

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

# *ЭКОЛОГИЯ*

№ 1

*ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК*

1973

УДК 581.54

## ФИТОИНДИКАЦИЯ КЛИМАТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ НА ВЕРХНЕМ ПРЕДЕЛЕ ЛЕСА

*П. Л. Горчаковский, С. Г. Шиятов*

Формулируется понятие экологических и физиономических типов верхней границы леса. Излагаются теоретические и методические основы оценки климатической дифференциации местообитаний, колебаний климата в прошлом, термического режима вегетационного периода и ветровой ситуации на верхнем рубеже лесной растительности по признакам растительных сообществ и отдельных растений.

Для оценки климата той или иной местности необходимы прежде всего результаты долговременных метеорологических наблюдений на специальных станциях. Однако в высокогорьях сеть метеорологических станций обычно редка, многие из них установлены сравнительно недавно и характеризуют динамику метеорологических элементов лишь за короткий период. Но даже в тех горных районах, по которым имеется хорошая климатологическая информация, данные стандартных метеорологических наблюдений обычно недостаточны для выявления реальной климатической обстановки, складывающейся в разных пунктах высокогорий, на склонах различных экспозиций и на разных высотных уровнях. Особенно это касается крупных горных массивов с сильно расчлененным рельефом и большой амплитудой высот. Фитоиндикационные методы служат ценным дополнением к результатам обычных метеорологических наблюдений, позволяют расширить и углубить представления о климатических особенностях высокогорий, дают возможность судить о колебаниях климата в прошлом за период, значительно превышающий срок существования самых старых метеорологических станций.

Верхний предел (верхнюю границу) леса следует понимать как зону деградации лесной растительности, где наблюдается переход более или менее сплошных, хотя и низкорослых, лесов (в той или иной степени разреженных мелколесий) к безлесным сообществам, иногда комплексирующимся с небольшими группами деревьев, одиночными деревьями или стлаником.

Исследованиями экологов, фитогеографов и геоботаников (Krebs, 1911—1912; Brockmann-Jerosch, 1919; Sokolowski, 1928; Gams, 1937; Галазий, 1954; Колищук, 1958; Горчаковский, 1966; Holtmeier, 1967; Plesnik, 1971, 1972 и др.) раскрыто значение верхней границы леса как важного ботанико-географического рубежа. Вместе с тем это и климатический рубеж, отграничивающий область лесного мезоклимата от области мезоклимата безлесных горных вершин.

Климат верхнего предела леса обладает рядом специфических черт. В умеренной зоне северного полушария и в Субарктике зимой, по крайней мере местами, близ верхней границы леса обычно накапливается много снега (больше, чем на относительно высоких и низких уровнях гор), сметаемого ветром с безлесных вершин и склонов. Таяние этой мощной толщи снега происходит медленно, завершаясь в начале или середине июля. Поверхность почвы освобождается от снежного покрова поздно, что приводит к сильному сокращению возможного периода роста растений. Масса долго не стаивающего снега оказывает определенное увлажняющее и умеряющее влияние на мезо- и микроклимат верхнего

предела леса и создает условия для успешного конкурирования травянистой растительности с древесной.

Вблизи верхней границы леса особенно ярко прослеживается зависимость состава, структуры и распределения растительности от климатических условий. Это открывает большие возможности для использования фитоиндикации в целях выявления локальных особенностей мезо- и микроклимата.

В любом горном районе верхнюю границу леса обычно можно подразделить на несколько экологических и физиономических типов. Экологические типы верхней границы леса устанавливаются в зависимости от лимитирующих факторов среды. Основные типы — термический, ветровой и эдафический.

Уровень термического типа верхней границы леса определяется прежде всего температурными условиями, основной ограничивающий фактор — недостаток тепла. Деревья низкорослые, часто с отмершими вершинами, с морозобойными трещинами на стволах. Молодые побеги периодически повреждаются заморозками. Выше такой границы достаточно развит почвенный покров, потенциально пригодный для поселения леса. Переход от лесных сообществ к безлесным (кустарниковым, тундровым, луговым и т. п.) постепенный. Ухудшение климатических условий по мере увеличения абсолютной высоты при неизменном режиме почвенно-грунтовых факторов отражается прежде всего на древесном ярусе, но менее влияет на нижележащие кустарниковый, травяно-кустарниковый и мохово-лишайниковый ярусы. Поэтому на контакте лесных сообществ с нелесными нередко можно наблюдать инкубационный ряд сообществ (Сочава, 1930) с постепенно упрощающейся ярусной структурой (за счет выпадения верхних ярусов), но сохраняющих состав и структуру связующих ярусов.

Ветровой тип хорошо выражен на перевалах и уступах, открытых для ветров. Важнейший лимитирующий фактор — иссушающее воздействие ветров на побеги, особенно в зимнее время. Как и в случае термической границы, здесь выше кромки леса имеется мелкозем, пригодный для поселения древесных растений, а следовательно, отсутствуют эдафические преграды для продвижения растительности в горы. Деревья еще более низкорослы, приземисты, стволы сильно сбежистые, корявые. Кроны деревьев асимметричные, флагообразные (особенно на опушке леса), с многочисленными отмершими ветвями на наветренной стороне. На стволах ясно видны следы снеговой шлифовки. Темнохвойные деревья (ель, пихта) на ветровой границе леса часто образуют густосомкнутую труднопроходимую заросль. Переход от лесных сообществ к нелесным резкий, на кромке леса некоторые деревья нередко принимают форму кустов или распластанного стланика с ветвями, как бы подрезанными по уровню снежного покрова.

Эдафический тип характерен для крутых склонов, где мелколесья непосредственно смыкаются с каменными россыпями. Ведущий фактор, ограничивающий произрастание мелколесий, — смыв мелкозема, отсутствие развитой почвы, широкое распространение каменных россыпей. Деревья на такой границе более высокорослые, годичный прирост побегов выше, чем в двух предыдущих типах, кроны симметричные. Линия эдафического рубежа лесной растительности извилиста, а горные мелколесья часто прерываются полями каменных россыпей.

Для фитоиндикации климатических условий наибольшее значение имеют первые два типа.

Физиономические типы верхней границы леса устанавливаются в зависимости от состава и структуры лесных сообществ на их верхнем

рубеже. В пределах одного физиономического типа распространены мелколесья, сходные по видовому составу компонентов, структуре, соотношению биоморф, внешнему облику, размерам деревьев и по ряду других признаков. Примеры таких подразделений приведены далее в тексте.

