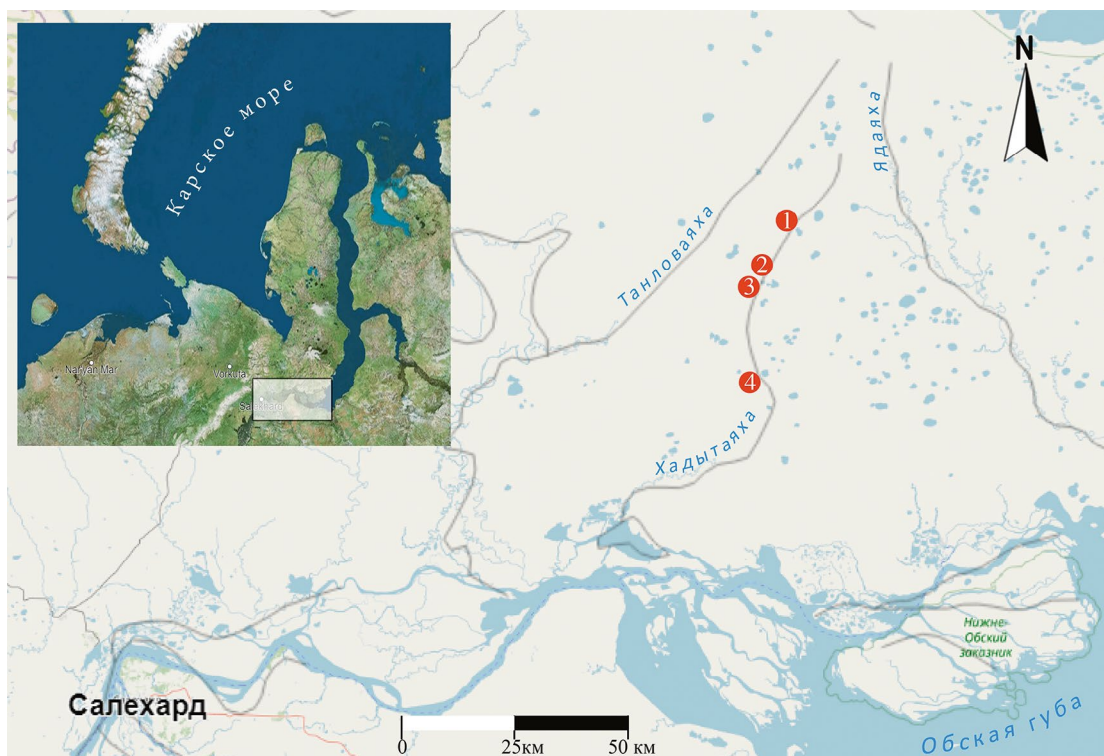


Рис. 1. Карта района исследований с расположением пробных площадей: 1 – тундра с одиночными деревьями; 2 – северная граница лиственничных редколесий; 3 – северная граница смешанных редколесий; 4 – северная граница сомкнутых лесов.

использовали телескопическую линейку (точность измерения 0.05 м). Периметр ствола и проекции кроны измеряли с помощью измерительной ленты (точность измерения 0.5 см). Измерение глубины сезонно-талого слоя проведено мерзлотным шупом в 10–25-кратной повторности в каждом типе древостоя (табл. 1).

Для определения календарного времени появления деревьев каждая особь с диаметром ствола более 2–3 см была пробурена при помощи 5-миллиметрового возрастного бурава (Haglöf, Швеция) на высоте до 0.1 м от поверхности земли. Более мелкие особи, а также остатки погибших деревьев спиливали на уровне земли при помощи бензопилы.

Диски и керны, предварительно наклеенные на деревянные подложки, были зачищены лезвиями бритвы и забелены зубным порошком, чтобы увеличить контрастность границ древесных колец. Диски и керны измеряли в соответствии со стандартными дендрохронологическими методиками [26, 27], ширину годовичных колец — с помощью полуавтоматического измерительного комплекса Lintab 5 (LINTAB, F. Rinn SA, Гейдельберг, Германия), состоящего из бинокулярного микроскопа и движущегося измерительного столика, соединенного с персональным компьютером. Измерения проведены с точностью до 0.01 мм.

Все образцы измерены и визуально перекрестно датированы в программе TSAP. Качество датировки проверено с помощью программы COFESNA [28] путем сопоставления индивидуальных хронологий с региональной древесно-кольцевой хронологией [29].

Реконструкция исторических диаметров стволов произведена на основании измерений годовичных колец деревьев с учетом геометрических соотношений различных радиусов и возможного эксцентриситета [30].

Запасы фитомассы древесного яруса рассчитывали на основе аллометрических зависимостей между диаметром у основания ствола и весом абсолютно сухого вещества в биомассе стволов [11]. Расчет производили отдельно для каждой особи, затем полученные данные суммировали для каждой пробной площади и вычисляли среднее значение для каждого типа древостоя. Для самого северного участка использовали средние значения для всех деревьев на единственной пробной площади.

Стандартизация индивидуальных хронологий для оценки темпов изменения среднего радиального прироста проведена методом “региональной кривой” [31, 32]. Данный метод позволяет сохранять долгопериодические тенденции прироста и широко используется для выявления трендов в изменении средней ширины годовичных колец во времени [29, 33, 34].

