

ИНДИКАЦИЯ РАДИОАКТИВНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ В ЗОНЕ ВОСТОЧНО-УРАЛЬСКОГО РАДИОАКТИВНОГО СЛЕДА МЕТОДАМИ КОЛИЧЕСТВЕННОЙ АНАТОМИИ ДРЕВЕСИНЫ

© 2024 г. В. В. Кукарских^а, А. В. Комарова^а, А. Д. Вахрушева^а,

А. Арцак^б, М. В. Модоров^{а, *}

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

^б Институт экологии и географии, Сибирский федеральный университет, Россия 660041 Красноярск, просп. Свободный, 79

*e-mail: mmodorov@gmail.com

Поступила в редакцию 28.11.2023 г.

После доработки 18.01.2024 г.

Принята к публикации 16.02.2024 г.

Проанализирована анатомическая структура годичных колец сосны обыкновенной, образованных до и после Кыштымской аварии. У деревьев, растущих ближе к центральной оси Восточно-Уральского радиоактивного следа, отмечено уменьшение числа клеток в годичном кольце, а также снижение диаметра люменов и толщины клеточных стенок. Предполагается, что радиационно-индуцированные повреждения фотоассимиляционного аппарата деревьев привели к нарушениям физиологических процессов, отразившихся в анатомической структуре древесины.

Ключевые слова: Кыштымская авария, сосна обыкновенная, анатомия древесины, радиоактивное загрязнение

DOI: 10.31857/S0367059724030015 **EDN:** BKGKKX

В конце сентября 1957 г. на Южном Урале произошла Кыштымская авария, которая по настоящее время остается одной из крупнейших радиационных аварий в истории человечества. В результате взрыва емкости с радиоактивными отходами, хранящимися на ПО «Маяк», был образован Восточно-Уральский радиоактивный след (ВУРС). Присутствие в выброшенной смеси радионуклидов с коротким периодом полураспада обусловило высокую интенсивность облучения живых организмов ВУРСа в первые месяцы и годы после аварии [1–3]. После 1962 г. и по настоящее время радиоактивное загрязнение экосистем ВУРСа связано главным образом с изотопом ^{90}Sr , содержание которого в начальной смеси радионуклидов составляло около 5%, в меньшем количестве в экосистемах присутствуют изотопы ^{137}Cs и $^{239,240}\text{Pu}$ [4, 5].

Наиболее заметным последствием облучения биоты ВУРСа стала полная гибель древостоев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на площади около 50 км² с плотностью начального загрязнения ^{90}Sr более 6.3–7.4 МБк/м². Поражение сосны

с усыханием 95% кроны и остановкой апикального роста было отмечено на территории с начальной плотностью загрязнения ^{90}Sr 3.7–7.4 МБк/м² и площадью около 80 км². На территории с плотностью начального загрязнения ^{90}Sr 1.5–1.8 МБк/м² (200–250 км²) обнаружено неполное повреждение крон сосны – усыхание и отпад хвои в нижней части кроны, снижение прироста побегов и прироста по диаметру [2, 3].

К настоящему времени на территории ВУРСа древесные растения, появившиеся ранее 1957 г., являются единственным объектом природных экосистем, несущих информацию о реакции биоты на начальный «острый» период облучения. Основной лесобразующей породой на территории головной части следа является береза бородавчатая, рощи сосен старше 80 лет в этом районе немногочисленны и занимают небольшую площадь [5]. Однако в качестве радиоэкологического и дендроиндикационного объектов исследования сосна имеет ряд преимуществ перед березой. В частности, для сосны обыкновенной характерна высокая радиочувствительность, кроме того, этот вид является референтным модельным

организмом, рекомендованным Международной комиссией по радиационной защите [6]. В настоящее время наиболее загрязненным участком ВУРСа, на котором сохранились древостои сосны старше 1957 г. рождения, является участок с плотностью современного загрязнения почвы ^{90}Sr около 6 МБк/м² (начальный уровень загрязнения 26.7 МБк/м²). Ранее нами была определена динамика радиального прироста растущих здесь деревьев и показано связанное с облучением снижение их радиального прироста в 1959–1962 гг. [7].

Помимо исследования линейных параметров годичного прироста деревьев, все большее количество дендрохронологических работ фокусируется на анализе других характеристик годичных колец [8, 9]. В частности, для реконструкции динамики климата и экстремальных событий используется анализ анатомического строения древесины [10–14]. Применение методов количественной анатомии древесины позволяет охарактеризовать клеточный уровень организации тканей деревьев, который зачастую проявляет большую чувствительность к факторам внешней среды, чем ширина годичного кольца [15, 16]. В данной работе рассматривается влияние облучения на количественные параметры анатомической структуры годичных колец сосны обыкновенной в зоне ВУРСа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Образцы древесины получены на участке, обозначенном в работе Kukarskih et al. [7] как Impact2, на котором современный уровень плотности загрязнения почвы ^{90}Sr составляет около 6 МБк/м².

Для анализа анатомического строения древесины *P. sylvestris* были отобраны керны с четырех деревьев, переживших Кыштымскую аварию. На подготовительном этапе все образцы были перекрестно сдатырованы по ширине годичных колец относительно выборки контрольных деревьев, качество датировки проверяли в программе COFESHA [17, 18].

Подготовка микропрепаратов ксилемы проведена по стандартной методике [19, 20]. Для периода с 1952 г. по 1962 г. в трех рядах каждого кольца были измерены анатомические параметры клеток, а именно число клеток в ряду (ЧК), толщина клеточной стенки (ТКС) и диаметр люмена каждой клетки (ДЛ) (рис. 1). Таким образом, для каждого дерева проведена оценка анатомических параметров до Кыштымской аварии (1952–1957 гг.) и в первые годы после нее (1958–1962 гг.).

Измерения выполнены в программе ImageJ 1.53t с использованием пакета Fiji 2.14.0, а также плагина Bio-formats 6.11.1. Всего параметры были измерены у 11 699 клеток в годичных слоях радиального прироста. Разделение клеток на раннюю и позднюю древесину проведено на основании индекса Морка [21, 22]. Клетки со значением индекса более 1 включительно относили к поздней древесине, а менее 1 – к ранней. В ряде случаев в ранней древесине в середине периода роста наблюдались мелкие клетки с толстыми клеточными стенками (так называемые флуктуации плотности древесины) [23]. Для исключения влияния флуктуации плотности древесины при количественном описании параметров клеток, а именно ТКС и ДЛ, в анализ были включены клетки, входящие во второй и третий

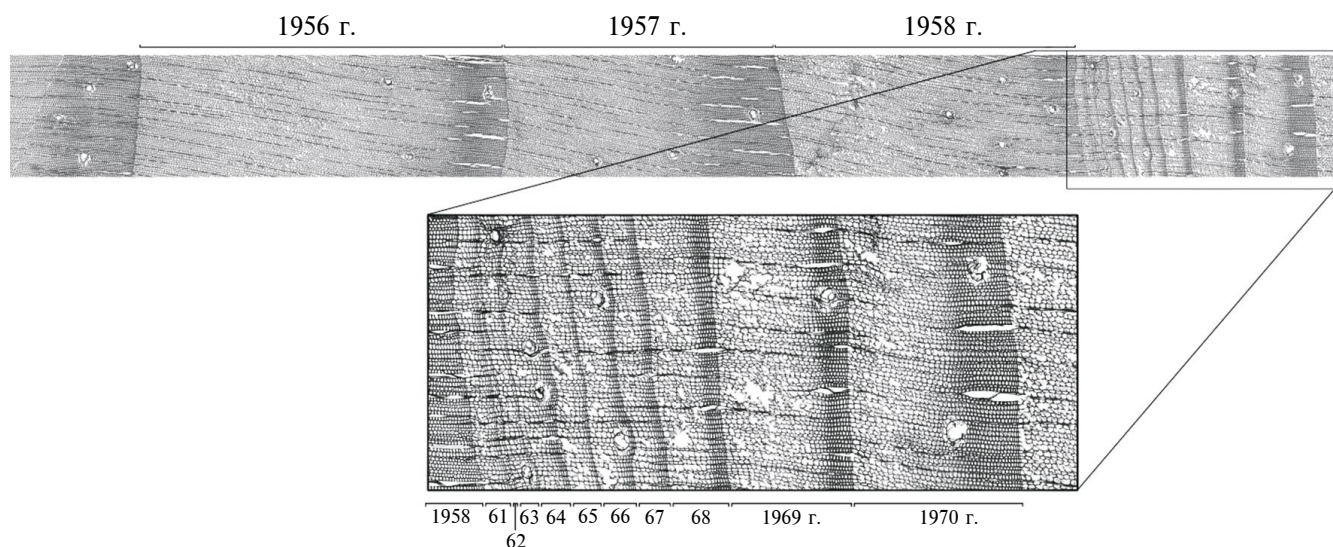


Рис. 1. Тонкий срез керна сосны обыкновенной из головной части ВУРСа (дерево № 1). На увеличенном фрагменте четко видны изменения анатомической структуры в годы после Кыштымской аварии.

квартили по индексу Морка как для ранней, так и для поздней древесины каждого кольца.

Выраженным откликом анатомических параметров на аварию считали значения ДЛ и ТКС, которые в годичных кольцах, образованных после Кыштымской аварии, имеют статистически значимые отличия от параметров всех колец, образованных до времени облучения (в 1952–1957 гг.). Сравнения проводили для выборок от восьми клеток включительно, использовали t -критерий Стьюдента. Для ЧК выраженным откликом считали двукратное изменение числа клеток относительно минимального значения данного параметра в 1952–1957 гг.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Реакция числа клеток ксилемы. Среднее число клеток ранней древесины дерева № 1 в 1952–1957 гг. составляло 150 (размах от 126 до 172 клеток), в 1958 г. показатель не изменился (145 клеток), тогда как в последующие годы произошло его резкое снижение. В 1959–1962 гг. он составлял 0, 0, 8 и 2 клеток соответственно (рис. 2). Поздняя древесина отреагировала на облучение уже в 1958 г. (образовалось только 2 клетки), тогда как в 1952–1957 гг. таких клеток было от 5 до 52 (в среднем 26). После 1958 г. число клеток поздней древесины у дерева № 1 было не более одной в год. Сходные, но менее выраженные закономерности отмечены для дерева № 2. В 1952–1957 гг. клеток ранней древесины было от 69 до 103 (в среднем 86), в 1958 г. – 99, а в 1959–1962 гг. – от 10 до 17 (см. рис. 2). Поздняя древесина дерева № 2 не показала реакции в 1958 г. (22 клетки), тогда как в 1952–1957 гг. их число составляло

от 19 до 34 (в среднем 30). В 1959–1962 гг. число клеток поздней древесины существенно уменьшилось и составляло от 3 в 1959 г. до 15 в 1962 г. Дерево № 3 сформировало относительно немного клеток в течение всего периода наблюдений (1952–1962 гг.), значительного снижения их числа в послеварийный период не отмечено. Для дерева № 4 обнаружено существенное снижение числа клеток ксилемы как ранней, так и поздней древесины в 1957 г., т.е. до Кыштымской аварии. На фоне этого снижения существенных отклонений показателя ЧК после облучения не отмечено.