Фитоиндикационные методы дают возможность определить следующие климатические характеристики верхнего предела леса: 1) климатическую дифференциацию местообитаний; 2) колебания климата в прошлом; 3) термический режим вегетационного периода; 4) ветровой режим (преобладающее направление и интенсивность господствующих ветров).<sup>1</sup>

### ФИТОИНДИКАЦИЯ КЛИМАТИЧЕСКОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ МЕСТООБИТАНИЙ

Чтобы получить представление о разнообразии климатической обстановки на вертикальном пределе лесной растительности и близ него, необходимо установить, какие экологические и физиономические типы верхней границы леса встречаются в районе исследований. Для этого во время полевых работ в опорных точках, располагающихся вдоль границы леса, в ее характерных участках, отмечаются высота местности (с помощью барометра-анероида или альтиметра), крутизна склонов, направление флагообразных крон деревьев, состав мелколесий, их структура, сомкнутость крон, средние высоты и диаметры деревьев (по видам). Одновременно составляется карта растительных сообществ, встречающихся на верхнем рубеже леса. При обработке полученных данных граница леса расчленяется на отрезки, однородные по составу, структуре мелколесий и по другим показателям (рис. 1), выделяются экологические и физиономические типы верхней границы леса, устанавливается протяженность, высотное положение и соотношение отдельных типов. Такая работа значительно облегчается, если имеются материалы аэрофотосъемки.

Физиономические типы верхней границы леса имеют протяженность от нескольких сотен метров до нескольких десятков километров; каждый из них характеризуется определенным выдерживающимся на четко отграниченном участке и закономерно повторяющимся в пространстве сочетанием и режимом метеорологических факторов. Каждому физиономическому типу верхней границы леса обычно соответствует свой тип или подтип мезоклимата. Физиономические типы верхней границы леса чередуются друг с другом и закономерно повторяются в сходных по климатической обстановке местах. Таким образом, физиономические типы верхней границы леса отражают разнообразие мезоклиматов и их распределение в пространстве. Большему разнообразию мезоклиматов в том или ином высокогорном районе соответствует более выраженная физиономическая дифференциация верхней границы леса.

Так, например, на Северном Урале, в районе Тылайско-Конжаковско-Серебрянского горного массива, выделяются четыре физиономических типа верхней границы леса (Горчаковский, Шиятов, 1970): извилистоберезовый (доминант *Betula tortuosa*), еловый (доминант *Picea obovata*), лиственничный (доминант *Larix Sukaczewii*) и кедровый (доминант *Pinus sibirica*). Извилистоберезовый и еловый типы свойственны преимущественно западным склонам более крупных горных массивов, где климат относительно мягкий, с обильными осадками и мощным

<sup>1</sup> Методика фитоиндикации снежного покрова в высокогорьях и динамики горных ледников описана в наших предыдущих статьях (Горчаковский и Шиятов, 1971, 1971а).

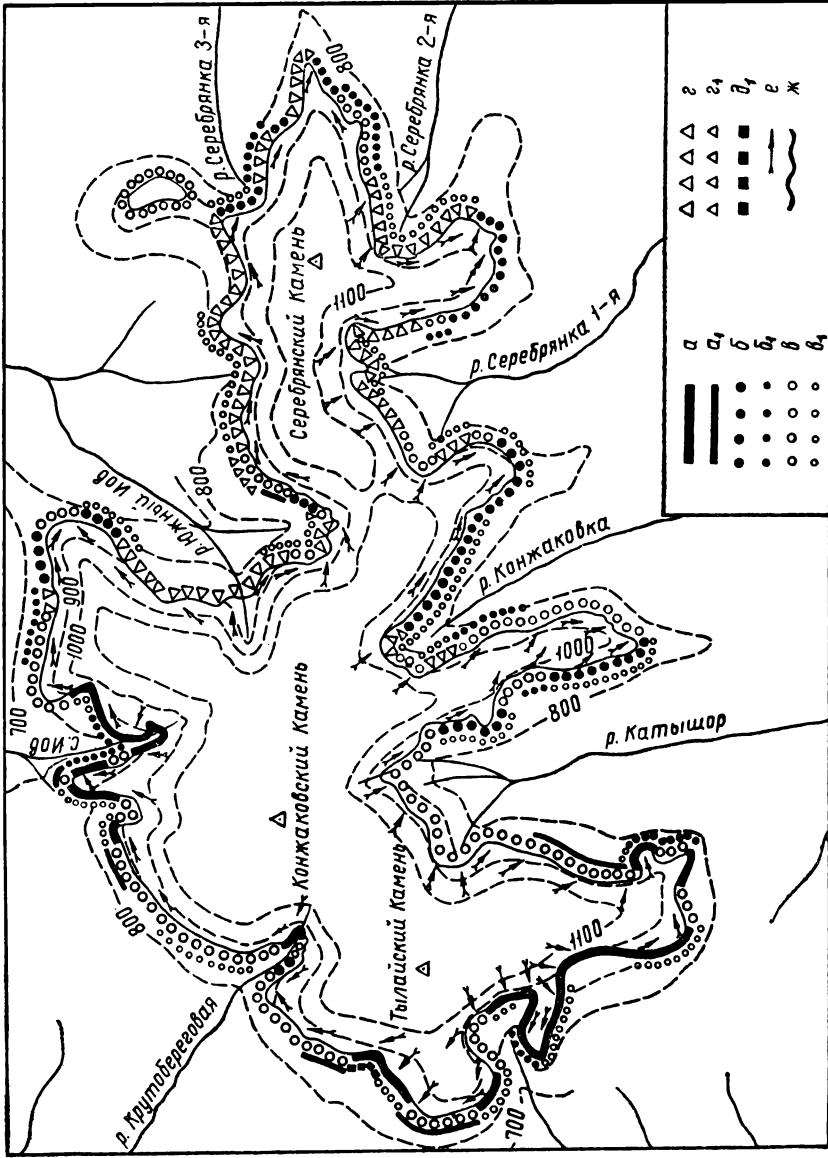


Рис. 1. Физиономическая дифференциация (Горчаковский, Шиятов, 1970) верхней границы леса на Тылоко-Конжаковско-Серебрянском массиве:

а—г — доминанты; а<sub>1</sub>—д<sub>1</sub> — кондоминанты; а и а<sub>1</sub> — ель сибирская; б и б<sub>1</sub> — кедр сибирский; в и в<sub>1</sub> — береза извилистая; г и г<sub>1</sub> — лиственница Сукачева; д<sub>1</sub> — пихта сибирская; е — направление флюгообразных крон деревьев; ж — верхняя граница леса.

снежным покровом, причем второй из них более выражен на пологих склонах, а первый — на крутых каменистых или в местах особенно обильного накопления снега, где продолжительность вегетационного периода сокращена. Лиственный тип характерен для восточных склонов крупных горных массивов, где климат относительно суровый и континентальный и где накапливается много снега, сдуваемого с гольцов, что вызывает сокращение вегетационного периода. Кедровый тип связан с менее высокими горами или каменистыми восточными склонами крупных массивов, где климат также континентальный, но снежный покров маломощный.