Оценка силы связи между продуктивностью древостоев, средними индексами радиального прироста деревьев и климатическими переменными проведена методом ранговой корреляции Спирмена.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Структура и динамика древостоев. Самые северные древостои в тундре с одиночными деревьями

Таблица 1. Характеристика различных типов древостоя

Характеристика	Тундра с одиночными деревьями	Северная граница		
		лиственных редколесий	смешанных редколесий	сомкнутых лесов
Количество пробных площадей	1	2	4	5
Исследованная площадь, га	0.4	0.125	0.250	0.313
Густота древостоя, стволов/га	159	2976	1408	634
Соотношение пород <i>Larix</i> / <i>Picea</i> , %	100/0	100/0	24/76	95/5
Процент погибших стволов/ из них со следами рубки	3/3	16/10	9/4	30/13
Глубина сезонно-талого слоя (среднее $\pm$ SE), м	0.83 $\pm$ 0.04	0.74 $\pm$ 0.04	0.89 $\pm$ 0.04	0.97 $\pm$ 0.07

и в зоне редколесий сформированы лиственницей. Самые северные ели произрастают на 15 км южнее, в зоне северной границы смешанных редколесий, где являются преобладающим видом (до 76% от общего состава древостоя).

В тундре с одиночными деревьями и в лиственничных редколесьях отмечено большое количество многоствольных куртин лиственницы (33 и 57% от общего количества деревьев соответственно). Это связано с крайне суровыми условиями окружающей среды в пограничных с тундрой местобитаниях и необходимостью древесных растений к ним адаптироваться [35, 36].

Подробный анализ состава, возрастной и морфологической структуры древостоев, приведенный в работе В.А. Бессоновой с соавт. [37], показывал, что на северной границе леса в пределах речной долины Хадыта-Яха происходят активное возобновление и расселение древесной растительности на участках, занятых до середины XIX в. тундровыми сообществами. Динамические процессы наиболее выражены в зоне редколесий, где с середины XX в. произошло резкое увеличение густоты древостоев.

Запасы и прирост стволовой фитомассы. На основании данных полного перечета особей на пробных площадях и анализа ширины годичных колец были вычислены запасы фитомассы древесного яруса на единицу площади для нескольких временных срезов (1900, 1950, 2000 и 2014 гг.) (табл. 2).

Наблюдается закономерное увеличение текущих запасов фитомассы от тундры с одиночными

деревьями к сомкнутому лесу. Несмотря на то, что в тундре с одиночными деревьями текущие запасы и средний годичный прирост фитомассы являются наименьшими из всех исследованных древостоев, за последние 50 лет запасы надземной фитомассы здесь увеличились в 22.4 раза. Для северной границы лиственничных редколесий также характерен более чем 20-кратный рост запасов фитомассы с 1970-х г. В то же время для северной границы смешанных редколесий и сомкнутых лесов, несмотря на высокий ежегодный прирост фитомассы, общие запасы надземной фитомассы выросли за 50 лет всего в 1.4–2.4 раза.

Антропогенное влияние на продуктивность древостоев. Изменения среднего годичного прироста деревьев и появление новых особей в древостоях считаются индикаторами роста темпов годичной продукции. Однако не менее важный процесс, влияющий на продуктивность древостоев, – отпад стволов [38, 39]. Годичные величины продукции в ненарушенных древостоях всегда больше нуля, даже в самые климатически неблагоприятные годы. Естественный отпад стволов может снижать ежегодный прирост фитомассы, но годичная продукция все равно будет иметь положительное значение [40]. Отрицательные значения годичного прироста биомассы древостоя возможны только при катастрофическом или антропогенном воздействии. В пределах исследованного нами экотона подобного рода события отмечались на участках чистых и смешанных редколесий, а также на северной границе сомкнутых лесов: в чистых лиственничных редколесьях – в 1924, 1936, 1945, 1955, 1957, 1958, 1961, 1991 и 1997 гг.; в смешанных

Таблица 2. Запасы надземной фитомассы и динамика продукции фитомассы в исследуемых типах древостоя

Год	Запас надземной фитомассы, т/га			
	Тундра с одиночными деревьями	Северная граница		
		лиственничных редколесий	смешанных редколесий	сомкнутых лесов
1900	0.005	0.002	1.136	0.494
1950	0.016	0.060	2.614	2.505
2000	0.571	2.329	3.353	7.474
2014	1.266	4.864	3.566	9.503
Период	Средний ежегодный прирост фитомассы, т/га в год			
1900–2014 гг.	0.011	0.042	0.021	0.078
1900–1970 гг.	0.001	0.003	0.020	0.049
1970–2014 гг.	0.027	0.103	0.024	0.124
Увеличение запаса надземной фитомассы с 1970 г. по 2014 г., раз	22.4	21.7	1.4	2.4

редколесьях — в 1884, 1891, 1905, 1948, 1966, 1968, 1974, 2001, 2003 и 2005 гг.; на северной границе сомкнутых лесов — в 1956, 1999, 2002, 2003, 2004, 2009 и 2014 гг. (рис. 2).

