
В ПОРЯДКЕ
ОБСУЖДЕНИЯ

УДК 630*561.24:630*181:630.113

**ЗНАЧЕНИЕ МИКРОЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ
ДЛЯ РОСТА ЛИСТВЕННОЙ ГМЕЛИНЫ В ЭКОТОНЕ
ВЕРХНЕЙ ГРАНИЦЫ ЛЕСА НА ПОЛУОСТРОВЕ ТАЙМЫР***

© 2012 г. В. Е. Бенькова, А. В. Шашкин, М. М. Наурзбаев,
А. С. Прокушкин, В. В. Симанько

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок
e-mail: benkova@ksc.krasn.ru
Поступила в редакцию 10.12.2010 г.

Исследовано влияние микроэкологических условий на динамику радиального роста лиственницы Гмелины вдоль топо-экологического профиля, расположенного в среднем течении р. Котуй между верхней границей “редколесье–тундра” и верхней границей сомкнутых лесов (п-ов Таймыр, 70°52'53" с.ш., 102°58'26" в.д.). На трех пробных площадях в верхней, средней и нижней частях профиля измерены биометрические показатели и ширина годичных колец деревьев; дана характеристика физико-химических и гидротермических свойств почв. Анализ корреляционной связи между индексированными древесно-кольцевыми хронологиями и скользящими двадцатидневными средними значениями температуры воздуха и осадков показал, что в верхней части профиля на границе “редколесье–тундра” реакция деревьев на температуру воздуха проявляется примерно на 10 дней позже, чем в нижней. Предполагается, что сравнительно большая интенсивность радиального роста и лучшие биометрические характеристики лиственницы на границе “редколесье–тундра” обусловлены относительно благоприятными гидротермическими свойствами почвы. Результаты рассматриваются как аргументы в пользу следующей концепции: в пределах экотона верхней границы леса на п-ове Таймыр относительно благоприятные условия для роста взрослых деревьев лиственницы в редколесьях, непосредственно граничащих с тундрой, создаются всегда, независимо от тенденций изменения климата (похолодания или потепления).

Дендрэкология, многолетняя мерзлота, экотон верхней границы леса, лиственница, радиальный рост, климатические факторы, гидротермические свойства почв.

Изменение климата в течение голоцена многократно приводило к изменению положения границы леса. С вековыми периодами потепления (середина XIII в.) и похолодания (Малый ледниковый период, XIV–XIX вв.) климата связывают повышение и понижение верхней границы лиственничников на Полярном Урале и п-ове Ямал [13, 14, 30, 32 и др.]. В последние десятилетия на фоне современных глобальных климатических изменений накапливаются свидетельства проникновения древесной растительности в тундру в высоких широтах, а также возрастания сомкнутости притундровых лесов и увеличения их продуктивности [15, 22, 25, 28, 29, 33]. С.Г. Шиятов,

проведя сравнение ландшафтных фотоснимков, сделанных в 1927–1930, 1976, 1999 и 2000 гг., показал, что за последние 30–40 лет произошло смещение верхней границы леса на Полярном Урале на 20–40 м, а за XX в. в целом она поднялась на 60–150 м [18]. Более интенсивное возобновление и продвижение на север ряда древесных видов в горах Скандинавии в течение 1915–1975 гг. отмечено Л. Куллманом [27].

Многочисленными дендрохронологическими исследованиями было показано, что древесно-кольцевые хронологии, полученные в пределах или вблизи лесотундрового экотона, тесно связаны с изменениями летней температуры и хорошо отслеживают текущие и прошлые ее изменения [4, 10, 14, 23 и др.]. В то же время, по результатам ряда работ, связь между ними в последние десятилетия стала несколько слабее [20]. Очевид-

* Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (09-04-00179, 09-04-00179, 09-04-00803, 10-04-10052, 10-04-01003)

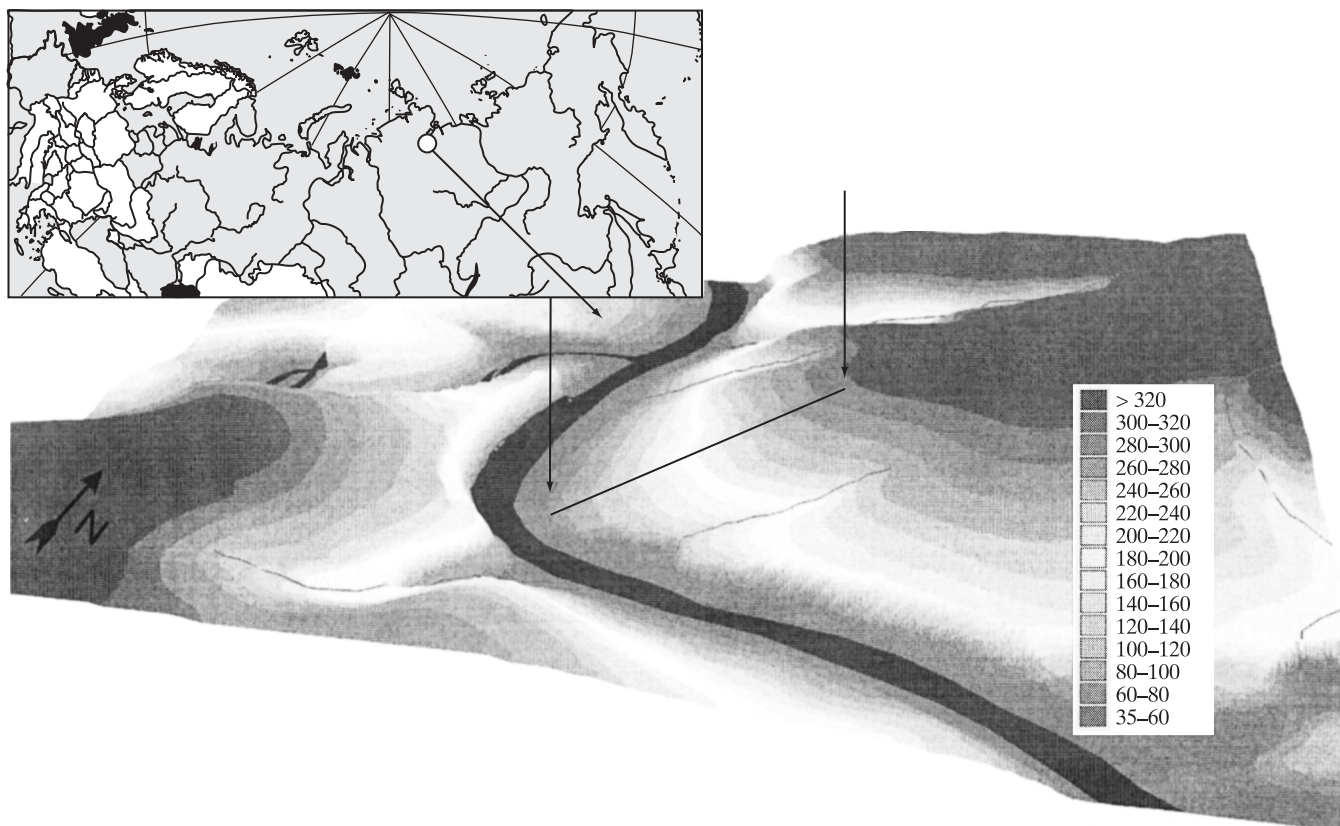


Рис. 1. Линия трансекта на фоне геоморфологических высотных уровней района исследований (3D-проекция) (р. Котуй, п-ов Таймыр).

