

УДК 551

Влияние климатических факторов на радиальный рост кедра и лиственницы в экотопах с различной влажностью почвы на юге Западной Сибири

С.Н. Велисевич*, О.В. Хуторной

*Институт мониторинга климатических
и экологических систем СО РАН
634055 Россия, Томск, пр. Академический, 10/3¹*

Received 3.03.2009, received in revised form 10.03.2009, accepted 17.03.2009

*Рассмотрено влияние температуры и осадков на формирование годовых колец ксилемы ствола кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) и лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) в экотопах с различной влажностью почвы. Показано, что эти два вида существенно различаются по реакции радиального роста ствола на температуру и осадки на протяжении вегетационного периода, что предположительно обусловлено особенностями сезонного цикла развития хвои. Формирование годового слоя ксилемы у листопадной лиственницы зависит от благоприятного сочетания погодных условий на протяжении двух периодов – «роста» и «работы» хвои, причем в процессе роста молодой хвое необходима влажная и умеренно теплая погода, а ее работа более продуктивна при высокой температуре и умеренных осадках. У вечнозеленого кедра рост ксилемы на начальном этапе не ограничивается ростом молодой хвои, поскольку в значительной мере обеспечивается «работой» живой хвои предыдущих лет. Рост ксилемы деревьев незаболоченных экотопов зависит от осадков в течение вегетационного сезона, а в заболоченных экотопах слабо положительное влияние оказывает летняя температура.*

Ключевые слова: кедр сибирский, лиственница сибирская, радиальный рост, температура, осадки, влажность почвы.

Введение

Многие исследователи отмечают повышенную изменчивость климата за последние полвека, что выражается в увеличении амплитуды колебаний температуры и очевидном изменении условий осадкообразования – частой повторяемости засух и избыточно влажных лет (Jones, Briffa, 1992; Кондратьев, 1992; Костина, 1997; Барашкова, Туманова, 2001; и др.). С учетом этой тенденции особо

актуальным становится изучение экосистем, занимающих по шкале увлажнения почв крайние позиции – избыточно влажные или сухие экотопы, где даже незначительные колебания температуры и осадков могут вызвать серьезные изменения в жизнедеятельности растений. Наиболее ценным объектом для мониторинга этих процессов являются древесные растения, которые благодаря длительному циклу развития способны накапли-

* Corresponding author E-mail address: velisevich@imces.ru

¹ © Siberian Federal University. All rights reserved

вать информацию, зафиксированную в годовых кольцах.

В научной литературе накоплен значительный фактический материал по влиянию погодных факторов на радиальный рост хвойных, полученный в ходе специальных исследований в субарктических и высокогорных районах в целях построения длительных хронологий для реконструкции климата. В отношении лиственницы сибирской, отличающейся повышенной чувствительностью и традиционно используемой как тест-объект, установлено, что температура июня и июля лимитирует ее радиальный прирост в высокогорных районах (Шиятов, 1986; Овчинников, Ваганов, 1999; Панюшкина, Овчинников, 1999; и др.) и на северном пределе распространения (Полозова, Шиятов, 1975; Ваганов и др., 1996; Мазепа, 1999). В отношении кедра сибирского на этих границах относительно меньше данных о связи с климатом гораздо слабее: выявлены положительные зависимости с температурой июля и отчасти августа (Vaganov et al., 1998; Воробьев и др., 2002).

В южной тайге температурный фактор не так жестко ограничивает рост растений, как на термических границах. Рост растений в некоторой степени зависит от особенностей рельефа и связанного с ним перераспределения почвенной влаги в экотопах. В таких условиях в качестве объекта исследования чаще всего используется сосна обыкновенная, образующая максимально длинный экологический ряд по фактору влажности почвы. На примере этого вида подробно описана цикличность колебаний индексов радиального прироста у деревьев суходольных и заболоченных местообитаний (Васильев, Перегон, 1999; Бенькова, 2003; Романова, 2003), а также влияние погодных факторов на ширину кольца ксилемы в зависимости от характера увлажнения почв (Глебов, Литвиненко, 1976;

Кузьменко, Смолоногов, 2000; и др.). Тем не менее, в приведенных результатах имеются противоречия, обусловленные выраженной зависимостью радиального роста от локальных особенностей гидрологического режима почв конкретных местообитаний. Недостаточно исследован также механизм сопряженного действия погодных и почвенных факторов, лимитирующих рост деревьев.

Для пятихвойных сосен (подрод *Strobus*), к которым принадлежит и кедр сибирский, характерной средой обитания являются субальпийские подпояса в горных ландшафтах Европы и Северной Америки. Однако, в отличие от своих ближайших родственников, этот вид – единственный представитель болотных экосистем, широко распространенных на равнинной территории Западной Сибири (Бех и др., 2004). Способность кедр сибирского существовать в условиях повышенной влажности почвы делает его уникальным объектом для исследования. Прогрессирующее заболачивание территории Западной Сибири (Blyakharchuk, Sulerzhiysky, 1999; Crawford et al., 2003; Пологова, Дюкарев, 1999), а также необходимость активного изучения взаимоотношений леса и болота в зоне их контакта служат весомым аргументом, во многом определяющим актуальность настоящего исследования. Кроме того, кедр, как единственный орехоплодный вид сибирской тайги представляет особую ценность с точки зрения интродукции, в том числе и для южных регионов, где основным лимитирующим фактором является недостаточная влажность почвы.

Значительный интерес вызывает и листопадная лиственница сибирская, отличающаяся от вечнозеленых хвойных, и от кедр сибирского в том числе, целым рядом экологических и физиологических особенностей. Однако изученность ее реакции на погодные условия при различном гидрологическом

режиме почв ограничена районами, где в качестве основного лимитирующего фактора выступает температура почвы, а не ее влажность (Полозова, Шиятов, 1975; Николаев, Федоров, 2004).