Почти полное отсутствие совпадений в годах наблюдаемого явления в различных типах древостоя свидетельствует о его локальном характере. Дендрохронологические датировки остатков погибших деревьев и анализ дневниковых записей показали, что большая их часть может являться результатом массовых рубок в данные годы (см. рис. 2). Следует отметить, что исследуемые участки находятся на пути сезонного прогона северного оленя, и местное население использует древесину лиственницы и ели в хозяйственных целях [41].

Поскольку процесс изъятия стволов из древостоя (рубки) можно отнести к негативным факторам, влияющим на накопление фитомассы, мы попытались оценить его влияние на связь между ежегодным приростом фитомассы и основной

переменной, определяющей ее накопление, — климатом, а также индикаторами ее изменения — средним годичным радиальным приростом деревьев и изменением густоты древостоев.

Динамика климата и радиального прироста. Согласно данным метеостанции г. Салехарда, в районе исследования за последние 140 лет средняя температура воздуха в июне—июле увеличилась на 3.3 °С, количество осадков — на 24 мм (с 96 до 120 мм) (рис. 3). Повышение средней температуры воздуха летних месяцев при достаточном количестве осадков положительно влияет на интенсивность физиологических процессов в древесных растениях и, как следствие, продвижение границы леса на север [5, 9, 42], а также приводит к значительному приросту биомассы [10, 11, 43].

Во всех типах древостоя наблюдается увеличение ширины радиального прироста деревьев (рис. 4) и, как следствие, ежегодного прироста фитомассы. Для лиственницы сибирской тенденция к росту

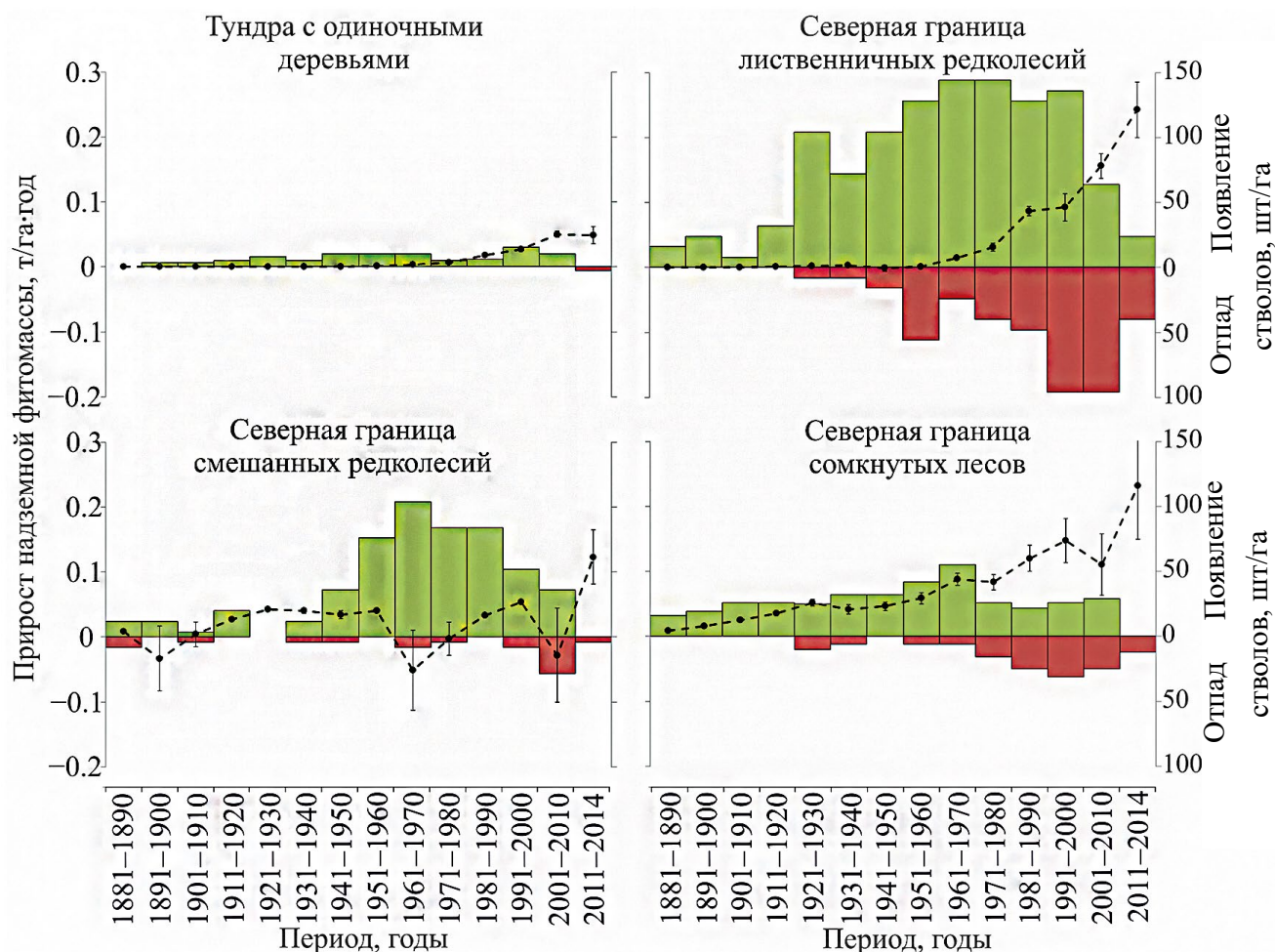


Рис. 2. Влияние смертности на продуктивность (пунктирная линия) в пределах разных типов древостоя. Цветными столбиками показано появление (зеленый цвет) и отпад (красный цвет) стволов в древостоях.

