

УДК 630*181+551.4.037+582.475(234.853.03)

Распределение морозобойных повреждений в древесине ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) на склонах разной экспозиции в горах Южного Урала

М.А. Гурская*, П.А. Моисеев

*Институт экологии растений и животных УрО РАН
Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202¹*

Received 2.12.2011, received in revised form 9.12.2011, accepted 16.12.2011

*На северо-восточном (СВ) и юго-западном (ЮЗ) склонах массива Ирмель (Южный Урал, 54°30'–34' с.ш. 58°49'–54' в.д.) в экотоне верхней границы древесной растительности (1255–1365 м над ур. м.) заложены 34 пробные площади, на которых собраны соответственно 540 и 250 образцов древесины ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) для изучения и датировки морозобойных повреждений в годичных кольцах. На этих склонах выявлены различия в возрасте деревьев, когда прекращается формирование морозобойных повреждений (возраст их чувствительности к заморозкам), частота и синхронность формирования повреждений, а также положения и интенсивности повреждений в течение XX в. Показано, что на СВ склоне заморозками повреждаются более старые деревья (до 100 лет) по сравнению с деревьями, произрастающими на ЮЗ склоне (до 50–70 лет). На обоих склонах повреждения приурочены в основном к первой половине зоны ранней древесины, вызваны поздними весенними заморозками в результате вторжения холодных воздушных масс. Выявлены 12 лет, когда повреждения были найдены на обоих склонах и в пределах всего экотона (1927, 1943, 1952, 1961, 1964, 1965, 1966, 1967, 1970, 1982, 1995 и 1999 гг.). Повышенное количество повреждений в поздней древесине в нижней части экотона на СВ склоне обусловлено, вероятно, адвективно-радиационным выхолаживанием поверхности деревьев во второй половине вегетационного периода. Причины несинхронного образования морозобойных повреждений на склонах разной экспозиции требуют дополнительных микро- и мезоклиматических исследований.*

Ключевые слова: годичные кольца древесных растений, морозобойные повреждения древесины, экспозиция склонов, ель сибирская, высокогорья Южного Урала.

* Corresponding author E-mail address: mgurskaya@yandex.ru

¹ © Siberian Federal University. All rights reserved

Введение

В настоящее время изучение реакции высокогорных экосистем на изменения климата проводится во многих горных районах мира. Находясь в экстремальных климатических условиях, эти экосистемы очень чувствительны даже к незначительным изменениям условий среды (МГЭИК, 2007). Отклик деревьев на изменения климата может очень различаться на горных склонах разной крутизны и экспозиции в связи с различиями радиационного баланса, температуры воздуха и почвы (Rorison et al., 1986), количества выпадающих осадков (Bennie et al., 2006), ветрового режима, мощности снежного покрова (Lavoie, Payette, 1992), скорости снеготаяния (Carey, Woo, 1999), скорости испарения (Degen et al., 1992) и стока (Munro, Huang, 1998). Это существенно отражается на структуре и функционировании как экосистем, ландшафтов в целом (Pigott, 1975), так и их отдельных компонентов: почв (Rech et al., 2001), растительности (Badano et al., 2005) и животного мира (Blaustein et al., 1996). В связи с этим результаты изучения микро- и мезоклимата, особенностей роста и возобновления древесных растений на склонах различной экспозиции можно использовать для более точного предсказания возможного изменения лесотундровой и лесолуговой растительности при различных сценариях изменений климата (Körner, 1999).

Для оценки микро- и мезоклиматических условий, складывающихся на склонах разной экспозиции, используют как прямые методы наблюдения за метеопараметрами, так и их расчет на основе цифровых моделей рельефа в GIS (Голубева, 1966; Dubayah, Rich, 1995; Lassueur et al., 2006; Bennie et al., 2008). Перспективным методом при изучении микроклимата и оценки его влияния на динамику

высокогорных экосистем служит анализ экстремальных погодных явлений (Барри, 1984).

Одним из важнейших экстремальных погодных явлений считаются заморозки, которые характеризуются понижением температуры воздуха до 0 °С и ниже и ведут к повреждению или даже гибели отдельных компонентов биоты. Различают адвективные, радиационные и адвективно-радиационные заморозки. Первые наблюдаются при полной облачности и сильном ветре во время вторжения холодных воздушных масс. Они отмечаются на большой территории, их наступление мало зависит от рельефа, экспозиции и условий местности (подстилающей поверхности) (Гольцберг, 1949, Барри, 1984). Вторые случаются при низких среднесуточных температурах во время интенсивного ночного радиационного излучения в ясные безветренные ночи. Третьи отмечаются, когда после вторжения холодных воздушных масс и при относительно высоких средних суточных температурах происходит выхолаживание поверхности почвы и растений (Гольцберг, 1949). Как радиационные, так и адвективно-радиационные заморозки проявляются при ночном выхолаживании, интенсивность которого зависит от микроклиматических условий склонов разной экспозиции, типа подстилающей поверхности, а также влажности воздуха, увлажненности почвы, направления ветра (Гольцберг, 1949).