В горах Крыма можно выделить три физиономических типа верхней границы леса: северный буковый, образованный густосомкнутыми, иногда кривоствольными мелколиственными бука (*Fagus sylvatica*), южный буковый — из разреженных, нередко паркообразных мелколиесий, состоящих из того же вида бука, и сосновый, с доминированием сосны крючковатой (*Pinus silvestris* var. *hamata*). Первый тип характерен для прохладных и влажных северных склонов западных ял (780—1000 мм осадков в год), второй — для восточных, менее влажных ял (около 500 мм осадков в год), а третий — для южных, сильно прогреваемых склонов западных ял (Крылова, 1953).

В Австрийских Альпах (горный массив Глокнер) ель европейская (*Picea excelsa*) образует верхнюю границу леса в местах с более обильными атмосферными осадками (Böhm, 1969).

#### ФИТОИНДИКАЦИЯ КОЛЕБАНИИ КЛИМАТА В ПРОШЛОМ

Верхняя граница леса весьма динамична и ее смещения, не связанные с деятельностью человека, отражают изменения климатической обстановки в высокогорьях (Griggs, 1937; Glock, 1941; Тихомиров, 1941; Галазий, 1954; Fritts, 1969; La Marche, Mooney, 1967 и др.). При похолодании климата (а в аридных районах — при иссушении) верхний предел леса снижается, древостои изреживаются и отмирают, площадь лесных массивов и островков леса сокращается, а жизнеспособность деревьев ослабевает, наблюдается массовая гибель подроста, ухудшение или полное прекращение лесовозобновления как под пологом древостоев, так и выше верхней границы леса. Наоборот, в теплые (в аридных районах — влажные) периоды наблюдается активное расселение леса на ранее безлесных участках, появление жизнеспособного подроста, увеличение сомкнутости древостоев, повышение жизненности деревьев.

Выявить эпохи, когда происходило снижение или поднятие верхней границы леса в прошлом, можно на основе дендрохронологических данных в сочетании с материалами изучения возрастной структуры древостоев и результатами радиоуглеродного анализа.

Дендрохронологические методы основаны на изучении изменчивости величины годичного прироста деревьев и кустарников. На верхней границе леса в гумидных областях умеренной и субарктической зон наибольшее влияние на величину годичного прироста древесины оказывают термические условия вегетационного периода, в частности, самого теплого месяца — июля (Erlandsson, 1936; Hustich, 1945; Schove, 1950; Eklund, 1957—1958; Mikola, 1962; Колищук, 1958; Шиятов, 1965). По анализу изменчивости ширины годичных колец деревьев можно судить о погодичных колебаниях термического режима за период, равный максимальной продолжительности жизни древесных растений. Для дендрохронологического анализа чаще всего используются хвойные, так как они более долговечны, имеют хорошо различимые годичные слои и чутко реагируют

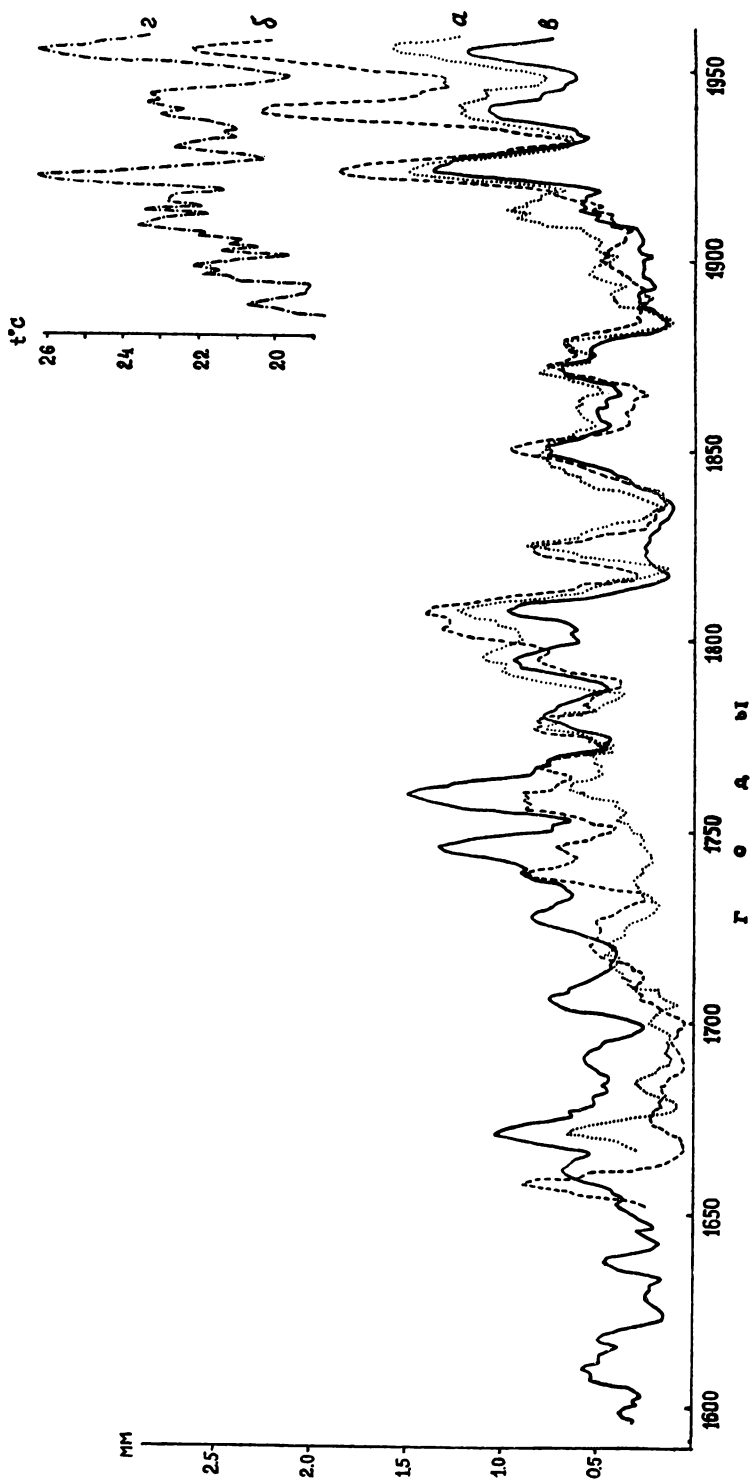


Рис. 2. Колебания прироста (средние пятилетние скользящие ширины годовичных колец) деревьев лиственницы сибирской *Larix sibirica*, выросших на сухих (а), влажных (б) и заболоченных (в) местообитаниях в бассейне р. Соби (Полярный Урал). Каждая кривая построена на основе анализа 10 модельных деревьев. В правом верхнем углу — колебания сумм средних месячных температур воздуха за июнь и июль в Салехарде (г) за период с 1883 по 1960 гг. (средние пятилетние скользящие).