Реакция диаметра люмена и толщины клеточной стенки. Для дерева № 1 характерна наиболее выраженная реакция на облучение, включающая значительное снижение числа клеток ранней и поздней древесины в годы после Кыштымской аварии. Вследствие этого проведение статистических сравнений показателей ДЛ и ТКС ограничено. Лишь для параметров ранней древесины, образованной в 1958 и 1961 гг., возможно проведение надежных сравнений, так как число клеток в выборках более 8. Значения ДЛ для этих лет сопоставимы с показателями двух из шести доаварийных лет ($p > 0.05$). Значения ТКС в клетках, образованных в 1958 г., не отличаются от величин, отмеченных в 1953, 1955 и 1956 гг., тогда как в клетках 1961 г. они статистически значимо ниже всех доаварийных лет ($p < 0.001$) (табл. 1).

Для дерева № 2 ТКС ранней древесины в 1959 г. была статистически значимо ниже значений, отмеченных в 1952–1957 гг. ($p < 0.001$). Для клеток ранней древесины, образованных в 1960–1961 гг., наблюдается сходная закономерность, за исключе-

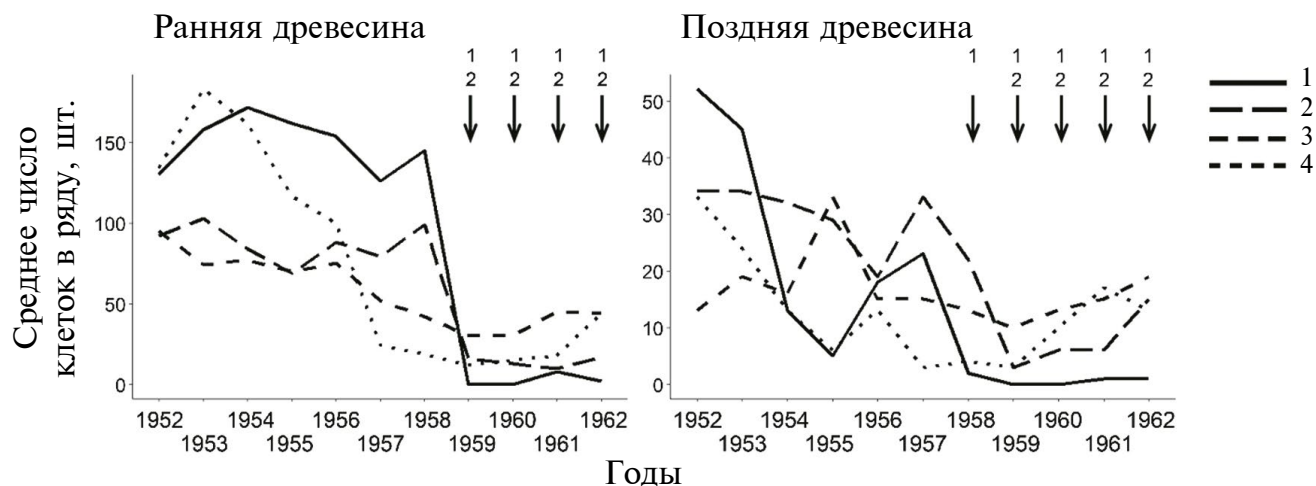


Рис. 2. Изменчивость числа клеток ксилемы четырех деревьев сосны обыкновенной (1–4) на территории ВУРСа. Стрелками показаны годы после Кыштымской аварии (1958–1962), в которые среднее число клеток в ряду в 2 раза и более ниже этого показателя в доаварийные годы (1952–1957). Цифры над стрелками соответствует номеру деревьев.

Таблица 1. Диаметр люменов и толщина стенок клеток ксилемы четырех деревьев сосны обыкновенной на территории ВУРСа (среднее значение ± SD)

Параметр	Зона годичного прироста	Годы	Номер дерева			
			1	2	3	4
Диаметр люмена, м	Ранняя древесина	1952	23.2 ± 3.7	27.9 ± 4.3	34.2 ± 5.3	30.1 ± 4.5
		1953	28.4 ± 4.6	33.0 ± 5.2	39.9 ± 6.9	28.9 ± 5.1
		1954	24.0 ± 4.5	33.1 ± 6.7	39.1 ± 6.7	31.3 ± 5.2
		1955	27.6 ± 4.2	27.0 ± 5.5	35.1 ± 7.5	30.8 ± 5.3
		1956	30.6 ± 4.8	29.4 ± 4.3	39.5 ± 6.4	31.1 ± 5.0
		1957	26.7 ± 4.3	30.8 ± 5.0	34.1 ± 7.7	26.5 ± 4.6
		1958	27.2 ± 6.0	30.3 ± 6.7	33.7 ± 6.9	38.0 ± 6.9*
		1959	ND	29.7 ± 3.5	40.1 ± 5.5	34.8 ± 3.5*
		1960	ND	33.8 ± 5.4	40.6 ± 8.1	39.7 ± 5.9*
		1961	20.8 ± 5.7	30.0 ± 3.8	37.0 ± 6.8	36.5 ± 3.9 *
		1962	12.9 ± 4.1**	31.2 ± 6	37.9 ± 8.9	32.6 ± 5
	Поздняя древесина	1952	12.0 ± 2.7	9.8 ± 2.3	10.8 ± 3.4	14.0 ± 2.8
		1953	12.7 ± 2.3	10.0 ± 3.0	13.5 ± 3.3	12.4 ± 2.4
		1954	14.2 ± 2.5	12.1 ± 2.4	14.8 ± 2.2	15.8 ± 2.5
		1955	12.6 ± 3.9	12.6 ± 3.9	16.1 ± 2.9	11.2 ± 2.2
		1956	14.6 ± 3.9	10.9 ± 1.9	16.2 ± 2.9	12.3 ± 3.4
		1957	16.3 ± 2.9	17.0 ± 2.4	15.4 ± 2.8	7.3 ± 0.8
		1958	9.6 ± 4.1**	10.1 ± 1.8	13.0 ± 2.1	9.5 ± 1.0
		1959	ND	5.7 ± 1.9*	11.4 ± 1.7	6.0 ± 0.8
		1960	ND	6.1 ± 1.4*	17.3 ± 2.6	9.6 ± 2.5
		1961	6.3 ± ND**	9.6 ± 2.3	14.2 ± 2.5	11.3 ± 2.8
		1962	4.1 ± ND**	11 ± 2.1	16 ± 3.3	16.6 ± 4.9
Толщина клеточной стенки, м	Ранняя древесина	1952	2.8 ± 0.4	3.2 ± 0.5	3.2 ± 0.5	2.9 ± 0.4
		1953	3.0 ± 0.5	3.5 ± 0.6	3.5 ± 0.6	2.7 ± 0.5
		1954	3.4 ± 0.5	3.3 ± 0.7	2.7 ± 0.5	2.8 ± 0.5
		1955	3.1 ± 0.5	2.9 ± 0.6	2.9 ± 0.5	2.9 ± 0.5
		1956	3.1 ± 0.5	3.3 ± 0.5	2.9 ± 0.5	2.9 ± 0.4
		1957	3.3 ± 0.6	3.7 ± 0.7	2.8 ± 0.7	1.8 ± 0.4
		1958	3.1 ± 0.6	3.4 ± 0.7	3.0 ± 0.5	2.4 ± 0.3
		1959	ND	2.6 ± 0.3*	2.9 ± 0.4	2.7 ± 0.3
		1960	ND	2.7 ± 0.4	3.2 ± 0.7	2.8 ± 0.5
		1961	2.1 ± 0.4*	2.7 ± 0.4	2.8 ± 0.4	2.6 ± 0.4
		1962	1.7 ± 0.2**	3.1 ± 0.7	3.1 ± 0.6	3.1 ± 0.6*
	Поздняя древесина	1952	4.2 ± 0.9	6.3 ± 1.4	4.6 ± 1.4	4.7 ± 0.9
		1953	4.2 ± 0.7	5.9 ± 1.3	5.4 ± 0.8	4.0 ± 0.7
		1954	4.0 ± 0.7	5.9 ± 1.1	4.7 ± 0.6	4.4 ± 0.7
		1955	4.0 ± 1.2	5.2 ± 1.4	5.1 ± 0.8	3.2 ± 0.5
		1956	4.5 ± 1.2	5.8 ± 1.0	5.1 ± 0.8	3.7 ± 0.9
		1957	4.9 ± 0.9	5.7 ± 0.8	4.9 ± 1.0	2.4 ± 0.4
		1958	2.8 ± 0.8**	4.3 ± 0.6*	5.0 ± 0.6	3.3 ± 0.2

Таблица 1. Окончание

Параметр	Зона годичного прироста	Годы	Номер дерева			
			1	2	3	4
		1959	ND	$2.7 \pm 0.3^*$	4.3 ± 0.5	2.7 ± 0.4
		1960	ND	$3.5 \pm 1.2^*$	5.1 ± 0.7	3.4 ± 0.6
		1961	$2.8 \pm \text{ND}^{**}$	4.2 ± 1.2	4.6 ± 0.7	4.3 ± 1.0
		1962	$2.1 \pm \text{ND}^{**}$	4.6 ± 1.1	4.7 ± 0.9	4.6 ± 1.3

Примечание. ND — нет данных; * — годы после Кыштымской аварии, в которые значение показателя для данного дерева статистически значимо ($p < 0.05$) отличается от всех значений, отмеченных в доаварийные годы; ** — год, в котором у дерева № 1 в данной зоне годичного прироста отмечено менее 8 клеток (статистические сравнения для подобных выборок не проводили).

нием того, что параметр ТКС у них не отличается от величин, полученных для 1955 г. Значения ТКС ранней древесины в 1962 г. были сопоставимы с доаварийными уровнями. Клетки поздней древесины, образованной в 1958–1960 гг., в среднем были меньше, чем в кольцах 1952–1957 гг. ($p < 0.01$). Для клеток 1961 и 1962 гг. наблюдается сходная закономерность, за исключением того, что параметр ТКС у них не отличается от значений, отмеченных в 1955 г. Для поздней древесины 1959–1960 гг. отмечено статистически значимое снижение ДЛ клеток в сравнении с клетками, образованными в 1952–1957 гг. ($p < 0.01$).

Для дерева № 3 показатели ДЛ и ТКС в период после облучения (1958–1962 гг.) статистически сходны со значениями, отмеченными в один или несколько доаварийных лет. Для дерева № 4 характерно увеличение ДЛ ранней древесины в кольцах 1958–1961 гг. относительно колец 1952–1957 гг. ($p < 0.01$). Для поздней древесины этой закономерности не обнаружено. ТКС ранней древесины дерева № 4 в 1962 г. была статистически значимо выше ($p < 0.01$), чем в 1952–1957 гг. (см. табл. 1).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Анатомические параметры деревьев № 1 и 2 демонстрируют резкую реакцию на облучение, выражающуюся в наблюдаемом снижении всех исследуемых параметров в первые годы после аварии (см. рис. 2 и табл. 1). Наиболее заметные изменения произошли в количестве клеток как ранней, так и поздней древесины. Уменьшение диаметра люмена отдельных клеток наблюдается только у деревьев № 1 и 2, а у деревьев № 3 и 4 средний размер люмена может быть даже больше в годы после аварии. Острое облучение деревьев в первые месяцы после Кыштымской аварии оказало значительное влияние на толщину клеточной стенки ранней и поздней древесины деревьев № 1

и 2. Таким образом, ответ радиального прироста деревьев сосны обыкновенной на радиоактивное загрязнение в результате Кыштымской аварии в значительной степени различается, а показанное ранее снижение величины годичного прироста деревьев, находящихся в осевой части ВУРСа [7], в первые годы после аварии произошло главным образом за счет уменьшения количества клеток при незначительном изменении диаметра люменов клеток ранней древесины. Также клетки поздней древесины стали значительно «светлее» — имели более тонкие клеточные стенки в первые несколько лет после аварии.

