

УДК 581.52+582.475.4+(235.222)

С.А. Николаева
Д.А. Савчук

S.A. Nikolaeva
D.A. Savchuk

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КЕДРА СИБИРСКОГО (*PINUS SIBIRICA DU TOUR*) В ВЫСОКОГОРНЫХ ЛЕСАХ СЕВЕРО–ЧУЙСКОГО ХРЕБТА

ENVIRONMENTAL PECULIARITIES OF SIBERIAN STONE PINE (*PINUS SIBIRICA DU TOUR*) IN HIGH ALTITUDINAL FORESTS IN THE SEVERO–CHUISKY RANGE

Описаны экологические особенности деревьев кедра сибирского и его морфологических форм, произрастающих в верхней части лесного пояса Северо-Чуйского хребта. К длительному снижению их радиального прироста приводят: долговременное понижение раннелетней температуры воздуха, соседство с ледником, засыпание обломочным материалом вследствие селей, лавин, оползней, фитоцено- тическая конкуренция. Увеличению их прироста способствуют долговременное повышение раннелет- ной температуры воздуха, формирование новых придаточных корней на стволе после его засыпания, и на ветвях после их укоренения, а также омоложение отдельных структур этих морфоформ.

Древесные виды в высокогорье чутко реагируют на внешние воздействия, в основном климатиче- ские. Кроме того, здесь рост и внешний вид деревьев зависят и от других экологических факторов, таких, как лавины, оползни, сели, ветровой и снежный режимы и т.п. (Горчаковский, Шиятов, 1985 и др.). Задача исследования – показать экологические особенности кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в коренных сообществах верхней части лесного пояса северного макросклона Северо–Чуйского хребта Центрального Алтая (горно–ледникового бассейна Актру, 50°04' с.ш., 87°45' в.д., 2100–2300 м над ур. м.).

В верхней части лесного пояса горно–ледникового бассейна Актру основной жизненной формой ке- дра сибирского является прямостоячее дерево (Николаева, Савчук, 2013 и др.). Рост деревьев регулируется на нескольких уровнях: генетическом, физиолого–биохимическом, биоцено- тическом, эдафическом и кли- матическом (Бузыкин, 2007). Вклад отдельных факторов в прирост кедра в изучаемом бассейне изменяется как во времени, так и в пространстве в зависимости от возраста деревьев и структуры лесных сообществ, высоты над уровнем моря, от местоположения лесных сообществ по отношению к безлесным склонам и ледникам.

Генетический и физиолого–биохимический уровни регулирования (внутренние факторы роста) про- дуктивности деревьев представляют собой реализацию программы роста и развития растений, записанной в гено- типе, а также взаимодействие всех органов и систем (Бузыкин, 2007). В горно–ледниковом бассейне Актру в динамике радиального прироста стволов наиболее развитых особей хорошо прослеживается воз- растной тренд. Он имеет форму параболы с укороченной левой и удлиненной правой частями. Радиальный прирост особей достигает максимальных величин в конце виргинильного – начале молодого генеративного состояний при благоприятных внешних условиях, т. е. у таких деревьев на возрастной кривой четче выра- жен так называемый период «большого роста».

Величина прироста стволов деревьев зависит от фитомассы и эффективности работы листового ап- парата. Исследования хвои кедра сибирского в лесном поясе Северо–Восточного Алтая (Бендер и др., 2009) и на Семинском хребте Центрального Алтая (Бендер, 2003), а также в лесотундровом экотоне верховьев р. Актру Центрального Алтая (Собчак, Зотикова, 2009) показали изменения ее морфо–анатомических, ультра- структурных и физиологических характеристик вверх по высотному профилю. Установлено, что перестрой- ки в строении и функционировании фотосинтетического аппарата способствуют лучшей приспособляемо- сти его работы, в первую очередь, к неблагоприятному температурному режиму и повышенному ультрафи- oletовому излучению.