Задача настоящей работы – провести сравнительный анализ влияния температуры и осадков на формирование годичных колец древесины ствола вечнозеленого кедра сибирского и листопадной лиственницы сибирской в экотопах с различной влажностью почвы в условиях южной подзоны тайги Западной Сибири.

Материалы и методы

Исследования проводились в трех климатически однородных районах южной подзоны тайги Западной Сибири, в междуречье рек Оби и Чулыма. Первый из них расположен в северной части междуречья Оби и Томи, на правом берегу болота Таган (N 56°11', E 84°25' – N 56°12', E 84°24'). Здесь для изучения роста деревьев кедра сибирского был заложен лесоболотный экологический профиль длиной 2,2 км и средним углом наклона 11°. Перепад высот между верхней и нижней точками профиля составляет около 40 м. Выделены восемь местообитаний (пробных площадей), характеризующих последовательную смену экологических ступеней по градиенту влажности почвы (табл. 1).

Три верхние пробные площади находятся на склоне болота Таган. В верхней точке профиля (ПП 1), располагающейся на легких суглинистых почвах, в горизонте концентрации основной массы корней в засушливые периоды лета формируется слой иссушения, вследствие чего деревья испытывают сезонную нехватку влаги. Оптимальный режим увлажнения и довольно высокая трофность почвы в средней части склона (ПП 2) создают благоприятные условия для роста всех

хвойных видов, и кедра сибирского в том числе. Однако повышенная возобновительная способность пихты при этом приводит к ее доминированию в первом ярусе древостоя, поэтому на долю кедра приходится не более 30 %. Пробная площадь № 3 – кедровник зеленомошный в нижней части склона, занимает центральное место на профиле. Здесь наиболее ярко выражены позиции кедра как эдификатора.

Особое место на экологическом профиле занимает кедровник травяно-болотный (ПП 4), так называемая кедровая согра. Почвы здесь большую часть года избыточно увлажнены вследствие выхода на поверхность грунтовых вод, однако они очень богаты, так как состоят из хорошо разложившегося торфа. Специфика согры – кочковато-бугристый микрорельеф и хорошо развитый богатый по видовому составу травяно-кустарничковый покров из смеси болотных и лесных растений. Возобновление в лесах этого типа удовлетворительное, однако его развитие во многом зависит от микроусловий экотопа и климатических циклов, определяющих уровень грунтовых вод.

Береговая часть профиля объединяет пробные площади № 5-7. Сосново-кедровая грива на береговом валу (ПП 5) располагается на бедных подзолисто-глеевых почвах с признаками сезонного подтопления. Микрорельеф сосняка осоково-сфагнового в краевой части русла болота Таган (ПП 6) представлен сочетанием высоких осоковых кочек и валежника. Корневые системы деревьев расположены преимущественно в этих микроповышениях и лишь частично проникают в минеральный грунт. Грунтово-болотные воды выходят на поверхность, так что в целом условия здесь весьма неблагоприятны для роста деревьев. Кроме того, их развитие в значительной мере зависит от объема микро-

Таблица 1. Характеристика пробных площадей

№	Положение в рельефе	Тип почвы	Грунтовые воды*, см	Увлажненность местообитания**		Тип леса	Древостой	Бонитет
				ступень	серия			
КЕДР								
1	Водораздельное плато	Подзол		65,5	Влажно-луговая	Кедровник мелкогравный	5К3ПЕ1Б+С	III
2	Средняя часть склона	Подзол		75,2	»	Пихтач папоротниковый	6П3К1Е	III
3	Нижняя часть склона	Подзол глееватый		73,4	»	кедровник зеленомошный	7К1Е1Б1П+Ос	III
4	Долина притеррасного ручья	Перегнойно-глеевая	На поверхности	86,6	Сыро-луговая	Кедровник травяно-болотный	7К2Е1Б+П	III
5	Береговой вал	Подзол глееватый	60	75,1	Влажно-луговая	Сосняк брусничный	6С4К	V
6	Периферическая часть болота	Не определялся	На поверхности	98,7	Болотно-луговая	Сосняк осоково-сфагновый	4С3К3Б	Va
7	Болотные острова	Торфяно-подзолисто-глеевая	40	77,3	Сыро-луговая	Кедровник кустарничково-сфагновый	4К3С3Б+Л	V
8	Центральная часть верхового болота	Не определялся	На поверхности	94	Болотно-луговая	Сосняк сфагновый	9С1Б+К	Vб
ЛИСТВЕННИЦА								
9	Водораздельное плато	Серая	-	62,9	Лугово-степная	Сосняк разнотравный	6С3Б1Л	III
10	Верхняя часть склона гривы	Подзол	-	62,5	»	Сосняк хвощовый	6С2Л2Б	IV
11	Вершина сухой гривы	»	-	53,5	»	Сосняк мертвопокровный	8С2Б+Л	IV
12	Вершина склона	Литозем грубогумусовый	-	61,0	»	»	6С2К2Л	IV
13	Водораздельное плато	Серая	-	68,4	Влажно-луговая	Березняк разнотравный	6Б4Л+К	II

Продолжение табл. 1

14	Водораздельное плато	»	-	71,4	»	»	5БЗЛПЕК+П	Ш
15	Водораздельное плато	»	-	67,1	»	»	7БЗЛ	Ш
16	Средняя часть склона	»	-	66,5	»	Лиственничник разнотравный	8ЛС1Б	II
17	Средняя часть склона	»	-	71,8	»	»	6Л2Б2С	II
18	Водораздельное плато	»	-	70,3	»	Березняк разнотравный	6Б4Л	II
19	Днище западины	Подзол	175	78,2	Сыро-луговая	Сосняк черничный	5СЗЛ2Б	IV
20	Притеррасное болото	Не определялся	10	81,2	»	Березняк осоково- сфагновый	6Б4Л	IV
21	Долина притеррасной речки	Торфяная зутрофная	40	85,0	»	Ельник травяно- сфагновый	5Е2Б1КП1Л	IV
22	Долина притеррасного ручья	»	80	86,6	»	Травяно-болотный смешанный лес	3ЕЗП2К2Л+Б+Ос	Ш
23	Болотный остров	Торфяно- подзолисто-глеевая	60	89,0	Болотно- луговая	Кедровник кустарничково- сфагновый	4КЗСЗБ+Л	V
24	Окраина притеррасного болота	Не определялся	10	90,3	»	Кочкарно-осоковый смешанный лес	3КЗБ2С2Л+Е	V

* Прочерк – на глубине 180 см грунтовые воды не вскрыты.