Механизм наблюдаемых биологических эффектов, вероятно, связан не с прямым радиационным повреждением камбиальных инициалей, формирующих ксилему, а является результатом повреждения фотоассимиляционного аппарата деревьев. К такому заключению можно прийти, сравнивая отклик анатомической структуры хвойных в ответ на сильную дефолиацию. Объединение хвои насекомыми филлофагами приводит к уменьшению ширины годичного кольца, в поздней зоне формируются клетки с тонкими стенками, уменьшаются размеры люмена [24–27]. Влияние дефолиации на анатомическую структуру годичных колец можно классифицировать как опосредованное, оказывающее действие через уровень ассимилятов и гормонов роста [27].

Задержка отклика деревьев на аварию обусловлена двумя фактами: датой самой аварии и физиологией древесных растений. Авария произошла 29 сентября 1957 г., в конце вегетационного периода, когда физиологические процессы в дереве замедлены, а годичное кольцо уже сформировано, следовательно реакции прироста в 1957 г. не стоило ожидать. Более того, к этому времени у деревьев уже могло быть накоплено достаточно ресурсов для роста в 1958 г., в частности сформированы запасы неструктурных углеводов. Свидетельством наличия таких запасов является итоговый показатель

ширины годичного кольца 1958 г., и лишь характеристики клеток поздней древесины у отдельных деревьев отразили начало реакции на радиоактивное загрязнение. Таким образом, эффект загрязнения проявился не сразу, а с временным лагом, в течение которого ростовые функции деревьев поддерживались за счет запасов неструктурных углеводов.

Причинами наблюдаемой индивидуальной реакции деревьев на облучение в первые годы после Кыштымской аварии могут быть индивидуальные различия в радиочувствительности особей, синергетические эффекты, связанные с различным влиянием разного рода стрессоров на отдельные деревья, и т.д. Однако наиболее правдоподобным объяснением этого феномена, на наш взгляд, является различная дозовая нагрузка, полученная деревьями. Известно, что в поперечном сечении ВУРСа концентрации радионуклидов резко снижаются [4, 5], кроме того, имеет место выраженная гетерогенность радиоактивного загрязнения почв ВУРСа даже на участках с относительно небольшой площадью [28, 29]. Отобранные нами деревья удалены на расстояние до 200 м друг от друга. Деревья с наиболее выраженной реакцией на облучение (№ 1, 2) расположены примерно на 150 м ближе к центральной оси ВУРСа, чем деревья № 3 и 4. Выдвигаемая нами рабочая гипотеза заключается в том, что этих расстояний достаточно для того, чтобы объяснить наблюдаемые различия в ответе анатомии древесины сосны обыкновенной. Для проверки этой гипотезы отбор кернов деревьев необходимо сопровождать индивидуальной оценкой концентраций радионуклидов в самом дереве либо в почве в месте его нахождения. О перспективности такого подхода свидетельствует наш опыт анализа биохимических особенностей грызунов ВУРСа. В проведенных работах оценка индивидуальной мощности дозовых нагрузок, получаемых животными, позволила наилучшим образом объяснить наблюдаемую изменчивость параметров биохимических маркеров [30, 31].

До настоящего времени радиационная дендрохронология оперировала выборками деревьев, полученными на определенном участке с усреднением полученных величин [7, 32, 33] либо анализом единичных деревьев [34, 35]. При небольшом числе включенных в анализ участков наблюдаемые различия биологического ответа деревьев могли быть связаны не столько с дозовыми нагрузками, сколько с иными особенностями участков (почвы, рельеф, тип и возраст леса и т.п.). Индивидуальная дозиметрия, оценка концентраций радионуклида в тканях дерева либо почве у дерева позволит изменить методику проводимых в настоящее время

экспериментов и сделать объектом анализа не группу рядом растущих деревьев, а отдельных особей, находящихся в относительно сходных условиях природной среды, и тем самым более точно определять влияние радиационного фактора.

ВЫВОДЫ

По результатам проведенного пилотного исследования можно выделить следующие преимущества методов количественной анатомии древесины по сравнению с измерением ширины древесных колец сосны обыкновенной для решения задач радиационной экологии:

1. Повышение точности датировки начала биологического ответа деревьев на радиационное воздействие. Ранее по результатам измерения ширины древесных колец был сделан вывод о том, что ответ годичного прироста древесины на анализируемом участке начался в 1959 г. [7]. В данной работе была показана реакция поздней древесины уже в 1958 г.

2. Возможность использования статистических тестов при сравнении характеристик различных годичных колец одного дерева. Измерение ширины годичных колец не позволяет применять широкий набор статистических методов при сравнении колец одного дерева, образованных в разные годы, так как при этом отсутствуют повторные наблюдения. Использование в качестве учетных единиц отдельных клеток решает эту проблему.

3. Возможность описания механики снижения ширины годичных колец сосны обыкновенной после Кыштымской аварии. Снижение годичного прироста произошло главным образом за счет уменьшения количества клеток при незначительном изменении линейных размеров клеток. Кроме того, клетки поздней древесины стали значительно «светлее» — имели более тонкие клеточные стенки в первые несколько лет после аварии.

4. Более глубокое понимание механизмов, приводящих к наблюдаемым биологическим эффектам. Вероятно, наблюдаемые изменения анатомической структуры ксилемы были обусловлены повреждением фотоассимиляционного аппарата деревьев, а не прямым радиационным повреждением формирующих ксилему камбиальных инициалей.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23-27-00467, <https://rscf.ru/project/23-27-00467/>.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Никипелов Б.В., Романов Г.Н., Булдаков Л.А. и др. Радиационная авария на Южном Урале в 1957 г. // Атомная энергия. 1990. Т. 67. № 2. С. 74–80.
2. Тихомиров Ф.А., Романов Г.Н. Дозы облучения организмов в условиях радиоактивного загрязнения леса // Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале. М.: Наука, 1993. С. 13–20.
3. Алексахин Р.М., Булдаков Л.А., Губанов В.А. и др. Крупные радиационные аварии: последствия и защитные меры. М.: ИздАТ, 2001. 752 с.
4. Molchanova I., Mikhailovskaya L., Antonov K. et al. Current assessment of integrated content of long-lived radionuclides in soils of the head part of the East Ural Radioactive Trace // Journal of Environmental Radioactivity. 2014. V. 138. P. 238–248. <https://doi.org/10.1016/j.jenvrad.2014.09.004>
5. Pozolotina V.N., Shalaumova Y. V., Lebedev V.A. et al. Forests in the East Ural Radioactive Trace: structure, spatial distribution, and the ⁹⁰Sr inventory 63 years after the Kyshtym accident // Environmental Monitoring and Assessment. 2023. V. 195. № 6. P. 1–13. <https://doi.org/10.1007/S10661-023-11300-Y/FIGURES/4>
6. ICRP, 2008. Environmental protection - the concept and use of reference animals and plants. ICRP publication 108 // Annals of the ICRP. 2008. V. 38. № 4–6. P. 1–332. <https://doi.org/10.1016/j.icrp.2007.10.003>
7. Kukarskih V.V., Modorov M.V., Devi N.M. et al. Radial growth of *Pinus sylvestris* in the East Ural Radioactive Trace (EURT): Climate and ionizing radiation // Science of the Total Environment. 2021. V. 781. Art. 146827. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.146827>
8. Björklund J., Von Arx G., Nievergelt D. et al. Scientific merits and analytical challenges of tree-ring densitometry // Reviews of Geophysics. 2019. V. 57. № 4. P. 1224–1264. <https://doi.org/10.1029/2019RG000642>
9. Björklund J., Seftigen K., Fonti P. et al. Dendroclimatic potential of dendroanatomy in temperature-sensitive *Pinus sylvestris* // Dendrochronologia. 2020. V. 60. Art. 125673. <https://doi.org/10.1016/J.DENDRO.2020.125673>
10. De Micco V., Carrer M., Rathgeber C.B.K. et al. From xylogenesis to tree rings: wood traits to investigate tree response to environmental changes // IAWA Journal. 2019. V. 40. № 2. P. 155–182. <https://doi.org/10.1163/22941932-40190246>
11. Edwards J., Anchukaitis K.J., Gunnarson B.E. et al. The origin of tree-ring reconstructed summer cooling in Northern Europe during the 18th century eruption of Laki // Paleoceanography and Paleoclimatology. 2022. V. 37. № 2. Art. e2021PA004386. <https://doi.org/10.1029/2021PA004386>
12. Carrer M., Brunetti M., Castagneri D. The imprint of extreme climate events in century-long time series of wood anatomical traits in high-elevation conifers // Frontiers in Plant Science. 2016. V. 7. Art. 683. <https://doi.org/10.3389/FPLS.2016.00683/BIBTEX>
13. Wimmer R. Wood anatomical features in tree-rings as indicators of environmental change // Dendrochronologia. 2002. V. 20. № 1–2. P. 21–36. <https://doi.org/10.1078/1125-7865-00005>
14. Arbellay E., Jarvis I., Chavardès R.D. et al. Tree-ring proxies of larch bud moth defoliation: Latewood width and blue intensity are more precise than tree-ring width // Tree Physiology. 2018. V. 38. № 8. P. 1237–1245. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpy057>
15. Lopez-Saez J., Corona C., von Arx G. et al. Tree-ring anatomy of *Pinus cembra* trees opens new avenues for climate reconstructions in the European Alps // Science of the Total Environment. 2023. V. 855. Art. 158605. <https://doi.org/10.1016/J.SCITOTENV.2022.158605>
16. Prendin A.L., Petit G., Carrer M. et al. New research perspectives from a novel approach to quantify tracheid wall thickness // Tree Physiology. 2017. V. 37. № 7. P. 976–983. <https://doi.org/10.1093/TREEPHYS/TPX037>
17. Holmes R.L. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement // Tree-Ring Bulletin. 1983. V. 43. P. 69–78.
18. 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.
19. Rossi S., Anfodillo T., Menardi R. Trephor: A new tool for sampling microcores from tree stems // IAWA Journal. 2006. V. 27. № 1. P. 89–97. <https://doi.org/10.1163/22941932-90000139>
20. Prislan P., Gričar J., Čufar K. Wood sample preparation for microscopic analysis [Electronic resource]. 2014. URL: <http://streess-cost.eu/>
21. Denne M.P. Definition of latewood according to Mork // IAWA Journal. 1989. V. 10. № 1. P. 59–62.