Биоцено- тический уровень включает в себя меж- и внутривидовые взаимодействия, смены поколений деревьев и их ценозов (Бузыкин, 2007). В лесных сообществах конкуренция между деревьями одного и раз- ных поколений кедра и между кедром и лиственницей, как правило, приводит к задержке их развития, сниже- нию размеров и прироста (Савчук, Николаева, 2011). При увеличении сомкнутости крон с 0,3–0,5 до 0,7–0,8

разновозрастных древостоев прироста в толщину угнетенных деревьев снижаются, а их доля в составе возрастает.

Эдафический уровень регулирования продуктивности лесных сообществ определяется разными типами почв и их трансформацией в различных местообитаниях (Бузыкин, 2007). Почвы под коренными кедровыми лесами представлены горными дерново-подбурами и криоземами типичными. Профиль последних оглеен вследствие избыточного увлажнения. Вечная мерзлота в середине лета начинается с глубины 35–40 см и к осени не опускается ниже 60 см (Воробьев и др., 2001; Давыдов, Тимошок, 2010). Эти местообитания соответствуют 66,5–70,7 ступеням увлажнения и 6,9–8,2 ступеням активного богатства почв по шкалам Раменского–Цаценкина (Тимошок и др., 2012). Каменистость субстрата и наличие близко расположенной к поверхности мерзлоты приводит к формированию поверхностной корневой системы у кедра.

Активно протекающие здесь склоновые (обвально-осыпные) процессы (Титова, Петкевич, 1963; Кузнецов, Невидимова, 2010 и др.) часто приводят к перекрыванию поверхности почвы делювиальными крупнозернистыми отложениями. В этом случае на их поверхности формируются примитивные щебнистые криоземы с маломощным почвенным профилем (Воробьев и др., 2001). Наши исследования деревьев на таких участках, в частности по периферии лесного массива под мореной ледника Малый Актру со стороны правого крутого склона долины (Николаева, Савчук, 2012), показали, что у засыпанных деревьев кедра снижение прироста ствола, а затем его восстановление до прежнего уровня происходило неоднократно через каждые 40–70 лет. Первые фиксируют достаточно резкие «одномоментные» увеличения толщины отложений мелко- и среднеобломочного материала, который поступал с окружающих склонов и морены, вторые – формирование новых придаточных корней в приповерхностных слоях отложения. В результате формируется многоярусная корневая система на нижней засыпанной части ствола.

Сходы селей, которые не приводят к гибели деревьев, также влияют на прирост деревьев кедра. По левому борту долины в районе стационара Томского госуниверситета у деревьев зафиксировано несколько кратковременных (менее 10 лет) снижений прироста, два из которых можно идентифицировать как вызванные сходом селя.

Климатический уровень включает в себя радиационный, газовый и ветровой режимы, количество осадков, соотношение тепла и влаги (Бузыкин, 2007). Климат района – резко континентальный. Он, по данным метеостанции Актру (2150 м), характеризуется низкими среднегодовыми (–5,2 °С) и летними (7,7–9,6 °С) температурами воздуха, коротким вегетационным периодом, высокими значениями суммарной солнечной радиации, особенно в летние месяцы (около 540 МДж/м²), и количества осадков (около 560 мм). Кроме того, в период похолодания в начале–середине XIX в. ледник Малый Актру близко подступал к массивам леса, засыпав и уничтожив часть деревьев по их периферии (Тронов и др., 1965; Душкин, 1965 и др.).

Ранее по дендрохронологическим данным было установлено, что в горно-ледниковом бассейне Актру основным климатическим фактором, лимитирующим прирост деревьев кедра, является раннелетняя температура (Душкин, 1965; Воробьев и др., 2002; Бочаров, 2011; Назаров, Мыглан, 2012). Анализ локальных хронологий по кедру показал, что величина прироста деревьев из фрагментов коренных лесных сообществ, расположенных на высоте 2300 м (в 0,5 км от современного конца языка ледника Малый Актру), увеличивается при движении вниз по долине, достигая наибольших значений в лесных массивах на высоте 2100 м (в 4 км от ледника). Наибольшая разница в величине прироста наблюдается между хронологиями приледниковых и долинных сообществ в период похолодания (в XVII–XIX вв.), которая практически исчезает во второй половине XX в. Эти различия фиксируют не только прямое (раннелетняя температура воздуха), но и опосредованное (дополнительное охлаждение воздуха ледником при увеличении его размеров и приближении к массивам леса в XVII–XIX вв.) влияние долговременных колебаний климата на рост деревьев.