** По шкале увлажненности местообитания (Раменский и др., 1956).

повышений и колебания сухих и влажных климатических циклов (Пьявченко, 1974; Бех 2004). Болотные острова (ПП 7) представляют собой сочетание микроповышений неопределенной формы и глубоких провалов, замаскированных переплетением корней. На микроповышениях под торфянистой подстилкой и слоем частично разложившегося сфагнома находится оглеенная супесь, ниже которой на глубине 40-70 см оглеенный тиксотрофный песок. Корни деревьев ограничены в росте из-за близости воды и бедности почвенного субстрата.

Крайняя точка экологического профиля (ПП 8) – сосняк сфагновый с рямовым кедром, расположена в центральной части верхового болота Таган. По литературным данным, мощность торфяной залежи здесь составляет не менее 3,5 м (Платонов, 1960). В качестве почвенного субстрата деревья используют гниющие стволы упавших деревьев и сфагновый очес. Условия для жизнедеятельности и воспроизводства сосны кедровой здесь наиболее экстремальные по профилю.

Материал для анализа радиального роста лиственницы сибирской собирали в двух районах Томской области – Томском (N 56°28', E 85°06' – N 56°25', E 85°07') и Асиновском (N 57°01', E 85°55' – N 56°57', E 85°43'), где была заложена серия пробных площадей в различных почвенно-ценологических условиях. К сожалению, отсутствие сплошных лиственничников на юге Томской области, которые, не прерываясь, тянулись бы от суходола до болота через разные типы местообитаний, как это мы наблюдаем у кедра сибирского, не дало возможности сгруппировать материал по экологическим профилям. Лиственница встречается «островками», расположенными на окраинах болот, на высоких террасах и водоразделах, а также повсеместно участвует в формировании смешанных долинных забо-

лоченных лесов. Поэтому для анализа вся совокупность местообитаний сгруппирована в экотопы с недостаточной, оптимальной и избыточной влажностью почвы (табл. 1). Сухие местообитания приурочены к повышениям рельефа (155-200 м над ур. моря) на водоразделах рр. Чулым и Томь, с глубоким залеганием грунтовых вод и недостатком атмосферных осадков в летние месяцы. Местообитания с избыточным увлажнением представлены окраинами заболоченных первых террас рр. Чулым, Томь, Итатка, Ушайка, Соколы, болота Таган. Для анализа роста деревьев при оптимальном увлажнении почвы использовали пробные площади на хорошо дренированных склонах водоразделов рр. Чулым, Томь, Итатка, Ушайка, Соколы.

Тип местообитания определялся по результатам комплексного анализа, включающего морфологическое описание почв (Классификация ..., 1997; Дюкарев и др., 1999), характеристику напочвенного покрова и увлажненности местообитания по стандартным экологическим шкалам (Раменский и др., 1956). Для анализа радиального роста ствола были взяты керны по двум радиусам на высоте 1,3 м от шейки корня у 240 деревьев лиственницы сибирской и 230 деревьев кедра сибирского. Характеристика модельных деревьев приведена в табл. 2. Ширину годичных колец измеряли на полуавтоматической установке LINTAB с пакетом программного обеспечения TSAP. С целью минимизации различий, обусловленных возрастом деревьев, все индивидуальные временные ряды радиальных приростов преобразованы в относительные величины – индексы (Шиятов, 1986). При расчетах корреляционных связей климатических параметров с радиальным ростом деревьев были использованы данные метеостанции г. Томска за последние 100 лет. Расстояние между самой удаленной пробной

Таблица 2. Средние характеристики модельных деревьев

№ пробной площади	Возраст, лет	Высота, м	Диаметр ствола, см
КЕДР			
1	89	20,0	33,4
2	155	21,2	40,5
3	156	21,9	42,0
4	292	25,1	50,1
5	187	17,2	22,8
6	214	12,3	23,8
7	308	12,8	23,0
8	118	5,3	14,6
ЛИСТВЕННИЦА			
9	85	17,0	31,0
10	77	10,4	22,3
11	89	10,6	18,5
12	85	13,3	24,1
13	80	16,5	36,2
14	89	16,2	35,0
15	72	12,9	38,2
16	75	16,3	36,4
17	80	19,8	36,0
18	74	20,4	22,2
19	74	11,2	24,9
20	90	13,9	33,3
21	152	8,8	18,6
22	99	14,8	26,5
23	87	17,0	33,7
24	140	11,0	19,2

площадью и метеостанцией не превышает 100 км. Значения коэффициентов корреляции выше 0,41 считались значимыми с вероятностью 0,95.