но, что в высоких широтах с ослаблением роли температуры усилилось влияние на рост деревьев других внешних факторов. Однако задача их выявления усложняется, если рассматривать конкретные лесные биогеоценозы. По результатам аналитических исследований второй группы экспертов МГЭИК [35], экосистемы будут реагировать на возможное изменение климата различным образом, в зависимости от географического положения, структуры экосистем, почвенных и лесорастительных условий, поведения конкретных видов и др. Это в полной мере относится к притундровым лесам, отличающимся высокой чувствительностью к изменению экологической обстановки [6, 8, 18, 25, 27].

Чтобы представить картину сложных взаимоотношений леса с внешней средой в высоких широтах, как подчеркивал Л.К. Поздняков [12], основное внимание следует уделить характеристике специфических особенностей среды. По Л.К. Позднякову, природные условия здесь неблагоприятны для лесных экосистем: во-первых, многолетняя мерзлота и сравнительно низкая температура воздуха обуславливают короткий сезон роста; во-вторых, почва оттаивает на небольшую

глубину, что резко ограничивает доступность питательных веществ; в-третьих, преобладает сильное угнетение самосева и подроста [12].

Самым важным фактором, определяющим относительное равновесие природных процессов в притундровых лесах, произрастающих на многолетней мерзлоте в жестких климатических условиях, является абсолютное доминирование лиственницы. На северном пределе распространения лесной растительности в Сибири древостои на 90% формируют деревья лиственницы Гмелина и на 100% – лиственницы Каяндера в пределах их ареалов [19]. Очевидно, что в процессе эволюции северные популяции лиственницы приобрели ряд признаков, которые обеспечили их абсолютное доминирующее положение. Это проявляется в особенностях строения кроны и семеношения, высокой экологической пластичности, широких возможностях их адаптации к экстремальным мерзлотным условиям и пожарным воздействиям [1]. К таковым относится и высокая чувствительность радиального роста к изменению климатических факторов, в первую очередь, летней температуры [2, 3, 10, 23, 32 и др.]. Однако вопросы установления различий в динамике радиального роста де-

ревьев (интенсивности роста и чувствительности годовичного прироста к изменению климатических факторов), развивающихся в пределах одного экотона полярной границы древесной растительности, и выявления экологических факторов, обуславливающих эти различия, остаются актуальными. Очевидно, что эти вопросы напрямую связаны с проблемой продвижения северной границы леса в тундру. Решению означенных вопросов посвящена настоящая работа.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Район исследования

Исследования проводились на п-ове Таймыр, на стыке плато Путорана и Анабарского плато. Общая климатическая характеристика района [11]: субарктический термический режим, сплошное распространение вечной мерзлоты, средняя температура января -29.6°C , июля $+12.5^{\circ}\text{C}$, среднегодовая температура -13°C , очень низкие значения годовых осадков (247 мм год^{-1}). Вегетационный период длится 60–65 дней, с середины июня до середины августа. По данным метеостанции “Хатанга”, за это время выпадает 46–50% годовых осадков, причем, более половины приходится на июнь – начальный период образования годовичного кольца. Для этого времени также характерна сравнительно высокая влажность воздуха.

Древостой на 100% состоит из лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.). Вертикальная поясность растительности отчетливо выражена, представлена пойменными, склоновыми и высокогорными растительными ассоциациями. Верхний предел лесных ассоциаций приурочен к высотам 290–380 м над ур. моря. Отдельные особи лиственницы Гмелина, имеющие стланиковую и полустланиковую жизненные формы, встречаются до высоты 400 м.

В долине р. Котуй, в среднем ее течении ($70^{\circ}52'53''$ с.ш., $102^{\circ}58'26''$ в.д.), на юго-юго-западном склоне заложен топо-экологический профиль (высотный трансект) с уклоном 4–7° и протяженностью 2000 м. Закладку трансекта предваряло рекогносцировочное обследование с воздуха с целью выбора типичной для данной местности топо-экологической картины (рис. 1), а также наземное экспертное обследование с целью обязательного соблюдения условия отсутствия пожаров. Нулевой пикет расположен в тундре, вблизи границы “редколесье–тундра”, последний – на надпойменной террасе, обрывающейся к ложу реки. Отметим, что такая фитоценотическая

категория лесотундровых сообществ, как редина, в месте исследования отсутствовала. Четко выделенную верхнюю границу леса образуют лиственничные редколесья (определения границы леса и фитоценологических категорий лесотундровых сообществ даны в монографии С.Г. Шиятова [18]).

Выделено три высотных уровня, представляющих смену основных типов фитоценозов. В верхней части склона отчетливо заметен переход от кустарничково-моховой трещинно-пятнистой тундры к лиственничникам кустарничково-кустарничково-мохового типа. В средней части доминируют лиственничники кустарничково-мохового, а в нижней – осоково-хвощово-мохового типа. Кустарничковая растительность не образует яруса и представлена пятнами (синузиями) преимущественно из ив и ерника. Растительные сообщества тундры представлены дриадой точечной (*Dryas punktata* Juz.), видами осок (*Carex* spp.) и зелеными мхами. В верхней части склона (в пределах 300 м над ур. моря) живой напочвенный покров образован березой карликовой (*Betula nana* L.), видами ивы (*Salix* spp.), голубикой (*Vaccinium uliginosum* L.), печеночным и зеленым мхами (*Ptilidium ciliare* (L.) Hampe, *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr.), в средней части, в пределах 250 м над ур. моря и выше – голубикой и зелеными мхами (*A. palustre*, *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp.), в нижней части – березой карликовой, голубикой, видами хвоща (*Equisetum* spp.) и зеленым мхами (*A. palustre*).

Вдоль топо-экологического профиля, на упомянутых выше высотных уровнях заложены три пробные площади (пр. пл.): пр. пл. 1 в верхней части склона, на границе “редколесье–тундра”, пр. пл. 2 в средней и пр. пл. 3 в нижней части склона, в 300 м от реки и на 40 м выше поверхности воды. Расстояние между пр. пл. 1 и пр. пл. 3 составило 1700 м, перепад высот – 232 м (табл. 1).