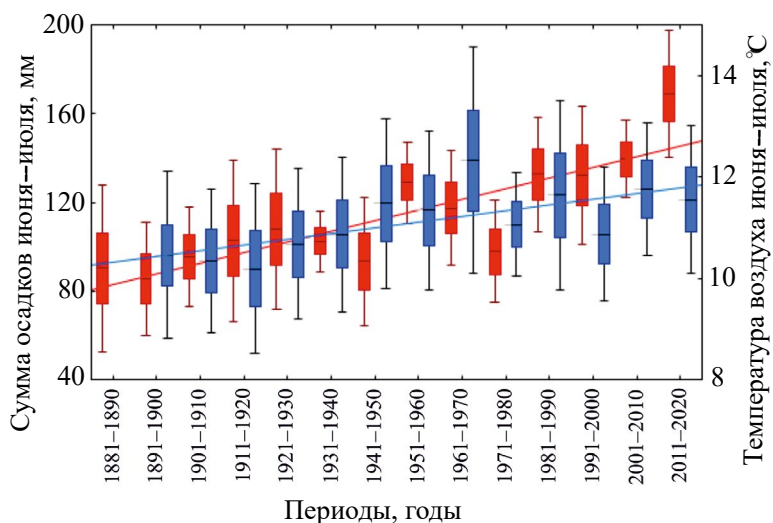


Рис. 3. Динамика температуры воздуха (красный цвет) и суммы осадков (синий цвет) в июне–июле по данным метеостанции г. Салехарда за период с 1881 г. по 2020 г.

средних индексов ширины радиального прироста характерна для всех типов древостоя, а средний радиальный прирост ели практически не изменяется в пределах северной границы смешанных редколесий и резко увеличивается на северной границе сомкнутых лесов после 1950-х годов XX в.

Дендроклиматический анализ. Анализ корреляции между ежегодным приростом фитомассы и основными климатическими переменными показал, что наибольшая связь для всех типов древостоя наблюдается с температурой воздуха июня–июля (табл. 3). В отдельных типах древостоя (тундра с одиночными деревьями и северная граница редколесий) установлена слабая корреляционная связь с температурами мая и марта. При этом количество

осадков как в период роста, так и в период покоя не оказывает влияния на изменение запасов биомассы.

Несмотря на сходное температурное лимитирование радиального роста деревьев в пределах всего экотона, биомасса и продуктивность значительно различались в каждом исследованном типе древостоя. Это связано в первую очередь с различиями в динамике густоты древостоев, а также с вмешательством антропогенного фактора в естественную динамику. Многократное увеличение запасов надземной фитомассы и средних значений ее ежегодного прироста обнаружено во всех типах древостоя в течение XX в. По нашему мнению, это обусловлено снижением температурного ограничения роста деревьев вследствие увеличения средней

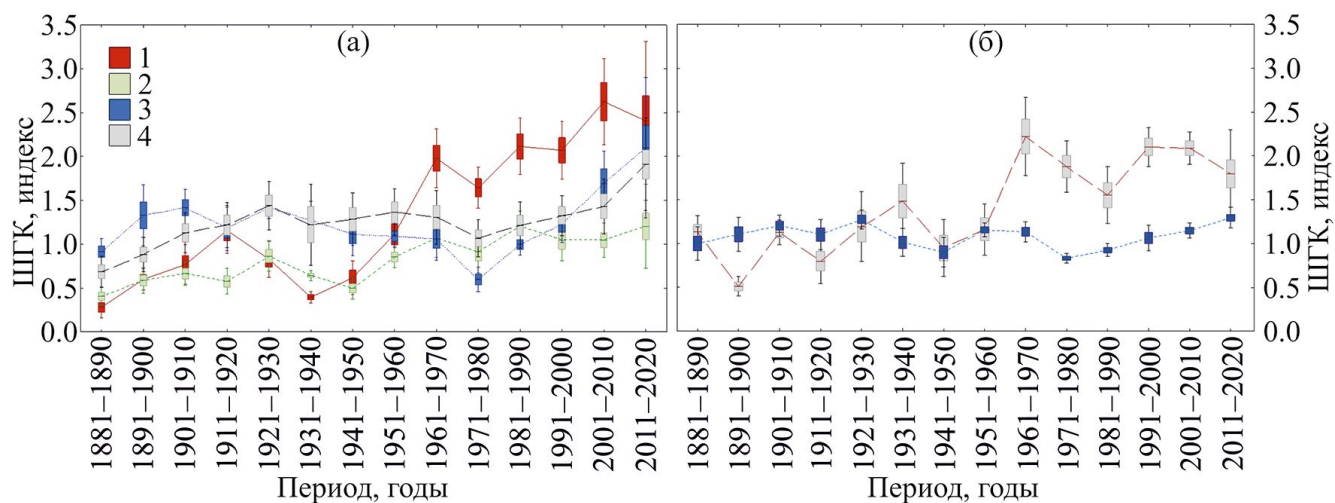


Рис. 4. Динамика индексов радиального прироста (ШГК) лиственницы сибирской (а) и ели сибирской (б), усредненных по десятилетиям: 1 – тундра с одиночными деревьями; 2 – северная граница лиственничных редколесий; 3 – северная граница смешанных редколесий; 4 – северная граница сомкнутых лесов. Приведены средние, ошибки среднего и 0.95%-ные доверительные интервалы.

