

УДК 630*561.24

ЗНАЧЕНИЕ ЭКСПОЗИЦИИ СКЛОНОВ ДЛЯ РОСТА ЛИСТВЕННОЙ ГМЕЛИНЫ В МЕРЗЛОТНЫХ УСЛОВИЯХ СРЕДНЕЙ СИБИРИ. II. ОСОБЕННОСТИ РАДИАЛЬНОГО РОСТА НА РАЗНОЙ ВЫСОТЕ СТВОЛОВ

Д. А. Машуков, А. В. Бенькова, В. Е. Бенькова, А. В. Шашкин, А. С. Прокушкин

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50/28

E-mail: mashukov1988@gmail.com, annie1977@yandex.ru, benkova@yandex.ru,
shashkin@ksc.krasn.ru, prokushkin@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 29.09.2017 г.

Исследования проводили в одновозрастных древостоях из лиственницы Гмелина *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr., произрастающих на склонах северной и южной экспозиции (криолитозона, 64°19'23" с. ш., 100°13'28" в. д.). В первой статье цикла (А. Бенькова и др., 2015) сделано предположение, что худшие биометрические характеристики у деревьев на склоне северной экспозиции обусловлены, главным образом, острым водным дефицитом. В данной работе в качестве косвенных показателей водного дефицита использовали характеристики радиальных приростов на разной высоте стволов от комля к вершущке. Выбрали 13 деревьев со склона северной и 5 – южной экспозиции. Измерили ширину годичных колец на 1/4, 1/2 и 3/4 высоты ствола и у вершущки. Выделение промежутков времени в пределах сезона роста с существенным влиянием на прирост температуры воздуха и количества осадков проводили по скользящим корреляционным климатическим функциям отклика, рассчитанным за период 1974–2009 гг. У деревьев на склоне северной экспозиции выявлена тенденция к убыванию среднего радиального прироста от комля к вершущке. Выявили отрицательную корреляционную связь радиального прироста на уровне 3/4 высоты и у вершущки с температурой воздуха в третьей декаде апреля и положительную связь с этим же фактором с двадцатых чисел мая до середины июня у деревьев на склоне северной экспозиции и отсутствие таковых у деревьев на склоне южной экспозиции. Прирост у вершущки деревьев на склоне северной экспозиции в третьей декаде мая тесно связан с количеством осадков. Результаты интерпретировали в пользу предположения: деревья лиственницы Гмелина, произрастающие в экстремально неблагоприятных гидротермических условиях склона северной экспозиции, с двадцатых чисел мая до середины июня могут испытывать острый водный дефицит, при котором снижение водного потенциала вершущек может стать причиной усыхания.

Ключевые слова: склоны северной и южной экспозиции, ширина годичных колец, температура воздуха, количество осадков, гидротермические свойства почв.

DOI: 10.15372/SJFS20180302

ВВЕДЕНИЕ

На фоне текущего изменения климата усыхание и гибель хвойных древостоев получили повсеместное распространение (Allen et al., 2010 и др.). Причину усыхания исследователи видят в том, что деревья в современной климатической ситуации часто испытывают водный дефицит, вызывающий нарушение водного баланса и процесса водопроведения (Гамалей, 2011; Anderegg et al., 2015; Rowland et al., 2015 и др.). Засуха – важнейший фактор, который

прямо воздействует на водный режим деревьев и через него определяет их выживание, жизненное состояние и интенсивность роста (Bigler et al., 2006 и др.). Верхняя часть кроны испытывает более сильный водный стресс по сравнению с остальными частями дерева (Ambrose et al., 2010; Gebauer et al., 2014). При ее сравнительно низком водном потенциале (Kramer, Boyer, 1995) повышается риск возникновения эмболии и потери проводимости ксилемой (Lu et al., 1996), что в итоге может привести к усыханию вершущки.

В северотаежных лиственничниках, развивающихся на многолетнемерзлых почвах, суховершинность деревьев широко распространена. Можно предположить, что суховершинность – визуальный признак острого водного дефицита, вызванного специфическими гидротермическими условиями. Однако, несмотря на очевидную взаимосвязь водного и термического режимов, основным фактором, влияющим на рост и развитие древостоев на многолетней мерзлоте, является температура почвы (Поздняков, 1975, 1986; Абаимов и др., 1997; Hartmann, 2011). Наиболее важным для роста лиственницы является температурный режим верхних (до глубины 20–30 см) горизонтов почвы, где сосредоточена основная масса корней. Большую часть вегетационного периода корнеобитаемый слой имеет низкую температуру, отрицательное влияние которой на растения хорошо известно (Романовский, 1993; Permafrost Ecosystems..., 2010 и др.), в частности, при низкой температуре высока вязкость холодной почвенной влаги, в связи с чем замедляется ее миграция, снижается всасывающая способность корневой системы, затрудняется усвоение ряда микроэлементов, особенно азота, замедляются процессы разложения органического вещества и т. д. (Prokushkin et al., 2005; Прокушкин и др., 2008; Permafrost Ecosystems..., 2010 и др.). При низкой активности корневой системы количество поглощенной влаги может не соответствовать физиологической потребности деревьев и они могут испытывать водный дефицит («физиологическую засуху») (Kramer, Boyer, 1995). Очевидно, что водный дефицит в первую очередь должны испытывать деревья на локальных участках, которые отличаются сравнительно низкой поступающей солнечной энергией, мощным мохово-лишайниковым покровом, малой глубиной оттаивания и в связи с этим относительно низкой температурой почвы в течение всего сезона. Описанные условия сложились на склоне северной экспозиции, т. е. на месте предыдущего исследования (Бенькова и др., 2015). Худшие условия произрастания по сравнению с таковыми на склоне южной экспозиции обусловили высокую долю (> 60 %) суховершинных деревьев, низкие значения биометрических показателей здоровых деревьев и худший радиальный прирост на высоте ствола 1.3 м от его основания, тесно коррелирующий с температурой воздуха в мае – начале июля. Высказано предположение, что выявленные характеристики являются следствием острого водного дефицита, который