Результаты

Анализ расчетов корреляционных связей климатических параметров с радиальным ростом деревьев лиственницы сибирской (рис. 1) показывает, что, судя по небольшому количеству достоверных связей, при оптимальном гидрологическом режиме почв деревья меньше реагируют на колебания погодных факторов. В условиях повышенной сухости

почвенного субстрата отчетливо проявляется положительное влияние осадков в начале вегетационного сезона (переменные 3-6). Хорошая водопроницаемость песчаных и щебнистых почв суходольных экотопов не позволяет создать длительный запас влаги, следовательно, рост ствола обеспечивается лишь текущими осадками. Для деревьев, растущих при оптимальном гидрологическом режиме почв, дожди в этот период менее важны, что подтверждается наличием достоверной связи лишь с осадками апреля (переменная 4). В избыточно влажных местообитаниях положительный отклик на осадки сдвигается

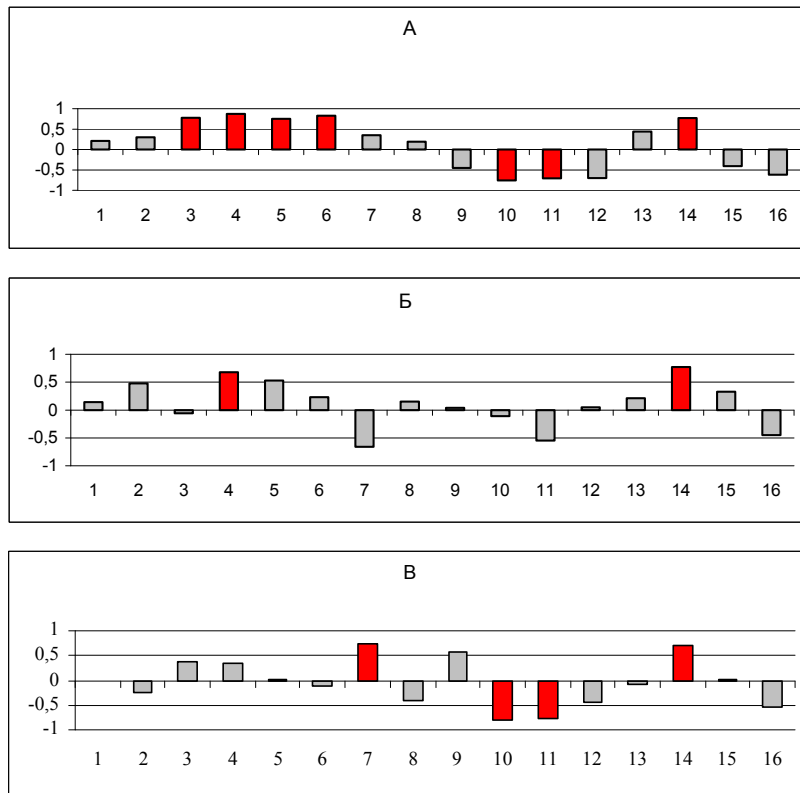


Рис. 1. Коэффициенты корреляции радиального прироста ствола деревьев лиственницы сибирской в экотопах с недостаточной (А), оптимальной (Б) и избыточной (В) влажностью почвы с температурой и осадками. Признаки 1 – 9 – сумма осадков: 1 – за два предшествующих года, 2 – за зимний период, 3 – за текущий вегетационный сезон, 4 – в апреле, 5 – в мае, 6 – в июне, 7 – в июле, 8 – в августе, 9 – в сентябре; 10 – 16 – средняя температура: 10 – за вегетационный сезон, 11 – в апреле, 12 – в мае, 13 – в июне, 14 – в июле, 15 – в августе и 16 – в сентябре. Красными столбиками обозначены достоверные коэффициенты корреляции

на июнь (переменная 6), что, вероятно, связано с некоторым запаздыванием фенологических фаз у этих деревьев.

Расчет коэффициентов корреляции среднемесячной температуры и осадков за последние 100 лет по метеостанции г. Томска в апреле ($r = -0,69^*$; * – достоверно при $P < 0,05$), мае ($r = -0,51^*$), июне ($r = -0,22$), июле ($r = -0,63^*$) и августе ($r = -0,37$) показывает, что увеличение температуры в большинстве случаев сопровождается засухой, т.е. если месяц жаркий, то он и засушливый. Поэтому повышенная температура в апреле и мае (переменные 11 и 12), а также в течение всего вегетационного сезона (переменная 10) отрицательно влияет на радиальный рост деревьев суходольных и заболо-

ченных местообитаний. У последних корни сосредоточены в тонком 30-сантиметровом слое подстилки и мхов, поэтому падение уровня грунтовых вод в засушливые годы может привести к подсыханию корнеобитаемого слоя почвы и отрицательно отразится на итоговых показателях роста деревьев.

У деревьев кедра сибирского, в отличие от лиственницы, осадки и температура на протяжении вегетационного периода не влияют столь существенно на изменчивость индексированных хронологий, что показывает отсутствие значимых корреляций (табл. 3). Тем не менее, отмечена тенденция к отрицательной связи температуры июня с хронологиями пробных площадей № 1, 2, 3 и

Таблица 3. Корреляции остаточных индексов деревьев кедра сибирского с некоторыми климатическими показателями вегетационного периода

	Месяцы	Пробные площади							
		1	2	3	4	5	6	7	8
Температура	IV	+0,1	+0,15	+0,15	+0,16	+0,12	-0,18	-0,02	-0,03
	V	0	+0,03	+0,08	+0,28	-0,06	-0,07	-0,01	-0,09
	VI	-0,26	-0,19	-0,21	-0,01	-0,19	+0,05	+0,07	+0,05
	VII	-0,26	-0,05	0	-0,02	-0,09	-0,01	-0,04	-0,01
	VIII	+0,02	-0,02	+0,1	+0,08	-0,05	-0,08	-0,03	-0,05
	IX	+0,13	+0,12	+0,14	+0,1	-0,12	-0,1	-0,08	-0,09
	IV- IX	-0,3	-0,15	+0,08	+0,24	-0,19	-0,18	-0,04	-0,05
Осадки	IV	+0,01	-0,04	-0,05	-0,02	+0,02	+0,16	-0,18	-0,04
	V	+0,09	+0,01	+0,02	+0,01	+0,06	-0,11	-0,14	-0,08
	VI	+0,24	+0,25	+0,27	+0,08	+0,31	-0,04	-0,12	-0,12
	VII	+0,07	+0,09	+0,11	+0,15	+0,12	+0,08	+0,08	-0,12
	VIII	-0,05	-0,05	-0,02	-0,02	+0,11	0	-0,06	+0,16
	IX	+0,08	-0,01	+0,1	+0,11	+0,1	+0,12	+0,16	+0,12
	IV- IX	+0,16	+0,16	+0,2	+0,13	+0,31	-0,06	-0,06	-0,04

5, причем хронология пробной площади № 1 связана максимально. Положительная связь с температурным режимом наблюдается только у хронологии пробной площади № 4, что несколько сближает ее с № 6-8 (по усредненным хронологиям).