Таксационно-биометрическая характеристика древостоев

Таксационно-биометрические показатели древостоев получены с использованием общепринятых методик [9]. Для определения возраста древостоя по годовичным кольцам деревьев использовали 20–35 живых деревьев, выбранных пропорционально распределению по ступеням толщины. У деревьев измерили диаметр на высоте 1.3 м от поверхности почвы, высоту, протяженность и диаметр кроны. По измерениям характеристик отдельных деревьев провели оценку параметров древостоев (табл. 1).

Таблица 1. Характеристика древостоев на пробных площадях

	пр. пл. 1	пр. пл. 2	пр. пл. 3
Древостой			
Высота над уровнем моря, м	303	283	71
Угол наклона, °	7	6	4
Средний возраст, лет	66	88	160
Сомкнутость крон	0.20	0.30	0.40
Средний диаметр деревьев, см	7.95	8.23	6.08
Средняя высота, м	4.72	5.23	3.21
Средняя протяженность кроны, м	1.23	1.20	0.94
Средний диаметр кроны, м	2.07	2.42	1.44
Средний прирост за последние 50 лет, мм год ⁻¹	0.52±0.24	0.49±0.16	0.14±0.06
Высота мохового покрова, см	2–4	4–6	7
Почвы			
Глубина сезонно-талого слоя на момент наблюдения, см (20.07.2009)	90	62	68
Слой сосредоточения основной массы корней лиственницы / мощность корнеобитаемого слоя, см	10/20	16/25-30	22/50
Мощность органогенного горизонта	3	6	15
Температура (°C) / влажность (%) на поверхности почвы под моховым покровом (20.07.2009)	10.5/34	6.5/43	5.5/50

Почвенные условия на топо-экологическом профиле

На пр. пл. 1 почвенный разрез был заложен 20.07.2009 с учетом криогенного нанорельефа “бугор-западина”. Почва относится к таежным мерзлотным. На пр. пл. 2 ее поверхность имеет слабо выраженный микрорельеф, на пр. пл. 3 – слабовыраженный микро- и нанорельеф. Почвенные разрезы были заложены на основной поверхности. Почва на пр. пл. 2 и пр. пл. 3 относится к глеево-мерзлотным торфянистым. Сверху вниз по склону были выявлены следующие тенденции: увеличение оглеения и оторфованности почв в связи с возрастанием влажности до избыточного увлажнения в нижней части; увеличение мощности органогенного горизонта; увеличение запасов углерода с 2 до 25 кг м⁻² и азота с 0.5 до 1.5 кг м⁻².

Во время закладки почвенных профилей и отбора почвенных образцов по горизонтам через 10 см от поверхности до подстилающей породы измерили температуру почвенным термометром. В этих же образцах камерально определили влажность почвы весовым методом. Исследования показали значительное изменение свойств почв вдоль топо-экологического профиля сверху вниз, по мере развития лесного покрова (табл. 1).

Дендроэкологические методы исследования

Дендроэкологический анализ проводили по кернам и спилам, взятым с модельных деревьев

(15–30 деревьев с каждой пробной площади) на высоте 1.3 м от поверхности почвы. Измерение ширины последовательных годовичных колец каждого дерева проводили вдоль двух радиусов с точностью 0.01 мм на полуавтоматическом измерительном комплексе LINTAB v3.0 с пакетом программного обеспечения TSAP v3 (Frank Rinn, Германия). По известной в дендрохронологии методике [17, 23] для каждой пробной площади строили индексированные древесно-кольцевые хронологии.

Для анализа статистической связи индексов радиального прироста деревьев с климатическими переменными принято оценивать и интерпретировать функции отклика по известной методике [23, 31]: рассчитываются корреляции между индексами прироста и ежемесячными значениями температуры воздуха и осадков за период времени, насчитывающий несколько десятков лет (далее – “стандартные функции отклика”). Однако по стандартным функциям отклика зачастую невозможно выявить разницу в реакции радиального прироста на климатические факторы у деревьев, растущих в пределах одного экотона, но в разных микроэкологических условиях. Причины могут быть разными: например, очень короткий (около двух месяцев) вегетационный период в высоких широтах. С целью выделения более короткого, чем месяц, периода времени со значимым влиянием климатических факторов на ра-

диальный прирост мы применили оригинальный метод “скользящих функций отклика”. Рассчитывали корреляцию индексов радиального прироста с сериями среднесуточных температур и суточных осадков, усредненных за 20, 30 и 40 дней, со сдвигом этих промежутков времени на 5 дней вперед. В пределах рассматриваемого периода 1950–2008 гг. 20-, 30- и 40-дневные “скользящие функции отклика” имели сходный характер. Вместе с тем, 20-дневные функции показали более тесную корреляцию индексов прироста с климатическими переменными и отличались лучшим разрешением. К тому же 20 дней – это достаточно длительный временной интервал в процессе формирования годичного прироста, так что изменение климатических факторов в этих пределах вполне могут регистрировать годичные кольца. В связи с этим, мы проводили анализ только 20-дневных скользящих функций отклика. Для рассмотрения взят период с начала апреля по конец сентября, в течение которого можно ожидать реакцию ширины годичных колец на влияние климатических факторов. Суточные климатические данные были взяты с сайта “National Weather Service. Internet Weather Source”, <ftp://ftp.ncdc.noaa.gov/pub/data/ghcn/daily/>.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Характеристика древостоев вдоль топо-экологического профиля

Выявлено два основных тренда в характеристиках древостоев вдоль топо-экологического профиля снизу вверх (пр. пл. 3 → пр. пл. 1; табл. 1):

1) Омоложение древостоев. Возраст большинства деревьев в верхней части склона на границе с тундрой (пр. пл. 1) составляет 20–70 лет (встречаются отдельные деревья возраста до 250 лет), в

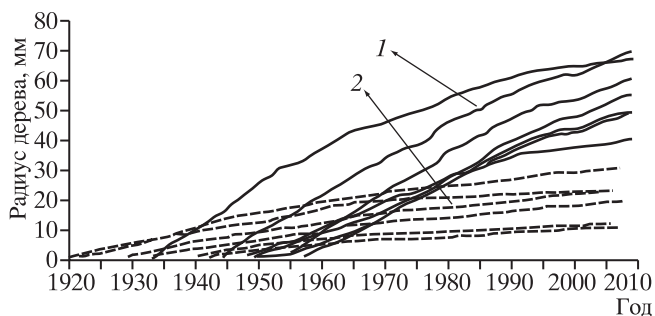


Рис. 2. Интегральные кривые хода роста деревьев одного и близкого классов возраста на пр. пл. 1 (1) и пр. пл. 3 (2).

средней части (пр. пл. 2) – 20–90 лет (отдельные деревья достигают возраста 300 лет) и в нижней (пр. пл. 3) – 50–120 лет (отдельные деревья достигают возраста 400 лет и более).