Под влиянием заморозков, наблюдающихся в период роста и развития трахеид ксилемы (конец весны или в течение лета), у хвойных деревьев формируются морозобойные повреждения. Они представляют собой аномальную структуру, состоящую из нескольких последовательно переходящих друг в друга слоев смятых, погибших и восстанавливающихся трахеид, а также искривленных сердцевинных лучей (Gurskaya, Shiyatov,

2002; Payette et al., 2010). Повреждаются обычно молодые деревья, у которых толщина коры невелика, а небольшого диаметра ствол не обладает достаточной теплоемкостью, чтобы защитить клетки камбия от действия низкой температуры в период ночного заморозка (Gurskaya, Shiyatov, 2006). Морозобойные повреждения в годичных кольцах, таким образом, служат надежными индикаторами заморозков (Нилов, Чертовской, 1975).

Целью работы было выявить особенности распределения морозобойных колец, формирующихся в древесине ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), произрастающей в экотоне верхней границы древесной растительности на склонах различной экспозиции в высокогорьях Южного Урала.

Район работ, материалы и методы

Районом исследований стал горный массив Ирмель (1582,3 м над ур. м.), расположенный в полосе наиболее высоких центральных возвышенностей Южного Урала (54°30'–34' с.ш. 58°49'–54' в.д.). Массив представляет собой компактную горную группу, имеющую форму овала, вытянутого с СВ на ЮЗ на 20 км. На общем основании массива поднимаются две вершины – Большой и Малый Ирмель, соединенные между собой 3-километровой пологой седловиной. Массив сложен кварцевыми песчаниками и подчиненными им углистыми сланцами. По данным метеостанции «Таганай-гора», расположенной в горной тундре на г. Дальний Таганай (1146 м над ур. м.) на удалении 115 км от массива Ирмель, средняя месячная температура января составляет минус (14,5±1,9) °С, а июля (12,3±1,8) °С, сумма положительных температур 1100–1850 град/дн, продолжительность периода с температурами >5 °С равна 125 дням, осадков выпадает 600–1300 мм в год. Здесь часто наблю-

даются поздние весенние и ранние осенние заморозки. Древостои в экотоне верхней границы древесной растительности (ЭВГДР) на массиве Ирмель, произрастающие на высоте 1250–1365 м над ур. м., состоят в основном из ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) и березы извилистой (*Betula tortuosa* Ledeb.). Их средняя высота снижается в пределах ЭВГДР от 6,9 до 2,7 м (Moiseev et al., 2004).

На юго-западном (ЮЗ) склоне г. Малый Ирмель и северо-восточном (СВ) склоне г. Большой Ирмель в 2002–2004 гг. были заложены 34 пробные площади размером 20 × 20 м по 4–6 в нижней (3-й уровень, 1255–1290 м над ур. м., сомкнутость крон 40–60 %), средней (2-й уровень, 1310–1330 м, с сомкнутостью крон 20–40 %) и верхней (1-й уровень, 1355–1365 м, сомкнутость крон 5–20 %) частях ЭВГДР. На каждой пробной площади проведены геоботанические описания (Trubina, 2006), включающие характеристику состава и структуры древесного яруса (Moiseev et al., 2004).

На каждой пробной площади у всех живых деревьев диаметром >3–4 см брали керны на высоте до 40 см от поверхности почвы. У каждого второго дерева высотой >0,2 м и диаметром у основания ствола <3–4 см на уровне корневой шейки брали поперечный спил. Всего было взято 539 образцов древесины (18, 260, 261 шт. на 1, 2 и 3 уровнях соответственно), произрастающих на СВ профиле, и 244 образца – на ЮЗ профиле (11, 94, 139 шт. на 1, 2 и 3-ем уровнях соответственно).

В лабораторных условиях каждый спил и керн, предварительно закрепленный в деревянном держателе, был зачищен режущим инструментом, а затем на зачищенную поверхность втирали зубной порошок для увеличения контрастности годичных колец. Большинство образцов древесины были датированы стандартными дендрохронологи-

ческими методами визуально, так как ширина колец и их изменчивость были достаточными для сравнения с данными обобщенных хронологий, построенных С.Г. Шиятовым (1986). У некоторых образцов годовые приросты измеряли на установке LINTAB-III, а при помощи программного обеспечения TSAP-3.0 окончательно датировали год формирования самого ближнего к центру годового кольца. Если взятые керны не достигали сердцевины дерева, то для уточнения года формирования ближайшего к сердцевине кольца производили расчет недостающих колец при помощи прозрачной пленки с нанесенными линиями окружностей разного размера. Поскольку возраст подроста высотой $>0,2$ см и диаметром $<3-4$ см был определен по дискам, взятым на уровне корневой шейки, то он был достоверным в наибольшей степени. Используя возраст таких деревьев и высоту их стволиков, рассчитали уравнение регрессии между этими показателями. На основе этого уравнения вычисляли поправки для определения более точного возраста каждого изученного нами дерева диаметром $>3-4$ см.

Морозобойные повреждения выявлялись в отраженном свете с помощью микроскопа. Для каждого повреждения определяли его положение в кольце. Были выделены четыре зоны: начало слоя прироста «рд0», когда прирост начинался со слоя поврежденных трахеид; первая половина ранней древесины, зона слоя прироста между первым слоем поврежденных трахеид и до середины зоны ранней древесины «рд1»; вторая половина ранней древесины «рд2» и поздняя древесина «пд».