могут испытывать деревья на склоне северной экспозиции в указанное время сезона. Наше исследование направлено на получение дополнительных аргументов в пользу этого предположения при сравнительном анализе динамики радиального прироста на разных уровнях ствола от комля к верхушке. Действительно, движение воды снизу вверх по стволу происходит за счет уменьшения водного потенциала в направлении от комля к верхушке (Kramer, Boyer, 1995). Различный по величине водный потенциал на разных уровнях высоты ствола обуславливает различия в функционировании камбия. Градиент водного потенциала по высоте ствола косвенно зависит от погодных условий через количество доступной влаги в почве, так что от погодных условий зависит и камбиальная активность, и это отражается в строении ксилемы. Так, на представителях хвойных и покрытосеменных (лиственных) видов, произрастающих в умеренной климатической зоне, установлено, что в годы с погодными условиями, соответствующими норме, средняя ширина годичных колец в направлении от комля к вершине увеличивается, а в засушливые годы уменьшается (Krause, Eckstein, 1992 цит. по: Schweingruber, 1996). Радиальный прирост на разной высоте ствола может различаться и по корреляционной связи с климатическими факторами (Chhin et al., 2010). Из сказанного следует, что радиальный прирост на разной высоте ствола можно использовать (в совокупности с характеристиками условий произрастания) как косвенный показатель того, что дерево в течение сезона роста испытывает водный дефицит. В задачи данного исследования входило:

- выявить особенности динамики радиального прироста на разной высоте ствола у деревьев лиственницы Гмелина, произрастающих на многолетней мерзлоте в контрастных гидротермических почвенных условиях склонов северной и южной экспозиции;

- интерпретировать результаты сравнительного анализа в рамках гипотезы о водном дефиците.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование проводилось на базе Эвенкийского опорного экспедиционного пункта Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН в разновозрастных лиственничниках послепожарного возобновления, развивающихся на многолетнемерзлых почвах на склонах северной и южной

экспозиции, на тех же пробных площадях (ПП), что и в предыдущей работе, в которой даны общая характеристика климата в районе исследования, краткое описание древостоев и ПП (Бенькова и др., 2015).

Ранее показано, что радиальный прирост на высоте 1.3 м от поверхности почвы у деревьев на ПП характеризуется высоким межсерийным коэффициентом корреляции. На этом основании мы посчитали достаточным отобрать для настоящего исследования 13 деревьев со склона северной экспозиции (ПП1) и 5 – южной экспозиции (ПП2) из ранее исследованных модельных деревьев.

Со стволов отобранных деревьев взято по 5 спилов на разных уровнях высоты над поверхностью почвы. Уровни высоты нормировали относительно полной высоты ствола дерева, взятой за единицу, для обеспечения сравнимости результатов, полученных для деревьев с различающимися биометрическими характеристиками. Нижний спил брали как можно ближе к поверхности почвы (этот уровень именовали далее по тексту комель), затем на 1/4, 1/2, 3/4 высоты ствола и самый верхний – у верхушки, на 20–30 см ниже апекса (этот уровень высоты именовали верхушка). Всего взяли 65 спилов со склона северной и 25 – южной экспозиции.

На спилах по двум радиусам измерили ширину годичных колец. Большая часть измерений проведена на полуавтоматическом измерительном комплексе LINTAB v 3.0 с точностью 0.01 мм. Ширину очень узких и плохо различимых годичных колец на спилах, взятых с верхних частей стволов деревьев, измеряли на установке компьютерного анализа изображений (Image Analysis System) с точностью 0.003 мм. При датировке годичных колец и построении индексированных древесно-кольцевых хронологий использовали стандартные в дендрохронологии методы (Fritts, 1976; Methods..., 1990; Шиятов и др., 2000). Индексирование (перевод абсолютных величин ширины годичных колец (ШГК) в относительные с нивелированием возрастного тренда в зависимости ШГК от времени) проводили, как и в предыдущей работе, наиболее подходящей в нашем случае отрицательной экспоненциальной функцией.

С целью выделения периодов времени со значимым влиянием климатических факторов на радиальный прирост применяли расчет и анализ скользящих корреляционных климатических функций отклика с «окном» в 20 дней и

«шагом» в 5 дней с 100-го по 243-й день года. Ранее показано, что эти значения окна и шага являются оптимальными для мест с коротким сезоном вегетации (Симанько и др., 2013). Для сравнимости функций отклика выбран период 1974–2009 гг., который является общим для всех хронологий, включая самую короткую хронологию верхушки, полученную на склоне северной экспозиции.

Суточные значения температуры воздуха и количества осадков по метеостанции «Тура» взяты с сайта «National Weather Service. Internet Weather Source», <ftp://ftp.ncdc.noaa.gov/pub/data/ghcn/daily>.

Измерения температуры активного слоя почвы в течение года проводили в непрерывном режиме термодатчиками TR-51-A (Япония), которые были установлены непосредственно под мохово-лишайниковым покровом на глубине 5 и 10 см.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Абсолютные древесно-кольцевые хронологии (зависимости ширины годичных колец от времени их образования в календарных датах, полученные на разных уровнях высоты каждого ствола и усредненные по исследуемым деревьям) приведены на рис. 1. Судя по данным на рис. 1, радиальный рост деревьев на склоне северной экспозиции (А) на всех уровнях высоты ствола в целом отличается пониженной интенсивностью по сравнению с деревьями на склоне южной экспозиции (Б).