2) Возрастная интенсивность радиального роста. За последние 50 лет средний прирост древесины ствола деревьев на пр. пл. 3 составил 0.14 мм год^{-1} , а на пр. пл. 1 – 0.52 мм год^{-1} . Деревья на пр. пл. 1 с таким же диаметром ствола, что и на пр. пл. 3, оказались значительно моложе. Диаметр деревьев на пр. пл. 1 увеличивался со временем значительно быстрее, чем диаметр деревьев одного или близкого класса возраста на пр. пл. 3 (рис. 2).

Деревья в верхней части склона на границе с тундрой (пр. пл. 1), по сравнению с таковыми в нижней части (пр. пл. 3), имели лучшие биометрические характеристики: более развитую крону и больший диаметр стволов.

Индексированные древесно-кольцевые хронологии

Индексированные древесно-кольцевые хронологии, полученные для древостоев на пр. пл. 1, пр. пл. 2 и пр. пл. 3 (рис. 3), коррелируют с

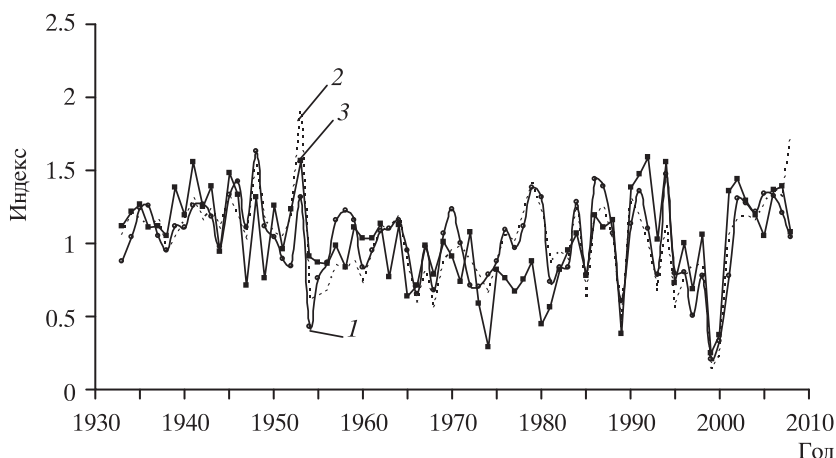


Рис. 3. Древесно-кольцевые индексированные хронологии для пр. пл. 1 (1), пр. пл. 2 (2) и пр. пл. 3 (3).

Таблица 2. Коэффициенты корреляции R обобщенной индексированной древесно-кольцевой хронологии для п-ова Таймыр [10] с индексированными древесно-кольцевыми хронологиями для пр. пл. 1, пр. пл. 2 и пр. пл. 3 (1917–2000 гг.; $P > 0.95$)

Хронология	Обобщенная для п-ова Таймыр	пр. пл. 1	пр. пл. 2	пр. пл. 3
Обобщенная для п-ова Таймыр	1.00	0.60	0.67	0.70
пр. пл. 1		1.00	0.86	0.56
пр. пл. 2			1.00	0.69
пр. пл. 3				1.00

таймырской обобщенной индексированной древесно-кольцевой хронологией [9], охватывающей период 1917–2000 гг. Таким образом, мы получили подтверждение, что выбраны характерные для Таймыра лиственничники, синхронно реагирующие на изменение погодных условий. Коэффициенты корреляции R приведены в табл. 2 ($R > 0.27$ значимы при $P > 0.95$). Наиболее тесно таймырская хронология коррелирует с хронологией, полученной по более “старым” деревьям на пр. пл. 3. Довольно высокие значения коэффициента корреляции между индексированными хронологиями ($R = 0.86–0.56$, табл. 2) в свою очередь свидетельствуют о высокой синхронности изменения радиального прироста деревьев на пр. пл. 1, пр. пл. 2 и пр. пл. 3. Вместе с тем, судя по сравнительно низкому коэффициенту корреляции ($R = 0.56$), изменение прироста деревьев на пр. пл. 1 и пр. пл. 3 отличается сравнительно меньшей синхронностью.

Во всех индексированных хронологиях (рис. 3) выделяется синхронное уменьшение радиального прироста деревьев в холодные 1999–2000 годы, но на пр. пл. 1 оно выражено в большей степени по сравнению с пр. пл. 3. После 2000 г. произошло синхронное увеличение прироста по всему топоэкологическому профилю, но на пр. пл. 1 оно выражено сильнее. Синхронное уменьшение прироста в 1960–1973 гг. наиболее заметно у деревьев на пр. пл. 3. Таким образом, радиальный прирост деревьев на пробных площадях, характеризующийся синхронной динамикой, имеет разную чувствительность к изменению климатических факторов (более наглядно это будет показано ниже с помощью скользящих функций отклика). Очевидно, что это результат заметного различия условий произрастания. В частности, было отмечено значительное изменение физико-химических и средних характеристик гидротермических свойств почв сверху вниз по склону по мере развития лесного покрова (табл. 1).

Гидротермические условия сезонно-талого слоя на пробных площадях

На вторую декаду июля почва на пр. пл. 1 оттаяла на значительно большую глубину (90 см), чем на пр. пл. 2 и пр. пл. 3 (62 и 68 см; табл. 1). Слой сосредоточения основной массы корней лиственницы составил 10 см на пр. пл. 1, 16 см на пр. пл. 2 и 22 см на пр. пл. 3 (табл. 1). В пределах этого слоя температура уменьшилась с глубиной с 13.5 до 8 °С на пр. пл. 1, с 8 до 5 °С на пр. пл. 2 и с 7 до 4 °С на пр. пл. 3 (рис. 4, кривые 1). Таким образом, на момент наблюдения поверхность почвы на пр. пл. 1 прогрелась значительно сильнее (температура ее была почти в 2 раза выше).

Влажность почвы от верхней до нижней границы слоя сосредоточения основной массы корней лиственницы уменьшилась с глубиной с 38 до 30% на пр. пл. 1, с 58 до 26% на пр. пл. 2 и с 56 до 48% на пр. пл. 3 (рис. 4, кривые 2). При дальнейшем увеличении глубины влажность почвы на пр. пл. 1 продолжала монотонно убывать; на пр. пл. 2 зарегистрировано уменьшение влажности почвы до 50-сантиметровой отметки, а затем ее увеличение. На пр. пл. 3 при изменении глубины от 0 до 10 см влажность постепенно уменьшалась с 56 до 44%, достигая минимума, затем увеличивалась и на глубине 30–40 см оказалась равной 70%. На глубине 35 см наблюдался интенсивный надмерзлотный сток воды. Таким образом, источником доступной влаги для деревьев на пр. пл. 1 являются в основном осадки, на пр. пл. 2 – осадки и склоновый сток и на пр. пл. 3 – осадки, вода, образующаяся при таянии многолетнемерзлого слоя, а также склоновый сток. В связи с этим к корням деревьев на пр. пл. 1 поступает сравнительно теплая вода, что облегчает всасывание и усвоение питательных веществ. В то же время на пр. пл. 3 заболачивание и низкая температура воды в слое сосредоточения корней лиственницы, близкая к 0 °С, отрицательно сказываются на этих процессах.