Более интересные результаты получены в ходе анализа корреляций с режимом осадконакопления. Наблюдается положительная связь большинства этих показателей, причем наибольший вклад вносят осадки июня, с хронологиями пробных площадей № 1, 2, 3, 4 и 5, максимальная у № 3 и 5, а минимальная у № 4. Данная закономерность сильнее выражена при усреднении хронологий (пробные площади с 1 по 5, и с 6 по 8) и сглаживании их пятилетней средней (рис. 2). При этом связь суммы осадков за летний период с усредненной хронологией пробных площадей № 1-5 возрастает до $r = +0,63$, а № 6-8 до $r = -0,32$. Кроме того, появляется положительный тренд связи хронологии 6-8-й пробных площадей со средней температурой летних месяцев ($r = +0,20$).

Еще одна интересная особенность проявляется при анализе графиков усредненных рядов: начиная с 70-х гг. XX в. не только хронологии разных пробных площадей ведут себя схоже, но и с 1975 г. средняя температура изменяется соответственно (рис. 2).

На основании обобщения данных по корреляциям, как между хронологиями деревьев кедра различных местообитаний, так и с климатическими показателями вегетационного периода, была построена дендрограмма «сходства-различия» экотопов лесоболотного экологического профиля (рис. 3). Дендрограмма достаточно условна, однако прослеживается ее связь с направленностью изменений лесорастительных условий пробных площадей по вектору влажности почвы.

Обсуждение результатов

Формирование годичных колец (деление и растяжение клеток камбия) происходит под влиянием внутренних (возраст, генотип) и внешних (экологические условия, климат)

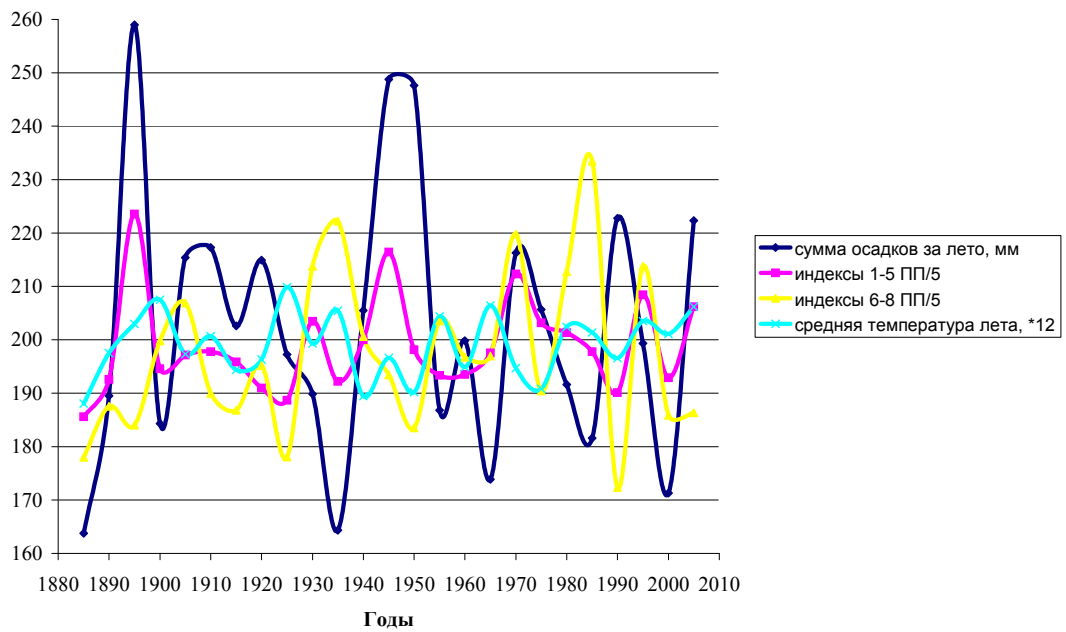


Рис. 2. Ряды осадков, температуры и усредненных индексов по двум группам (по оси ординат – осадки за лето, мм, остальные показатели пересчитаны к нему)

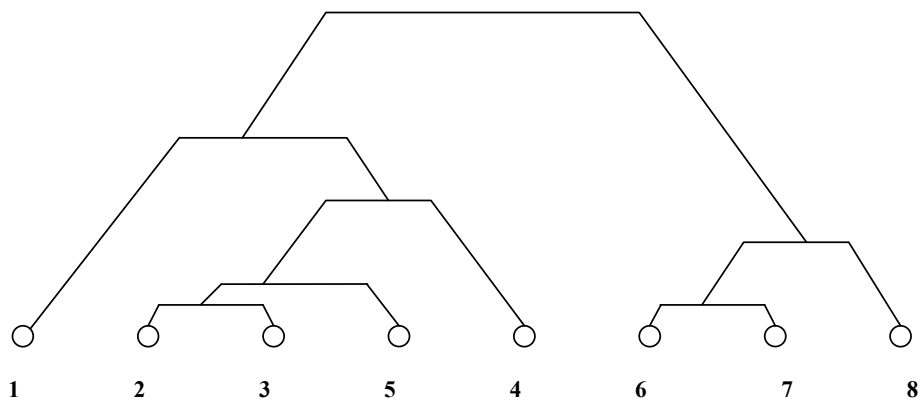


Рис. 3. Дендрограмма «сходства-различия» ценопопуляций лесоболотного экологического профиля по итогам анализа корреляций индексов и их корреляций с климатическими характеристиками. Цифрами обозначены номера пробных площадей

факторов. Внутренние факторы осуществляют регуляцию камбиальной деятельности через взаимодействие трех систем – всасывающей, проводящей и потребляющей. Учитывая, что синтез фитогормонов, стимулирующих деление камбиальных клеток и влияющих на их размер, происходит в хвое (Сенкевич, 1980), итоговая ширина кольца древесины будет во многом зависеть от активности роста ассимилирующих частей кроны и корне-лиственных корреляционных связей (Казарян, 1969).