Появление в пределах основной жизненной формы кедра (дерево) новых морфологических структур (мощные ветви-канделябры и стланниковидные образования у деревьев) и новых морфологических форм («живой» валежник, особи кустовидной формы) в верхней части лесного пояса горно-ледникового бассейна Актру указывает на близость климатических границ (Николаева, Савчук, 2013). Интенсивность роста таких структур и форм обусловлена возрастом как материнского дерева, так и собственным. Чем меньше возраст материнского дерева и структуры, тем выше абсолютные значения прироста ветвей-стволов таких структур по сравнению с приростом материнского ствола. В целом характер погодичных колебаний прироста таких структур соответствует таковой стволов деревьев.

Условия, способствующие сохранению скелетных ветвей в нижней части ствола и их генеративной

функции – это высокая интенсивность освещения. Факторы, способствующие повреждению и гибели отдельных частей ствола и кроны деревьев, особенно молодых, – это резкие перепады суточных и межсезонных температур, вплоть до снегопадов и заморозков в период вегетации. Эти контрасты усиливаются при долинном ветре со стороны ледника и высокой инсоляции. Кроме того, сели и лавины, периодически сходящие по склонам, также приводят к повреждениям отдельных частей растений по периферии таких лесных массивов. Переходу концов ветвей к ортотропному росту также способствует снижение роли апикального доминирования осей предыдущих порядков ветвления.

Условия, способствующие вываливанию деревьев разного возраста, – широкое распространение сердцевинных гнилей в нижней части ствола у зрелых и старых генеративных деревьев и поверхностная, часто однобокая корневая система, формирующаяся на склонах еще в молодом возрасте. Образование и функционирование таких образований как «живой» валежник, по-видимому, возможно при наличии каменистого субстрата и поверхности хотя бы с небольшим уклоном, что позволяет при падении материнского дерева сохранить в субстрате неповрежденным один скелетный корень.

Укоренению ветвей (нижние скелетные ветви и стланниковидные образования, ветви «живого» валежника) способствует их соприкосновение с рыхлым субстратом, достаточная влажность последнего и, по-видимому, некоторое повреждение ветвей в месте соприкосновения. Сочетание таких условий встречается нечасто. Обычны условия, препятствующие этому процессу: наличие крупнообломочного материала, сухость субстрата под кронами и т. п.

Таким образом, в горно-ледниковом бассейне Актру увеличение прироста деревьев кедров как во времени (особенно во второй половине XX в.), так и в пространстве (расстояние от конца ледника) отражает улучшение в первую очередь термического режима. Кроме того, этому способствуют формирование новых придаточных корней на стволе после его засыпания и на ветвях после их укоренения и омоложение отдельных структур морфоформ. К длительному снижению их радиального прироста приводят долговременное понижение раннелетней температуры воздуха, соседство с ледником, засыпание обломочным материалом вследствие селей и оползней, фитоценотическая конкуренция.

Появлению разнообразных морфологических форм способствуют такие условия и факторы, как высокая интенсивность освещения, резкие перепады суточных и межсезонных температур, сели и лавины, каменистая поверхность и ее уклон, сердцевинные гнили ствола, поверхностная корневая система, соприкосновение ветвей с рыхлым и влажным субстратом. Поэтому такие структуры и формы чаще встречаются в разреженных сообществах, на полянах и опушках сомкнутых лесных массивов.