Функции отклика индексов радиального прироста на изменение климатических факторов

По стандартным функциям отклика (рис. 5, а) выявлена прямая связь радиального прироста древесины у деревьев, произрастающих на пр. пл. 1 и пр. пл. 2, с июльской температурой воздуха ($R = 0.43$ и 0.38). У деревьев на пр. пл. 3 достоверной связи (при $P = 0.95$) с температурой летних месяцев не обнаружено. Радиальный прирост на всех трех пробных площадях отрицательно связан с июньскими осадками (связь довольно слабая, на пределе достоверности), но заметной

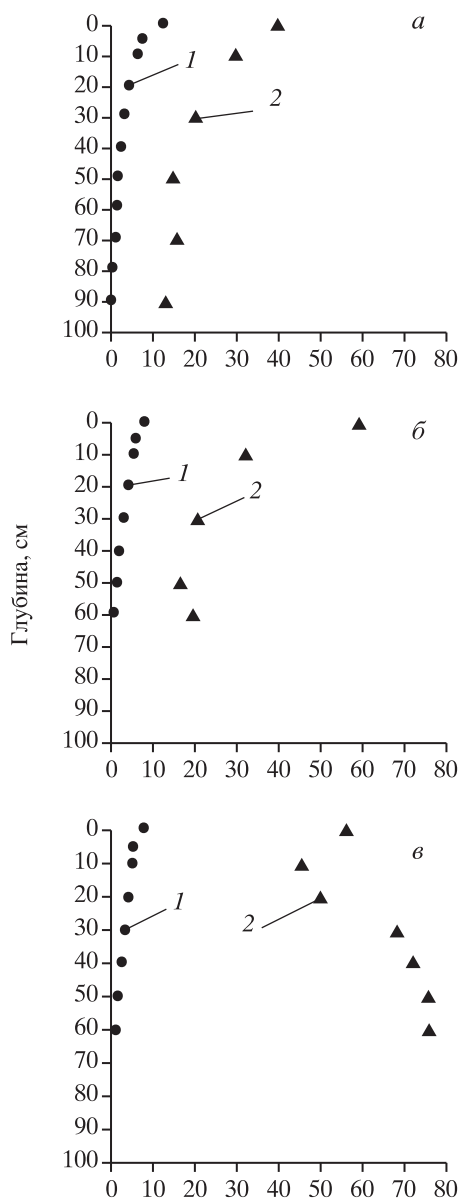


Рис. 4. Изменение температуры (1) и влажности (2) в почве вдоль топо-экологического профиля: а – верхняя часть склона (пр. пл. 1); б – середина склона (пр. пл. 2); в – нижняя часть склона (пр. пл. 3).

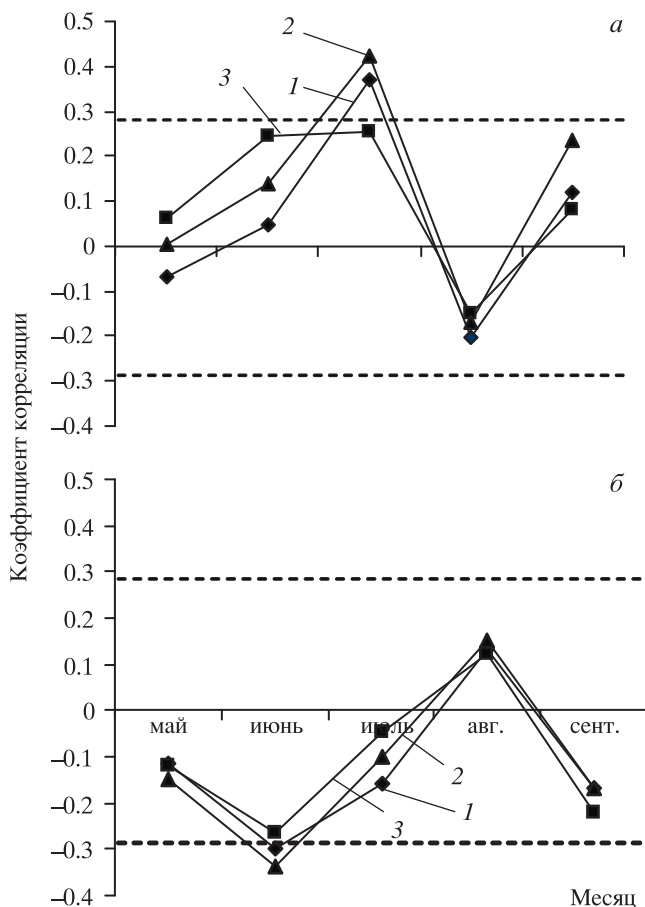


Рис. 5. Функции отклика индексов радиального прироста лиственницы Гмелина на среднемесячную температуру (а) и среднемесячные осадки (б) для пр. пл. 1 (1), пр. пл. 2 (2) и пр. пл. 3 (3).

разницы в реакции у деревьев на пр. пл. 1, пр. пл. 2 и пр. пл. 3 не выявлено.

Преимущество 20-дневных скользящих функций отклика (рис. 6) перед стандартными (рис. 5) очевидно: они имеют высокое временное разрешение, демонстрируют более тесную прямую связь индексов радиального прироста с температурой воздуха и выявляют достоверную обратную связь с осадками. Положительное влияние температуры воздуха на ширину годичных колец лиственницы на пр. пл. 1 (рис. 6, а) сказывается с 19 июня по 9 июля, на пр. пл. 2 – с 14 июня по 9 июля и на пр. пл. 3 – с 9 июня по 9 июля. Таким образом, температура воздуха в последние две декады июня и первую декаду июля определяет ширину годичных колец лиственницы на топо-экологическом профиле. Подтверждением является то, что в 1989 и 2000 гг. с аномально холодным июнем у деревьев образовались очень узкие годичные кольца (рис. 3).