на изменения климатической обстановки, а древесина их лучше противостоит гниению. Чтобы исключить возможное влияние других факторов на величину годичного прироста, модельные деревья следует отбирать на таких местообитаниях, где наиболее полно проявляется действие термического фактора (нет признаков недостатка или избытка влаги, следов пожаров и антропогенных воздействий). Срезы или буровые образцы древесины берутся из нижней части ствола (обычно на высоте от 0,3 до 1,3 м). Для построения дендрохронологической шкалы, на основе которой можно судить о климатических условиях прошлого, необходимо взять образцы древесины не меньше чем 10—30 наиболее старых деревьев, произрастающих в сходных условиях среды.

В лабораторных условиях производится датировка, а также выявление ложных и выпадающих годичных колец. После этого замеряется ширина каждого годичного кольца и вычисляются индексы ширины колец. Эти индексы представляют собой отклонения (в процентах) от средней или максимальной возможной нормы прироста (Antevs, 1925; Schultman, 1956; Рудаков, 1951; Комин, 1970; Шиятов, 1970) и отражают в основном изменения климатических условий, которые происходили в течение жизни дерева.

Обобщенная дендрохронологическая шкала строится путем усреднения индексов, полученных для каждой модели. Сопоставляя дендрохронологическую шкалу с данными ближайших метеорологических станций (рис. 2), можно установить связь между индексами ширины годичных колец и отдельными показателями режима тепла и влаги. Если такая связь найдена и достоверна, то можно получить количественные показатели изменения термического режима и режима увлажнения за период времени, покрываемый дендрохронологической шкалой.

Колебания индексов ширины годичных колец деревьев во времени, как правило, имеют циклический характер и обусловлены циклическими колебаниями климата и солнечной активности. Циклическости роста деревьев посвящено много работ. Большой интерес к этому вопросу связан с возможностью получения длительных и однородных древесно-кольцевых хронологий (tree-ring chronologies). Это позволяет более определенно судить о наличии тех или иных циклов, а следовательно, делать более обоснованные долгосрочные прогнозы. К сожалению, циклическость прироста деревьев в высокогорьях изучена еще очень слабо. В работе В. Г. Колищука (1966) отмечается 11—12-летняя циклическость прироста сосны горной *Pinus mugo* в Карпатах. Н. В. Ловелиус (1966, 1970) анализировал циклическость прироста деревьев на верхней границе леса во многих горных районах Советского Союза. Он считает, что для этих районов характерны 20—30-летние циклы. В районе Хибинских гор выделены циклы продолжительностью 11,6 и 34,8 лет (Возовик, Лукьянова, Мягков, 1968). В горах Полярного Урала (Шиятов, 1965) и Центрального Кавказа (Тагунова, Трошкина, Турманина, 1970) прослеживаются 160—180-летние циклы.

При изучении циклическости прироста деревьев исследователи сталкиваются с трудностями методического характера. Дело в том, что в колебаниях индексов ширины годичных колец, как правило, нет строгой периодичности. Каждая древесно-кольцевая серия обычно состоит из нескольких накладывающихся друг на друга циклов различной длины и амплитуды (Douglass, 1936; Sirén, 1963; Комин, 1970а).

Предложено много методов выявления такой циклическости. Некоторые из них позволяют выявлять лишь колебания, близкие к периодическим. Для этой цели используются периодограммный анализ и гармонический анализ (Douglass, 1936; Брукс, Карузертс, 1963). Однако возмож-



ности применения этих подходов ограничены, так как в древесно-кольцевых сериях периодические колебания отмечаются редко. В последние годы все более широкое применение находят методы, основанные на теории вероятностных процессов, допускающей колебания параметров циклов в определенных пределах. Часто используются методы скользящей  $n$ -летней кривой и разностной интегральной кривой (Афанасьев, 1967). К более сложным и трудоемким относятся методы автокорреляционной функции и спектрального разложения (Bryson, Dutton, 1961; Дроздов, Григорьева, 1971). На основе использования скользящих  $n$ -летних кривых Г. Е. Комин (1970а) предложил методику разложения древесно-кольцевого ряда на простые гармоники. Сущность ее состоит в постепенном исключении из дальнейшего рассмотрения самых длительных из имеющихся циклов.

Сопоставляя графики прироста деревьев на верхней границе леса в разных горных странах, можно судить о смещении верхнего рубежа древесной растительности и колебаниях климата в пространстве и во времени. Так, например, В. Н. Адаменко (Adamenko, 1963) установил, что цикличность прироста деревьев на верхней границе леса, а следовательно, и колебаний климата в Скандинавии и на Полярном Урале примерно одинакова, однако сроки наступления соответствующих циклов запаздывают на Полярном Урале по сравнению со Скандинавией на 25 лет.

Судя по дендрохронологическим шкалам, в горах Полярного Урала существенное влияние на динамику верхней границы леса оказывают циклические колебания термического режима продолжительностью 160—180 лет (см. рис. 2). В периоды похолоданий, длящиеся 70—80 лет, верхняя граница остается на прежнем уровне или несколько снижается, в то время как в теплые периоды продолжительностью также 70—80 лет она поднимается (Шиятов, 1965).

В противоположность гумидным областям, в аридных горных районах, где лимитирующим фактором является недостаток не тепла, а влаги, интенсивность годового прироста деревьев на верхней границе леса зависит главным образом от количества атмосферных осадков. Например, в горах Уайт-Маунтис, на восточном склоне Сьерра-Невада (юго-запад США), кольцевые хронологии сосны остистой *Pinus aristata* отражают погодичные флуктуации количества атмосферных осадков, выпадающих за зимне-весенний период (Fritts, 1969; Ferguson, 1969). В таких случаях дендрохронологический анализ проводится по уже охарактеризованной методике, однако для измерения ширины годовичных колец необходимо выбрать деревья из более сухих местообитаний, где недостаток влаги проявляется особенно ярко.

Показателем смещения верхней границы леса, а следовательно, и флуктуаций климата может служить возрастная структура лесных сообществ на их верхнем пределе. Для изучения возрастной структуры на специальных пробных площадях производится перечень всех деревьев с распределением по видам и ступеням толщины, а затем отбираются модельные деревья. Сопоставление возраста модельных деревьев позволяет судить о том, насколько равномерным был процесс лесовосстановления. Если в древостое имеется несколько возрастных поколений с ясным разрывом между ними, то это указывает на чередование в прошлом периодов, благоприятных и неблагоприятных для лесовозобновления (теплых и холодных).

Датировку отмерших деревьев и их остатков можно производить при помощи радиоуглеродного метода, основанного на свойстве растений инкорпорировать из окружающей среды естественный радиоактивный

изотоп углерода  $C^{14}$ . После отмирания растений содержание в них радиоактивного углерода постепенно уменьшается вследствие распада. Время отмирания дерева определяется путем сравнения активности углерода в его стволе с активностью углерода в живых деревьях или атмосфере.