Таблица 3. Коэффициенты корреляции Спирмена между годичным приростом фитомассы (т/га в год) и температурой воздуха для периода с 1883 г. по 2014 г.

Месяцы		Тундра с одиночными деревьями	Северная граница		
			лиственничных редколесий	смешанных редколесий	сомкнутых лесов
Предшест- вующий год	Сентябрь	0.10	0.13	0.16	0.15
	Октябрь	0.19	0.20	0.22	0.13
	Ноябрь	0.05	0.18	0.14	0.07
	Декабрь	0.17	0.05	0.13	0.13
Текущий год	Январь	0.03	0.02	0.22	0.17
	Февраль	–0.10	0.01	0.02	0.04
	Март	0.25	0.25	0.13	0.10
	Апрель	0.19	0.09	0.11	0.21
	Май	0.28	0.18	0.12	0.24
	Июнь	0.40	0.32	0.37	0.39
	Июль	0.31	0.28	0.28	0.37
	Август	0.03	0.05	0.00	0.09
Комплексный показатель	Июнь–июль	0.46	0.37	0.41	0.49
	Июнь–август	0.39	0.32	0.35	0.44
	Сентябрь–май	0.29	0.27	0.30	0.28

Примечание. Жирным шрифтом обозначены значимые коэффициенты корреляции при $p < 0.01$.

температуры воздуха вегетационного периода и его продолжительности.

Наибольшее увеличение запасов надземной фитомассы в последние десятилетия (до 22.4 раза) наблюдается в пограничных с тундрой древостоях (в тундре с одиночными деревьями и лиственничных редколесьях). Однако механизм роста на этих участках разный. В тундре с одиночными деревьями увеличение надземной фитомассы произошло главным образом за счет роста в 1.5 раза среднего прироста по диаметру (см. рис. 4а), в то время как в лиственничных редколесьях значительную роль сыграло появление новых деревьев (см. рис. 2). В частности, увеличение увлажненности исследуемой территории привело к массовому появлению и лучшей выживаемости семян [37].

Наименьшее изменение запасов фитомассы, наблюдаемое в смешанных древостоях, связано с двумя основными факторами – особенностями видового состава и наиболее частыми и интенсивными рубками, зафиксированными на данном участке. В составе древостоя преобладает ель сибирская (до 76%), которая менее устойчива

к экстремальным климатическим факторам по сравнению с лиственницей сибирской [44, 45]. Для ели также отмечены более низкие значения среднего радиального прироста стволов (см. рис. 4). Это согласуется с данными по другим лесотундровым экотонам Урала и Сибири. Так, в работе А.А. Кнорре с соавт. [46] показано, что в смешанных лесных насаждениях в лесотундровом экотоне Центральной Сибири ширина древесных колец у лиственницы примерно на 60% больше, чем у ели. Также в смешанных редколесьях из 14 проанализированных десятилетий в четырех средний годичный прирост фитомассы был ниже нуля, что, безусловно, сказалось на значениях реконструированных запасов стволовой фитомассы и привело к изменению связей между накоплением фитомассы в этих древостоях с основными параметрами, определяющими продуктивность (табл. 4).

Поскольку приращение надземной фитомассы есть функция радиального прироста, то в древостоях со слабым антропогенным влиянием связь прироста фитомассы со средней шириной радиального годичного прироста деревьев крайне высока ($r = 0.91–0.99$).

Таблица 4. Коэффициенты корреляции средних значений прироста фитомассы (т/га в год) со средней шириной годовичных колец и средними температурами июня–июля 1883–2014 гг. (по десятилетиям)

Период	Тундра с одиночными деревьями	Северная граница		
		лиственничных редколесий	смешанных редколесий	сомкнутых лесов
Ширина годовичного прироста				
Все десятилетия / десятилетия без массовых рубок	0.98 / 0.98	0.91 / 0.98	0.22 / 0.66	0.99 / 0.99
Появление новых стволов				
Все десятилетия / десятилетия без массовых рубок	0.45 / 0.45	0.38 / 0.47	−0.34 / −0.10	0.07 / 0.07
Средняя температура воздуха июня—июля				
Все десятилетия / десятилетия без массовых рубок	0.89 / 0.89	0.87 / 0.85	0.40 / 0.68	0.89 / 0.89
Кол-во исключенных десятилетий	0	1	4	0

Примечание. Жирным шрифтом обозначены значимые коэффициенты корреляции при $p < 0.05$.

Кроме того, на ненарушенных и слабонарушенных участках наблюдается высокая положительная корреляция ежегодного прироста фитомассы с температурами воздуха июня–июля.