Опираясь на результаты фенологических наблюдений Т.В. Карабаиновой на Таймыре [5], мы

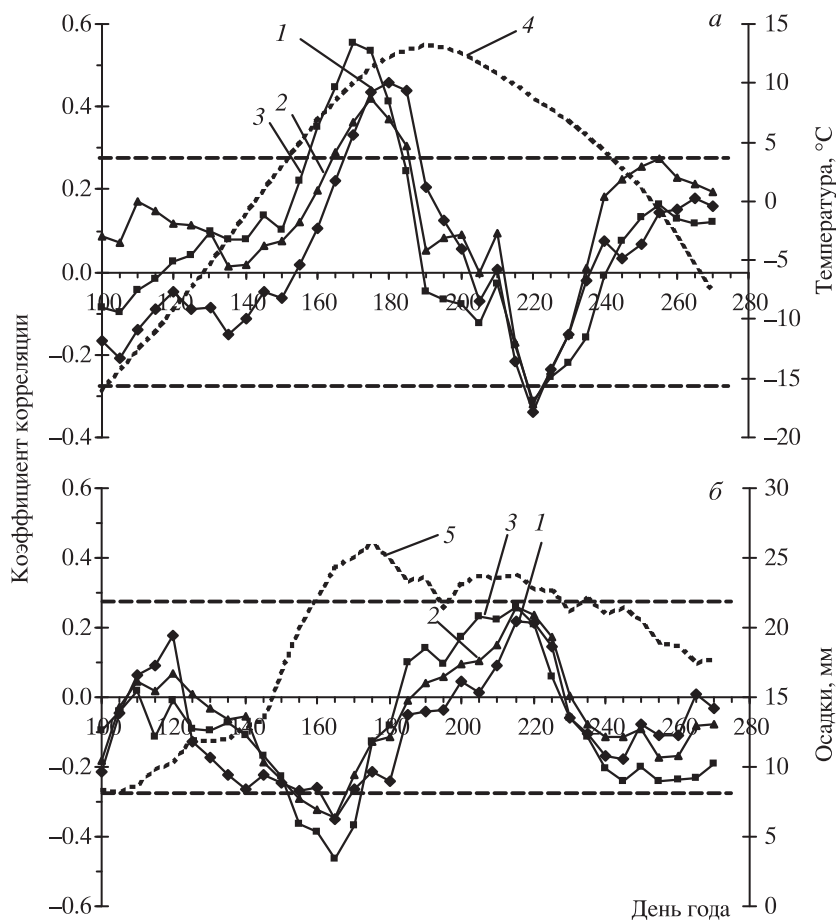


Рис. 6. Скользящие 20-дневные функции отклика индексов радиального прироста лиственницы Гмелина на температуру воздуха (а) и осадки (б): 1 – пр. пл. 1; 2 – пр. пл. 2; 3 – пр. пл. 3; 4 и 5 – среднееголетние значения температуры воздуха и осадков соответственно по данным метеостанции Хатанга за 1950–2008 гг.

пришли к заключению, что именно температура воздуха в начале вегетационного периода (а значит, и в начале сезона радиального роста, определяемого началом камбиальной активности [7]) в основном определяет ширину годичных колец. Так, в работе [5] было установлено, что дата начала охвоения побегов лиственницы Гмелина в районе нашего исследования очень сильно варьирует из года в год в связи с высоким погодичным варьированием июньской температуры воздуха; в упомянутые выше 1989 и 2000 гг. начало охвоения зафиксировано 14 июня и 1 июля, соответственно; за 14 лет наблюдений фактическая амплитуда варьирования дат данной фенофазы составила 34 дня, с 10 июня по 14 июля. Очевидно, что и дата начала сезона радиального роста, тесно связанная с началом охвоения побегов лиственницы, также сильно варьирует [7] (определение “сезон роста” дано в [7, 24]). Связь индексов прироста лиственницы на топо-экологическом профиле с температурой воздуха нами выявлена в том же промежутке времени (рис. 6, а).

На основании вышеизложенного мы интерпретируем сдвиг температурного отклика у деревьев на пр. пл. 1 (рис. 6, а) тем, что старт сезона роста здесь начинается примерно на десять дней позже, чем на пр. пл. 3 и на неделю позже, чем на пр. пл. 2. По нашим наблюдениям, процесс облиствения деревьев в верхней части склонов действительно начинается всегда позже, чем в нижней.

Очевидно, что при более коротком периоде вегетации радиальный прирост древесины ствола лиственницы на пр. пл. 1 должен быть более чувствителен к количеству накопленных зимних осадков по сравнению с деревьями на пр. пл. 3. Ясно, что чем меньше накопленных зимних осадков к началу вегетации, тем быстрее протаивают верхние слои почвы, тем раньше начинается рост деревьев. Как показали результаты корреляционного анализа данных за 1948–2010 гг. (значения $R < 0.27$ незначимы при $P > 0.95$), у деревьев на пр. пл. 1 ширина годичных колец отрицательно коррелирует ($R = -0.45$) с суммой накопленных с октября по апрель осадков, в то время как на ППЗ

достоверной связи между ними нет ($R = -0.18$). Этот результат является косвенным подтверждением того, что старт сезона роста лиственницы в верхней части склона, на границе редколесья с тундрой, начинается позже, чем в нижней.

Отрицательное влияние осадков на ширину годовичных колец деревьев лиственницы (рис. 6, б) сказывается с 14 по 19 июня на пр. пл. 1, с 4 по 19 июня – на пр. пл. 2 и с 4 по 24 июня – на пр. пл. 3 и имеет опосредованный характер. Увеличение осадков сопровождается понижением температуры воздуха в начале вегетационного сезона, что отрицательно сказывается на камбиальной активности и, соответственно, на годовичном приросте деревьев.

С 8 по 18 августа индексы радиального прироста древесины лиственницы, произрастающей на всех трех пробных площадях, отрицательно связаны с температурой воздуха (рис. 6, а). Очевидно, что радиальный рост к концу второй декады августа с относительно высокими температурами воздуха (рис. 6, а, кривая 4) еще не закончен. Действительно, по результатам М.В. Брюхановой [21], у лиственницы Гмелина, произрастающей в криолитозоне (Центральная Эвенкия, Тура) южнее места нашего исследования, к концу августа еще не закончено формирование поздней древесины годовичного кольца. Отрицательное влияние температуры воздуха в августе на ширину годовичных колец лиственницы, по нашему мнению, имеет опосредованный характер через уменьшение влажности активного слоя почвы. На пр. пл. 1 это происходит за счет испарения с поверхности со слабо развитым моховым покровом, и чем выше температура, тем интенсивнее испарение. Выпавшие осадки (количество которых несколько меньше по сравнению с предыдущим периодом, рис. 6, б, кривая 5), быстро просачиваются вглубь, становясь недоступными для корней лиственницы (табл. 1). Поэтому на пр. пл. 1 повышение температуры воздуха негативно отражается, а изменение количества осадков не сказывается на ширине годовичного кольца. То же происходит и на пр. пл. 2. Вместе с тем, во второй половине августа поступающего тепла становится недостаточно для оттаивания поверхностного слоя многолетней мерзлоты, и надмерзлотный сток, питающий почву на пр. пл. 3, прекращается. Мощный моховой покров с одной стороны поглощает влагу из активного слоя, а с другой изолирует его от выпадающих осадков. Деревья при этом испытывают недостаток влаги, который усугубляется с повышением температуры воздуха и уменьшением количества осадков, и это негативно сказывается на ширине годовичного кольца.

