

УДК 582.475:630*422.11/.12(571.1/.5-924.81)

ФОРМИРОВАНИЕ МОРОЗОБОЙНЫХ ПОВРЕЖДЕНИЙ КОЛЕЦ У ЛИСТВЕННИЦЫ: СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СЕВЕРНОЙ И ЮЖНОЙ ЛЕСОТУНДР СИБИРИ

© 2022 г. М. А. Гурская*

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

**e-mail: mgurskaya@yandex.ru*

Поступила в редакцию 16.04.2021 г.

После доработки 25.05.2021 г.

Принята к публикации 27.06.2021 г.

В условиях меняющегося климата происходит изменение частоты повторяемости и интенсивности экстремальных погодных и климатических явлений. Экстремально низкие для живых клеток ксилемы значения температуры в течение вегетационного периода ведут к образованию морозобойных повреждений. У лиственницы, произрастающей в северной и южной лесотундрах в Сибирской Субарктике на профиле длиной около 4000 км, определена частота формирования морозобойных повреждений. Морозобойные повреждения формируются чаще у деревьев, произрастающих в южной лесотундре и горных долинах, по сравнению с северной лесотундрой Сибири. Обсуждаются возможные факторы (ширина годичного кольца, сроки начала и окончания вегетационного периода, минимальная температура воздуха и амплитуда температуры в период вегетации), обуславливающие редкое формирование морозобойных повреждений в северной лесотундре и более частое — в южной.

Ключевые слова: лиственница, морозобойные повреждения, северная лесотундра, южная лесотундра, температура, вегетационный период

DOI: 10.31857/S0367059722010061

В субарктических и арктических регионах в последние десятилетия наблюдается повышение температуры воздуха, прогнозируются наиболее выраженное потепление и возрастание частоты экстремальных погодных и климатических явлений [1, 2]. Лесотундровые экосистемы субарктической зоны, формируясь в условиях дефицита тепла, чувствительны к климатическим изменениям [3]. Лесотундра представляет собой полосу шириной до 300 км и может быть разделена на северную часть — зона перехода между редианами и тундрой и южную — зона перехода между редколесьями и северной тайгой.

Деревья, произрастающие на северной границе своего распространения, чувствительны к изменению климатических параметров вегетационного сезона, регистрируя их в годичных кольцах [4, 5]. Экстремальные погодно-климатические явления архивируются в древесных кольцах не только как количественные изменения ширины кольца, но и на качественном уровне — в виде изменения их структуры [6–12].

Заморозки в течение периода вегетации фиксируются деревьями в виде морозобойных повреждений годичных колец, которые представляют

собой слой искаженной ксилемной ткани, иногда имеющий погибшие клетки ксилемы в виде черной аморфной полосы, клетки паренхимы, каллюсной ткани и патологические смоляные ходы [13–17]. Чаще всего морозобойные повреждения образуются под влиянием низкой температуры — около 0°C и ниже [15, 18–20]. В высоких широтах Западной Сибири они образуются как в ранней, так и в поздней древесине хвойных деревьев вследствие понижения минимальной температуры воздуха ниже 4°C на высоте 2 м в течение нескольких дней [19].

В высоких широтах морозобойные повреждения колец считают индикатором таких экстремальных природных явлений, как извержения вулканов [11, 21, 22] или прерываемого заморозками короткого вегетационного сезона [16]. Крупные вулканические извержения ведут к глобальному понижению температуры воздуха на 1–1.5°C [23], холодным вегетационным периодам и, как следствие, увеличению частоты радиационных заморозков во второй половине вегетационного периода. С другой стороны, наступление радиационных заморозков во второй половине вегетации указывает на рано заканчивающийся