Максимум на возрастной кривой радиального прироста у верхушки отсутствует (см. рис. 1), что, по нашему мнению, может свидетельствовать о снижении темпа роста в высоту деревьев на обоих склонах.

Для проведения сравнительного анализа численных характеристик интенсивности радиального роста использовали период 1974–2009 гг., общий для всех абсолютных хронологий (см. рис. 1), но исключивший из рассмотрения максимумы на кривых, соответствующих образованию ювенильной древесины в более ранние промежутки времени. Средний за 1974–2009 гг. радиальный прирост верхней половины ствола (на 1/2, 3/4 и у верхушки) у деревьев на склоне северной экспозиции на 27–40 % меньше, что указывает на более низкую камбиальную активность, чем у деревьев на склоне южной экспозиции (табл. 1).

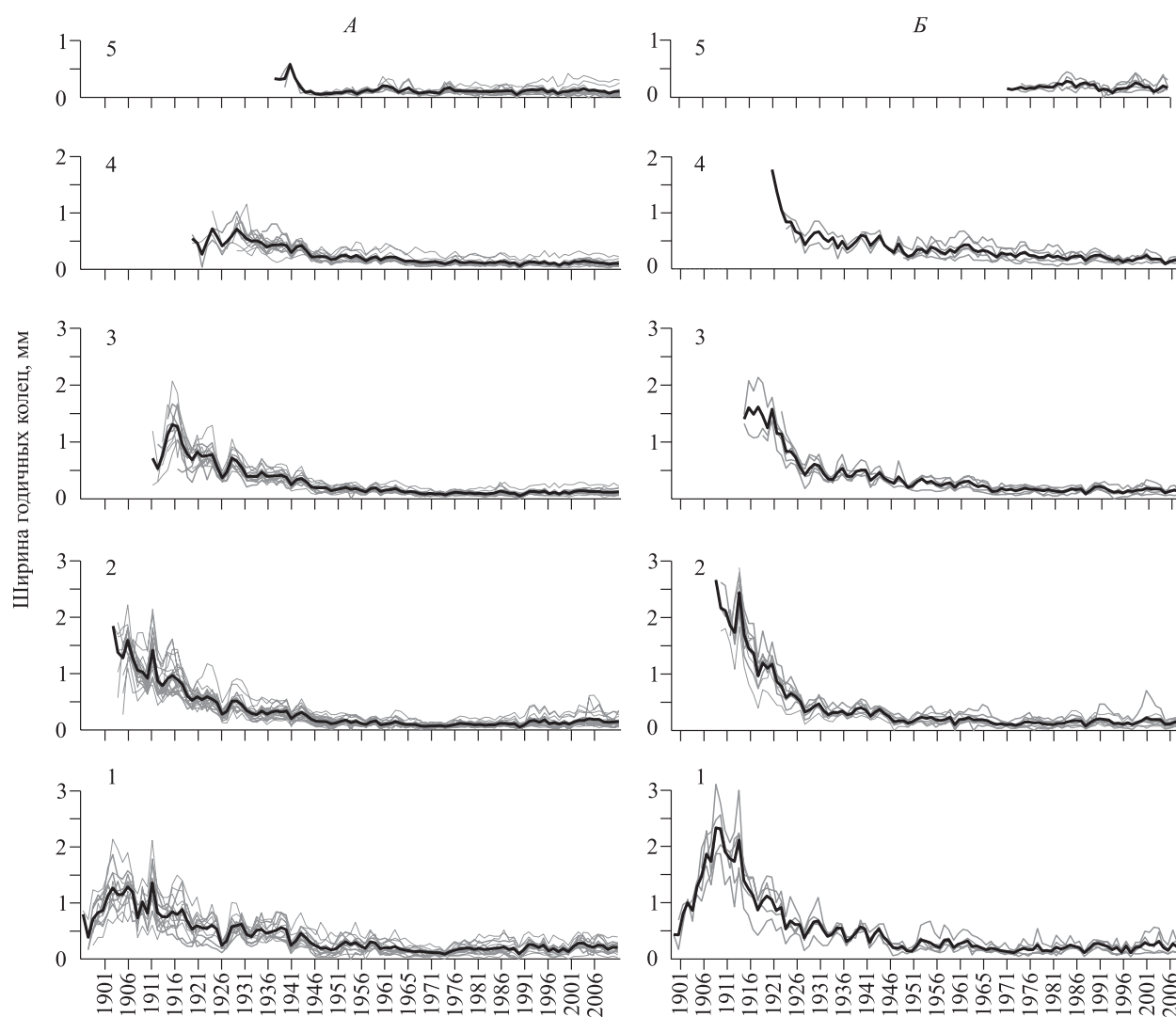


Рис. 1. Ширина годичных колец у комля (1), на 1/4 (2), 1/2 (3), 3/4 (4) высоты ствола и у верхушки (5) деревьев на склонах северной (А) и южной (Б) экспозиции (черной линией обозначена средняя ШГК).

У деревьев на склоне северной экспозиции средняя ШГК на 3/4 высоты ствола и у верхушки достоверно меньше (при $P \geq 0.95$), чем на 1/4 высоты и у комля, в то же время у деревьев

Таблица 1. Средний за 1974–2009 гг. радиальный прирост на разных уровнях высоты ствола деревьев на склоне северной (ПП1) и южной (ПП2) экспозиции

Уровень высоты ствола	ШГК, мм	
	ПП1	ПП2
Комель	0.20 (0.05)	0.20 (0.05)
1/4	0.14 (0.04)	0.15 (0.04)
1/2	0.11 (0.02)	0.15 (0.03)
3/4	0.12 (0.02)	0.20 (0.04)
Верхушка	0.12 (0.03)	0.19 (0.05)

Примечание. В скобках приведено стандартное отклонение средних.

на склоне южной экспозиции убывающая тенденция изменения ШГК снизу вверх по стволу не выделяется.