Морозобойные повреждения формируются в основном в древесине молодых деревьев (Gurskaya, Shiyatov, 2006). Поэтому для каждого дерева был определен максимальный камбиальный возраст формирования повреждения, а для каждого уровня на основе

накопленных частот камбиального возраста – «максимальный возраст чувствительности» годовых колец к заморозкам. Для последующего анализа экстремальные значения возраста были исключены, и в дальнейшем использовался лишь возраст чувствительности к заморозкам – начальный период жизни деревьев, в пределах которого в годовых кольцах формируются 95 % всех морозобойных повреждений. На его основе рассчитана доля поврежденных колец от общего числа колец, находящихся в чувствительном возрасте, и таким образом оценена интенсивность морозобойных повреждений. Каждый год был представлен 1–120 годовыми кольцами (в среднем по 50 колец). Годы с формированием морозобойных повреждений в годовых кольцах были разделены на три группы исходя из процента поврежденных колец от общего числа образцов, чувствительных к заморозкам в каждый год. Группа лет, когда образуется небольшое количество поврежденных колец – менее 15 % повреждений от общего числа колец в данный год – (1), группа лет с повреждением 15–30 % колец – (2) и группа лет с количеством поврежденных колец более 30 % – (3).

Результаты

Распределение морозобойных повреждений в годовых кольцах

На массиве Ирмель в верхней части СВ склона 95 % всех повреждений сформировалось в древесине ели в возрасте до 100 лет. В средней и нижней частях экотона образование морозобойных повреждений прекращалось при достижении елью 50-летнего возраста. На ЮЗ склоне этот возраст примерно одинаков в пределах ЭВГДР и составляет 50–70 лет.

Наиболее часто повреждаются трахеиды первой половины ранней древесины (зоны

«рд0» и «рд1»). В верхней части ЭВГДР для этих зон отмечен самый большой возраст чувствительности деревьев. В средней и нижней частях экотона, а также на ЮЗ склоне у елей формирование морозобойных повреждений в ранней древесине прекращается в возрасте 50–70 лет (рис. 1А и Б).

Формирование поврежденных клеток в зоне «рд2» происходило у более молодых деревьев (менее 40 лет) на изученных склонах, при этом деревья дольше остаются чувствительными к заморозкам на нижних высотных уровнях экотона, по сравнению с первым уровнем на обоих склонах (рис. 1В).

Трахеиды поздней древесины («пд») у деревьев ели, произрастающей в редианах (1-й уровень) на СВ склоне, становятся устойчивыми к повреждениям в более молодом возрасте по сравнению с деревьями, произрастающими на ЮЗ склоне. В условиях сомкнутого леса (3-й уровень) у деревьев, произрастающих на СВ склоне, возраст чувствительности снова

увеличивается по сравнению с ЮЗ склоном (рис. 1Г).

Хронология

морозобойных повреждений

Выявлено 12 лет, когда морозобойные повреждения в годичных кольцах ели наблюдаются на всех изученных высотных уровнях и на обоих склонах: в 1927 («рд0»), 1943 («рд1»), 1952 (на СВ склоне в «рд0» и «рд1», на ЮЗ склоне в «рд1»), 1961 («рд0»), 1964 («рд0»), 1965 (на СВ склоне в «рд0», на ЮЗ склоне в «рд1»), 1966 (на СВ склоне в «рд0», на ЮЗ склоне в «рд0» и «рд1»), 1967 («рд0» и «рд1»), 1970 («рд0»), 1982 («рд0»), 1995 (на СВ склоне в «рд0» и «рд1», на ЮЗ склоне в «рд1») и 1999 гг. («рд0»). Эти годы характеризуются массовым повреждением годичных колец (более 30 % колец с морозобойными повреждениями от общего их числа). Локализация повреждений в кольце указывает, что все они сформировались в ответ на поздние весенние заморозки (табл. 1).

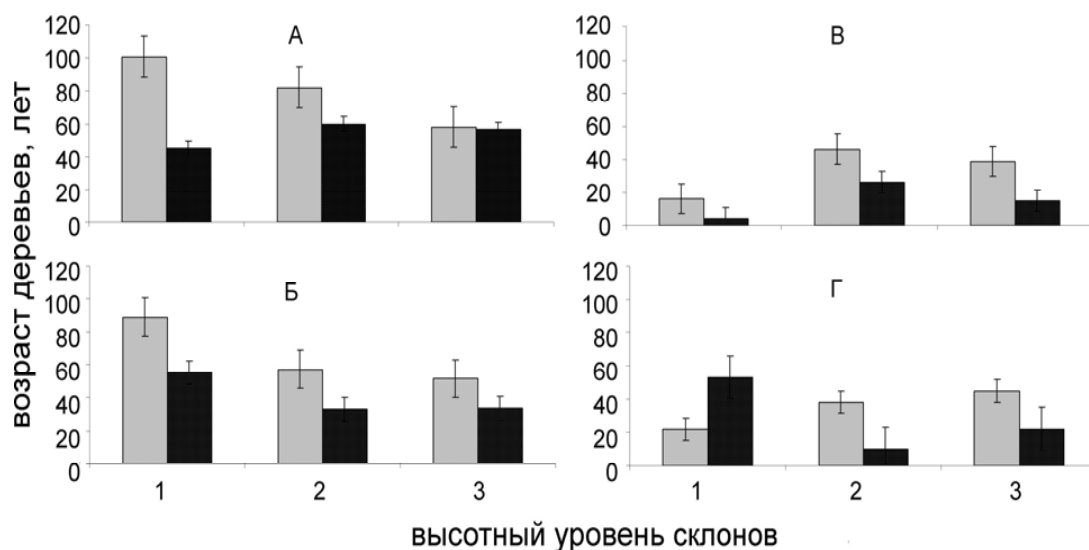


Рис. 1. Возраст деревьев, в пределах которого в годичных кольцах формируется 95 % всех морозобойных повреждений в древесине ели сибирской (серый – СВ склон; черный – ЮЗ склон): А – зона «рд0», Б – зона «рд1», В – зона «рд2», Г – зона «пд»