В работах [26, 34] показано, что сроки начала сезона радиального роста, безусловно зависящие от раннелетних температур воздуха и сроков схода снежного покрова, являются факторами, заметно влияющими на ширину и анатомическую структуру годовичных колец деревьев в высоких широтах. Между тем, на примере одного топоэкологического профиля в экотоне верхней границы леса нами показано, что связь между шириной годовичных колец и сроками начала сезона радиального роста может отсутствовать. Вопреки ожиданиям оказалось, что в верхней части профиля, непосредственно на границе с тундрой, то есть на предполагаемом пределе выживания, произрастают здоровые деревья, с хорошо развитой кроной и годовичными кольцами, которые более чем в 2 раза шире, чем у деревьев того же возраста, произрастающих в нижней части склона. В связи с этим объяснить разницу в интенсивности радиального роста современным потеплением климата и сравнительно молодым возрастом древостоя в верхней части склона нельзя. Такие факторы, как плодородие почвы, глубина снежного покрова и продолжительность вегетационного периода, также не могли обусловить выявленную особенность состояния и роста деревьев на границе с тундрой. Почва в верхней части профиля характеризуется меньшим запасом общего углерода (2 кг м^{-2} на пр. пл. 1 и 25 кг м^{-2} на пр. пл. 3) и общего азота (0.5 кг м^{-2} на пр. пл. 1 и 1.5 кг м^{-2} на пр. пл. 3). Согласно наблюдениям, глубина снежного покрова в верхней (из-за надува снега из тундры господствующими северными ветрами) и нижней части высотного профиля приблизительно одинакова и может достигать 1.5–2 м. Сезонный рост деревьев в толщину в верхней части склона начинается примерно на десять дней позже, и продолжительность его меньше, чем в нижней части. Тем не менее, условия для роста деревьев на границе редколесья с тундрой, судя по интенсивности роста, оказались более благоприятными, чем в нижней части профиля. По данным (к сожалению, неполным) исследования свойств почвы на топоэкологическом профиле (рис. 4, табл. 1), мы предположили, что благоприятные условия обеспечиваются лучшими гидро-термическими свойствами почвы.

В нижней части топоэкологического профиля раньше, чем в верхней, создаются условия для более раннего начала вегетационного периода (это показали и натурные наблюдения, и скользкие функции отклика). Однако процессы оттаивания и прогрева активного слоя почвы идут здесь гораздо медленнее, чем в верхней части, в связи с переувлажненностью и из-за термоизолирующей

роли развитой моховой подушки. Это отрицательно сказывается на радиальном росте деревьев. Негативно влияет на рост относительно низкая температура почвенной влаги; ее источниками являются дождевые осадки, аккумулятивный склоновый сток и подпитка водой, образующейся при таянии верхнего слоя многолетней мерзлоты. Между тем, в верхней точке топо-экологического профиля, где моховой покров развит слабо, слой сосредоточения основной массы корней лиственницы быстро прогревается и в течение всего времени роста деревьев имеет более высокую температуру; почва оттаивает на большую глубину; к корням поступает более теплая вода, состоящая, главным образом, из дождевых осадков – все это положительно сказывается на радиальном росте деревьев. Таким образом, несмотря на более короткий сезон радиального роста, деревья на границе “редколесье – тундра” характеризуются большей интенсивностью радиального роста и образуют более широкие годичные кольца.

Полученные результаты позволили предположить, что относительно благоприятные условия роста выживших деревьев лиственницы вблизи сплошной границы “редколесье – тундра” в экотоне верхней границы леса (среднее течение р. Котуй на п-ове Таймыр) создаются всегда, независимо от тенденций изменения климата (похолодания или потепления). Более благоприятные гидротермические условия, создающиеся здесь для роста деревьев после схода снежного покрова, обуславливают бóльшую интенсивность радиального роста деревьев, чем на границе сомкнутых лесов. В связи с этим, динамика границы “лес – тундра” при потеплении или похолодании, очевидно, обусловлена не увеличением или снижением интенсивности роста самих деревьев на границе, а создающимися лучшими или худшими условиями для вызревания семян, всхожести и выживаемости потомства [16].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выявлены две основные тенденции в характеристиках лиственничников, произрастающих в разных микроэкологических условиях между верхней границей “редколесье–тундра” и верхней границей сомкнутых лесов в пределах экотона верхней границы леса на п-ове Таймыр: тенденции к омоложению и увеличению интенсивности радиального роста у деревьев близких возрастов. Показано, что в верхней части топо-экологического профиля, на границе “редколесье–тундра”, реакция деревьев на температуру воздуха проявляется примерно на 5 дней позже, чем в средней,

и на 10 дней позже, чем в нижней части. Лучшие гидротермические свойства почвы в текущих климатических условиях обеспечивают сравнительно высокую интенсивность радиального роста и лучшие биометрические показатели деревьев лиственницы, произрастающей на границе “редколесье–тундра”, несмотря на более позднее начало сезона роста. Результаты рассматриваются как аргументы в пользу концепции: благоприятные гидротермические условия почвы для роста выживших деревьев на границе с тундрой в лесотундровом экотоне создаются всегда, независимо от тенденций изменения климата (похолодания или потепления).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Абаимов А.П., Бондарев А.И., Зырянова О.А., Шитова С.А.* Леса Красноярского Заполярья. Новосибирск: Наука, 1997. 208 с.
2. *Бенькова А.В., Шашкин А.В.* Моделирование годового фотосинтеза хвойных и его связь с радиальным приростом // Лесоведение. 2003. № 5. С. 38–43.
3. *Бенькова В.Е., Бенькова А.В.* Особенности строения древесины северных популяций сибирских видов лиственницы // Лесоведение. 2006. № 4. С. 28–36.
4. *Ваганов Е.А., Шиятов С.Г., Мазена В.С.* Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике. Новосибирск: Наука, 1996. 244 с.
5. *Зиганшин Р.А., Поспелова Е.Б.* (ред.). Исследование природы Таймыра. Вып. 5. Четвертичная история, климат, почвы, флора и растительность, животный мир. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2006. 250 с.
6. *Кременецкий К.В., МакДональд К.М., Галабала Р.О., Лавров А.С., Чичагова О.А., Пустовойтов К.Е.* Об изменении северной границы ареалов некоторых видов деревьев и кустарников в голоцене // Ботан. журн. 1996. Т. 81. № 4. С. 10–25.
7. *Лобжанидзе Э.О.* Камбий и формирование годичных колец древесины. Тбилиси: Изд-во АН СССР, 1961. 159 с.
8. *Мазена В.С., Дэви Н.М.* Образование многочисленных жизненных форм деревьев лиственницы сибирской в экотоне верхней границы леса на Полярном Урале как индикатор изменения климата // Экология. 2007. № 6. С. 471–475.
9. *Методы изучения лесных сообществ.* СПб: БИН РАН, 2002. 240 с.
10. *Наурызбаев М.М., Ваганов Е.А., Сидорова О.В.* Изменчивость приземной температуры воздуха на севере Евразии по данным тысячелетних древесно-кольцевых хронологий // Криосфера Земли. 2003. Т. VII. № 2. С. 84–91.