22. Mork E.D. Qualität des Fichtenholzes unter besonderer Rücksichtnahme auf Schleif- und Papierholz // Der Papier-Fabrikant. 1928. V. 48. P. 741–747.
23. Arzac A., Tabakova M.A., Khotcinskaia K. et al. Linking tree growth and intra-annual density fluctuations to climate in suppressed and dominant *Pinus sylvestris* L. trees in the forest-steppe of Southern Siberia // Dendrochronologia. 2021. V. 67. Art. 125842. <https://doi.org/10.1016/J.DENDRO.2021.125842>
24. Castagneri D., Prendin A.L., Peters R.L. et al. Long-term impacts of defoliator outbreaks on larch xylem structure and tree-ring biomass // Frontiers in Plant Science. 2020. V. 11. Art. 541137. <https://doi.org/10.3389/FPLS.2020.01078/BIBTEX>
25. Fillion L., Cournoyer L. Variation in wood structure of eastern larch defoliated by the larch sawfly in subarctic Quebec, Canada // Canadian Journal of Forest Research. 1995. V. 25. № 8. P. 1263–1268. <https://doi.org/10.1139/X95-139>
26. Павлов И.Н., Агеев А.А., Барабанова О.А. Формирование годичных колец у основных хвойных лесобразующих пород Сибири после дефолиации кроны *Dendrolimus superans sibiricus* Tschetv. // Хвойные бореальной зоны. 2009. V. XXVI. № 2. С. 161–172.
27. Ваганов Е.А., Шашкин А.В. Рост и структура годичных колец хвойных. Новосибирск: Наука, 2000. 232 с.
28. Modorov M., Seleznev A., Mikhailovskaya L. Heterogeneity of ^{90}Sr radioactive contamination at the head part of the East Ural radioactive trace (EURT) // Journal of Environmental Radioactivity. 2017. V. 167. P. 117–126. <https://doi.org/10.1016/J.JENVRAD.2016.11.019>
29. Mikhailovskaya L.N., Modorov M. V., Pozolotina V.N. et al. Heterogeneity of soil contamination by ^{90}Sr and its absorption by herbaceous plants in the East Ural Radioactive Trace area // Science of the Total Environment. 2019. V. 651. P. 2345–2353. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.10.119>
30. Orekhova N.A., Modorov M.V. East Urals Radioactive Trace: Dose-dependent functional-metabolic effects in the myocardium of the pygmy wood mouse (*Apodemus uralensis*) taking into account population size // Journal of Environmental Radioactivity. 2017. V. 175–176. P. 15–24. <https://doi.org/10.1016/J.JENVRAD.2017.04.005>
31. Orekhova N.A., Modorov M. V., Davydova Y.A. Structural-functional modifications of the liver to chronic radioactive exposure in pygmy wood mouse (*Apodemus uralensis*) within the East-Urals Radioactive Trace // Journal of Environmental Radioactivity. 2019. V. 199–200. P. 25–38. <https://doi.org/10.1016/J.JENVRAD.2019.01.002>
32. Skuterud L., Goltsova N.I., Næumann R. et al. Histological changes in *Pinus sylvestris* L. in the proximal-zone around the Chernobyl power plant // Science of the Total Environment. 1994. V. 157. № 11. P. 387–397. [https://doi.org/10.1016/0048-9697\(94\)90602-5](https://doi.org/10.1016/0048-9697(94)90602-5)
33. Netsvetov M., Prokopuk Y., Holiaka D. et al. Is there Chernobyl nuclear accident signature in Scots pine radial growth and its climate sensitivity? // Science of the Total Environment. 2023. V. 878. Art. 163132. <https://doi.org/10.1016/J.SCITOTENV.2023.163132>
34. Tulik M. Cambial history of Scots pine trees (*Pinus sylvestris*) prior and after the Chernobyl accident as encoded in the xylem // Environmental and Experimental Botany. 2001. V. 46. № 1. P. 1–10. [https://doi.org/10.1016/S0098-8472\(01\)00075-2](https://doi.org/10.1016/S0098-8472(01)00075-2)
35. Tulik M., Rusin A. Microfibril angle in wood of Scots pine trees (*Pinus sylvestris*) after irradiation from the Chernobyl nuclear reactor accident // Environmental Pollution. 2005. V. 134. № 2. P. 195–199. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2004.08.009>

INDICATION OF RADIOACTIVE CONTAMINATION OF FOREST ECOSYSTEMS IN THE ZONE OF THE EAST URAL RADIOACTIVE TRACE USING METHODS OF QUANTITATIVE WOOD ANATOMY

V. V. Kukarskih¹, A. V. Komarova¹, A. D. Vakhrusheva¹, A. Arzac² and M. V. Modorov¹, *

¹Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, 620144 Russia

²Institute of Ecology and Geography, Siberian Federal University, Krasnoyarsk, 660041 Russia

*e-mail: mmodorov@gmail.com

Abstract—The anatomical structure of the annual rings of Scots pine, formed before and after the Kyshtym accident, is analyzed. In trees growing closer to the central axis of the East Ural radioactive trace (EURT), a decrease in the number of cells in the annual ring, as well as a decrease in the diameter of the lumens and the thickness of the cell walls, was noted. It is assumed that radiation-induced damage to the photo-assimilation apparatus of trees led to disturbances in physiological processes that were reflected in the anatomical structure of wood.

Keywords: Kyshtym accident, Scots pine, wood anatomy, radioactive contamination

УДК 528.854 (630.5)

СТРУКТУРА ДРЕВОСТОЕВ В ПЕРЕХОДНОЙ ПОЛОСЕ ЛЕС–ГОРНАЯ СТЕПЬ НА СКЛОНАХ МАССИВА КРАКА (ЮЖНЫЙ УРАЛ) И ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ЕЕ ФАКТОРЫ

© 2024 г. И. К. Гайсин^а*, П. А. Моисеев^б, И. Б. Воробьев^б,

А. А. Константинов^б

^аБашкирский государственный природный заповедник, Россия 453580 Республика Башкортостан, с. Старосубхангулово, ул. Карам, 2

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

* e-mail: i.gaisin2012@yandex.ru

Поступила в редакцию 06.07.2023 г.

После доработки 07.02.2024 г.

Принята к публикации 16.02.2024 г.

Проведена наземная лазерная съемка верхних частей (от гребней хребтов до границы сомкнутых лесов) шести остепненных склонов гор массивов Южный и Северный Крака (Южный Урал) на общей площади 20.82 га. В результате на всех изученных участках было выделено 3584 дерева, для каждого из которых оценены морфометрические параметры (высота и размеры крон) и географическое положение с точностью до 3–10 см. Выявлено, что в верхней трети обследованных высотных профилей сомкнутость и густота древостоев крайне низкие, и лишь на некоторых склонах наблюдается локальное повышение этих показателей. Также повсеместно отмечается, что с расстояния около 2/3 длины профилей от гребней хребтов эти характеристики древостоев резко увеличиваются. Измерения глубины почвенного слоя показали, что в верхних частях склонов почвы маломощные (в среднем 7–12 см), и лишь на некоторых склонах в местах повышения сомкнутости и густоты древостоев их средняя глубина достигает 29 см. На отрезках профилей, удаленных от гребней хребтов от 1/4 до 2/3 их длины, глубина почв постепенно увеличивается и достигает средних значений 20–30 см. Мы связываем как локальное, так и устойчивое (в нижней части) повышение сомкнутости и густоты древостоев в переходной полосе лес–горная степь с увеличением мощности почвенного слоя и удерживаемого им объема влаги.

Ключевые слова: лазерное сканирование местности, экотон лес–горная степь, структура древостоев, мощность и влажность почв, Южный Урал

DOI: 10.31857/S0367059724030021 **EDN:** BKGDXR

Экотонные сообщества всегда вызывали значительный научный интерес из-за того, что основные закономерности формирования и динамики растительного покрова в них наиболее восприимчивы к различным внешним воздействиям [1, 2]. На такого рода участках (территориях) произрастают фитоценозы, которые обладают особыми составом, структурой, механизмами устойчивости и режимом функционирования. На фоне современных изменений климата индикаторная роль таких переходных полос значительно возрастает [3–6]. В переходных полосах наряду с традиционными методами исследования используется анализ пространственной структуры [7, 8], что позволяет делать прогнозы динамики экосистемы [9]. Пространственная структура леса рассматривается как показатель экологической устойчивости, биоразнообразия, конкурентных процессов функциони-

рования лесной экосистемы [10, 11] и определяет микроклиматические условия, обеспеченность ресурсами и характерные особенности лесных местообитаний [12–14].

В горах влияние высотно-климатических поясов и экспозиции склона на лесорастительные условия общепризнано [15], но в условиях сложного рельефа основным признаком становится геоморфология форм склона, которая влияет на водный и тепловой режимы почв, перераспределение осадков, грунтовых вод, перемещение почвенных частиц, мощность и состав почвы [16].

При оценке параметров древостоев в экотоне использовались в основном натурные измерения, которые требовали больших временных затрат [17–19]. В условиях короткого полевого

сезона и отдаленности горных районов было трудно рассчитывать на большой территориальный охват и репрезентативность получаемых данных. Анализ спутниковых снимков при исследовании лесов позволяет получить разнообразную информацию для более обширных территорий [20], но их широкое использование для изучения структуры древостоев все еще ограничивается пространственным разрешением (максимум 0.3–0.5 м/пиксель). В последнее десятилетие для изучения пространственной структуры растительности стали использовать фотоснимки с беспилотных летательных аппаратов (БПЛА) [21] и 3D-поверхности, получаемые при лазерном сканировании местности [22, 23]. Фотоизображения с БПЛА обладают более высоким пространственным разрешением (0.05–0.2 м/пиксель), чем спутниковые. В результате их автоматизированной фотограмметрической обработки создаются детальные ортофотопланы и трехмерные облака точек изучаемой местности [24], на основе которых получают сравнительно точную информацию о пространственных параметрах наземных объектов и растительного покрова. Однако при обработке данных фотосъемки сомкнутых лесов невозможно создавать высокоточную цифровую модель рельефа (ЦМР), так как кроны сильно перекрывают земную поверхность, и поэтому определить с высокой точностью высоту деревьев невозможно [25].

Наземное лазерное сканирование, которое было применено в ряде исследований на верхней границе леса [26, 27], позволяет более точно определять взаиморасположение объектов и оценивать морфометрические параметры отдельных деревьев даже при высокой сомкнутости древостоев. Эта технология основана на получении при помощи лидаров (LiDAR) большого количества точек-отражений лазера с разрешением 0.01–0.03 м. Однако, несмотря на высокое пространственное разрешение фотосъемки с БПЛА и лазерного сканирования местности, полученные в результате их обработки данные все же требуют проверки посредством прямых измерений параметров деревьев в полевых условиях [28].

В качестве одного из наиболее информативных индикаторов того, как быстро и в какой степени трансформируются лесные экосистемы в ответ на изменения климата, в экотоне между лесом и степями могут быть использованы данные по морфометрии древесных растений — увеличение средней высоты, переход из многоствольной формы в одноствольную, рост производительности [4, 29], а также динамики границы леса и структуры древостоев в пространстве [19, 30, 31]. Горные

степи района исследования, в том числе и переходная полоса между ними и лесом, практически не подвержены антропогенному воздействию [32], на склонах хребтов массива гор Крака создаются жесткие микроклиматические и почвенно-грунтовые условия [33], являющиеся препятствием для произрастания на них древесных растений. Тем не менее исследования показали, что идет уменьшение площади горных степей вследствие зарастания лесом [34, 35]. Степень облесения и характер пространственных изменений границы леса в значительной мере зависят от особенностей склона, эдафических и других топоческих условий [36, 37].

Цель настоящей работы — изучить пространственное размещение и параметры деревьев в переходной полосе лес—горная степь на основе современных методов наземного лазерного сканирования и выявить зависимость от глубины и влажности почв структуры древостоев на остепненных склонах гор массива Крака.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Район исследований был приурочен к габбро-гипербазитовому массиву Крака на Южном Урале, который состоит из трех самостоятельных крупных тел (с севера на юг): Южного, Центрального и Северного Крака (53°15'–53°50' с.ш., 57°36'–58°12' в.д.), представляющих собой частично обособленный горный узел к западу от основных центральных горных поднятий Южного Урала (рис. 1).