Для реконструкции динамики верхней границы леса желательно пользоваться всеми тремя упомянутыми методами — дендрохронологическим, анализом возрастной структуры и радиоуглеродным. Примеры комбинированного использования разных методик пока, к сожалению, немногочисленны. Ла Марш и Муни (La Marche, Mooney, 1967) применяли одновременно радиоуглеродный и дендрохронологический методы. В горах Уайт-Маунтинс (Сьерра-Невада) и на хребте Снейк (шт. Невада, США) выше современной верхней границы леса они обнаружили большое количество отмерших деревьев и их крупных остатков. Образцы древесины сначала датировались при помощи радиоуглеродного метода. Затем подсчитывались годовичные кольца на каждом образце, в результате чего определялось календарное время появления и гибели отдельных деревьев. На основе данных о местоположении модельных деревьев по отношению к современной границе леса, а также о времени их появления и отмирания были реконструированы сдвиги верхней границы леса за несколько тысяч лет.

#### ФИТОИНДИКАЦИЯ ТЕРМИЧЕСКОГО РЕЖИМА

Абсолютный уровень термической верхней границы леса зависит от общих термических условий, а следовательно, и от зонального положения данной горной страны. При движении от экватора к полюсам и при соответствующем уменьшении количества поступающей солнечной радиации верхняя граница леса постепенно снижается (Negmes, 1955). В северном полушарии градиент изменения положения границы леса на  $1^\circ$  широты равен примерно 100 м. Другой важный фактор, определяющий уровень верхней границы леса, — степень континентальности климата. На одной и той же географической широте в областях континентального климата верхняя граница леса выше, чем в областях океанического климата (Brookmann-Jerosch, 1919). Эту закономерность можно проследить не только при сравнении далеко удаленных друг от друга горных систем, но и при сопоставлении положения верхнего предела леса на макросклонах одной горной системы, различающихся по степени континентальности климата (например, западный и восточный склоны Уральских гор). Таким образом, отклонения термической верхней границы леса на том или ином склоне от среднего уровня, установленного для данной географической широты, служат индикатором степени океаничности (или континентальности) климата.

Выявлены интересные связи уровня верхней границы леса с температурными условиями вегетационного периода. В Альпах средняя июльская температура на верхнем пределе леса варьирует от  $7,8$  до  $10,8^\circ C$  (Brookmann-Jerosch, 1919), причем ее значения выше на периферии, чем в центральной части. К. Шретер (Schröter, 1928) считает, что решающее влияние на положение границы леса оказывают средние полдневные температуры июля; в Альпах они колеблются от  $10,9$  до  $14,8^\circ$ . В Карпатах верхняя граница леса совпадает с июльской изотермой  $+10,5^\circ$  и линией, соединяющей пункты, где в течение 60 дней вегетационного периода температура воздуха поднимается выше  $10^\circ$  (Vincent, 1933). Ф. Ф. Давитая и Ю. С. Мельник (1962) показали, что суммы активных температур (выше  $10^\circ$ ) более точно отражают зависимость положения границы

леса от термического режима; в разных горных системах они довольно устойчивы и не выходят за рамки 200—300°

Таким образом, уровень термической верхней границы леса может быть индикатором термического режима вегетационного периода (июльской изотермы, близкой к 10°, средней полудневой температуры июля, близкой к 12°, и суммы активных температур, приблизительно равной 200—300°).

Кроме того, показателем термических условий может служить видовой состав деревьев и кустарников на верхнем пределе леса. Известно, что виды древесных растений неодинаковы по холодостойкости. Так, лиственницы сибирская и Сукачева (*Larix sibirica*, *L. Sukaczewii*) выходят на верхний предел в районах с суровым континентальным климатом, малым количеством атмосферных осадков, с частыми весенними и осенними заморозками, тогда как пихта сибирская *Abies sibirica* — в районах более влажного мягкого и теплого климата.

О современных тенденциях изменения термических условий на верхней границе леса в умеренной зоне северного полушария и в Субарктике можно судить по жизненности произрастающих здесь древесных и травянистых растений, а также по ритмике их сезонного развития. В качестве объектов наблюдений следует избирать растения, наиболее характерные для данного высотного пояса (подпояса, полосы) — «ключевые поясные индикаторы». В ходе исследований ведутся систематические и достаточно массовые наблюдения над формой роста и другими анатомо-морфологическими признаками растений, годичным циклом роста и развития, изменением величины годичного прироста различных органов, цветением, плодоношением, семенным и вегетативным размножением. Ослабленная жизненность растений ключевых поясных индикаторов (подавленность роста, выпадение фаз цветения и плодоношения, отсутствие семенного возобновления и т. п.) свидетельствует об ухудшении термических условий в данном районе, о намечающемся понижении верхнего предела леса. Напротив, высокая жизненность таких индикаторов, их интенсивное расселение за пределы занятых местообитаний указывает на улучшение климатической обстановки, на тенденцию к повышению границы леса.

Изучая структуру годичных колец на поперечных срезах деревьев, можно также установить повторяемость поздних весенних и ранних осенних заморозков. Годичные кольца фиксируют лишь те заморозки, которые происходили с момента начала роста дерева в толщину до окончания роста и одревеснения клеток. Морозобойное кольцо отличается от нормального тем, что у него более или менее выражена зона повреждения, в пределах которой нарушена структура тканей (имеются пустоты и разрывы между клетками), сами клетки часто разрушены и удлинены, а у хвойных — сильно просмолены в результате развития большого количества патологических смоляных ходов (Иванов, 1961; Glock, Agertter, 1963). К этому можно добавить, что зона повреждения может располагаться как в пределах ранней древесины, так и поздней, в зависимости от времени наступления заморозков. Она легко определяется путем осмотра под микроскопом годичных колец на поперечных срезах или на буровых образцах древесины. К сожалению, индикация заморозков по годичным кольцам деревьев в условиях высокогорий пока еще никем не производилась. Наши сборы образцов древесины с верхней границы леса в горах Урала свидетельствуют о том, что морозобойные годичные кольца встречаются очень часто. По-видимому, в условиях высокогорий по годичным кольцам можно также установить повторяемость особо суровых лет, когда метеорологическая обстановка была неблаго-

приятной как в течение вегетационного периода, так и в зимнее время, что запечатлется в повреждении камбия и образовании в стволах деревьев участков с внутренней заболонью.

### ФИТОИНДИКАЦИЯ ВЕТРОВОГО РЕЖИМА

В горах с резко расчлененным рельефом наблюдается значительная изменчивость направления и силы ветров в зависимости от местных топографических условий. Ветер, особенно если он отличается большой силой и постоянством, оказывает существенное влияние на внешний облик не только надземных, но даже и подземных частей деревьев, а также на строение их древесины. Поэтому деревья, растущие близ верхней границы леса, могут служить индикаторами ветровой ситуации.