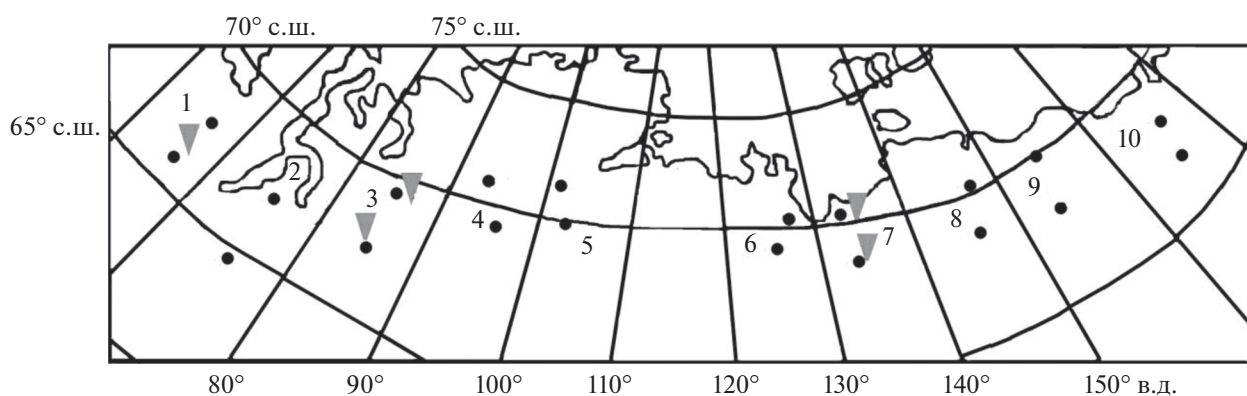


Рис. 1. Карта-схема района исследования: точки — места сбора образцов, треугольники — используемые для анализа метеостанции; 1–10 — сравниваемые пары точек.

период формирования годичного кольца [8, 16, 17, 19, 21, 24].

Лиственница, формируя северную границу распространения хвойных деревьев в Сибирской Субарктике, является одним из самых перспективных видов для изучения частоты встречаемости морозобойных повреждений в северных регионах Сибири. Обычно морозобойные повреждения формируются у лиственницы в первых 20–30 годичных кольцах и локализуются на высоте ствола до 2 м [25].

Однако какая зона лесотундры — северная или южная — наиболее перспективна для изучения частоты формирования морозобойных повреждений, до сих пор не исследовано. Это знание необходимо для понимания динамики экстремальных климатических явлений в субарктических регионах Сибири в будущем и моделирования последствий их воздействия на окружающую среду.

В работе решали следующие задачи: 1) выявить частоту встречаемости морозобойных повреждений у лиственницы, произрастающей в подзонах северной и южной лесотундр; 2) оценить связи формирования повреждений с шириной годичного кольца; 3) определить, как влияют сроки начала и окончания вегетационного периода и 4) температурные условия вегетационного сезона на частоту формирования и распределения повреждений у лиственницы, произрастающей в северной и южной лесотундрах.

РАЙОН И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Район исследования расположен между 64° и 72° с.ш. и 66° и 167° в.д., составляя около 4000 км в длину и в среднем около 300 км в ширину (рис. 1). Данная территория является зоной повсеместного распространения многолетней мерзлоты. Глубина сезонно-талого слоя достигает 0.4 м в северной лесотундре и 0.6–1 м в южной [26]. Для изучения особенностей климатического режима

северной и южной лесотундр были проанализированы климатические параметры за период 1945–2018 гг. у станций, расположенных относительно на одной долготе ($\lambda = \pm 3^\circ$), за исключением точки 8, на которой разница составила 6° долготы, и находящихся недалеко от места сбора образцов (табл. 1). Были использованы данные с сайта www.meteo.ru [27]. По данным этих станций были определены средние климатические характеристики зоны северной и южной лесотундр (средняя температура воздуха, сроки начала вегетации). Для точки 1 были использованы дополнительно данные Climate Research Unit (CRU 4.04) <http://climexp.knmi.nl> [28].

На территории протяженностью 4000 км было обследовано 20 местообитаний, формирующих 10 пар точек, расположенных в долготном направлении на расстоянии от 250 до 500 км друг от друга (см. рис. 1). Всего было собрано от 20 до 50 образцов в каждом местообитании. Общая характеристика местообитаний (попарно для каждой точки) и количество собранных образцов приведены в табл. 2. Образцы на парных точках 1, 3 и 7 были собраны на высоте 0.3 м у разновозрастных деревьев, а на остальных точках — на высоте 1.3 м. Для анализа были отобраны керны, у которых присутствовало центральное кольцо, а также добавлены деревья, если до центра не хватало 1–3 колец (табл. 3). Количество недостающих годичных колец оценивали по палетке.

Образцы измерены в программе TSAP 3.0 [29] и перекрестно датированы с использованием программы COFESHA [30]. Морозобойные повреждения визуально определяли под микроскопом, а их положение в пределах годичного кольца оценивали по двум позициям: в ранней (рд) и поздней (пд) древесине. Была установлена календарная дата формирования каждого повреждения и построены хронологии формирования морозобойных повреждений. Основываясь на возрасте чувствительности годичных колец лиственницы,

Таблица 1. Список метеостанций, использованных в работе. Код станции соответствует кодировке на карте