Массивы Крака представляют собой уникальные природные комплексы, сформировавшиеся в экстремальных почвенно-климатических условиях. Орографической особенностью гор Крака являются сложные узловые системы хребтов, сложенные из ультраосновных изверженных пород. Хребты эрозионно расчленены, с острыми гребнями, крутыми гривноложбинными склонами (от 700–900 м над ур. м.). Растительность состоит из светлохвойных лесов, образованных сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), лиственницей сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) и небольшой примесью березы бородавчатой (*Betula pendula* Roth), на Северном Крака в составе древостоя может присутствовать ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.). Рельеф и климат Крака создали предпосылки для развития ландшафта, в котором верхние части склонов южных экспозиций занимают горные степи, общая площадь которых составляет около 20%.

Климат района континентальный, холодный: по данным метеорологической станции “Башгосзапо-

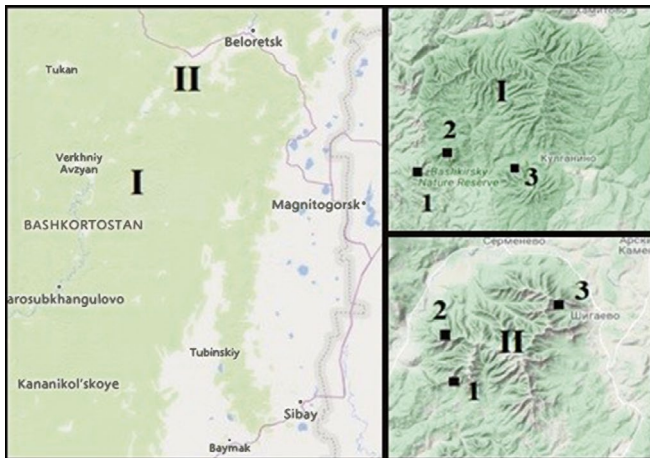


Рис. 1. Районы и места проведения исследований: I – массив гор Южный Крак (1 – г. Большой Башарт; 2 – г. Башарт; 3 – г. Авдэктэ); II – массив гор Северный Крак (1 – г. Суртанды; 2 – г. Малый Саргая; 3 – г. Малый Крак).

ведник”, средняя годовая температура с 1932 г. по 2022 г. составляет $+1.0^{\circ}\text{C}$, среднегодовое количество осадков 561 мм. Тренд за все время наблюдений положительный как по температуре, так и по количеству осадков (рис. 2). Средний многолетний индекс засушливости – 53.8 мм. Наиболее засушливые месяцы – май и июнь [38].

В ходе исследования пространственной структуры древостоев в 2018–2020 гг. было проведено лазерное сканирование местности в переходной полосе лес–горная степь на трех склонах Южного Крака и трех склонах Северного Крака (табл. 1).

Оборудование для лазерного сканирования (комплекс Л-СКАН-2, ООО “Геоматикс”) включало лазерный 3D-сканер Velodyne VLP-16 и плато Applanix (GNSS приемник + IMU). Такая конфигурация позволила собрать в программе PosPack MMS8.4 географически привязанные одноминутные файлы формата LAS, где каждая точка данных имела определенные широту, долготу и высоту над уровнем моря. Все одноминутные файлы объединяли в программе Lidar360 v.4.1 (Green Valley International Ltd) в один файл, и дальнейшая обработка охватывала весь отсканированный склон целиком. Далее в этой программе производили удаление точек, явно расположенных вне пределов основной области сканирования, и классификацию точек-отражений лазера на два типа – точки поверхности земли и остальные вышерасположенные точки [25]. По точкам первого типа была построена ЦМР. По точкам и первого, и второго типов была построена цифровая модель местности (ЦММ). Посредством исключения данных ЦМР из ЦММ была создана цифровая модель лесного полога (ЦМЛП), представляющая собой изображение крон деревьев в растровом формате. При создании всех трех моделей был использован размер ячейки раstra 0.05 м.

Далее была проведена сегментации геопривязанных растров ЦМЛП, в результате которой из общей поверхности сканирования выделены контуры крон деревьев, имеющих высоту более 0.5 м [39], а при помощи инструментария программы Lidar360 v.4.1 определены их площади. Для оценки

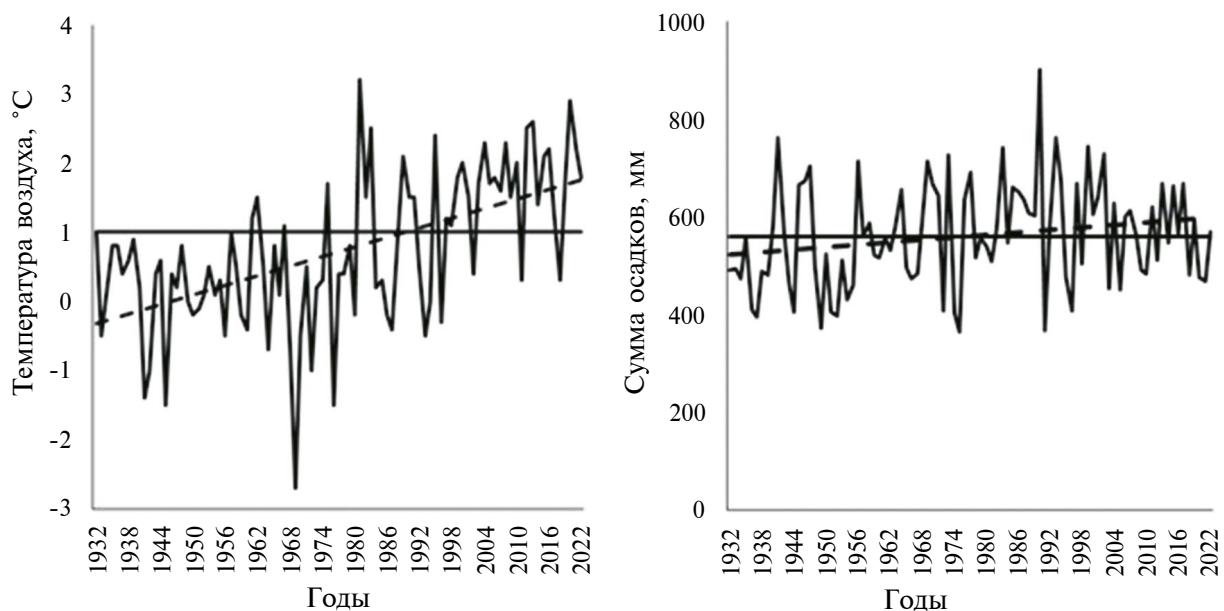


Рис. 2. Многолетняя динамика среднегодовой температуры воздуха и суммы осадков: жирная линия – средние многолетние, прерывистая – линейный тренд.

Таблица 1. Общие характеристики обследованных профилей на массиве Крака

Название обследованного профиля	Большой Башарт	Башарт	Авдэктэ	Суртанды	Малая Саргая	Малый Крака
Аббревиатура профиля	BBA	BAS	AVD	SUT	MCA	SIG
Экспозиция	ЮВ	ЮВ	ЮЗ	Ю	Ю	ЮВ
Высотный интервал, м над ур. м.	670–780	655–715	560–645	650–750	625–690	710–820
Длина профиля, м	240	180	260	200	160	160
Количество условных 20-метровых уровней	12	9	13	10	8	8
Площадь, га	2.04	2.72	3.11	4.84	2.74	5.37
Количество деревьев, шт.	246	525	226	1332	228	1027

высоты деревьев внутри каждого контура кроны рассчитаны статистики распределения яркостей пикселей из ЦМЛП. В данном случае яркость пикселя соответствовала высоте отсканированной точки объекта над поверхностью земли. За высоту дерева принято максимальное значение яркости пикселя. Сомнительные результаты таксационных показателей деревьев, полученные при обработке данных лазерного сканирования, были верифицированы инструментальными измерениями. В полевых условиях производили идентификацию отдельных деревьев на местности, измерение высоты дерева, диаметров ствола и кроны. Высоту измеряли высоотомером РМ-5/1520 РС, Suunto, диаметр ствола получен расчетным путем от измерения периметра ствола мерной лентой, кроны — от измерения диаметра по двум перпендикулярным направлениям, уточнена видовая принадлежность.

В целях анализа изменения пространственной структуры древостоев каждый обследованный участок был разделен на 8–13 условных уровней. Первый 20-метровый уровень начинался на гребне (перегибе склона), последующие уровни располагались параллельно первому через каждые 20 м от гребня вниз по склону. Такая схема деления была обусловлена особенностью геоморфологического строения склонов и связанной с ней структурой почвогрунтов.

На трех профилях — Большой Башарт, Башарт и Авдэктэ — в середине каждого условного уровня измеряли мощность почвенного слоя. Для этого через каждые 2 м втыкали почвенный бур до упора в материнскую породу. Замеры проводили строго вертикально, а не перпендикулярно поверхности склона.

Влажность почвы определяли в начале вегетационного сезона 2018 г., во время отсутствия осад-

ков, при их выпадении по прошествии 5 дней. Для этого в пределах каждого профиля фиксировали три высотных уровня: верхний (первый) — у верхней границы редины (группы деревьев с сомкнутостью крон 5–10%), средний (второй) — у верхней границы редколесий (сомкнутость крон 20–30%) и нижний (третий) — у верхней границы сомкнутых лесов (сомкнутость крон 40–50%). Влажность измеряли на каждом уровне на 3 учетных площадках размером 20 × 20 м.

На учетных площадках измеряли влажность почвы на поверхности и глубине 10 см по центральным линиям слева направо и снизу вверх (по 10 проб на линию). Для выявления влажности по всему профилю почвы на учетных площадках в 4 точках (центрах квадратов 10 × 10 м) закладывали почвенные разрезы до материнской породы. На почвенных разрезах проводили по 8 измерений в каждом из 3–4 слоев почвы: на поверхности почвы (слой 0–5 см), на глубине 10, 20 и 30 см (если присутствовали). Содержание влаги в почве измеряли с помощью электронного влагомера HH2 Moisture Meter фирмы Delta-T с датчиком влажности почвы ML3 ThetaProbe. Одновременно проводили описание почвенного профиля и определяли мощность почвенных горизонтов [19].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В общей сложности на шести склонах массива Крака была отсканирована площадь размером 20.82 га и выделено 3584 дерева. В результате обработки данных лазерного сканирования местности, выполненного на высотных профилях, получены с высокой точностью (1–3 м) такие показатели деревьев, как географическая позиция (рис. 3), высота, площадь проекции и диаметр кроны.