Индексированные хронологии радиального прироста на 1/4, 1/2, 3/4 уровнях высоты ствола, рассчитанные за общий для них период 1934–2009 гг., и хронологии прироста у верхушки, рассчитанные за общий период (1974–2009 гг.), характеризуются коэффициентами чувствительности выше 0.20 (табл. 2).

По этому критерию реакция деревьев на влияние климатических факторов должна проявиться в хронологиях (Шиятов, 1986) (в дальнейшем мы исключили из сравнительного анализа уровень высоты ствола у комля, так как на особенности формирования годичных колец здесь в значительной мере влияет близко расположенная корневая система).

Таблица 2. Коэффициенты чувствительности индексированных хронологий радиального прироста на 1/4, 1/2, 3/4 уровнях высоты ствола (1934–2009 гг.) и у верхушки (1974–2009 гг.) деревьев на склоне северной (ПП1) и южной (ПП2) экспозиции

Уровень высоты ствола	Коэффициенты чувствительности	
	ПП1	ПП2
1/4	0.31	0.30
1/2	0.24	0.23
3/4	0.24	0.23
Верхушка	0.34	0.32

По данным табл. 2, чувствительность к влиянию климатических факторов радиального прироста на всех уровнях высоты у деревьев на склоне северной экспозиции несколько выше. В то же время радиальный прирост у верхушки отличается большей чувствительностью (при $P \geq 0.95$) по сравнению с приростом на нижних уровнях у деревьев на обоих склонах. Последняя тенденция согласуется с результатами С. Чина с соавт. (Chhin et al., 2010), полученными на сосне скрученной широкохвойной *Pinus contorta* var. *latifolia* Douglas ex Loudon в условиях многолетней мерзлоты (Канада), и не согласуется с утверждением ряда авторов (Schweingruber, 1996), что чувствительность радиального прироста не должна меняться по высоте ствола. Детальная характеристика чувствительности радиального прироста на разных уровнях высоты ствола к влиянию климатических факторов дана ниже по скользящим корреляционным климатическим функциям отклика.

Индексированные хронологии, полученные на разных уровнях высоты ствола у деревьев на каждой ПП, в значительной степени синхронны (при $P \geq 0.95$). Коэффициенты парной корреляции, рассчитанные за общий для всех хронологий период 1974–2009 гг., принимают значения от 0.53 до 0.91 на склоне северной экспозиции и от 0.60 до 0.88 – на склоне южной. Корреляция между хронологией верхушки и хронологиями, полученными на нижних уровнях высоты ствола, также довольно высокая, и чем ближе к верхушке, тем она выше (табл. 3).

Корреляционная связь между индексированными хронологиями, полученными на соответствующих уровнях высоты ствола у деревьев на обоих склонах, характеризуется следующими особенностями. При $P \geq 0.95$ коэффициенты парной корреляции R оказались довольно высокими и составили: $R = 0.87$ на 1/4 высоты, $R = 0.76$ на 1/2 высоты и $R = 0.71$ на 3/4 высо-

Таблица 3. Коэффициенты парной корреляции между индексированной хронологией радиального прироста у верхушки и хронологиями на 1/4, 1/2, 3/4 уровнях высоты ствола (1974–2009 гг., $P \geq 0.95$)

Уровень высоты ствола	1/4	1/2	3/4
Верхушка	ПП1		
	0.53	0.55	0.74
»	ПП2		
	0.55	0.69	0.73

ты ствола. Между тем корреляция между хронологиями верхушек оказалась слабой ($R = 0.38$), несмотря на то, что деревья на обоих склонах произрастают в одинаковых климатических условиях. Причиной может быть довольно сильное влияние неклиматических факторов, модифицирующее влияние климатических, например существенно различающиеся гидротермические почвенные условия склонов.

Результаты ранее проведенных измерений температуры почвы в непрерывном режиме (в качестве примера на рис. 2 приведены измерения 2004 г.) и одномоментных измерений температуры и влажности почвы (данные приведены в статье Беньковой и др., 2015) показали, что на склоне северной экспозиции гидротермические почвенные условия значительно хуже, чем на склоне южной.

В целом их можно характеризовать как экстремально неблагоприятные. Деревья на склоне северной экспозиции, произрастающие в таких условиях, вполне могут испытывать водный стресс, сопровождающийся слабым водообеспечением верхушек.

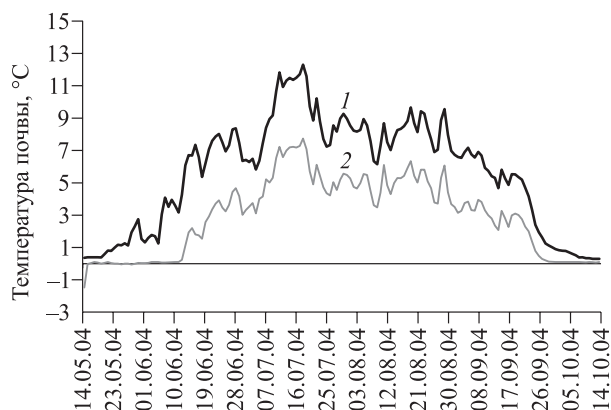


Рис. 2. Среднесуточная температура на поверхности почвы под моховым покровом на склонах южной (1) и северной (2) экспозиции в сезон 2004 г.