Таблица 1. Распределение морозобойных повреждений по зонам в годичных кольцах деревьев, произрастающих на трех высотных уровнях СВ и ЮЗ склонов

Годы	СВ 1 (1365 м над ур. м.)			СВ 2 (1330 м над ур. м.)			СВ 3 (1290 м над ур. м.)			ЮЗ 1 (1355 м над ур. м.)			ЮЗ 2 (1310 м над ур. м.)			ЮЗ 3 (1255 м над ур. м.)									
	рд0	рд1	рд2	рд0	рд1	рд2	рд0	рд1	рд2	рд0	рд1	рд2	рд0	рд1	рд2	рд0	рд1	рд2	пд						
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	
1900					XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX	XX										XX	XX	XX	XX
1901					+++	+++			+++	+		+++										+++			
1902									++	++		++													
1905						+++	+	+	+++	+++															
1909							+																		
1910									+++			+++					XX	XX	XX	XX		+++		+	
1912								+		+															
1913									+																
1914									+			+													
1916					+++	++			+++		+						+++					++			
1918																									
1919	XX	XX	XX	XX			+	+	+				XX	XX	XX	XX									++
1920	+++				+++				+++			+++					+++					++			
1921	++								+	+												+			
1922	+				+	+	+	+		+++							+++						+		
1923	++						+	+																	
1924							+	+																	
1925						+++					+++									+					
1926						+	++	++	+		++														
1927	+++				+++				++	+++		+++	+++				+++					+++			
1930							+		++	++							++					++			
1931									++			++					++					++			
1932							+		+++	+++							+		+++			+			
1933						+++	+++	+++	+++	+++							+					+			+

Продолжение табл. 1

	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	
1																									
1934	+++	+++				+++			+++								++				+				
1935			+++		+++		+++				+++						+		+++		+		++		
1936		+																	+						
1937									++			++							+		+				
1938		+				+		+													+				
1939												++									+				
1941						+					++														
1942		+							++												+				
1943			++			+++			++	+++		+		+++								+++			
1944							+										+				+				
1945																					+				
1946											+	++									+				
1947		+				+++		+++		+	+++	+++									+				
1948						+		+													++				
1949	+								+												++				
1950	+					++			+												+				+
1951						++		+++		++	++										++		++		
1952	+				++	++	+		++	++	++	++		++							+	++	+		
1953					+				+	+	+	+							+			+			
1954									++	++		+													
1955					+		+	+		++	+	+									+	+			
1956					++			+	++	++	+	++		++							++	+			+
1957					++	+		+	+		+	+		++							++	++			
1958				+				+		+	+														
1959	+								++		+										++				
1960					+			++	+	+	+	+		++							++				

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	
1989					++																++				
1992					+												++				++				
1993								+										++	++	++	+			+	
1994											+														
1995	+++	+++	+		++	+++			+++	+++	++	+++		+++			+++	++	++	++			+++		
1996												++													
1997										+++															
1998					+					++		++													
1999	+++				++		++		+++	+++			+++				+++				+++				
2001													+++												

Примечания. Годы, в которые наблюдались повреждения колец на обоих склонах, отмечены серой заливкой; только на СВ склоне – курсивом; только на ЮЗ склоне – жирным шрифтом. Годы, в которые в годичных кольцах образовались повреждения у менее 15 % образцов деревьев, находящихся в возрасте чувствительности к заморозкам, отмечены знаком «+»; у 15–30 % образцов – «++»; у более 30 % образцов – «+++». XX – начало хронологии.

Таблица 2. Синхронность формирования морозобойных повреждений (МП) на северо-восточном (СВ) и юго-западном (ЮЗ) склонах

Зоны годичного кольца	рд0	рд1	рд2	пд
Высотный уровень 1				
Общее число лет с МП в годичных кольцах на двух склонах	32	17	5	4
Синхронное образование МП, %	25,0	17,6	0,0	0,0
МП только на СВ склоне, %	62,5	41,2	80,0	50,0
МП только на ЮЗ склоне, %	12,5	41,2	20,0	50,0
Высотный уровень 2				
Общее число лет с МП в годичных кольцах на двух склонах	39	37	23	17
Синхронное образование МП, %	56,4	27,0	21,7	17,6
МП только на СВ склоне, %	12,8	45,9	69,6	76,5
МП только на ЮЗ склоне, %	30,8	27,0	8,7	5,9
Высотный уровень 3				
Общее число лет с МП в годичных кольцах на двух склонах	54	44	22	38
Синхронное образование МП, %	48,1	36,4	27,3	10,5
МП только на СВ склоне, %	24,1	50,0	63,6	81,6
МП только на ЮЗ склоне, %	27,8	13,6	9,1	7,9

Особенности формирования морозобойных повреждений в разные годы, их частоты и положения в пределах годичного кольца свидетельствуют о различиях в микро- и мезоклиматических условиях на склонах различной экспозиции.