Фитоиндикационные признаки дают возможность судить о господствующем направлении и относительной силе ветров на отдельных участках верхней границы леса.

Господствующее направление ветров на верхней границе леса устанавливается по направлению флагообразных крон деревьев и кустарников, по ориентации наиболее отшлифованной поверхности стволов, ориентации поваленных ветром деревьев, асимметрии корневой системы и ориентации эксцентричных годичных колец. В связи с иссушающим воздействием ветра почки и побеги отмирают на наветренной стороне деревьев, в результате чего формируются однобокие флагообразные кроны, ориентированные в ту сторону, куда дует ветер. Переносимые ветром снежинки и кристаллы льда вызывают полировку коры деревьев с наветренной стороны несколько выше уровня снежного покрова (подробнее о кронах деревьев, сформировавшихся под влиянием ветра и снеговой шлифовки см. Горчаковский и Шиятов, 1971). Шлифовка лучше выражена на стволах крупных деревьев, особенно хвойных. Наиболее отшлифованная часть поверхности коры обращена в ту сторону, откуда дуют господствующие ветры. Поваленные (вырванные с корнем) или сложенные ветром стволы деревьев в массе обращены своими кронами в ту сторону, куда дуют господствующие ветры.

Раскачивание стволов ветром и постоянная ветровая нагрузка, преимущественно в одном направлении, вызывают неравномерное развитие корневой системы. Наши наблюдения на Полярном Урале показали, что лишь у молодых экземпляров лиственницы сибирской *Larix sibirica* корневая система симметрична с ответвлениями первого порядка, расходящимися во все стороны. По мере роста дерева увеличивается ветровая нагрузка, причем при раскачке ствола ветром обрываются, а затем отмирают ответвления корня, расположенные с наветренной стороны. В то же время ответвления, расходящиеся в другие стороны, особенно в подветренную, сохраняются и утолщаются по мере роста дерева. В результате формируется однобокая вильчатая корневая система с двумя-тремя ответвлениями корня первого порядка, более пригодная для удержания ствола в вертикальном положении (рис. 3). Такая деформация корневой системы под влиянием ветровой нагрузки отмечалась и ранее (Fritsche, 1933, по Раздорскому, 1955). Асимметричные корневые системы ориентированы в ту сторону, куда дуют господствующие ветры и могут служить индикаторами их направления.

Стволы деревьев, сильно раскачиваемые ветром, эксцентричны на поперечном срезе. Это связано по-видимому, с задержкой тока пластических веществ по лубу и с неравномерным развитием камбия под влиянием напряжений, возникающих в стволе. У хвойных годичные кольца шире с подветренной стороны, а у лиственных — с наветренной. Эксцен-

тричность выражена сильнее у основания ствола. Линия, идущая на поперечном срезе растущего дерева от центрального кольца по наибольшему радиусу у хвойных или по наименьшему у лиственных, указывает направление господствующих ветров.

В качестве показателей силы ветра на том или ином участке верхней границы леса можно использовать флагообразность крон и интенсивности снеговой шлифовки стволов, преобладающие формы роста древес-

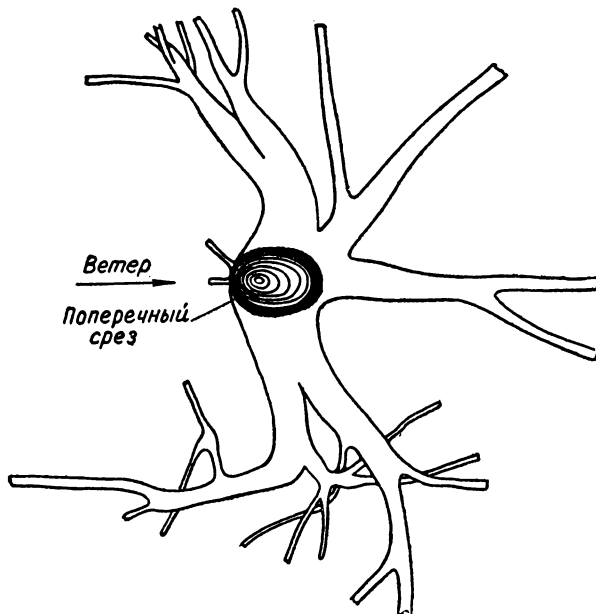


Рис. 3. Асимметричная корневая система лиственницы сибирской *Larix sibirica*, сформировавшаяся под влиянием неравномерной ветровой нагрузки (индикатор господствующего направления ветров). На поперечном срезе основания ствола видны эксцентричные годовичные кольца.

ных растений (прямостоящее дерево, стланник, куст), коэффициент крени и степень выраженности ветрового типа верхней границы леса.

Флагообразность крон и приземистость деревьев, растущих на верхнем пределе леса, пропорциональна силе ветров. В местах, защищенных от ветра, деревья имеют симметричные кроны. Применительно к каждому виду можно разработать шкалу степени развития флагообразных крон и использовать ее для относительной оценки силы ветра (Yoshimura, 1971). На участках с более жесткими ветровыми условиями в результате многократного отмирания верхушечных побегов формируются стланиковые и кустовые формы роста деревьев. Преобладание стланиковых и кустовых форм свидетельствует о жестких ветровых условиях, а стволовых — о благоприятных. Сила ветра на том или другом участке может быть косвенно оценена на основе вычисления коэффициента крени  $K_k$  (отношение толщин годичного кольца по кренивому  $r_k$  и тяговому  $r_t$  радиусам). Для хвойных  $K_k = \frac{r_t}{r_k}$  (Турманина, 1968). Чем выше значение

коэффициента крени, тем ветровые условия более жесткие. Возможно, что на основе сопоставления коэффициентов крени в разные периоды жизни дерева можно сделать заключение об изменении ветрового режима на данном участке.

Кроме того, об интенсивности ветров на том или ином склоне можно судить по тому, насколько здесь выражен ветровой тип верхней границы леса, поскольку он маркирует участки с наиболее сильными постоянно дующими ветрами.