Не менее важно действие внешних факторов. Для деревьев, которые находятся в климатически однородных районах, но развитие которых связано с особенностями режима увлажнения почв, важную роль играют атмосферные осадки и температура на протяжении вегетационного сезона. Температура воздуха может влиять на все ростовые процессы непосредственно через усиление или угнетение всех физиологических реакций и опосредованно через транспирацию деревьев и регуляцию влажности корнеобитаемого слоя почвы. Поэтому важно анализировать влияние климатических факторов на рост кольца ксилемы с учетом сезонного развития хвои и рассматривать динамику температуры и осадков в связи с условиями, в которых формируется корневая система деревьев конкретных местообитаний.

На юге Западной Сибири начало заложения ранних трахеид у лиственницы сибирской приурочено к концу первой декады июня, а рост хвои брахибластов – основного поставщика ассимилятов, необходимых для формирования ксилемы ствола, начинается в первой декаде мая и к моменту начала роста ксилемы находится в стадии завершения (рис. 4) (Баценко, 1986).

В начальный период роста хвоя активно потребляет ассимиляты, накопленные в древесине ствола, ветвей и корней. Однако

в ходе развития баланс между потреблением и синтезом постепенно смещается в сторону последнего и к концу июня, периоду завершения роста, хвоя превращается из акцептора в донора ассимилятов (Цельникер и др., 1993). Начало положительного баланса совпадает с началом роста побегов, корней и ксилемы, поэтому для их дальнейшего развития важно, чтобы в предшествующий период погодные условия были благоприятными для роста хвои. Очевидно, именно этим обусловлена положительная зависимость радиального роста ствола от осадков апреля – июня, наблюдаемая у деревьев лиственницы сибирской трех экологических групп.

Обращает на себя внимание положительное влияние на ее радиальный рост жаркой и сухой погоды июля. На первый взгляд слабо связанные между собой эти два явления объясняются биологическими особенностями рода *Larix*. Лиственница практически не встречается в местообитаниях с застойным увлажнением на почвах, способных к длительному накоплению влаги (Дылис, 1961; и др.). Поэтому все анализируемые нами избыточно увлажненные местообитания характеризуются проточностью, выраженной в разной степени благодаря наклону участков по направлению к руслу рек.

Способность лиственницы к быстрому росту предполагает высокий уровень метаболизма, который в свою очередь возможен благодаря активному фотосинтезу. Как показали исследования уровня его пластичности при изменении температуры в широком диапазоне, для достижения максимальной продуктивности фотосинтеза лиственнице необходимо жаркое и умеренно влажное лето (Щербатюк и др., 1999). Неслучайно она формирует на обширных территориях Восточной Сибири высокопродуктивные насаждения в условиях резко континентального климата, то

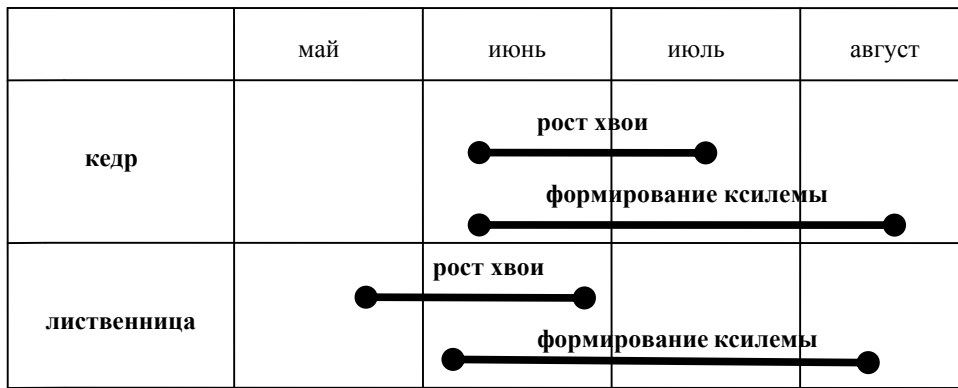


Рис. 4. Схема сезонного развития хвои и ксилемы ствола у деревьев кедр сибирского (Некрасова, 1972; Горошкевич, 1994) и лиственницы сибирской (Баценко, 1986)

есть жаркого и довольно сухого лета (Дылис, 1961). Известно также (Тимофеев, 1961), что благоприятные условия для роста лиственницы складываются в тех местообитаниях, где возможен активный обмен воздуха на уровне кроны и корневой системы. Жаркая и относительно сухая погода июля способствует просыханию почвы через увеличение диаметра пор, испарение воды и активизацию притока кислорода к корням, чем, вероятно, объясняется положительная реакция исследуемых деревьев на повышение температуры в июле.