У деревьев ели, произрастающих на СВ склоне, морозобойные повреждения выявлены на всех высотных уровнях в 1920 («рд0»), 1922 («рд0»), 1934 («рд0»), 1935 («рд2»), 1938 («рд0»), 1947 («рд0»), 1951 («рд1»), 1958 («рд2» и «пд»), 1968 («рд0») и 1975 гг. («рд2»). На ЮЗ склоне в эти годы также отмечены повреждения колец, но они часто отсутствуют на верхнем высотном уровне. В 1958 г. в годичных кольцах морозобойные повреждения в небольшом количестве выявлены только на СВ склоне. На ЮЗ склоне морозобойные повреждения сформировались на всех высотных уровнях в 1956 («рд1»), 1957 («рд1»), 1979

(«рд0»), 1993 гг. («рд0», «рд1», «рд2» и «пд»). В эти же годы повреждения отмечены и у деревьев, произрастающих на СВ склоне, за исключением верхнего высотного уровня.

У хронологий с первого высотного уровня обоих склонов синхронное образование повреждений в зонах «рд0» и «рд1» отмечено только у четверти из всех зарегистрированных лет (табл. 2). На СВ склоне повреждения формируются в годичных кольцах чаще, чем на ЮЗ склоне. В зонах «рд2» и «пд» не обнаружено синхронности в формировании морозобойных повреждений. Тем не менее, отмечена одинаковая доля лет, когда в годичных кольцах формируются повреждения в зоне «пд» на изученных склонах. На высотных уровнях редколесий (2) и сомкнутого леса (3) синхронность образования повреждений на этих склонах повышается до 20–50 %. При этом чаще образуются повреждения у дере-

вьев, произрастающих на СВ склоне (зоны «рд1» и «пд»). В зоне «рд0» на этих высотных уровнях повреждения образуются чаще на ЮЗ склоне, чем на СВ (табл. 2).

Большое количество повреждений, формирующихся в зонах колец «рд0» и «рд1» на обоих склонах, может свидетельствовать о том, что некоторые из них образовались под воздействием одного и того же события. Начало вегетации на изученных склонах может сдвигаться на несколько дней, поэтому была оценена синхронность образования повреждений в зоне «рд0» на СВ склоне и в зоне «рд1» на ЮЗ склоне и наоборот (в зоне «рд1» СВ и зоне «рд0» ЮЗ склонов). На верхнем высотном уровне склонов действительно отмечена синхронность образования морозобойных повреждений в зоне «рд0» на СВ склоне и в зоне «рд1» на ЮЗ склоне (до 25 % совпадений лет от общего числа лет с повреждениями колец в зонах «рд0» и «рд1» для обоих склонов) в 1952, 1959, 1961, 1965, 1966, 1967 и 1995 гг. Синхронного образования повреждений в зоне «рд0» на ЮЗ склоне и в зоне «рд1» на СВ склоне не выявлено.

Ниже по склонам также отмечены годы синхронного образования повреждений в зонах «рд0» и «рд1». Но процент совпадающих лет, когда повреждения сформировались в зоне «рд0» на одном склоне и в этот же год, но в зоне «рд1» на другом, примерно одинаков (27 % совпадений лет, когда повреждения колец выявлены в зоне «рд0» на СВ склоне и зоне «рд1» на ЮЗ и 30 % для зоны «рд1» на СВ склоне и зоны «рд0» на ЮЗ на высотном уровне 2; 30 и 37 % совпадений лет на уровне 3 соответственно). В зонах «рд2» и «пд» повреждения образовались в разные годы на разных склонах, совпадений не выявлено.

Частота формирования морозобойных повреждений на разных склонах

На СВ склоне повреждения образуются чаще, чем на ЮЗ склоне, особенно в начальный период формирования кольца (зоны «рд0» и «рд1»). На рис. 2 показана доля лет в течение XX в., когда в годичных кольцах формируются морозобойные повреждения на рассматриваемых склонах. Если проанали-

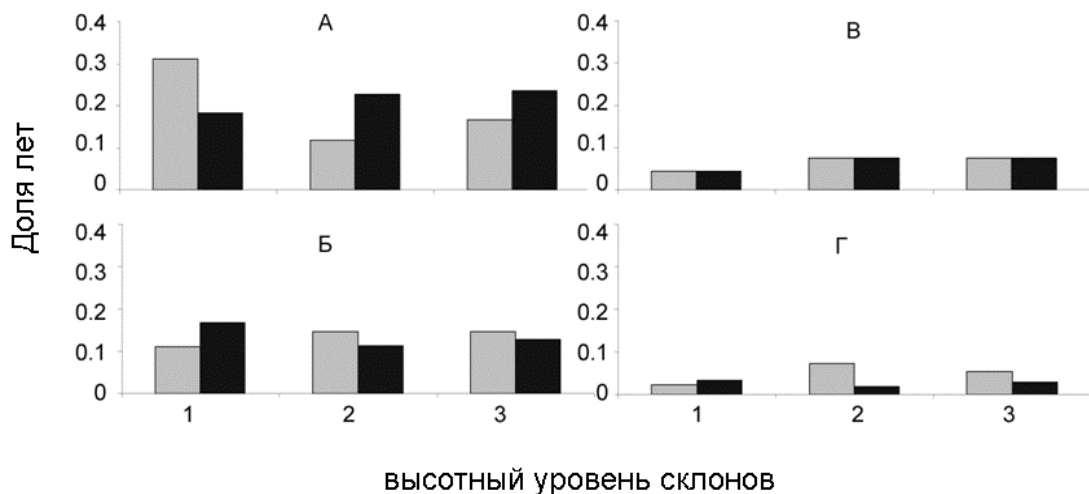


Рис. 2. Доля лет, когда морозобойные повреждения древесины выявлены в разных зонах годичного кольца в течение XX в. (серый – СВ склон; черный – ЮЗ склон): А – Г как на рис. 1