Для северной границы смешанных редколесий связь между указанными параметрами становится значимой только при исключении десятилетий, в которые отмечены интенсивные рубки. Связь продуктивности как с термическим режимом, так и с величиной прироста по диаметру возрастает в 1.7–3 раза.

Полученные нами данные, касающиеся естественной динамики продуктивности древостоев, согласуются с результатами исследований, проведенных ранее на границе леса в различных районах Субарктики, и свидетельствуют о климатически обусловленном повышении продуктивности лесов во второй половине XX в. [11, 47–52].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, несмотря на значительное увеличение продуктивности лесотундровых сообществ в экотоне северной границы леса на Южном Ямале за последние 140 лет, связанного с изменениями основных климатических параметров, в отдельных типах древостоя антропогенный фактор оказывал существенное влияние на приращение биомассы и силу связи данного параметра с динамикой ра-

диального прироста деревьев и климатом. Наши результаты по ослаблению связи годовичного прироста фитомассы с радиальным приростом деревьев и климатом вследствие массовых рубок можно считать оригинальными.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке гранта Российского научного фонда № 21-14-00330.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны А.Ю. Суркову и И.А. Суркову за помощь в сборе полевого материала.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликтов интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит исследований с участием людей или животных в качестве объектов изучения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. 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. Eds. Team C.W., Pachauri R.K., Meyer L.A. IPCC, 2014. 151 p.
2. *Walther G.R., Post E., Convey P.* et al. Ecological responses to recent climate change // *Nature*. 2002. V. 416. № 6879. P. 389–395.
<https://doi.org/10.1038/416389a>
 3. *Parmesan C., Yohe G.* A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems // *Nature* // 2003. V. 421. № 6918. P. 37–42.
<https://doi.org/10.1038/nature01286>
 4. *Wieser G.* Alpine and polar treelines in a changing environment // *Forests*. 2020. V. 11. Art. 254.
<https://doi.org/10.3390/f11030254>
 5. *Körner C.* Alpine treelines / *Alpine plant life*. Berlin: Springer, 2012. P. 77–100.
<https://doi.org/10.1007/978-3-0348-0396-0>
 6. *Harsch M.A., Hulme P.E., McGlone M.S.* et al. Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming // *Ecology Letters*. 2009. V. 12. № 10. P. 1040–1049.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01355.x>
 7. *Paulsen J., Körner C.* A climate-based model to predict potential treeline position around the globe // *Alpine Botany*. 2014. V. 124. № 1. P. 1–12.
<https://doi.org/10.1007/s00035-014-0124-0>
 8. *Barbeito I., Dawes M.A., Rixen C.* et al. Factors driving mortality and growth at treeline: a 30-year experiment of 92 000 conifers // *Ecology*. 2012. V. 93. № 2. P. 389–401.
<https://doi.org/10.1890/11-0384.1>
 9. *Grace J., Berninger F., Nagy L.* Impacts of climate change on the tree line // *Annals of Botany*. 2002. V. 90. № 4. P. 537–544.
<https://doi.org/10.1093/AOB/MCF222>
 10. *Moiseev P.A., Hagedorn F., Balakin D.S.* et al. Stand biomass at treeline ecotone in Russian subarctic mountains is primarily related to species composition but its dynamics driven by improvement of climatic conditions // *Forests*. 2022. V. 13. № 2. Art. 254.
<https://doi.org/10.3390/F13020254>
 11. *Devi N.M., Kukarskih V.V., Galimova A.A.* et al. Climate change evidence in tree growth and stand productivity at the upper treeline ecotone in the Polar Ural Mountains // *Forest Ecosystems*. 2020. V. 7. № 1. Art. 7.
<https://doi.org/10.1186/s40663-020-0216-9>
 12. *Greenwood S., Jump A.* Consequences of treeline shifts for the diversity and function of high altitude ecosystems // *Arctic Antarctic and Alpine Research*. 2014. V. 46. P. 829–840.
<https://doi.org/10.1657/1938-4246-46.4.829>
 13. *Pecl G.T., Araújo M.B., Bell J.D.* et al. Biodiversity redistribution under climate change: Impacts on ecosystems and human well-being // *Science*. 2017. V. 355. № 6332. Art. eaai9214.
<https://doi.org/10.1126/science.aai9214>
 14. *Holtmeier F.-K.* Mountain Timberlines. Netherlands: Springer, 2009. V. 36. 438 p.
<https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9705-8>
 15. *Holtmeier F.K., Broll G.* Altitudinal and polar treelines in the northern hemisphere causes and response to climate change // *Polarforschung*. 2009. V. 79. № 3. P. 139–153.
 16. *Davis E.L., Brown R., Daniels L.* et al. Regional variability in the response of alpine treelines to climate change // *Climatic Change*. 2020. V. 162. № 3. P. 1365–1384.
<https://doi.org/10.1007/s10584-020-02743-0>
 17. *Hagedorn F., Shiyatov S.G., Mazepa V.S.* et al. Treeline advances along the Urals mountain range – driven by improved winter conditions? // *Global Change Biology*. 2014. V. 20. № 11. P. 3530–3543.
<https://doi.org/10.1111/gcb.12613>
 18. *Kukarskih V.V., Devi N.M., Moiseev P.A.* et al. Latitudinal and temporal shifts in the radial growth-climate response of Siberian larch in the Polar Urals // *Journal of Mountain Science*. 2018. V. 15. № 4. P. 722–729.
<https://doi.org/10.1007/s11629-017-4755-7>
 19. *Kharuk V.I., Dvinskaya M.L., Im S.T.* et al. Wildfires in the Siberian Arctic // *Fire*. 2022. V. 5. № 4. Art. 106.
<https://doi.org/10.3390/fire5040106>
 20. *Stark S., Horstkotte T., Kumpula J.* et al. The ecosystem effects of reindeer (*Rangifer tarandus*) in northern Fennoscandia: Past, present and future // *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 2023. V. 58. Art. 125716.
<https://doi.org/10.1016/J.PPEES.2022.125716>
 21. *Speed J.D.M., Austrheim G., Hester A.J.* et al. Growth limitation of mountain birch caused by sheep browsing at the altitudinal treeline // *Forest Ecology and Management*. 2011. V. 261. № 7. P. 1344–1352.
<https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2011.01.017>
 22. *Kirdyanov A.V., Krusic P.J., Shishov V.V.* et al. Ecological and conceptual consequences of Arctic pollution // *Ecology Letters*. 2020. V. 23. № 12. P. 1827–1837.
<https://doi.org/10.1111/ele.13611>
 23. *Kharuk V.I., Petrov I.A., Im S.T.* et al. Pollution and climatic influence on trees in the Siberian Arctic wetlands // *Water*. 2023. V. 15. № 2. Art. 215.
<https://doi.org/10.3390/W15020215>
 24. *Шиятов С.Г., Мазена В.С.* Климатогенная динамика лесотундровой растительности на Полярном Урале // *Лесоведение*. 2007. № 6. P. 11–22.
 25. *Hantemirov R.M., Surkov A.Y., Gorlanova L.A.* Climate changes and overstory recruitment of larch at the northern timberline in the Yamal Peninsula // *Russ. J. of Ecology*. 2008. V. 39. № 5. P. 305–309.
<https://doi.org/10.1134/S1067413608050019>
 26. *Rinn F.* Tsap V 3.6 Reference manual: computer program for tree-ring analysis and presentation. Heidelberg, Germany: Bierhelderweg 20, D-69126, 1996. 263 p.