Скользкие корреляционные климатические функции отклика индексов радиального прироста рассчитаны для общего для всех хронологий периода 1974–2009 гг. На рис. 3 в качестве примера представлены три уровня высоты ствола: 1/4, 3/4 и верхушка; коэффициенты корреляции $R \geq 0.22$ значимы при $P \geq 0.95$. Выделяются два периода, когда температура воздуха и количество осадков достоверно ($R \geq 0.22$) коррелируют с радиальным приростом деревьев, произрастающих на обоих склонах (ПП1 и ПП2). Первый период длительностью ~2 нед. (двадцатые числа апреля – начало мая) отличается наличием отрицательной корреляционной связи с климатическими факторами радиального прироста только верхних частей ствола (на 3/4 высоты и у верхушки) деревьев на обоих склонах. При этом чувствительность к влиянию температуры воздуха деревьев на склоне северной экспозиции оказалась выше, а к влиянию количества осадков – ниже, чем деревьев на склоне южной экспозиции (см. рис. 3). Интерпретация отрицательной корреляционной связи заключается в следующем. Период «двадцатые числа апреля – начало мая» предвещает начало радиального роста лиственницы Гмелина в данной местности (Yasue et al., 2010). Однако в сезоны с относительно высокими (выше среднеголетних) температурами воздуха процесс предсезонной реактивации камбия может произойти раньше, чем обычно. Осадки усиливают влияние повышенной температуры воздуха, ускоряя таяние снега. Однако за оттепелью в данной местности неизбежно следуют морозные периоды; из-за недостатка тепла и доступной влаги процесс реактивации камбия может быть приостановлен, и это негативно отразится на строении годичного кольца.

Наиболее чувствительным к таким погодным изменениям, как следует из скользких функций отклика, оказался камбий в верхней четверти ствола вблизи верхушки. Это подтверждается часто встречающимися морозобойными кольцами в древесине северной лиственницы (Гурская, Бенькова, 2013).

Второй период длительностью в целом ~1.5 мес (двадцатые числа мая – конец первой декады июля) характеризуется положительной корреляционной связью радиального прироста деревьев на обоих склонах с климатическими факторами (см. рис. 3). Повышенная (выше среднеголетней) температура воздуха положительно влияет на радиальный прирост ствола деревьев, произрастающих на склоне северной

экспозиции (ПП1): на верхних уровнях высоты – с двадцатых чисел мая до середины июня (см. рис. 3, ПП1, кривые 2, 3); на 1/4 высоты ствола влияние температуры проявляется позже – с начала второй декады июня до конца первой декады июля (кривая 1). Положительное влияние повышенной температуры воздуха на радиальный прирост деревьев на склоне южной экспозиции (ПП2) проявляется только на 1/4 высоты ствола (см. рис. 3). В то же время в более благоприятных условиях склона южной экспозиции этот период почти в 2 раза короче: с середины июня до первых чисел июля (ПП2, кривая 1).

Повышенное количество осадков положительно сказывается на радиальном приросте только верхних частей ствола (3/4 высоты и верхушка) деревьев на обоих склонах и приблизительно в одно и то же время – с двадцатых чисел мая до первых чисел июня. Сравнительно высокой чувствительностью к количеству осадков, судя по значениям коэффициента корреляции, отличаются верхушки деревьев на склоне северной экспозиции (см. рис. 3, ПП1, кривая 3).

Период положительной корреляции радиального прироста с климатическими факторами (конец мая – начало июня) соответствует реактивации физиологических процессов в дереве после состояния зимнего покоя. Между тем на склоне северной экспозиции деятельный слой почвы еще имеет температуру, близкую к нулю (см. рис. 2), и почвенная влага остается недоступной для всасывания корневой системой. Основным источником воды для дерева в этот период оказываются осадки. Имея более высокую температуру, осадки оказывают на слой сосредоточения основной массы корней лиственницы отепляющее действие и ускоряют его оттаивание (Прокушкин и др., 2008). На обильные осадки и повышенную температуру воздуха в этот период сезона (как следует из скользких функций отклика) заметно реагируют верхние части ствола деревьев, особенно верхушки, увеличивая темпы радиального роста. На склоне южной экспозиции в это время (конец мая – начало июня) температура на поверхности почвы уже принимает устойчиво положительные значения (см. рис. 2) под действием сравнительно высокой падающей солнечной радиации и в связи со слабой теплоизоляцией маломощного мохово-лишайникового покрова (Бенькова и др., 2015). Физиологические процессы в деревьях протекают более активно, и важным дополнительным источником влаги для корней лиственницы являются осадки. Увеличение их количества