Таблица 3. Число лет с различным количеством морозобойных колец, наблюдаемых у деревьев, произрастающих на различных склонах массива Ирмель

Склон	Поврежденных деревьев	> 30 %				15-30 %				<15 %			
	Зона кольца Высота м над ур. м.	рд0	рд1	рд2	пд	рд0	рд1	рд2	пд	рд0	рд1	рд2	пд
СВ	1365	7	3	1	0	6	2	0	0	15	5	3	2
	1330	9	12	4	12	7	4	3	1	11	11	15	13
	1290	15	14	6	9	7	12	6	11	17	13	8	14
ЮЗ	1355	7	5	0	1	3	5	0	1	2	0	1	0
	1310	9	3	1	0	9	7	3	1	16	10	3	3
	1255	10	3	1	1	13	5	2	3	24	14	5	3

зировать, например, число лет с максимальным количеством повреждений в зоне «рд0» (более 30 % поврежденных колец от общего числа) (табл. 3), то можно заметить, что их количество в течение XX в. увеличивается вниз по склону, но нет существенных различий между двумя сравниваемыми склонами. В начале вегетации, когда формируются клетки зоны «рд1», на СВ склоне количество лет с повреждениями колец увеличилось на высотных уровнях 2 и 3 относительно уровня 1. В период формирования зон «рд2» и «пд» частота экстремальных погодных условий, ведущих к формированию морозобойных повреждений, снижается на обоих склонах относительно зон «рд0» и «рд1», но число лет с формированием повреждений в этих зонах вниз по склону увеличивается. На ЮЗ склоне количество лет с повреждениями в зонах «рд2» и «пд» выявлено меньше, чем на СВ склоне, и их число в течение XX в. существенно не меняется по склону. Распределение количества лет в течение XX в., когда в годичных кольцах формируется умеренное и небольшое количество повреждений, соответствует вышеописанному в этом абзаце распределению лет с максимальным количеством повреждений годичных колец (табл. 3). Существенное увели-

чение числа лет с повреждениями годичных колец на ЮЗ склоне связано с увеличением числа лет со слабыми повреждениями колец на нижнем уровне (табл. 3).

Повреждения на СВ склоне на высотном уровне 3 (сомкнутый лес) образуются гораздо чаще по сравнению с ЮЗ склоном. Несмотря на то, что повреждения деревьев в зоне «пд» на 3-м высотном уровне ЮЗ склона формируются значительно реже, они в 70 % случаев синхронны с повреждениями, локализованными в «пд» у деревьев на СВ склоне.

Обсуждение

В горах умеренного пояса для северных склонов характерны более низкие температуры воздуха и почвы, снежный покров на них более мощный и залегает более продолжительное время (Барри, 1984). Существенные различия в приходе солнечного тепла между южными и северными пологими склонами наблюдаются зимой (до 30 %), а также в начале и конце вегетационного сезона, когда солнце стоит низко над горизонтом (Голубева, 1966). Летом приход тепла примерно одинаков на склонах разной экспозиции, но при этом минимальный поток солнечной радиации наблюдается также на северных склонах.

Различия радиационного баланса на пологих склонах при условии однородной подстилающей поверхности определяются в основном прямой радиацией. Пологие северные склоны на 50° с.ш. (при крутизне склона 20–30°) получают 521–630 кал/см² суммарной радиации в сутки, а южные – 721–739 кал/см² (Захарова, 1959). Существующие различия радиационного баланса между южными и северными склонами находят отражение и в распределении морозобойных повреждений в древесине ели сибирской.

Чувствительность к заморозкам ели сибирской, произрастающей на полярной и верхней границах распространения древесной растительности, и, в частности, распределение морозобойных повреждений в древесине ствола зависят от толщины ствола и возраста дерева, а также от условий произрастания (Gurskaya, Shiyatov, 2006). На массиве Ирмель деревья на СВ склоне являются более чувствительными к заморозкам в более старшем возрасте по сравнению с деревьями, произрастающими на ЮЗ склоне. В течение вегетационного периода чувствительность ели к заморозкам на СВ склоне меняется: в начале вегетации повреждаются как молодые, так и более старые деревья, тогда как в конце вегетации, когда формируется поздняя древесина, деревья становятся устойчивыми к повреждающим температурам в более раннем возрасте. Это может быть связано, с одной стороны, со снижением активности камбия и замедленным ростом трахеид, а с другой – с более слабыми заморозками во второй половине вегетации.

Наиболее чувствительными к заморозкам оказались зоны «рд0» и «рд1» у одиночных деревьев, произрастающих на самом верхнем высотном уровне, где средняя ширина годичного кольца у деревьев на СВ склоне меньше (Moiseev et al., 2004; Моисеев, 2011), чем у деревьев на ЮЗ склоне, и, следовательно,

меньше диаметр молодых стволиков и, соответственно, меньше теплоемкость ствола. Кроме того, на склонах северной экспозиции заморозки в начале вегетационного сезона могут быть сильнее и продолжительнее, чем на склонах южной экспозиции, что объясняется особенностями радиационного режима (Голубева, 1966).