В целом полученные результаты позволяют предположить, что в процессе роста молодой хвое необходима влажная и умеренно теплая погода, а ее работа более продуктивна при высокой температуре и умеренных осадках. При оптимальном гидрологическом режиме почв положительное влияние на ширину кольца ксилемы оказывают весенние осадки, необходимые для создания запаса влаги в корнеобитаемом слое почвы. В условиях повышенной сухости и водопроницаемости почвенного субстрата, который не позволяет накопить и сохранить влагу в почве, важны осадки на протяжении всего периода формирования хвои – с апреля по июнь. В условиях избыточного увлажнения положительное влияние оказывают лишь осадки июня, способствующие под-

держанию определенного уровня грунтовых вод, при котором поверхностные корневые системы деревьев не пересыхают. Во всех типах местообитаний выявлена положительная зависимость ширины годичного кольца ксилемы от теплой и сухой погоды июля.

Радиальный рост кедр оказался менее зависимым от температуры и осадков на протяжении вегетационного периода, что проявилось в отсутствии тесных корреляционных связей с этими климатическими параметрами. Несколько увеличенная реакция наблюдается лишь на погоду июня, что, предположительно, может быть обусловлено началом формирования новой хвои. У вечнозеленого кедр рост ксилемы на начальном этапе обеспечивается живой хвоей предыдущих лет. Согласно схеме сезонного развития (рис. 4) заложение ранних трахеид начинается во второй декаде июня параллельно с ростом новой хвои (Некрасова, 1972; Горошкевич, 1994). Поэтому у кедр поставщиком ассимилятов, необходимых для формирования ксилемы ствола, на начальном этапе является живая хвоя предыдущих лет. Окончание роста основной массы новой хвои и начало ее фотосинтеза с положительным балансом приходится на начало формирования элементов поздней древесины, которые также вносят вклад в итоговую величину ши-

рины годичного кольца ксилемы. Этим кедр отличается от листопадной лиственницы, у которой рост ксилемы начинается лишь после окончания роста хвои.

При комплексном анализе индексированных рядов прироста и их отклика на изменение климатических параметров выявлены различия между заболоченными и незаболоченными экотопами лесоболотного профиля, причем цикличность приростов деревьев незаболоченных экотопов совпадает с динамикой осадков, а цикличность приростов деревьев заболоченных экотопов – с динамикой температур в течение вегетационного сезона. В целом это совпадает с ранее установленными закономерностями (Lloyd, Bunn, 2007). Кроме того, мы предполагаем, что положительная реакция деревьев, произрастающих в условиях периодического затопления корневых систем, на увеличение температуры воздуха, связана с повышением температуры окружающей корня воды, приводящим к росту её физиологической доступности для растений.

Заключение

Обобщение полученных результатов показывает, что кедр и лиственница существенно различаются по реакции радиального роста ствола на температуру и осадки

на протяжении вегетационного периода, что предположительно обусловлено особенностями сезонного цикла развития хвои. Успешное формирование годичного слоя ксилемы у листопадной лиственницы будет зависеть от благоприятного сочетания погодных условий на протяжении двух периодов – «роста» и «работы» хвои, причем в процессе роста молодой хвое необходима влажная и умеренно теплая погода, а ее работа более продуктивна при высокой температуре и умеренных осадках. В условиях повышенной сухости почвенного субстрата важны осадки на протяжении всего периода формирования хвои (май, июнь). В условиях избыточного увлажнения положительное влияние оказывают лишь осадки июня, способствующие поддержанию определенного уровня грунтовых вод, при котором поверхностные корневые системы деревьев не пересыхают. У вечнозеленого кедра рост ксилемы на начальном этапе не ограничивается ростом молодой хвои, поскольку в значительной мере обеспечивается «работой» живой хвои предыдущих лет. Цикличность приростов деревьев незаболоченных экотопов совпадает с динамикой осадков, а цикличность приростов деревьев заболоченных экотопов – с динамикой температур в течение вегетационного сезона.

Список литературы

Барашкова Н.К., Туманова М.В. (2001) О формировании экстремальных условий погоды в Томске в конце XX столетия // Вопросы географии Сибири. Вып. 24 / Под ред. В.С. Хромых. Томск: Том. гос. ун-т, с. 56-59.

Баценко А.А. (1986) Сезонный рост лиственницы сибирской в Хакасии // Труды СибТИ. Лиственница. Сб. 39, Т. 2. Красноярск, с. 24-38.

Бенькова А.В. (2003) Влияние погодных факторов на прирост сосны обыкновенной в средней тайге Сибири // Материалы XI Съезда Русского ботанического общества. Новосибирск, 17-27 августа 2003 г., с. 15-16.

Бех И.А., Данченко А.М., Кибиш И.В. (2004) Сосна кедровая сибирская. Томск: ТГУ, 160 с.

Ваганов Е.А., Шиятов С.Г., Мазепа В.С. (1996) Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике. Новосибирск: Наука, 246 с.

Васильев С.В., Перегон А.М. (1999) Радиальный прирост сосны обыкновенной на болотах и суходолах. Болота и заболоченные леса в свете задач устойчивого природопользования. Материалы совещания. М.: ГЕОС, с. 99-101

Воробьев В.Н., Бочаров А.Ю., Хуторной О.В., Нарожный Ю.К. (2002) Дендроклиматический анализ радиального прироста кедра сибирского (*Pinus sibirica*) в горно-ледниковом бассейне р. Актру (Центральный Алтай) // Основные закономерности глобальных и региональных изменений климата и природной среды в позднем кайнозое Сибири. Новосибирск: Изд-во ИАЭ СО РАН, Вып. 1: 71-78.

Глебов Ф.З., Литвиненко В.И. (1976) Динамика ширины годичных колец в связи с метеорологическими показателями в различных типах болотных лесов // Лесоведение 4: 56-62.

Горошкевич С.Н. (1994) О морфологической структуре и развитии побегов *Pinus sibirica* (Pinaceae) // Ботанический журнал. Т. 79, N5: 63-71.

Дылис Н.В. (1961) Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. Изменчивость и природное разнообразие. М.: Изд-во АН СССР, 210 с.