Используя направление флагообразных крон деревьев, растущих на верхнем пределе леса, как основной индикационный признак, М. Йошино (Yoshino, 1967) составил для верхних уровней гор Неко и Адзума в центральной Японии карту ветровых условий. Аналогичные данные приво-

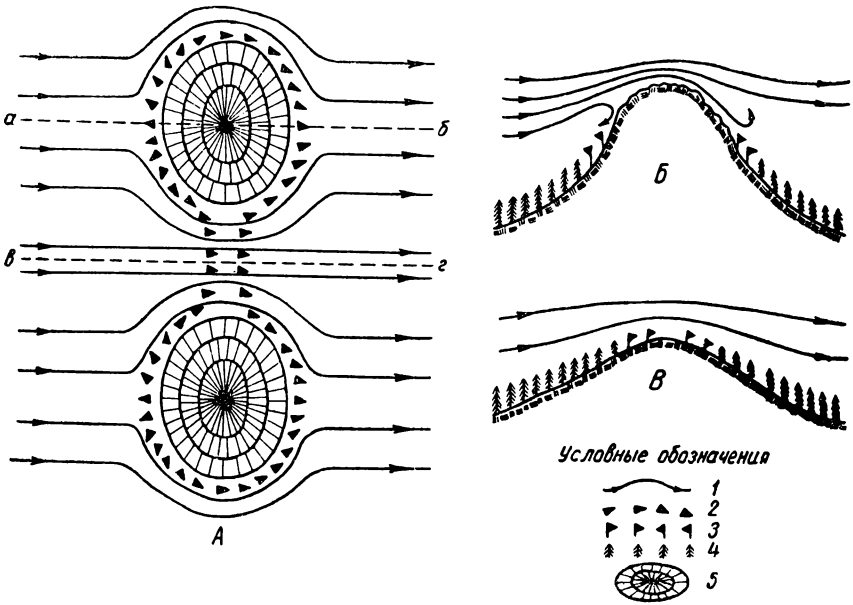


Рис. 4. Типичная ветровая ситуация близ верхней границы леса на Северном Урале, установленная по фитоиндикационным признакам:

*A* — горный массив с двумя крупными безлесными вершинами и перевалом между ними (в плане); *B* — вертикальный профиль по сечению *a*—*b* через безлесную вершину; *V* — вертикальный профиль по сечению *в*—*г* через перевал; 1 — направление ветра; 2 — деревья с флагообразными кронами на верхней границе леса (в плане); 3 — то же, в вертикальной проекции; 4 — деревья с симметричными кронами; 5 — безлесная вершина (в плане).

дятся этим же автором (Yoshino, 1964) и Ф.-К. Хольтмайером (Holtmeier, 1971) для некоторых районов Швейцарских Альп.

Наши исследования в районе горного массива Конжаковский Камень на Северном Урале (Горчаковский и Шиятов, 1970) дали возможность выявить особенности ветровой ситуации на склонах крупных гольцовых вершин и на перевалах (рис. 4). Оказалось, что на крутых наветренных (западных) склонах крупных горных массивов с сильно выраженной безлесной частью флагообразные кроны деревьев обращены, против ожидания, не на восток, а на запад. Это свидетельствует о том, что при столкновении воздушных масс, идущих с запада, с безлесными гольцами на этом высотном уровне создается встречный фронт движения воздуха (см. также Sokolowski, 1928), и здесь преобладают ветры восточного направления. На западных склонах низких перевалов, не представляющих существенной преграды для воздушных масс, господствуют западные ветры. Такое же направление ветров сохраняется и на восточных склонах перевалов. Близ перевалов как с их западной, так и с восточной стороны флаги крон деревьев обращены в вертикальной проекции перпендикулярно линии верхней границы леса, на восток. На северных, юж-

ных и близких к ним по экспозиции склонах крупных горных массивов флаги крон деревьев располагаются параллельно линии верхней границы леса или под острым углом к ней (см. рис. 4). Это показывает, что воздушные массы на уровне верхней границы леса обтекают горные массивы с севера и с юга. На Северном Урале мелкие сопки высотой до 1000 м со слабо выраженными гольцами не оказывают существенного влияния на изменение направления ветров. На их склонах всюду флаги крон деревьев обращены на восток.

## ВЫВОДЫ

1. Фитоиндикация климатических условий на верхней границе леса основана на оценке влияния климата в целом или отдельных, ведущих в данной ситуации климатических факторов (термический режим, режим увлажнения, ветер) на состав и структуру лесных сообществ, произрастающих на верхнем пределе, на форму надземных и подземных частей древесных растений, на интенсивность годичного прироста и строение древесины, а также на жизненность и ритмику сезонного развития растений.

2. Необходимым элементом фитоиндикационных исследований в высокогорьях является картирование верхней границы леса, расчленение ее на экологические типы, устанавливаемые по лимитирующим экологическим факторам (термический режим, ветер, каменистость субстрата и т. п.), и на физиономические типы, отражающие разнообразие видового состава и структуры лесных сообществ на их верхнем пределе.

3. Применение фитоиндикационных методов, значительно дополняющее материалы климатологического изучения территорий обычными средствами, дает возможность судить о климатической дифференциации местообитаний на верхней границе леса, хронологии типов мезоклимата, колебаниях климата в прошлом за период, превышающий время существования самых старых метеорологических станций, а также о термическом режиме вегетационного периода и о ветровой ситуации (господствующее направление и относительная сила ветров в отдельных экотопах).

Институт экологии  
растений и животных  
УНЦ АН СССР

Поступила в редакцию  
16 октября 1972 г.

## ЛИТЕРАТУРА

- Афанасьев А. Н. Колебания гидрометеорологического режима на территории СССР, М., изд. «Наука», 1967.
- Брукс К., Карузерс Н. Применение статистических методов в метеорологии, Л., Гидрометеоздат, 1963.
- Возовик Ю. И., Лукьянова Л. М., Мягков С. М. Основные результаты дендроклиматических наблюдений в Хибинах. Материалы Всесоюзного совещания — научной конференции по вопросам дендрохронологии и дендроклиматологии (7—8 июня 1968 г.), Вильнюс, 1968.
- Галазий Г. И. Вертикальный предел древесной растительности в горах Восточной Сибири и его динамика. Труды Бот. ин-та АН СССР, сер. 3 (геоботаника), вып. 9, 1954.
- Горчаковский П. Л. Флора и растительность высокогорий Урала. Тр. Института биологии УФАИ СССР, вып. 48, 1966.
- Горчаковский П. Л., Шиятов С. Г. Физиономическая и экологическая дифференциация верхней границы леса на Северном Урале. В сб. Ботанические исследования на Урале. Зап. Свердлов. отд. ВБО, вып. 5, 1970.
- Горчаковский П. Л., Шиятов С. Г. Фитоиндикация снежного покрова и снежных лавин в высокогорьях. Экология, 1971, № 1.
- Горчаковский П. Л., Шиятов С. Г. Фитоиндикация динамики горных ледников и экологических режимов приледниковых территорий. Экология, 1971а, № 6.