Различия в частоте формирования морозобойных повреждений на разных высотных уровнях ЭВГДР связаны, вероятно, с разной сомкнутостью древостоя. Одиночные деревья и небольшие группы деревьев существенно не изменяют температурный режим воздуха по сравнению с более сомкнутыми древостоями на нижних уровнях ЭВГДР. Заморозки в начале вегетационного периода на верхнем высотном уровне более продолжительные и интенсивные, чем на нижнем уровне. Поэтому более низкие температуры повреждают и более старые деревья, несмотря на большую толщину коры и больший диаметр ствола.

Ниже по склону под пологом сомкнутых древостоев складываются другие микроклиматические условия. Так, в дневные часы температуры бывают выше на 0,7–0,9 °С по сравнению с вышерасположенными уровнями (Моисеев, 2011), а в ночные часы, когда наблюдается сток холодного воздуха с верхних уровней и задержка его сомкнутыми кронами ели, температуры становятся на несколько градусов ниже (1,6–2,4 °С). Поэтому на нижнем уровне часто формируются повреждения у небольшого количества относительно молодых деревьев (табл. 3). Кроме этого, под пологом сомкнутого леса различия разноориентированных склонов выравниваются за счет отражения и рассеивания солнечной радиации кронами деревьев (Щербаков, 1970).

Синхронность образования повреждений в ранней древесине ели на склонах различной экспозиции в ЭВГДР, вероятно, является след-

ствием действия внезапных крупных вторжений холодных масс воздуха. В результате адвекции холодного воздуха и резкого понижения температуры воздуха на большой площади морозобойные повреждения образуются на всех склонах. Их положение приурочено к зонам «рд0» и «рд1» в зависимости от календарной даты начала роста годичного кольца.

В пределах одного склона частота формирования морозобойных повреждений как в ранней, так и в поздней древесине увеличивается сверху вниз. Обилие повреждений во всех зонах годичного кольца и особенно в «пд» на нижнем высотном уровне на СВ склоне, вероятно, связано с адвективно-радиационными заморозками. Адвекция холодных воздушных масс и соответствующее понижение минимальной температуры не ведут к образованию повреждений, но последующее ночное выхолаживание поверхности склонов, сток холодного воздуха вниз по склону и застой его на уровне сомкнутого леса вызывают понижение температуры воздуха до повреждающих древесину значений.

Таким образом, в ЭВГДР на основе распределения морозобойных повреждений древесины на СВ и ЮЗ склонах выделяются высотные уровни, где создаются различные микроклиматические условия. На верхнем уровне, где произрастают одиночные деревья и редины, образование повреждений происходит в основном в результате адвекции холод-

ного воздуха. По мере увеличения сомкнутости крон возрастает доля поврежденных деревьев, обусловленная, вероятно, влиянием адвекции, стоком холодного воздуха вниз по склону и последующим радиационным выхолаживанием.

Заключение

В экотоне верхней границы древесной растительности на Южном Урале в древесине ели сибирской часто встречаются морозобойные кольца. Особенности микро- и мезоклиматических условий, образующиеся на склонах с разной экспозицией и на разных высотных уровнях, могут быть выявлены по различию в чувствительности деревьев разного возраста и повреждающих температур, а также по частоте формирования морозобойных повреждений, положению их в пределах годичного кольца и интенсивности повреждения деревьев. Синхронное формирование повреждений на разных высотных уровнях в ЭВГДР на склонах разной экспозиции является, вероятно, результатом адвекции холодных воздушных масс. Отсутствие синхронности формирования морозобойных повреждений в отдельные годы требует дополнительного изучения микроклиматических условий, в частности особенностей начала вегетационного периода, годового и суточного хода минимальной температуры и годового распределения осадков.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ-10-05-00778.

Список литературы

- Барри Р. Г. (1984) Погода и климат в горах. Л.: Гидрометеиздат, 312 с.
- Голубева Т.А. (1966) О радиационном балансе пологих склонов за вегетационный период. В: Труды Главной геофизической обсерватории. Микроклиматология, вып. 190. Л.: Гидрометеиздат, с. 32–40.
- Гольцберг И.А. (1949) Климатическая характеристика заморозков и методы борьбы с ними. В: Труды Главной геофизической обсерватории., Вып. 17(79). Л.: Гидрометеиздат, 112 с.

Захарова А.Ф. (1959) Радиационный режим северных и южных склонов в зависимости от географической широты. В: Ученые записки Ленинградского ун-та. Серия геогр. наук, вып.13 (269). Л., с. 24–49.

МГЭИК (2007) Изменение климата, 2007 г: Обобщающий доклад. Вклад рабочих групп I II и III в четвертый доклад по оценке Межправительственной группы экспертов по изменению климата. Под ред. К. Р. Пачаури. МГЭИК Женева, Швейцария. 104 с.

Моисеев П.А. (2011) Структура и динамика древесной растительности на верхнем пределе ее произрастания на Урале: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург, 42 с.

Нилов В.Н., Чертовской В.Г. (1975) О действии заморозков на подрост ели. Экология, 4: 47–52.

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

Щербаков Ю.А. (1970) Влияние экспозиции на ландшафты. В: Ученые записки Пермского университета, вып. 240. Пермь, с. 3–100.

Badano E.I., Cavieres L.A., Molina-Montenegro M.A., Quiroz C.L. (2005) Slope aspect influences plant association patterns in the Mediterranean matorral of Central Chile. *Journal of Arid Environments* 62:93–108.

Bennie J., Hill M.O., Baxter R., Huntley B. (2006) Influence of slope and aspect on long-term vegetation change in British chalk grasslands. *Journal of Ecology* 94: 355–368.