11. *Норин Б.Н.* (ред.) Ары-Мас. Природные условия, флора и растительность Л.: Наука, 1978. 190 с.
12. *Поздняков Л.К.* Мерзлотное лесоведение. Новосибирск: Наука. 1986. 192 с.
13. *Хантемиров Р.М., Сурков А.Ю., Горланова Л.А.* Изменения климата и формирование возрастных поколений лиственницы на полярной границе леса на Ямале // *Экология*. 2008. № 5. С. 323–328.
14. *Хантемиров Р.М., Шиятов С.Г.* Основные этапы развития древесной растительности на Ямале в голоцене // *Экология*. 1999. № 3. С. 163–169.
15. *Харук В.И., Рэнсон К.Дж., Им С.Т., Наурызбаев М.М.* Лиственничники лесотундры и климатические тренды // *Экология*. 2006. № 5. С. 323–331.
16. *Шиятов С.Г.* Время рассеивания семян лиственницы сибирской в северо-западной части ареала и роль этого фактора во взаимоотношении леса и тундры // *Вопросы физиологии и геоботаники. Записки Свердловского отделения Всесоюзного ботанического общества*. 1966. Вып. 4. С. 109–113.
17. *Шиятов С.Г.* Методы дендрохронологии. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации: Учебно-методическое пособие. Красноярск: Изд-во КрасГУ, 2000. Ч. I. 80 с.
18. *Шиятов С.Г.* Динамика древесной и кустарниковой растительности в горах Полярного Урала под влиянием современных изменений климата. Екатеринбург: УрО РАН, 2009. 216 с.
19. *Abaitov A.P., Zyryanova O.A., Prokushkin S.G., Koike T., Matsuura Y.* Forest ecosystems of the cryolithic zone of Siberia; regional features, mechanisms of stability and pyrogenic changes // *Eurasian J. For. Res.* 2000. N 1. P. 1–10.
20. *Briffa K.F., Schweingruber F., Jones P., Osborn T., Harris I., Shiyatov S., Vaganov E.* Reduced sensitivity of recent tree-growth to temperature at high northern latitudes // *Nature*. 1998. V. 391. P. 678–682.
21. *Bryukhanova M.* Seasonal growth of tree-rings in larch (*Larix gmelinii* Rupr.) on permafrost soils in Siberia // *WorldDendro 2010: Abstr. of the 8-th International conference on dendrochronology*, June 13–18, 2010, Rovaniemi, Finland. Tornio: Finnish Forest Research Institute, 2010. P. 180.
22. *Cwynar L.C., Spear R.W.* Reversion of forest to tundra in the central Yukon // *Ecology*. 1991. N 72. P. 202–212.
23. *Fritts H.C.* Tree-rings and climate. London; N.-Y.; San-Francisco: Acad. Press, 1976. 576 p.
24. *Kaennel M., Schweingruber F.H.* (compiled). Multilingual glossary of dendrochronology (Russian version by V.E. Benkova, E.A. Vaganov, A.V. Shashkin). Birmensdorf: Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research & Berne, Stuttrart, Vienna Haupt Publishers, 1995. 467 p.
25. *Keeling D.C., Chin J.F.S., Whorf T.P.* Increased activity of northern vegetation inferred from atmospheric CO₂ measurements // *Nature*. 1996. N 382. P. 146–149.
26. *Kidryanov A., Huges M., Vaganov E., Schweingruber F., Silkin P.* The importance of early summer temperature and data of snow melt for tree growth in the Siberian Subarctic // *Trees*. 2003. N 17. P. 61–69.
27. *Kullman L.* Change and stability in the altitude of the birch tree-limit in the southern Swedish Scandes 1915–1975 // *Acta Phytogeogr. Suecica*. 1979. N 65. P. 1–21.
28. *Lloyd A.H., Fastie C.L.* Spatial and temporal variability in the growth and climate response of treeline trees in Alaska // *Climatic Change*. 2002. N 52. P. 481–509.
29. *Mazepa* Stand density in the last millennium at the upper tree-line ecotone in the Polar Ural Mountains // *J. Can. For. Res.* 2005. N 35. P. 2082–2091.
30. *Payette S., Lavoie C.* The arctic tree line as a record of past and recent climatic changes // *Environmental Rev.* 1994. V. 2. P. 78–90.
31. *Schweingruber F.H.* Tree Rings and Environment. Dendroecology. Birmensdorf: Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research & Berne, Stuttrart, Vienna Haupt Publishers, 1996. 609 p.
32. *Shiyatov S.G.* Reconstruction of climate and the upper timberline dynamics since AD 745 by tree-ring data in the Polar Ural Mountains // *Proc. of the SILMU Intern. Conf. on Past, Present and Future Climate*, Helsinki, Finland, 22–25 Aug. 1995. Helsinki, 1995. P. 144–147.
33. *Shiyatov S.G.* Rates of change in the upper treeline ecotone in the Polar Ural Mountains // *PAGES News*. 2003. V. 11. N 1. P. 8–10.
34. *Vaganov E.A., Hughes M.K., Kirdeyanov A.V., Schweingruber F.H., Silkin P.P.* Influence of snowfall and melt timing on tree growth in subarctic Eurasia // *Nature*. 1999. V. 400. N 8. P. 149–151.
35. *Watson R.T.* (ed.). IPCC 2001: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Geneva: WMO-UNEP, 2003. 397 p.

The Importance of Microecological Conditions for Growth of *Larix gmelinii* at the Timberline on Taimyr Peninsula

V. E. Ben'kova, A. V. Shashkin, M. M. Naurzbaev,
A. S. Prokushkin, V. V. Siman'ko

The influence of microecological conditions on the dynamics of the radial increment of *Larix gmelinii* along a topographic-ecological profile located in the middle reach of the Kotui River at the timberline (sparse forest–tundra) was studied on Taimyr Peninsula (70°52'53" N, 102°58'26" E). Biometric characteristics and tree ring widths were obtained on three sample plots in the upper, middle, and lower parts of the profile. Physicochemical and hydrothermal properties of the soils were also studied. The analysis of correlation between tree ring chronologies and moving 20 day averages of air temperature and precipitation showed that in the upper part of the profile at the timberline, a response of trees to air temperature was manifested 10 days later than in the lower part. The higher values of the radial increment and biometric characteristics of larch trees at the timberline (sparse forest–tundra) are suggested to be determined by the favorable hydrothermal properties of the soils. The results obtained support the concept that at the boundary with tundra on Taimyr Peninsula, there are relatively favorable conditions for the growth of larch irrelative of changes in the climate.

Dendroecology, long-term permafrost, ecotone of tree line, larch, radial increment, climatic factors, hydro-thermic properties of soils.