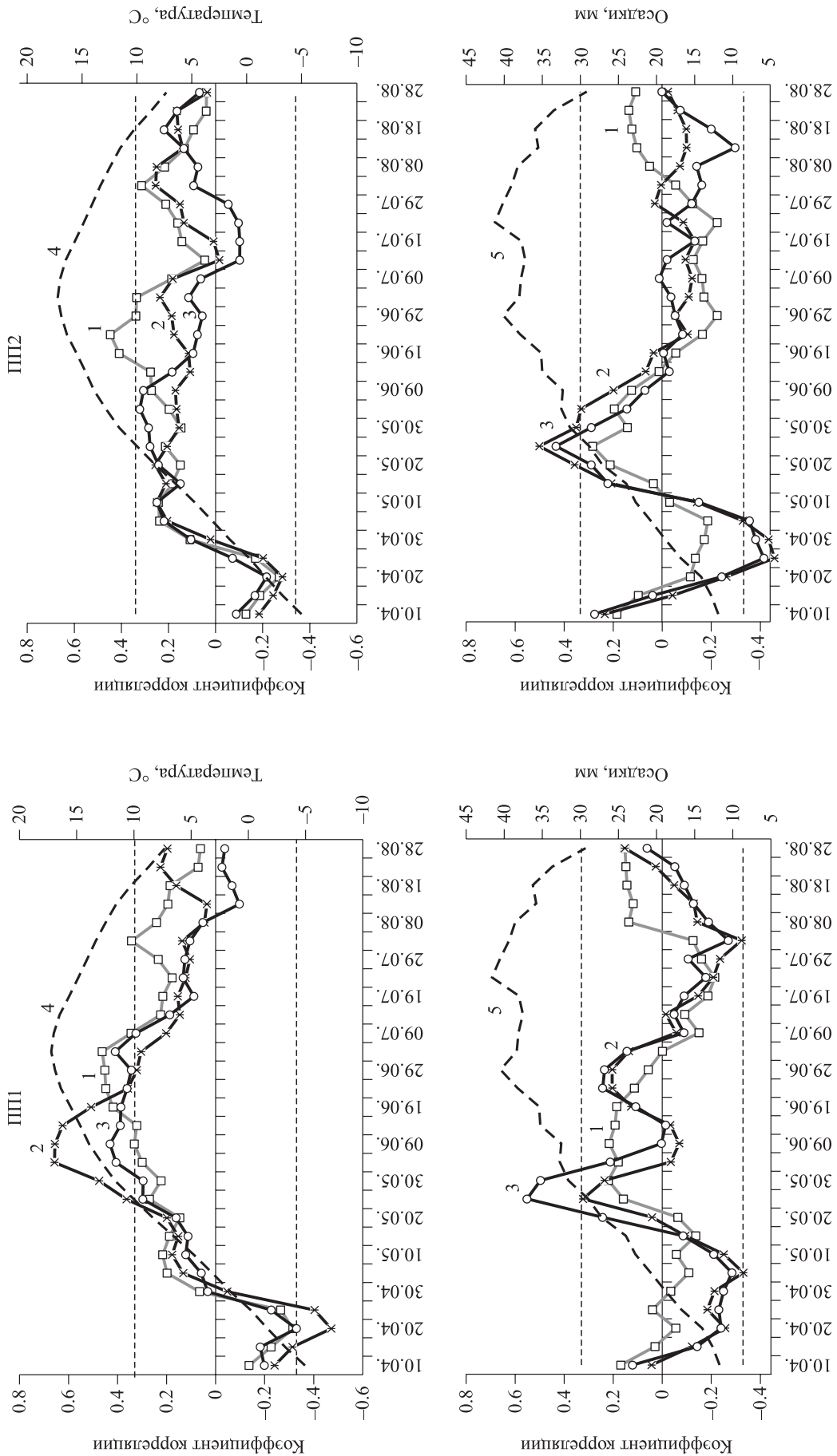


Рис. 3. Скользящие 20-дневные корреляционные климатические функции отклика индексов радиального прироста деревьев на уровнях 1/4 (1), 3/4 (2) высоты ствола и у вершины (3) на склонах северной (ПП1) и южной (ПП2) экспозиции на температуру воздуха и количество осадков. 4 и 5 – среднемноголетние значения среднесуточной температуры и суточных осадков, «сглаженные» в окне в 20 дней (1974–2009 гг.).

(как следует из скользящих функций отклика) приводит к увеличению темпов радиального роста верхних частей ствола деревьев, находящихся в более напряженных условиях по водообеспечению по сравнению с нижними. Влияние температуры воздуха не проявилось в радиальном приросте деревьев в этот период. Очевидно, что температура почвы на склоне южной экспозиции в большей степени зависит от солнечной радиации, чем от температуры воздуха.

В более поздний период сезона (со второй декады июня до конца первой декады июля, в период интенсивного роста) теплый воздух сильнее прогревает сезонно-талый слой, что обеспечивает поступление к корням деревьев сравнительно теплой воды, а также определяет высокую интенсивность фотосинтеза и образование значительного количества метаболитов у деревьев на обоих склонах. Все это положительно сказывается на радиальном приросте на нижних уровнях высоты ствола деревьев, расположенных ближе к корневой системе, но, вопреки ожиданиям, не сказывается на приросте верхних частей ствола.

Ранее в ряде работ, выполненных в условиях умеренного климата, установлено, что в сезоны роста, не отличающиеся экстремальными погодными событиями, в стволе дерева формируются годовые приросты, ширина которых у верхушки больше, чем на нижних уровнях высоты, а чувствительность к влиянию климатических факторов меньше (Schweingruber, 1996, p. 116, 117). Вместе с тем условия, экстремально воздействующие на рост деревьев, могут стать причиной нарушения этой общей тенденции (Chhin et al., 2010). Так, К. Краузе и Д. Экштайн (Krause, Eckstein, 1992 цит. по: Schweingruber, 1996, p. 116) на деревьях пихты и бука, произрастающих в условиях Северной Германии, выявили, что в экстремально засушливый 1976 г. и последующий «нормальный» 1977 г. радиальный прирост в верхней части ствола оказался уже, чем в нижней. Авторы установили, что в засушливый 1976 г. сравнительно узкий радиальный прирост сформировался по всей высоте ствола, однако в последующий 1977 г. значение прироста в нижней части ствола вновь достигло уровня, предшествующего засухе, а прирост в верхней части еще сильнее уменьшился. Авторы предположили, что уменьшение годового прироста в верхней части ствола есть реакция на дефицит воды и питательных веществ, который испытывало дерево в предшествующий экстремально сухой год. В последующем «нормальном» году не хва-

тило резервов на построение ранней зоны нового годового прироста в верхней части ствола, который, очевидно, формировался «по остаточному принципу». По результатам нашего исследования у лиственницы Гмелина, произрастающей на многолетнемерзлых почвах на склоне северной экспозиции, выявлено:

– средняя за период 1974–2009 гг. ширина годовых колец у верхушки оказалась значительно меньше, чем на 1/4 высоты ствола;

– в весенне-раннелетний период чувствительность радиального прироста верхних частей ствола деревьев (на 3/4 высоты ствола и у верхушки) к воздействию температуры воздуха и осадков довольно высока. Наиболее высокой чувствительностью характеризуются верхушки деревьев;

– корреляционная связь с климатическими факторами радиального прироста верхних частей ствола (включая верхушку) с начала второй декады июня отсутствует. Это может означать либо то, что климатические факторы не лимитируют их радиальный рост, либо то, что к этому времени годовое кольцо прекращает рост (по нашим результатам, у верхушки формируются очень узкие годовые кольца). Это может произойти при дефиците поступающей воды.