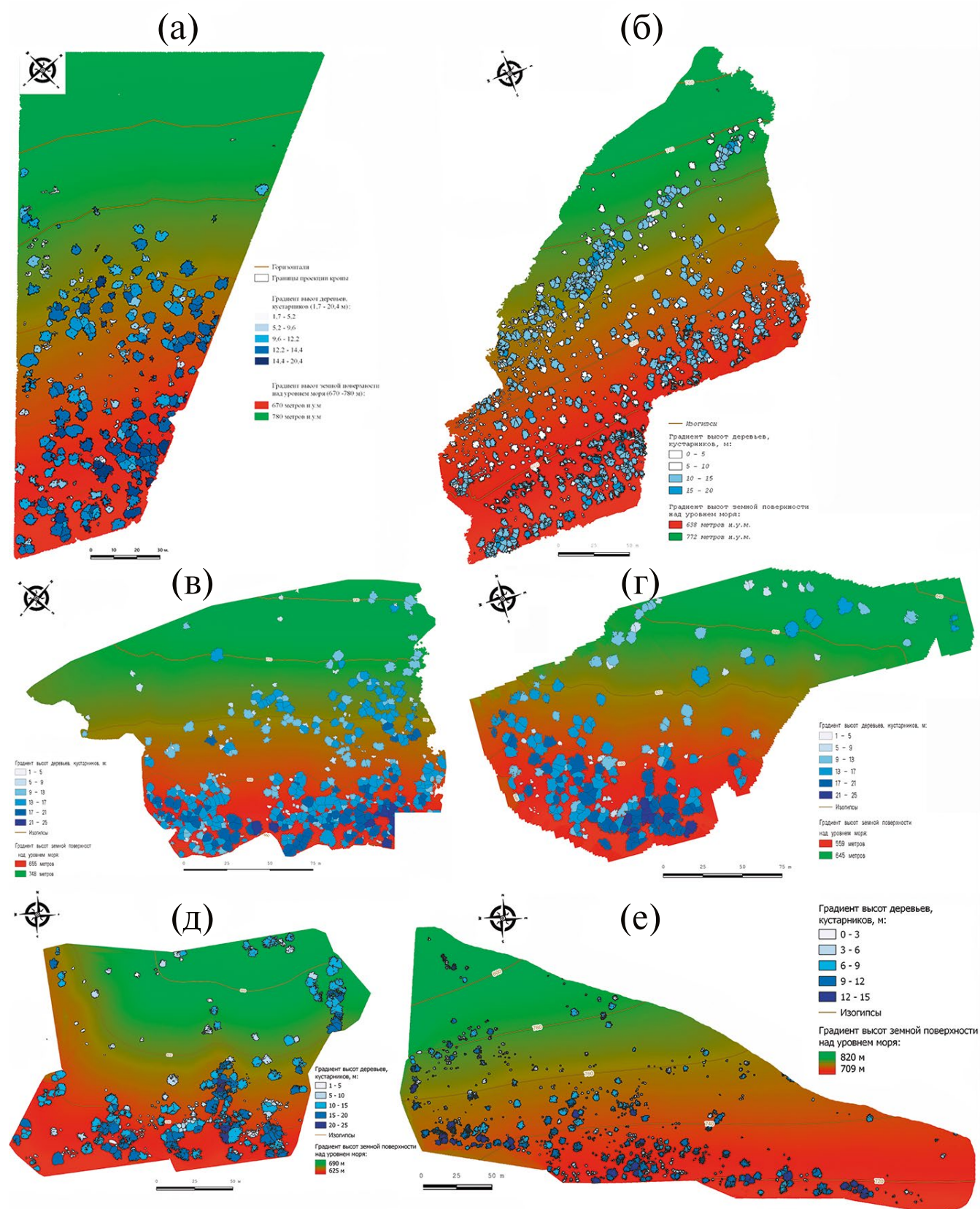


Рис. 3. Карта-схема пространственного размещения деревьев в переходной полосе лес—горная степь на склонах массива Крака: а — Большой Башарт; б — Суртанды; в — Башарт; г — Авдектэ; д — Малый Саргая; е — Малый Крака.

Сравнение характеристик отдельных деревьев, полученных при обработке результатов наземного лазерного сканирования местности и посредством инструментальных измерений, показало, что они очень хорошо друг с другом соотносятся ($R^2 = 0.94\text{--}0.95$) (рис. 4). Это указывает на то, что лазерное сканирование местности можно успешно применять для быстрого получения высокоточных количественных данных о характеристиках отдельных деревьев, произрастающих в переходной полосе лес–горная степь на обследованных склонах массива Крака [40].

Сравнительный анализ изменений сомкнутости древостоев в переходных зонах лес–горная степь на шести склонах гор массивов Южный и Северный Крака выявил (рис. 3 и 5), что в верхней трети обследованных высотных профилей этот показатель крайне низкий (0–10%), и лишь на некоторых склонах наблюдается его локальное повышение до 35% (см. AVD на рис. 5). Также повсеместно отмечается, что с расстояния около 2/3 длины профилей от гребней хребтов наблюдается резкое увеличение (в 2–4 раза) сомкнутости древостоев (до 25–62%).

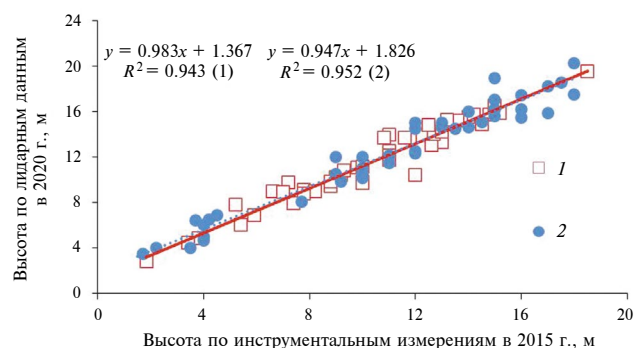


Рис. 4. Соотношение высот деревьев, оцененных при инструментальных измерениях и лазерном сканировании местности: 1 – г. Большой Башарт, 2 – г. Башарт.

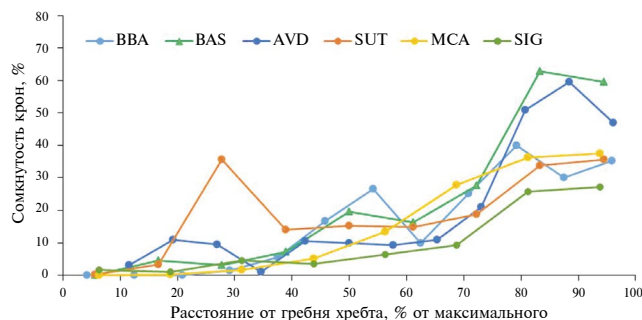


Рис. 5. Изменение сомкнутости древостоев по мере удаления от гребня хребта в переходной зоне лес–горная степь на склонах гор массивов Южный и Северный Крака: BBA – Большой Башарт, BAS – Башарт, AVD – Авдэктэ, SUT – Суртанды, MCA – Малая Саргая, SIG – Малый Крака.

Анализ динамики густоты древостоев выявил (рис. 3 и 6) аналогичные тенденции в ее изменении, как и по сомкнутости, а именно: крайне низкие значения (0–42 шт/га) в верхней трети обследованных высотных профилей и локальное повышение на некоторых склонах (см. AVD на рис. 6) – до 300–500 шт/га. Также повсеместно отмечено, что с расстояния около 2/3 длины профилей от гребней хребтов наблюдается резкое увеличение густоты древостоев (в 3–10 раз) до 300–700 шт/га.

Сравнительный анализ средней высоты древостоев показал, что на всех обследованных профилях она не имеет столь выраженных тенденций на увеличение, как изменения сомкнутости и густоты (рис. 7). Это связано с тем, что в верхних частях склонов встречаются в основном старые деревья, имеющие средние размеры, а по мере спуска у этой возрастной группы увеличивается высота (например, максимальные высоты возрастают в 2–4 раза) (рис. 8), но в составе появляется большая доля молодых невысоких деревьев, снижающих средние показатели.

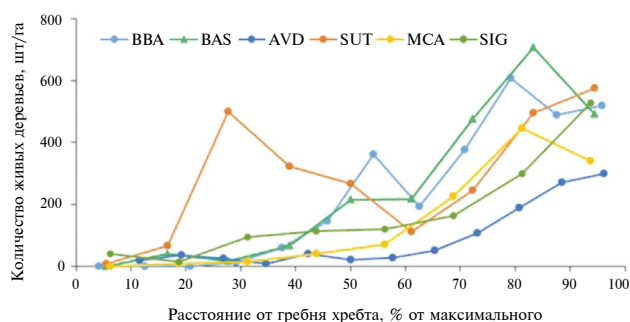


Рис. 6. Изменение количества живых деревьев по мере удаления от гребня хребта в переходной зоне лес–горная степь на склонах гор массивов Южный и Северный Крака: BBA – Большой Башарт, BAS – Башарт, AVD – Авдэктэ, SUT – Суртанды, MCA – Малая Саргая, SIG – Малый Крака.

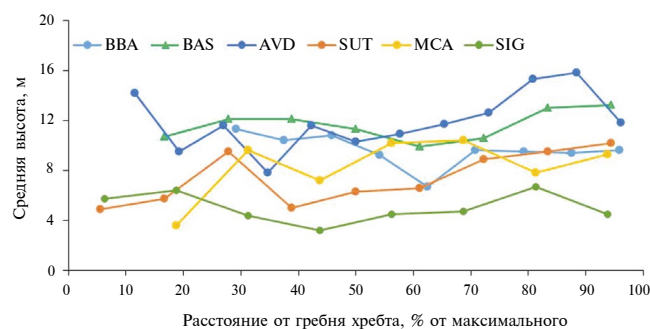


Рис. 7. Изменение средней высоты древостоев по мере удаления от гребня хребта в переходной зоне лес–горная степь на склонах гор массивов Южный и Северный Крака: BBA – Большой Башарт, BAS – Башарт, AVD – Авдэктэ, SUT – Суртанды, MCA – Малая Саргая, SIG – Малый Крака.

Данные по мощности почв и их влажности на различных глубинах, полученные нами ранее в 2018 г. на исследуемых профилях, позволили рассчитать количество воды, содержащейся в слое почвы в разных частях переходной полосы лес—горная степь на склонах гор массивов Северный и Южный Крака. Анализ полученных результатов показал, что количество воды, удерживаемого слоем почвы, в большой степени зависит от ее мощности (рис. 9). Также было установлено, что в верхних третях профилей из-за большей их щебенистости, а также слабой защищенности кронами редко растущих там деревьев от прямого нагревания солнцем почвы содержат в 3 раза меньше влаги в аналогичном слое, чем почвы в средней и нижней частях профилей.

При лазерном сканировании профилей были установлены точные расположения точек учета измерений глубины почвенного слоя, выполненных на почвенных разрезах при определении ее влажности на всех обследованных склонах гор массивов Южный Крака. Это позволило определить расстояние до них от гребня, которое мы использовали применительно к схеме разделения склона на 20-метровые уровни при измерении глубины почв почвенным буром.

Было установлено, что на расстоянии от гребня 5–10% от общей длины профилей средняя мощность почв составляет 6–24 см, ниже она увеличивается до 21–26 см, а на отдельных склонах в редколесьях достигает 28.4 см (например, на профиле на г. Башарт). Но так как почвы в этой части профилей более каменистые и слабо прикрыты кронами деревьев, они содержат небольшое количество влаги (рис. 10). В интервале от 30 до 50% от общей длины профилей глубина почв снижается до 17–21 см, при этом возрастает содержание влаги в почве из-за меньшего ее иссушения под покровом более сом-

кнутых крон деревьев. Ниже по склону мощность почв начинает постепенно увеличиваться и в самой нижней части профилей достигает 20–25 см, а содержание влаги становится максимальным. Следует отметить, что мощность почв и содержание влаги в них чрезвычайно неоднородны в пространстве даже на одном высотном уровне. Особенно это проявляется в верхних частях склонов, где часто встречаются участки с обнажениями материнской горной породы.

ОБСУЖДЕНИЕ

Детальное дистанционное зондирование может стать источником данных, которые помогут быстро оценить состояние растительности в горных условиях. Изучение пространственной структуры древостоев и цифровой модели рельефа является ключевым моментом для быстрой и высокоточной оценки показателей древостоев. Как видно из приведенных выше результатов, на массиве Крака прослеживается большая пестрота пространственного распределения древесных растений, что было выявлено нами ранее при инструментальном исследовании [19, 41]. В отличие от высокогорий, где в пределах экотона верхней границы леса пространственная структура древостоев закономерно меняется (уменьшаются сомкнутость и средняя высота) с увеличением высоты над уровнем моря [2, 12], в массиве гор Крака структура переходной полосы лес—горная степь не столь тесно связана с изменениями высоты.