ЛИТЕРАТУРА

- Бендер О.Г.** Морфо-анатомические и ультраструктурные характеристики хвои сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) в Горном Алтае: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Красноярск, 2003. – 20 с.
- Бендер О.Г., Зотикова А.П., Велисевич С.Н.** Особенности водного обмена и состояния пигментного комплекса хвои кедров сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в горах Северо-Восточного Алтая // Вестник Томск. гос. ун-та. Биология, 2009. – № 3 (7). – С. 63–72.
- Бузыкин А.И.** Возможности регулирования продуктивности древостоев // Лесоведение, 2007. – № 6. – С. 65–71.
- Воробьев В.Н., Нарожный Ю.К., Тимошок Е.Е., Росновский И.Н., Давыдов В.В.** и др. Эколого-биологические исследования в верховьях р. Актру в Горном Алтае // Вестник Томск. гос. ун-та, 2001. – Т. 274. – С. 58–62.
- Горчаковский П.Л., Шиятов С.Г.** Фитоиндикация условия среды и природных процессов в высокогорьях. – М.: Наука, 1985. – 209 с.
- Давыдов В.В., Тимошок Е.Е.** Формирование почв в постгляциальных условиях Северо-Чуйского хребта // Сиб. эколог. журн., 2010. – № 3. – С. 505–514.
- Душкин М.А.** Многолетние колебания ледников Актру и условия развития молодых морен // Гляциология Алтая. – Томск: Изд-во ТГУ, 1965. – Вып. 4. – С. 83–101.
- Кузнецов А.С., Невидимова О.Г.** Энергетическая оценка динамики осыпных аккумулятивных склонов верховий горно-ледникового бассейна р. Актру // Вестник Томск. гос. ун-та, 2010. – № 338. – С. 227–229.
- Назаров А.Н., Мыглан В.С.** Перспективы построения 6000-летней хронологии по сосне сибирской для территории Центрального Алтая // Журн. Сиб. федерал. ун-та. Биология, 2012. – № 1. – С. 70–88.
- Николаева С.А., Савчук Д.А.** Корневая система и рост кедров сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в зоне засыпания обломочным материалом // Мир науки, культуры, образования, 2012. – № 4 (35). – С. 318–322.
- Николаева С.А., Савчук Д.А.** Морфологические формы кедров сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в высокогорных лесах Северо-Чуйского хребта: 1. Морфологический аспект // Вестник Томск. гос. ун-та. Биология, 2013. – № 2

(22). – С. 101–114.

Савчук Д., Николаева С. Рост и плодоношение кедра сибирского: Временная изменчивость и взаимосвязь. – Saarbrücken, Lambert Acad. Publ. 2011 – 226 с.

Собчак Р.О., Зотикова А.П. Влияние условий высокогорья на анатомо-физиологические показатели хвои сосны сибирской // Вестник Томск. гос. ун-та, 2009. – № 326. – С. 200–202.

Тимошок Е.Е., Скороходов С.Н., Тимошок Е.Н. Эколого-ценотическая характеристика кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) на верхней границе его распространения в Центральном Алтае // Вестник Томск. гос. ун-та. Биология, 2012. – № 4 (20). – С. 171–184.

Титова З.А., Петкевич М.В. Наблюдения над конусами аккумуляции в долине реки Актру // Гляциология Алтая. – Томск: Изд-во ТГУ, 1963. – Вып. 3. – С. 115–141.

Тронов М.В., Тронова Л.Б., Белова Н.И. Основные черты климата горноледникового бассейна Актру // Гляциология Алтая. – Томск: Изд-во ТГУ, 1965. – Вып. 4. – С. 3–49.

SUMMARY

Environmental peculiarities of Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) trees and their morphological forms are described in the upper forest belt of the Severo-Chuisky Range. The long decrease of early summer temperatures, neighboring glacier, burial because of debris flows, avalanches and landslides, and phytocenotic competition reduce protractedly the radial increment. The long increase of early summer temperatures, production of new adventured roots on stem after its burial and on branches after their establishment, and rejuvenation of separate structures of their morphological forms raise protractedly the radial increment.