Код	Название станции	Широта/долгота	Высота над ур. м., м
1	Салехард	66°32'/66°40'	15
2	Тазовский	67°29'/78°43'	26
	Тарко-сале	64°55'/77°46'	26
3	Дудинка	69°24'/86°10'	14
	Игарка	67°28'/86°34'	25
4	Волочанка	70°58'/94°30'	37
	Агата	66°53'/93°28'	277
5	Хатанга	71°59'/102°28'	31
	Ессей	68°28'/102°22'	272
6	Кюзюр	70°41'/127°24'	30
	Джарджан	68°44'/124°00'	38
7	Юбилейная	70°46'/136°13'	25
	Верхоянск	67°34'/133°24'	136
8	Чокурдах	70°37'/147°53'	44
	Среднеколымск	67°27'/153°43'	20

произрастающей в лесотундре Западной Сибири и Полярного Урала [19, 31], к заморозкам, у выбранных образцов в анализ были взяты первые 20 колец. По первым 30 годичным кольцам были построены кривые биологического возраста для деревьев с каждого местообитания.

Наибольший интерес представляют точки 1, 3 и 7, хронологии морозобойных повреждений которых могут быть сопоставлены с рядами наблюдений на метеостанциях. На остальных точках полученные периоды формирования морозобойных повреждений находились до начала инструментальных наблюдений.

Сравнение полученных результатов было проведено в пакете программ Statistica 8.0. Для определения нормальности распределения небольших выборок использован тест Шапиро-Уилкса, а по его результатам для сравнения выборок применяли t-тест Стьюдента или U-test Манна-Уитни. Сравнивали такие переменные, как различия минимальной температуры, амплитуда между максимальной и минимальной месячной температурой, даты начала вегетационного периода, а также ширина годичного кольца.

Таблица 2. Характеристики точек сбора: L.s. – *Larix sibirica*, L.g. – *L. gmelinii*, L.c. – *L. cajanderi*

Точка профиля	Широта	Долгота	Высота над ур. м., м	Вид	Начальный год	Длина хронологии, лет	Число кернов
Западная Сибирь							
1	67°33'	67°32'	35	L.s.	1940	69	50
	66°48'	66°25'	20	L.s.	1830	170	100
2	67°07'	77°50'	20	L.s.	1745	246	25
	64°54'	77°56'	40	L.s.	1585	430	40
3	69°23'	86°13'	50	L.s.	1918	92	50
	67°28'	84°38'	50	L.s.	1867	143	50
Средняя Сибирь							
4	71°20'	93°50'	70	L.g.	1540	451	24
	69°32'	97°32'	400	L.g.	1517	474	24
5	72°27'	101°45'	20	L.g.	1644	347	20
	70°16'	104°15'	100	L.g.	1412	579	26
6	71°06'	127°17'	70	L.g.	1425	567	22
	69°17'	125°20'	130	L.g.	1746	208	20
Восточная Сибирь							
7	70°57'	132°59'	20	L.c.	1518	474	21
	67°38'	135°02'	250	L.c.	1659	433	50
8	70°30'	148°08'	20	L.c.	1425	670	21
	68°27'	147°36'	140	L.c.	1605	387	22
9	69°17'	154°46'	50	L.c.	1412	580	22
	67°15'	153°42'	50	L.c.	1434	557	32
10	67°28'	167°40'	450	L.c.	1420	572	20
	66°13'	165°25'	500	L.c.	1407	584	20

Таблица 3. Количество деревьев, пригодных для анализа морозобойных повреждений, и соответствующий временной интервал (в числителе — северная лесотундра, в знаменателе — южная лесотундра)

Точка профиля	Число деревьев	Период	Число колец	Точка профиля	Число деревьев	Период	Число колец
1	$\frac{50}{50}$	$\frac{1940-1980}{1910-2000}$	$\frac{812}{1610}$	6	$\frac{2}{1}$	$\frac{1646-1810}{1748-1780}$	$\frac{40}{20}$
2	$\frac{2}{2}$	$\frac{1745-1810}{1586-1600}$	$\frac{40}{40}$	7	$\frac{8}{35}$	$\frac{1815-1905}{1900-2010}$	$\frac{80}{1455}$
3	$\frac{35}{25}$	$\frac{1940-2000}{1940-2000}$	$\frac{658}{375}$	8	$\frac{6}{8}$	$\frac{1500-1580}{1605-1640}$	$\frac{60}{80}$
4	$\frac{6}{5}$	$\frac{1640-1690}{1545-1680}$	$\frac{120}{100}$	9	$\frac{10}{3}$	$\frac{1418-1520}{1545-1560}$	$\frac{200}{60}$
5	$\frac{1}{1}$	$\frac{1690-1720}{1425-1455}$	$\frac{20}{20}$	10	$\frac{5}{9}$	$\frac{1654-1701}{1420-1800}$	$\frac{100}{180}$