Горные степи в массиве Крака экстраординальны, находятся в окружении лесов, относительно постепенный переход от сомкнутых насаждений к горным степям наблюдается только на склонах южных экспозиций, а с северной стороны лес произрастает практически до самого гребня хребта, где отмечается

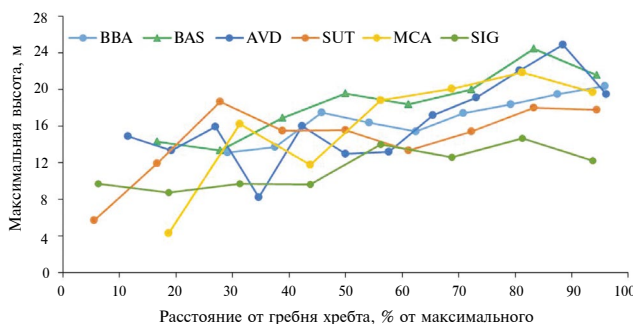


Рис. 8. Изменение максимальной высоты деревьев по мере удаления от гребня хребта в переходной зоне лес—горная степь на склонах гор массивов Южный и Северный Крака: BBA — Большой Башарт, BAS — Башарт, AVD — Авдэктэ, SUT — Суртанды, MCA — Малая Саргая, SIG — Малый Крака.

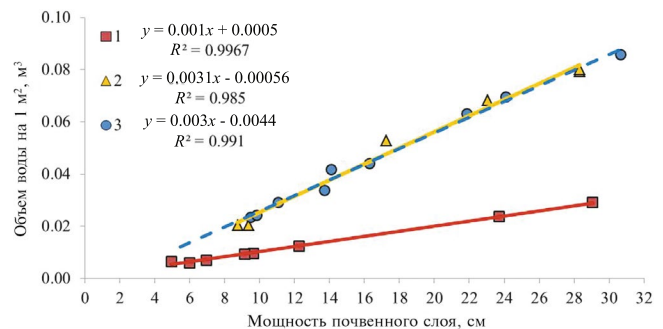


Рис. 9. Объем влаги в почве в зависимости от мощности слоя в переходной зоне лес—горная степь на склонах гор массивов Южный и Северный Крака: 1 — верхняя, 2 — средняя, 3 — нижняя части профилей.

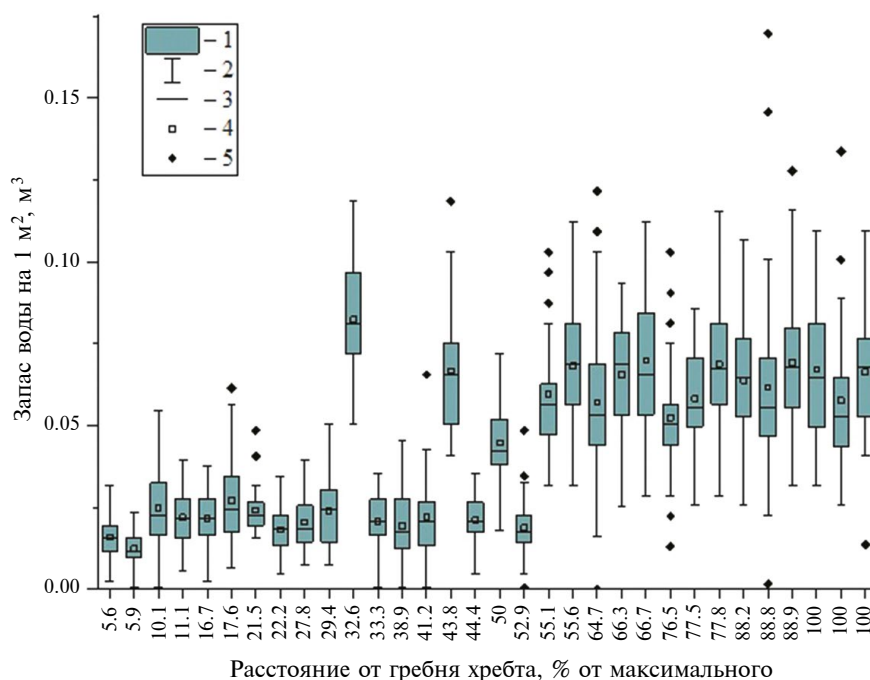


Рис. 10. Запасы влаги в почве на различном расстоянии от гребня на высотных профилях на склонах гор Башарт, Авдектэ и Большой Башарт, массив гор Южный Крака: 1 – 25–75%, 2 – интервал, 3 – медиана, 4 – среднее арифметическое, 5 – выбросы.

резкая смена леса горной степью. Поэтому здесь переходная полоса имеет сложную структуру и сильно зависит от локальных условий [19], о чем свидетельствуют результаты, полученные при исследовании аналогичных районов [42]. Разнообразие условий, свойственное горным экотонам, в значительной степени обусловлено варьированием эдафических факторов вследствие резких смен углов наклона склонов, свойств подстилающих пород, мощности почв и режимов миграции влаги и минеральных веществ. Это еще в большей степени обостряется сменой метеорологических параметров и тектонической структуры [43], что в целом определяет сложность пространственного строения растительного покрова.

Отличительной особенностью структуры исследуемых нами древостоев является контагиозно-клинальный характер размещения деревьев по территории, на который указывают и другие исследователи [14]. Отмечается, что в экотоне, в условиях крутых градиентов климатических факторов, куртины деревьев создают своеобразный микроклимат, смягчающий негативное воздействие среды (иссушение при нагреве прямыми солнечными лучами). Происходят накопление подстилки и развитие почвенного слоя, которые в свою очередь способствуют удержанию большего

количества влаги на единицу площади [5, 15, 37]. По мере продвижения выше по склону наблюдается постепенный переход к одиночному (случайному) размещению и упрощению структуры древостоев.

Выявленные нами особенности пространственного распределения деревьев зависят от микроклиматических условий и наличия ресурсов [13]. Ниже по склону увеличивается количество деревьев, растет амплитуда изменения морфометрических показателей, что свидетельствует об улучшении условий роста. Обнаруженные закономерности устойчивости и роста продуктивности разнородных и разновозрастных древостоев отмечаются и в других районах [43].

В массиве Крака составленные в результате лазерных съемок карты-схемы пространственного распределения деревьев демонстрируют специфические особенности структуры экотона лес–горная степь. Наблюдаемое увеличение густоты подроста в ложбинах, а также сосредоточение групп деревьев на пологих террасах склонов гор Суртанды, Башарт, Малый Крака объясняются только наличием там почв с повышенным увлажнением, которое обусловлено поверхностным стоком влаги в понижениях мезорельефа и накоплением

там снега зимой. В начале вегетационного сезона в период активных ростовых процессов в районах с дефицитом влаги талые воды являются основным источником влаги [36, 37], а понижения поверхности склона способствуют надуву и накоплению снежных масс. На такие участки из-за особенностей рельефа также происходят намыв денудированных фракций горных пород и формирование более мощных почвенных слоев, которые аккумулируют и удерживают влагу, препятствуя стоку и транспирации [15, 16]. Следует отметить, что район исследования является влагодефицитным, поэтому в лесных экосистемах почвенно-водные потоки и перенос вещества в большой степени зависят от локальных условий [14]. Полученные нами данные показали, что на остепненных склонах почвенный покров имеет сложное пространственное строение и значительную изменчивость в пределах небольшой площади.

Различия полученных результатов измерений глубины почв разными способами вытекают из методологии сбора данных. Как было сказано выше, в первом случае исследования проводились на трех высотных уровнях (на границах редины, в редколесьях и сомкнутых лесах), поэтому при измерении глубины почвы лишь в пределах пробных площадок не была получена полная картина о мощности почв на протяжении всего склона. На верхнем уровне были заложены почвенные разрезы на трех пробных площадках, которые на каждом профиле находились на разном расстоянии от гребня хребта и были удалены друг от друга на разную величину. Почвенные разрезы закладывали до глубины, где в большом количестве встречались крупные камни, не позволявшие дальше копать. На профиле разреза проводилось измерение мощности почвогрунтов. При оценке глубины почв почвенным буром его острый кончик в отдельных местах проникал в трещины материнской породы между камнями, в связи с чем измеренные таким образом показатели мощности были немного завышенными. Следует также отметить, что в местах группового размещения деревьев и понижениях мезорельефа отмечается увеличение глубины почвы (см. рис. 10), а также повышение мощности почв сверху вниз по склону в целом.

По-видимому, в верхних частях склонов влага талых вод стекает с них в нижние части, а полученная в результате выпадения осадков в вегетационный период испаряется за короткий срок. Маломощные щебенистые почвы не могут удерживать достаточного количества влаги, необходимого древесным растениям в молодом возрасте

(см. рис. 10) [44]. На таких участках запас талых вод испаряется или происходит сток воды [45]. Ниже деревья создают микроклимат, на поверхности почвы образуется лесная подстилка, выполняющая роль мульчи, которая удерживает влагу от интенсивного испарения.

Исследование пространственно-структурной организации горных лесов позволит глубже понять их природу, особенности функционирования и выйти на прогнозирование динамических тенденций, что особенно важно в связи их с большой экосистемной и хозяйственной значимостью. В целом наблюдения за динамикой границ лесной растительности необходимы для совершенствования системы оценки состояния лесов и адаптации к изменениям среды, а также для оценки продуктивности и биоразнообразия лесных экосистем и их экологической роли на стыке лесной и степной растительности в горах.

ВЫВОДЫ

1. Примененные нами методы лазерного сканирования местности могут быть успешно использованы для картирования древостоев в переходной полосе лес—горная степь и позволят получить их точные таксационные характеристики, а также точные данные о ЦМР и ЦМЛП на больших площадях.

2. На склонах гор массивов Южный и Северный Крака (Южный Урал) резкое увеличение сомкнутости и густоты древостоев в большинстве случаев происходит на расстоянии 2/3 длины переходной зоны лес—горная степь от гребня хребтов. На некоторых склонах ближе к гребневой части хребтов иногда наблюдаются существенные повышения этих показателей, что может быть связано с формированием там более мощных слоев почв и удержанием ими влаги, доступной древесным растениям, чем на прилегающих ниже и выше территориях.