Полученные результаты находятся в согласии с ранее выдвинутой гипотезой о том, что деревья лиственницы Гмелина, произрастающие в экстремально неблагоприятных гидротермических условиях склона северной экспозиции, с двадцатых чисел мая до середины июня могут испытывать острый водный дефицит, при котором снижается водообеспечение их верхушек.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В северотаежных лиственничниках послепожарного возобновления, произрастающих на многолетнемерзлых почвах склонов северной и южной экспозиции в одинаковых климатических условиях, сложились контрастные гидротермические условия сезонно-талого слоя почвы под влиянием ряда факторов, основными из которых являются толщина мохово-лишайникового слоя и интенсивность падающей солнечной радиации (Бенькова и др., 2015). Различия условий роста на склоне северной и южной экспозиции проявилось и в лесоводственно-биометрических характеристиках древостоев, и в тенденции изменения среднего радиального прироста снизу вверх по стволу, и в особенностях корреляционной связи индексов радиаль-

ного прироста на разной высоте ствола с климатическими факторами. Результаты исследования находятся в согласии с ранее выдвинутой гипотезой, что деревья лиственницы Гмелина в экстремально неблагоприятных гидротермических условиях склона северной экспозиции в весенне-раннелетний период испытывают острый водный дефицит, обуславливающий высокую долю суховершинных деревьев в лиственничнике. Следует отметить, что радиальный прирост на разных уровнях высоты ствола можно рассматривать только как косвенный показатель водного дефицита. Авторы планируют получить прямые аргументы путем измерения характеристик процесса сокодвижения в стволах деревьев.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (гранты 17-04-01186, 16-34-00181 мол_а); РНФ 14-14-00295.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абаимов А. П., Прокушкин С. Г., Зырянова О. А., Каверзина Л. Н. Особенности формирования и функционирования лиственничных лесов на мерзлотных почвах // Лесоведение. 1997. № 5. С. 13–23.
- Бенькова А. В., Машуков Д. А., Бенькова В. Е., Прокушкин А. С., Шашкин А. В. Значение экспозиции склонов для роста лиственницы Гмелина в мерзлотных условиях Средней Сибири. I. Различия в динамике радиального прироста деревьев на склонах северной и южной экспозиции // Сиб. лесн. журн. 2015. № 4. С. 18–29.
- Гамалей Ю. В. Криофиты Евразии: происхождение и структурно-функциональная специфика // Ботан. журн. 2011. Т. 96. № 12. С. 1521–1546.
- Гурская М. А., Бенькова В. Е. Типы светлых колец у *Larix sibirica* и *L. gmelinii* на верхней границе леса в Урало-Сибирской Субарктике // Ботан. журн. 2013. Т. 98. № 8. С. 1037–1054.
- Поздняков Л. К. Даурская лиственница. М.: Наука, 1975. 312 с.
- Поздняков Л. К. Мерзлотное лесоведение. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1986. 192 с.
- Прокушкин С. Г., Абаимов А. П., Прокушкин А. С. Структурно-функциональные особенности лиственницы Гмелина в криолитозоне Центральной Эвенкии. Красноярск: Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 2008. 161 с.
- Романовский Н. Н. Основы криогенеза литосферы: учеб. пособ. М.: Изд-во Московск. ун-та, 1993. 336 с.
- Симанько В. В., Бенькова А. В., Шашкин А. В. Применение метода «скользящих функций отклика» для выявления влияния климатических факторов на радиальный рост деревьев // Вестн. КрасГАУ. 2013. № 7. С. 188–194.
- Шиятов С. Г. Дендрохронология верхней границы леса на Урале. М.: Наука, 1986. 136 с.
- Шиятов С. Г., Ваганов Е. А., Кирдянов А. В., Круглов В. Б., Мазена В. С., Наурызбаев М. М., Хантемиров Р. М. Методы дендрохронологии. Ч. I. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации: учеб.-метод. пособ. Красноярск: КрасГУ, 2000. 80 с.
- Allen C. D., Macalady A. K., Chenchouni H., Bachelet D., McDowell N., Vennetier M., Kitzberger T., Rigling A., Breshears D. D., Hogg (T.) E. H., Gonzalez P., Fensham R., Zhang Z., Castro J., Demidova N., Lim J.-H., Allard G., Running S. W., Semerci A., Cobb N. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests // For. Ecol. Manag. 2010. V. 259. Iss. 4. P. 660–684.
- Ambrose A. R., Sillett S. C., Koch G. W., Van Pelt R., Antoine M. E., Dawson T. E. Effects of height on treetop transpiration and stomatal conductance in coast redwood (*Sequoia sempervirens*) // Tree Physiol. 2010. V. 30. Iss. 10. P. 1260–1272.
- Anderegg W. R. L., Flint A., Huang Ch.-Y., Flint L., Berry J. A., Davis F. W., Sperry J. S., Field C. B. Tree mortality predicted from drought-induced vascular damage // Nature Geoscience. 2015. V. 8. Iss. 5. P. 367–371.
- Bigler C., Bräker O. U., Bugmann H., Dobbertin M., Rigling A. Drought as an inciting mortality factor in Scots pine stands of the Valais, Switzerland // Ecosystems. 2006. V. 9. Iss. 3. P. 330–343.
- Chhin S., Hogg (Ted) E. H., Lieffers V. J., Huang S. Growth-climate relationships vary with height along the stem in lodgepole pine // Tree Physiol. 2010. V. 30. Iss. 3. P. 335–345.
- Fritts H. C. Tree-rings and climate. London, New York, San Francisco: Acad. Press, 1976. 567 p.
- Gebauer R., Volařík D., Urban J., Borja I., Nagy N. E., Eldhuset T. D., Krokene P. Altered light conditions following thinning affect xylem structure and potential hydraulic conductivity of Norway spruce shoots // Europ. J. For. Res. 2014. V. 133. Iss. 1. P. 111–120.
- Hartmann H. Will a 385 million year-struggle for light become a struggle for water and for carbon? – How trees may cope with more frequent climate change-type drought events // Global Change Biol. 2011. V. 17. Iss. 1. P. 642–655.
- Kramer P. J., Boyer J. S. Water relations of plants and soils. San Diego, CA, USA: Acad. Press, 1995. 495 p.
- Krause C., Eckstein D. Holzzuwachs an Ästen, Stamm und Wurzeln bei normaler und extremer Witterung / W. Dans Michaelis und J. Bach (Eds.): Luftverunreinigungen und Waldschaden am Standort 'Postturm', Forstamt Farchau/Ratzeburg. GKSS-Forschungszentrum Geesthacht, GKSS 92/E/100, 1992. P. 215–242.
- Lu P., Biron P., Granier A., Cochard H. Water relations of adult Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst) under soil drought in the Vosges mountains: whole-tree hydraulic conductance, xylem embolism and water loss regulation // Ann. For. Sci. 1996. V. 53. N. 1. P. 113–121.
- Methods of dendrochronology: applications in the environmental sciences / E. R. Cook and L. A. Kairiukstis (Eds.). Dordrecht, Boston, London: Kluwer Acad. Publ., 1990. 394 p.