Bennie J., Huntley B., Wiltshire A., Hill M.O., Baxter R. (2008) Slope, aspect and climate: Spatially explicit and implicit models of topographic microclimate in chalk grassland. *Ecological Modelling* 216: 47–59.

Blaustein L., Kotler B.P., Nevo E. (1996) Rodent species diversity and microhabitat use along opposing slopes of Lower Nahal Oren, Mount Carmel, Israel. *Israel Journal of Zoology*: 42(4): 327–333.

Carey S.K., Woo M.K. (1999) Hydrology of two slopes in subarctic Yukon, Canada. *Hydrological Processes* 13(16): 2549–2562.

Degen A.A., Leeper A. Shachak M. (1992) The Effect of Slope Direction and Population-Density on Water Influx in a Desert Snail, *Trochoidea-Seetzenii*. *Functional Ecology* 6(2): 160–166.

Dubuyah R., Rich P.M. (1995) Topographic solar radiation models for GIS. *International Journal for Geographical Information Systems* 9: 405–419.

Gurskaya M.A., Shiyatov S.G. (2002) Formation of two xylem frost injuries in one annual ring in Siberian spruce under conditions of western Siberian forest-tundra. *Russ. J. Ecol.* 33: 83–90.

Gurskaya M.A., Shiyatov S.G. (2006) Distribution of frost injuries in the wood of conifers. *Russ. J. Ecol.* 37: 7–12.

Körner C. (1999) Alpine plants: stressed or adapted? In: M.C., Scholes, J.D., Barker, M.G., Eds., *Physiological Plant Ecology*. Oxford: Blackwell Science, p. 297–311.

Lassueur T., Joost S., Randin C. (2006) Very high resolution digital elevation models: do they improve models of plant species distribution? *Ecological Modelling* 198: 139–153.

Lavoie C., Payette S. (2001) Black spruce growth forms as a record of a changing winter environment at treeline, Quebec, Canada. *Arctic and Alpine Research* 24(1): 40–49.

Moiseev P.A., van der Meer M., Rigling A., Shevchenko I.G. (2004) Effect of climatic changes on the formation of Siberian spruce generations in Subgoltzy tree stands of the Southern Urals. *Russ. J. Ecol.* 35(3): 135-143.

Munro D.S., Huang L.J. (1997) Rainfall, evaporation and runoff responses to hill slope aspect in the Shenchong Basin. *Catena* 29(2): 131-144.

Payette S., Delwaide A., Simard M. (2010) Frost-ring chronologies as dendroclimatic proxies of boreal environments. *Geophysical Research Letter* 37: L02711.

Pigott C.D. (1975) Experimental studies on the influence of climate on the geographical distribution of plants. *Weather* (30): 82–90.

Rech J.A., Reeves R.W., Hendricks D.M. (2001) The influence of slope aspect on soil weathering processes in the Springerville volcanic field, Arizona. *Catena* 43(1): 49–62.

Rorison I.H., Sutton F., Hunt R. (1986) Local climate, topography and plant growth in Lathkill Dale NNR. I. A twelve-year summary of solar radiation and temperature. *Plant Cell and Environment* 9: 49–56.

Trubina M.R. (2006) Distribution of plants differing in attitude toward thermal conditions in communities of the timberline ecotone on Mount Iremel', the Southern Urals. *Russ. J. Ecol.* 37(5): 306–315.

Distribution of Frost Damages in Siberian Spruce (*Picea Obovata* Ledeb) on the Two Different Slope Aspects at the Upper Tree Line Ecotone of the Southern Urals

Marina A. Gurskaya and Pavel A. Moiseev
*Institute of Plant and Animal Ecology UB of RAS,
8 Marta str. 202, Ekaterinburg, 620144 Russia*

*The analysis of extreme weather events provides an opportunity to study the microclimate characteristics on different slope aspects of the mountains. About 540 samples of wood of Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) on the north-eastern faced slope and 250 samples on south-western faced slope from 34 study plots on three altitude levels in the upper tree line ecotone of the Iremel massif (Southern Urals, 54°30'–34°N 58°49'–54'E) were collected with the purpose to investigate and date frost damages in tree rings. Differences in tree age when frost damage formation reduces up to 95% (age of their sensibility to frost), as well as in the frequency and synchronism of the frost damage formation, their position in the limit of annual ring and the intensity of damage to trees during the XXth century were revealed. The older trees (till 100 years old) were damaged more often by frost on the north-eastern slope aspect than in the south-west facing one (till 50-70 years old). Frost damages coincide mainly with the first half of the earlywood on both slopes, by reason of late spring frosts. During the XXth centuries 12 years with frost damages of first half of early wood were revealed on both slopes and all altitudinal levels with tree line ecotone (1927, 1943, 1952, 1961, 1964, 1965, 1966, 1967, 1970, 1982, 1995 and 1999). Synchronicity and mass injuries formation in the first half of the earlywood on both*

slopes along the upper tree line ecotone are probably caused by the advection of cold air masses. Increasing of the frost damage amount in the latewood at the lower level of the upper tree line ecotone on the north-eastern slope is probably due to advective-radiation frost of tree surfaces in the second half of the growth season, because of night cooling, and a runoff of cold air mass from the upper parts of the slopes. The reasons of revealed asynchronal formation of frost damage require further investigation of annual, monthly and daily temperatures, annual and monthly precipitations and dates of the growth period start.

Keywords: tree rings, frost rings, slope aspect, Siberian spruce, Southern Urals.