3. Для района массива Крака характерна сложная структура переходной полосы лес—горная степь. Особенности геоморфологии склона влияют на перераспределение атмосферных осадков, водный режим почв, ее распределение, оказывают существенное воздействие на пространственную структуру древостоя.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета. Сбор данных выполнен за счет госбюджетной тематики ФГБУ «Башкирский государственный за-

поведник”, обработка и анализ данных и подготовка текста и рисунков — за счет средств государственного задания ФГБУН Института экологии растений и животных УрО РАН. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Коломыц Э.Г. Бореальный экотон и географическая зональность: атлас-монография. М.: Наука, 2005. 389 с.
2. Горчаковский П.Л., Шиятов С.Г. Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. М.: Наука, 1985. 208 с.
3. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности. Уфа: Гилем, 1998. 413 с.
4. Lu X., Liang E., Wang Y. et al. Mountain treelines climb slowly despite rapid climate warming // *Global Ecology and Biogeography*. 2020. V. 30. № 1. P. 1–11. <https://doi.org/10.1111/geb.13214>
5. Зибзеев Е.Г., Седельников В.П. Структура экотона между лесным и высокогорным поясами гор Южной Сибири // *Растительный мир Азиатской России*. 2010. № 2(6). С. 46–49.
6. Зелепукина Е.С., Гаврилкина С.А., Лесовая С.Н., Галанина О.В. Ландшафтная структура высотной экотонной полосы высокогорного массива Монгун-Тайга // *Изв. Русского географического общества*. 2018. Т. 150. № 2. С. 33–47.
7. Pastorella F., Paletto A. Stand structure indices as tools to support forest management: an application in Trentino forests (Italy) // *Journal of Forest Science*. 2013. V. 59. № 4. P. 159–168. <https://doi.org/10.17221/75/2012-jfs>
8. Pretzsch H. Analysis and modeling of spatial stand structures. Methodological considerations based on mixed beech-larch stands in Lower Saxony // *Forest Ecology and Management*. 1997. V. 97. № 3. P. 237–253. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(97\)00069-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00069-8)
9. Kulha N., Pasanen L., Aakala T. How to calibrate historical aerial photographs: A change analysis of naturally dynamic boreal forest landscapes // *Forests*. 2018. V. 9. № 10. P. 1–19.
10. Debkov N.M., Gradel A., Aleinikov A.A. Reconstruction of stand history and impact evaluation of an invasive bark beetle in Siberian fir forests with the help of spatial structure analysis // *Russ. Forestry Journal*. 2020. V. 375. № 3. P. 24–41. <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2020-3-24-41>
11. Zirlewagen D., Wilpert K. Modeling water and ion fluxes in a highly structured, mixed-species stand // *Forest Ecology and Management*. 2001. V. 143. № 1–3. P. 27–37. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00522-3](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00522-3)
12. 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>
13. Кравцова В.И. Пространственная структура экотона тундра–тайга на плато Путорана (по космическим снимкам сверхвысокого разрешения) // *Вестник Московского гос. ун-та. Серия 5: География*. 2012. № 1. С. 67–74.
14. Овчинникова Н.Ф. Особенности пространственно-временной структуры соснового древостоя на южном склоне восточного Саяна // *Изв. высших учебных заведений. Лесной журнал*. 2021. № 5(383). С. 34–47. <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2021-5-34-47>
15. Намзалов С.А., Холбоева Б.Б., Королюк А.Ю. и др. Особенности структуры лесостепи в экотонной зоне Южной Сибири и Центральной Азии // *Аридные экосистемы*. 2012. Т. 18. № 2(51). С. 17–27.
16. Макунина Н.И. Ботанико-географическая характеристика лесостепи Алтае-Саянской горной области // *Сибирский экологич. журн*. 2016. Т. 23. № 3. С. 405–413. <https://doi.org/10.15372/SEJ20160311>
17. Grigor'ev A.A., Devi N.M., Kukarskikh V.V. et al. Structure and dynamics of tree stands at the Upper Timberline in the western part of the Putorana Plateau // *Russ. Journal of Ecology*. 2019. V. 50. № 4. P. 311–322.
18. Петров И.А., Харук В.И., Двинская М.Л., Им С.Т. Реакция хвойных экотона альпийской лесотундры Кузнецкого Алатау на изменение климата // *Сибирский экологич. журн*. 2015. Т. 22. № 4. С. 518–527. <https://doi.org/10.15372/SEJ20150403>
19. Гайсин И.К., Мусеев П.А., Махмутова И.И. и др. Экспансия древесной растительности в экотоне лес–горная степь на Южном Урале в связи с изменениями климата и влажности местообитаний // *Экология*. 2020. № 4. С. 251–264.
20. Park T., Ganguly S., Tømmervik H. et al. Changes in growing season duration and productivity of northern vegetation inferred from long-term remote sensing data // *Environmental Research Letters*. 2016. № 11. Art. 08400124.
21. Brieger F., Herzsuh U., Pestryakova L. A. et al. Advances in the derivation of Northeast Siberian forest metrics using high-resolution UAV-based

- photogrammetric point clouds // Remote Sensing. 2019. V. 11. P. 1447.
<https://doi.org/10.3390/rs11121447>
22. Низаметдинов Н.Ф., Мусеев П.А., Воробьев И.Б. Лазерное сканирование и аэрофотосъемка с БПЛА в исследовании структуры лесотундровых древостоев Хибин // Изв. высших учебных заведений. Лесной журнал. 2021. № 4(382). С. 9–22.
<https://doi.org/10.37482/0536-1036-2021-4-9-22>
 23. Maguire A.J., Eitel J.U.H., Vierling L.A. et al. Terrestrial lidar scanning reveals fine-scale linkages between microstructure and photosynthetic functioning of small-stature spruce trees at the forest–tundra ecotone // Agricultural and Forest Meteorology. 2019. V. 269–270. P. 157–168.
 24. Agisoft LLC. Agisoft PhotoScan User Manual. Prof. Ed. Version 0.9.0. 2016.
 25. Gadow K.V., Zhang C.Y., Wehenkel C. et al. Forest structure and diversity // Managing Forest Ecosystems. 2011. P. 29–83.
https://doi.org/10.1007/978-94-007-2202-6_27
 26. Chen Q., Baldocchi P., Gong P., Kelly M. Isolating individual trees in a savanna woodland using small footprint lidar data // Photogrammetric Engineering and Remote Sensing. 2006. V. 72. № 8. P. 923–932.
DOI: 10.4236/ars.2013.23028
 27. Liang X., Kukko J., Hyyppä A. et al. In-situ measurements from mobile platforms: An emerging approach to address the old challenges associated with forest inventories // ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing. 2018. V. 143. P. 97–107.
 28. Lisein J., Pierrot-Deseilligny M., Bonnet S., Lejeune P. A photogrammetric workflow for the creation of a forest canopy height model from small unmanned aerial system imagery // Forests. 2013. V. 4. № 4. P. 922–944.
 29. Бочаров А.Ю. Структура и динамика высокогорных лесов Северо-Чуйского хребта (Горный Алтай) в условиях изменений климата // Вестник Томского гос. ун-та. 2011. № 352. С. 203–206.
 30. Золотарева Н.В. Некоторые аспекты динамики экстразональных степей Южного Урала // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы: мат-лы всеросс. конф. СПб., 2011. Т. 2. С. 84–87.
 31. Ямалов С.М., Миркин Б.М. Флористическая и географическая дифференциация настоящих и луговых степей Южного Урала // Растительный мир Азиатской России. 2010. № 2(6). С. 58–65.
 32. Hansson A., Dargusch P., Shulmeister J. A review of modern treeline migration, the factors controlling it and the implications for carbon storage // J. Mt. Sci. 2021. V. 18. P. 291–306.
<https://doi.org/10.1007/s11629-020-6221-1>
 33. Жирнова Т.В., Ямалов С.М., Миркин Б.М. Степи Башкирского государственного природного заповедника: анализ вклада ведущих факторов и синтаксономия // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2007. Т. 112. Вып. 5. С. 36–45.
 34. Волков Д.А. Дистанционный мониторинг многолетней динамики границы леса и горной степи в Башкирском заповеднике: методика и результаты // Уральский экологический вестник. 2017. № 1. С. 24–28.
 35. Мусеев П.А., Гайсин И.К., Бубнов М.О., Мусеева О.О. Динамика древесной растительности на участках остепненных склонов Южного Крака в последние 80 лет // Экология. 2018. № 2. С. 157–162.
<https://doi.org/10.31857/S0367059720040071>
 36. Сизых А.П., Воронин В.И. Структурно-динамическая организация растительных сообществ, формирующихся в зоне контакта леса и аazonальных (экстразональных) степей, а также внутри зональных лесостепей в бассейне оз. Байкал // Изв. Иркутского гос. ун-та. Серия «Биология. Экология». 2011. Т. 4. № 3. С. 36–40.
 37. Xu C., Liu H., Anenkhonov O.A. et al. Long-term forest resilience to climate change indicated by mortality, regeneration, and growth in semiarid southern Siberia // Global Change Biology. 2017. V. 23(6). P. 2370–2382.
 38. Экологическая экспертиза лесов Бурзянского района / Отв. исп. Позднякова Э.П. Уфа: Башкирский региональный центр Международного ин-та леса, 1994. 205 с.
 39. Agisoft LLC. Agisoft PhotoScan User Manual. Prof. Ed. Version 3.9.0. 2018.
 40. Watt P.J., Donoghue N.M. Measuring forest structure with terrestrial laser scanning // International Journal of Remote Sensing. 2005. V. 26(7). P. 1437–1446.
<https://doi.org/10.1080/01431160512331337961>
 41. Гайсин И.К., Мусеев П.А., Балакин Д.С., Нагулов З.Я. Структура древостоев и особенности накопления ими фитомассы на остепненных склонах массива гор Крака (Южный Урал) // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. 2021. № 56. С. 125–151.
 42. Макунина Н.И., Писаренко О.Ю. Дифференциация лесной растительности на границе биоклиматических секторов (западная часть Западного Саяна) // Turczaninowia. 2021. Т. 24. № 4. С. 84–98.
 43. Tchebakova N.M., Rehfeldt G.E., Parfenova E.I. Impacts of climate change on the distribution of *Larix* spp. and *Pinus sylvestris* and their climatypes in Siberia // Mitigation and Adaptation Strategies of Global Change. 2005. № 11. P. 861–882.
 44. Tužinský L. Soil moisture in mountain spruce stand // Journal of Forest Science. 2019. V. 48. № 1. P. 27–37.
<https://doi.org/10.17221/11854-JFS>
 45. Löffler J. The influence of micro-climate, snow cover, and soil moisture on ecosystem functioning in high mountains // Journal of Geographical Science. 2007. V. 17. № 1. P. 1–19.
<https://doi.org/10.1007/s11442-007-0003-3>

TREE STAND STRUCTURE IN THE FOREST–MOUNTAIN STEPPE TRANSITION ZONE ON THE SLOPES OF THE KRAKA MASSIF (SOUTHERN URALS) AND ITS DETERMINING FACTORS

I. K. Gaisin¹, *, P. A. Moiseev², I. B. Vorobyov² and A. A. Konstantinov²

¹*Bashkir State Nature Reserve, Starosubkhangulovo, Republic of Bashkortostan, 453580 Russia*

²*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, 620144 Russia*

* e-mail: i.gaisin2012@yandex.ru

Abstract — Ground-based laser surveys of the upper parts (from the ridge crests to the border of closed forests) of six steppe slopes of the mountains of the Southern and Northern Kraka massifs (Southern Urals) on a total area of 20.82 hectares were carried out. As a result, 3584 trees were identified in all studied areas, their morphometric parameters (crown height and size) and exact geographical position were assessed with an accuracy of 3–10 cm. It was shown that the closure and density of tree stands are extremely low in the upper third of the surveyed altitudinal profiles, and a local increase in these indicators is observed only on some slopes. It is also widely noted that these characteristics of forest stands increase sharply at a distance of about 2/3rd of the length of the profiles from the ridge crests. Measurements of the depth of the soil layer showed that the soils in the upper parts of the slopes are thin (on average 7–12 cm), and their average depth reaches 29 cm only on some slopes in places where the density of forest stands increases. Soil depth on sections of profiles remote from the ridge crests 1/4th to 2/3rd of their length gradually increases and reaches average values of 20–30 cm. We associate both local and stable (in the lower part) increase in the density of forest stands in the forest–mountain steppe transition zone with the increase in the thickness of the soil layer and the volume of moisture retained by it.

Keywords: laser scanning of the area, forest–mountain steppe ecotone, tree stand structure, soil thickness and moisture, Southern Urals