- Дави́тая Ф. Ф., Мельник Ю. С. Радиационный нагрев деятельной поверхности и границы леса. Метеорология и гидрология, 1962, № 1.
- Дроздов О. А., Григорьева А. С. Многолетние циклические колебания атмосферных осадков на территории СССР, Л., Гидрометеиздат, 1971.
- Иванов Л. А. Биологические основы добычания терпентина в СССР, М.—Л., Гослесбумиздат, 1961.
- Колищук В. Г. Современная верхняя граница леса в Украинских Карпатах, Киев, изд. «Научная мысль», 1958.
- Колищук В. Г. Динамика прироста горной сосны (*Pinus mughus* Scop.) в связи с солнечной активностью. ДАН СССР, 1966, 167, № 3.
- Комин Г. Е. К методике дендроклиматологических исследований. Сб. Лесообразовательные процессы на Урале. Тр. Института экологии растений и животных УФАН СССР, вып. 67, 1970.
- Комин Г. Е. Цикличность в динамике прироста деревьев и древостоев сосны таежной зоны Западной Сибири. Изв. СО АН СССР, № 15, вып. 3, 1970а.
- Крылова И. Л. Очерк растительности верхней границы леса в горах Крыма. Тр. Крымского филиала АН СССР, т. 8, 1953.
- Ловелиус Н. В. Опыт применения дендрохронологического анализа для изучения изменения климата (на примере Восточного Саяна). Тезисы докл. XIX межвузовской конференции «Герценовские чтения», Л., Ленинградский пединститут, 1966.
- Ловелиус Н. В. Колебания прироста древесных растений на верхнем пределе распространения. Изв. ВГО, 1970, 102, № 2.
- Раздорский В. Ф. Архитектоника растений, М., изд. «Сов. наука», 1955.
- Рудаков В. Е. Метод изучения влияния колебаний климата на толщину годичных колец деревьев. ДАН Арм. ССР, 1951, 13, № 3.
- Сочава В. Б. Пределы лесов в горах Ляпинского Урала. Труды Бот. музея, т. 22, 1930.
- Тагунова Л. Н., Трошкина Е. С., Турманина В. И. Изменения прироста и возобновления деревьев на пределе развития лесов в Центральном Кавказе и Северном Приобье. Сб. Продуктивность биогеоценозов Субарктики, Свердловск, УФАН СССР, 1970.
- Тихомиров Б. А. К вопросу о динамике полярного и вертикального пределов лесов в Евразии. Сов. ботаника, 1941, № 5-6.
- Турманина В. И. Анализ крени для индикации склоновых процессов. Материалы Всесоюзного совещания — научной конференции по вопросам дендрохронологии и дендроклиматологии (7—8 июня 1968 г.), Вильнюс, 1968.
- Шиятов С. Г. Возрастная структура и формирование древостоев лиственничных редколесий на верхней границе леса в бассейне реки Соби (Полярный Урал). Тр. Института биологии УФАН СССР, вып. 42, 1965.
- Шиятов С. Г. К методике расчета индексов прироста деревьев. Экология, № 3, 1970.
- Adamenko V. N. On the similarity in the growth of trees in northern Scandinavia and in the Polar Ural Mountains. J. Glaciol., 1963, 4, № 34.
- Antevs E. The big tree as a climatic measure. Carnegie Institution of Washington, Publ., № 352, 1925.
- Böhm H. Die Waldgrenze der Glocknergruppe. Wiss. Alpenvereinsh., 1969, № 21.
- Brockmann-Jerosch H. Baumgrenze und Klimacharakter. Ber. Schweiz., Bot. Ges., H. 26, Zürich, 1919.
- Bryson R., Dutton J. Some aspects of the variance spectra of tree rings and varves. Ann. N. Y. Acad. Sci., v. 95, № 1 N. Y., 1961.
- Douglass A. E. Climatic cycles and tree-growth. Carnegie Inst. Wash. Publ., 1936, 3, № 289.
- Eklund B. Om granens årsringsvariationer inom mellersta Norrland och deras samband med klimatet. Medd. Statens skogsforskningsinst., 47, № 1, 1957—1958.
- Erlandsson S. Dendro-chronological studies. Stockholms Högskolas Geokronol. Inst., Data 23, Uppsala, 1936.
- Ferguson C. W. A 7104-year annual tree-ring chronology for bristlecone pine *Pinus aristata*, from the White Mountains, California. Tree-Ring Bulletin, 1969, 29, № 3-4.
- Fritts H. C. Bristlecone pine in the White Mountains of California: growth and ring-width characteristics. Papers of the Laboratory of tree-ring research, № 4, Univ. of Arizona Press, Tucson, 1969.
- Gams H. Baumgrenze im Karwendel bei Schwaz. Schlernschriften, H. 85, Innsbruck, 1937.
- Glock W. S. Growth rings and climate. Bot. Rev., 1941, 7, № 12.
- Glock W. S., Agarter S. Anomalous patterns in tree rings. Endeavour, 1963, 22, № 85.
- Griggs R. F. Timberlines as indicators of climatic trends. Science, 1937, 85, № 2202.



- Hermes K. Die Lage der oberen Waldgrenze und ihr Abstand zur Schneegrenze. Kölner Geogr. Arb., 1955, 5.
- Holtmeier F.-K. Die Waldgrenze in Oberengadin in ihrer physiognomischen und ökologischen Differenzierung, Bonn, 1967.
- Holtmeier F.-K. Der Einfluss der orographischen Situation auf die Windverhältnisse im Spiegel der Vegetation. Erdkunde, 1971, 25, № 3.
- Hustich I. The radial growth of the pine at the forest limit and its dependence on the climate. Soc. Sci. Fenn., Commun. Biol., 1945, 9.
- Krebs N. Die Waldgrenze in den Ostentalpen. Deutsch. Rundschau für Geographie, H. 34, Wien—Leipzig, 1911—1912.
- La Marche V., Mooney H. Altithermal timberline advance in western United States. Nature, 1967, 213, № 5080.
- Mikola P. Temperature and tree growth near the northern timberline. Tree growth, N. Y., 1962.
- Plesnik P. Horna hranica lesa vo Vysokých a v Belanských Tatrach, Bratislava, 1971.
- Plesnik P. Obere Waldgrenze in den Gebirgen Europas von den Pyrenäen bis zum Kaukasus. Landschaftsökologie der Hochgebirge Eurasiens, Wiesbaden, 1972.
- Schove D. J. Tree rings and summer temperatures A. D. 1501—1930. Scottish Geogr. Mag., 1950, 66, № 1.
- Schröter C. Das Pflanzenleben der Alpen, 2 Aufl., Zürich, 1928.
- Schulman E. Dendroclimatic changes in semiarid America. University of Arizona Press, Tucson, Arizona, 1956.
- Sirén G. Tree rings and climate forecasts. New Scientist, 1963, № 346.
- Sokolowski M. O górnej granicy lasu w Tatrach, Kraków, 1928.
- Vincent G. Topografie lesu v Československe republice I. Vysoké Tatry. Sbornik Výsk. ústavu zemědělských CSR, Praha, № 146, 1933.
- Yoshimura M. Die Windverbreitung im Gebiet des Mt. Fuji. Erdkunde, 1971, 25, 3.
- Yoshino M. M. Some local characteristics of the winds as revealed by wind-shaped trees in the Rhone valley in Switzerland. Erdkunde, 1964, 18, № 1.
- Yoshino M. M. Wind-shaped trees as indicators of micro- and local climatic wind situation. Biometeorology, 2, pt 2, Pergamon Press, 1967.
-