27. *Шиятов С.Г., Ваганов А.В., Кирдянов А.В.* и др. Методы дендрохронологии. Ч. I. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации. Красноярск: КрасГУ, 2000. 80 с.
28. *Grissino-Mayer H.D.* Evaluating crossdating accuracy: A manual and tutorial for the computer program COFECHA // *Tree-Ring Research*. 2001. V. 57. № 2. P. 205–221.
29. *Briffa K.R., Melvin T.M., Osborn T.J.* et al. Reassessing the evidence for tree-growth and inferred temperature change during the Common Era in Yamalia, northwest Siberia // *Quaternary Science Reviews*. 2013. V. 72. P. 83–107. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2013.04.008>
30. *Bakker J.D.* A new, proportional method for reconstructing historical tree diameters // *Canadian J. of Forest Research*. 2005. V. 35. № 10. P. 2515–2520. <https://doi.org/10.1139/x05-136>
31. *Becker M., Bert D., Bouchon J.* et al. Long-term changes in forest productivity in northeastern France: the dendroecological approach // *Forest decline and atmospheric deposition effects in the French mountains*. 1995. P. 143–156. https://doi.org/10.1007/978-3-642-79535-0_5
32. *Briffa K.R., Jones P.D., Schweingruber F.H.* et al. Tree-ring variables as proxy-climate indicators: Problems with low-frequency signals // *Climatic Variations and Forcing Mechanisms of the Last 2000 Years*. 1996. V. 41. P. 9–41. https://doi.org/10.1007/978-3-642-61113-1_2
33. *Wilson R.J.S., Luckman B.H., Esper J.* A 500 year dendroclimatic reconstruction of spring-summer precipitation from the lower Bavarian Forest region, Germany // *International J. of Climatology*. 2005. V. 25. № 5. P. 611–630. <https://doi.org/10.1002/JOC.1150>
34. *Boisvenue C., Running S.W.* Impacts of climate change on natural forest productivity – Evidence since the middle of the 20th century // *Global Change Biology*. 2006. V. 12. № 5. P. 862–882. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01134.x>
35. *Mazepa V.S., Devi N.M.* Development of multistemmed life forms of Siberian larch as an indicator of climate change in the timberline ecotone of the Polar Urals // *Russ. J. of Ecology*. 2007. V. 38. № 6. P. 440–443. <https://doi.org/10.1134/S1067413607060112>
36. *Devi N., Hagedorn F., Moiseev P.* et al. Expanding forests and changing growth forms of Siberian larch at the Polar Urals treeline during the 20th century // *Global Change Biology*. 2008. V. 14. № 7. P. 1581–1591. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01583.x>
37. *Бессонова В.А., Кукарских В.В., Дэви Н.М.* и др. Влияние климата на возрастную структуру древостоев в экотоне северной границы леса на полуострове Ямал // *Лесотехнический журнал*. 2023. Т. 13. № 4(52). Ч. 2. С. 5–22. <https://doi.org/10.34220/issn.2222-7962/2023.4/14>
38. *Gower S.T., McMurtrie R.E., Murty D.* Aboveground net primary production decline with stand age: potential causes. // *Trends in Ecology & Evolution*. 1996. V. 11. № 9. P. 378–382.
39. *Pan Y., Birdsey R.A., Phillips O.L.* et al. The structure, distribution, and biomass of the world's forests // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2013. V. 44. № 1. P. 593–622. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110512-135914>
40. *Швиденко А.З., Щенащенко Д.Г., Нильсон С., Булуй Ю.И.* Таблицы и модели хода роста и продуктивности насаждений основных лесобразующих пород Северной Евразии: нормативно-справочные материалы. М.: Федеральное агентство лесного хозяйства Министерства сельского хозяйства Российской Федерации, 2008. 886 с.
41. *Квашнин Ю.Н.* Оленеводство сибирских тундровых ненцев // *Вестник археологии, антропологии и этнографии*. 2006. Т. 6. С. 200–223.
42. *Keane R.E., Mahalovich M.F., Bollenbacher B.L.* et al. Effects of climate change on forest vegetation in the northern rockies // *Climate Change and Rocky Mountain Ecosystems*. 2018. V. 63. P. 59–95. https://doi.org/10.1007/978-3-319-56928-4_5
43. *Kirdyanov A.V., Hagedorn F., Knorre A.A.* et al. 20th century tree-line advance and vegetation changes along an altitudinal transect in the Putorana Mountains, northern Siberia // *Boreas*. 2012. V. 41. № 1. P. 56–67. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3885.2011.00214.x>
44. *Ols C., Hervé J.-C., Bontemps J.-D.* Recent growth trends of conifers across Western Europe are controlled by thermal and water constraints and favored by forest heterogeneity // *Science of the Total Environment*. 2020. V. 742. Art. 140453. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.140453>
45. *Benowicz A., Krakowski J., Rweyongeza D.* Growth and survival of Siberian larch in Alberta at the species, population, and family levels // *Canadian Journal of Forest Research*. 2019. V. 49. № 9. P. 1042–1051. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2019-0014>
46. *Knorre A.A., Kirdyanov A.V., Vaganov E.A.* Climatically induced interannual variability in aboveground production in forest-tundra and northern taiga of central Siberia // *Oecologia*. 2006. V. 147. № 1. P. 86–95. <https://doi.org/10.1007/S00442-005-0248-4>
47. *Grigoriev A.A., Shalaumova Y.V., Vyukhin S.O.* et al. Upward treeline shifts in two regions of Subarctic Russia are governed by summer thermal and winter snow conditions // *Forests*. 2022. V. 13. № 2. Art. 174. <https://doi.org/10.3390/F13020174/S1>
48. *Mazepa V.S.* Stand density in the last millennium at the upper tree-line ecotone in the Polar Ural Mountains // *Canadian J. of Forest Research*. 2005. V. 35. № 9. P. 2082–2091. <https://doi.org/10.1139/x05-111>