Дюкарев А.Г., Пологова Н.Н., Герасько Л.И. (1999) Методические рекомендации по морфологическому описанию почв. Томск: Изд-во СО РАН, 39 с.

Казарян В.О. (1969) Старение высших растений. М.: Наука, 312 с.

Классификация почв России (1997) М.: РАСХН Почвенный институт им. В.В. Докучаева, 236 с.

Кондратьев К.Я. (1992) Глобальный климат. СПб.: Наука, 359 с.

Костина Е.Е. (1997) Глобальное изменение климата и его возможные последствия. Владивосток: Дальнаука, 102 с.

Кузьменко Е.И., Смолоногов Е.П. (2000) Лесные экосистемы средней и южной тайги Западно-Сибирской равнины (Структура и пространственно-временная динамика) / Отв. ред.: В.С. Михеев, В.А. Усольцев. Ин-т географии СО РАН. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 216 с.

Мазепа В.С. (1999) Влияние осадков на динамику радиального прироста хвойных в субарктических районах Евразии // Лесоведение 6: 14-21

Некрасова Т.П. (1972) Биологические основы семеношения кедра сибирского. Новосибирск: Наука, 272 с.

Николаев А.Н., Федоров П.П. (2004) Влияние климатических факторов и термического режима мерзлотных почв Центральной Якутии на радиальный прирост лиственницы и сосны // Лесоведение 6: 3-13.

Овчинников Д.В., Ваганов Е.А. (1999) Дендрохронологические характеристики лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ldb.) на верхней границе леса в Горном Алтае // Сибирский экологический журнал 2: 145-152.

Панюшкина И.П., Овчинников Д.В. (1999) Климатически обусловленная динамика радиального прироста лиственницы в Горном Алтае // Лесоведение 6: 22-32.

Платонов Г.М. (1963) Болота северной части междуречья Оби и Томи. Заболоченные леса и болота Сибири. М.: изд-во АН СССР, с. 65-95.

Пологова Н.Н., Дюкарев А.Г. (1999) Автономное заболачивание кедровых лесов Западной Сибири // Болота и заболоченные леса в свете задач устойчивого природопользования. Материалы конференции. М.: ГЕОС, с. 79 – 82.

Полозова Л.Г., Шиятов С.Г. (1975) Влияние термического режима на радиальный прирост деревьев в различных условиях их местообитания //Экология 6: 30-35.

Пьявченко Н.И. (1963) Лесное болотоведение. М.: Изд-во АН СССР, 192 с.

Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. (1956) Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 472 с.

Романова Л.И. (2003) Формирование годичного кольца древесины *Pinus sylvestris* различных болотных местообитаний. Материалы XI Съезда Русского ботанического общества. Новосибирск, 17-27 августа 2003 г., с. 92-93.

Сенкевич Н.Г. (1980) Зависимость между массой листьев и проводящей системой ствола вяза мелколистного //Лесоведение 1: 89-93.

Тимофеев В.П. (1961) Роль лиственницы в поднятии производительности лесов. М.: Изд-во АН СССР, 159 с.

Цельникер Ю.Л., Малкина И.С., Ковалев А.Г. (1993) Рост и газообмен CO₂ у лесных деревьев. М.: Наука, 256 с.

Шиятов С.Г. (1986) Дендрохронология верхней границы леса на Урале. М.: Наука, 136 с.

Щербатюк А.С., Суворова Г.Г., Янькова Л.С., Русакова Л.В., Копытова Л.Д. (1999) Видовая специфичность реакции фотосинтеза хвойных на факторы среды //Лесоведение 5: 41-49.

Blyakharchuk T.A., Sulerzhiysky L.D. (1999) Holocene vegetational and climatic changes in the forest zone of western Siberia according to pollen records from the extrazonal palsa bog Bugristoye. Holocene. V.9: 621-628.

Crawford R.M.M., Jeffree C.E., Rees W.G. (2003) Paludification and forest retreat in northern oceanic environments. Annals of botany. V. 91: 213-226.

Jones P.D., Briffa K.R. (1992) Global surface air temperature variations during the twentieth century: Part 1. Spatial, temporal and seasonal details. Holocene. V. 2, N 2: 165-179.

Lloyd A.H., Bunn A.G. (2007) Responses of the circumpolar boreal forest to 20th century climate variability. Environ. Res. Lett. V. 2.

Vaganov E.A., Shiyatov S.G., Khantemirov R.M., and Naurzbaev M.M. (1998) The variability of summer air temperature at high latitudes in the northern hemisphere for the last 1.5 ka: a comparative analysis of the data on annual tree rings and ice cores. Doklady Earth Sciences, 359(2): 267-270.

Effects of Climatic Factors on Radial Growth of Siberian Stone Pine and Siberian Larch in Sites With Different Soil Humidity in the South of Western Siberia

Svetlana N. Velisevich and Oleg V. Khutornoy

*Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems of SB RAS
10/3 Akademicheskiiy, Tomsk, 634055 Russia*

*The effects of temperature and precipitations on the formation of annual rings in stem wood of Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) and Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.) in sites with different soil humidity are discussed. It is shown that these two species essentially differ on reaction of radial growth to temperature and precipitations during the growth period that is presumably caused by features of a seasonal cycle of needle development. The formation of a xylem year layer at deciduous larch depends on a favorable combination of weather conditions during two periods – «growth» and «activity» of needles. Damp and moderate-warm weather is necessary for young needles during growth period but its activity is more productive at high temperature and moderate precipitations. At evergreen Siberian stone pine the growth of xylem on the initial stage is not limited by young needles growth due to «activity» of alive needle developed during previous years. The xylem growth of trees of the unwaterlogged sites depends on precipitations during growth season, and in waterlogged sites the slight positive influence is caused by summer temperature.*

Keywords: Siberian stone pine, Siberian larch, radial increment, temperature, precipitation, soil humidity.