- Permafrost Ecosystems. Siberian Larch Forests / A. Osawa, O. A. Zyryanova, Y. Matsuura, T. Kajimoto, R. W. Wein (Eds.). Ecol. Stud. Ser. V. 209. Springer Netherlands, 2010. 502 p.
- Prokushkin A. S., Kajimoto T., Prokushkin S. G., McDowell W. H., Abaimov A. P., Matsuura Y. Climatic factors influencing fluxes of dissolved organic carbon from the forest floor in a continuous-permafrost Siberian watershed // Can. J. For. Res. 2005. V. 35. N. 9. P. 2130–2140.
- Rowland L., da Costa A. C. L., Galbraith D. R., Oliveira R. S., Binks O. J., Oliveira A. A. R., Pullen A. M., Doughty C. E., Metcalfe D. B., Vasconcelos S. S., Ferreira L. V., Malhi Y., Grace J., Mencuccini M., Meir P. Death from drought in tropical forests in triggered by hydraulics not carbon starvation // Nature. 2015. V. 528. Iss. 7580. P. 119–122.
- Schweingruber F. H. Tree rings and environment. Dendroecology. Birmensdorf, WSL/FNP, Bern, Stuttgart, Vienna Haupt Publ., 1996. 609 p.
- Yasue K., Kujansuu J., Kajimoto T., Nakai Y., Koike T., Abaimov A. P., Matsuura Y. Seasonal changes in stem radial growth of *Larix gmelinii* in Central Siberia in relation to its climatic responses // Permafrost Ecosystems. Siberian Larch Forests / A. Osawa, O. A. Zyryanova, Y. Matsuura, T. Kajimoto, R. W. Wein (Eds.). Ecol. Stud. Ser. V. 209. Springer Netherlands, 2010. P. 331–345.

THE EFFECT OF SLOPE EXPOSITION ON GROWTH DYNAMICS OF GMELIN LARCH IN PERMAFROST CONDITIONS OF CENTRAL SIBERIA. II. SPECIFICS OF TREE RADIAL GROWTH AT DIFFERENT HEIGHTS OF THE STEMS

D. A. Mashukov, A. V. Benkova, V. E. Benkova, A. V. Shashkin, A. S. Prokushkin

Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
V. N. Sukachev Institute of Forest, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
Akademgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation

E-mail: mashukov1988@gmail.com, annie1977@yandex.ru, benkova@yandex.ru, shashkin@ksc.krasn.ru, prokushkin@ksc.krasn.ru

The research was carried on in even-aged Gmelin larch trees (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.), growing in permafrost conditions of the north and south facing slopes (Central Siberia, 64°19'23"N, 100°13'28"E). 13 even-aged larch trees growing in the north facing slope and 5 ones growing in south facing slope were selected. Tree ring widths were measured at 1/4, 1/2, 3/4 of the stem height and at beneath apex. The sliding response functions were calculated in the common period 1974–2009. It has been revealed negative trend in the variation of the mean tree ring widths along the stems of the trees growing in the north facing slope. Indexed radial increments at higher levels in the stems (3/4 of the stem height and just beneath apex) of these trees correlated negatively with air temperature in the third decade of April as well as positively correlated with this climate factors from the 20-th of May to the middle of June. In the south-facing slope the similar correlations were not revealed. In the north facing slope, with the correlation of those measured just beneath top of a tree with precipitation in the third decade of May was especially notable. These tendencies were considered as circumstantial arguments in favor of Gmelin larch trees growing in the north facing slope experienced harsh water deficiency from 20-th of May to the middle of June. Water deficiency could reduce water potential of tree tops, which could be responsible for their drying off.

Keywords: *the north and south facing slopes, tree ring width, air temperature, precipitation, hydrothermal soil properties.*

How to cite: Mashukov D. A., Benkova A. V., Benkova V. E., Shashkin A. V., Prokushkin A. S. The effect of slope exposition on growth dynamics of Gmelin larch in permafrost conditions of Central Siberia. II. Specifics of tree radial growth at different heights of the stems // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2018. N. 3 . P. 11–20 (in Russian with English abstract).