49. *Hagedorn F., Dawes M.A., Bubnov M.O. et al.* Latitudinal decline in stand biomass and productivity at the elevational treeline in the Ural mountains despite a common thermal growth limit // *Journal of Biogeography*. 2020. V. 47. № 8. P. 1827–1842. <https://doi.org/10.1111/JBI.13867>
50. *Myneni R.B., Keeling C., Tucker C. et al.* Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991 // *Nature*. 1997. V. 386. № 6626. P. 698–702. <https://doi.org/10.1038/386698a0>
51. *Houghton R.A.* Aboveground forest biomass and the global carbon balance // *Global Change Biology*. 2005. V. 11. № 6. P. 945–958. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.00955.x>
52. *Bunn A.G., Goetz S.J., Kimball J.S. et al.* Northern high-latitude ecosystems respond to climate change // *Eos, Transactions American Geophysical Union*. 2007. V. 88. № 34. P. 333–335. <https://doi.org/10.1029/2007EO340001>

THE INFLUENCE OF CLIMATIC AND ANTHROPOGENIC FACTORS ON THE PRODUCTIVITY OF FOREST STANDS IN THE ECOTONE OF THE NORTHERN TREELINE ON THE YAMAL PENINSULA

N. M. Devi^a, V. A. Bessonova^{a, b, *}, V. V. Kukarskih^a, and R. M. Hantemirov^a

^a*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, 620144, Yekaterinburg, Russia*

^b*Ural Federal University, 620002, Yekaterinburg, Russia*

**e-mail: bessonova-varechka@mail.ru*

Abstract — On 12 sample plots established in the ecotone of the northern forest boundary in the Khadyta-Yakha River valley on the Yamal Peninsula, time of emergence and death, as well as productivity of about 1000 Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.) and Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) trees were analyzed. Over the last 140 years, there has been a sharp increase in the stocks and annual growth of stem phytomass of woody plants within the studied ecotone. Since the 1970s, the average annual growth of phytomass has been increased by 1.2–39 times, which was facilitated by a 0.9°C increase in average June–July air temperature. However, this effect is insignificant in areas of mixed open forests subjected to periodic logging.

Keywords: Siberian larch, siberian spruce, ecotone of the northern treeline, productivity of forest stands, climate change, anthropogenic factor, Yamal Peninsula