Начало вегетационного периода определяли как дату перехода средней суточной температуры порога 8°C — эта температура является триггером для активации камбия у хвойных, произрастающих в высоких широтах [32].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Климатические условия района исследования

Согласно данным 14 метеорологических станций (станция Салехард была исключена как не имеющая пары в северной лесотундре), образующих 7 пар, северная и южная лесотундры отличаются значениями минимальной, средней и максимальной температур (рис. 2). Средние годовые значения минимальной температуры воздуха примерно равны и составляют -15°C , небольшие различия отмечены в период с марта по июль, достигая максимума в мае (около 3.3°C). Средняя годовая температура в зоне северной лесотундры составляет -12.0°C , а в зоне южной лесотундры -10.4°C . Основные различия между зонами северной и южной лесотундр выявлены по максимальной температуре воздуха — средние годовые значения составляют 7.5 и 5.0°C соответственно. Различия по максимальной температуре воздуха наблюдаются на протяжении всего года, достигая максимума в апреле (около 4.6°C).

Средняя температура июня составляет 6.2°C в северной лесотундре и 8.9°C в южной, температура августа — 9.3 и 10.7°C , а средняя температура июня–августа — 9.3 и 11.3°C соответственно. Основные различия в течение вегетационного периода отмечены по температуре июня (см. рис. 2).

Начало вегетационного периода в районе исследования варьирует в широких пределах — разброс между самой ранней и самой поздней датой начала вегетации составляет около одного месяца для каждой станции. В зоне северной лесотундры

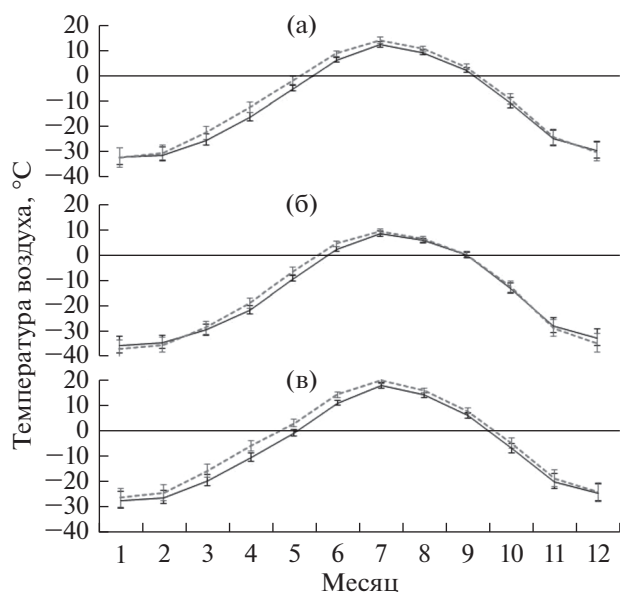


Рис. 2. Годовой ход минимальной (а), средней (б) и максимальной (в) температур воздуха северной (сплошная линия) и южной (пунктирная линия) лесотундр и ошибки среднего.

Таблица 4. Встречаемость морозобойных повреждений (значения в ячейке: шт./% от общего числа колец/число лет); рд — ранняя, пд — поздняя древесина

Зона лесотундры	Зона кольца	Точки профиля									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Север	рд	2	0	6	0	0	0	3	0	5	16
		0.2	0	0.9	0	0	0	3.8	0	2.5	16
		2	0	6	0	0	0	4	0	5	10
Юг	рд	77	0	27	0	0	0	133	3	0	5
		4.8	0	7.2	0	0	0	9.1	3.75	0	2.7
		32	0	16	0	0	0	20	5	0	5
Север	пд	1	0	0	0	0	2	10	1	5	11
		0.12	0	0	0	0	5	12.5	1.6	2.5	11
		1	0	0	0	0	2	2	1	3	6
Юг	пд	21	1	18	3	0	0	104	10	0	16
		1.3	2.5	4.8	3.0	0	0	7.1	12.5	0	8.9
		16	1	9	3	0	0	10	8	0	13

вегетационный период начинается в среднем на одну неделю позже по сравнению с южной (11.06 и 04.06 соответственно).

Частота встречаемости морозобойных повреждений

Морозобойные повреждения формируются в годичных кольцах лиственницы, произрастающей на всем протяжении рассматриваемого долготного профиля, как в северной, так и южной лесотундрах (табл. 4). Однако частота их формирования и локализация в пределах годичного кольца различаются. В зоне южной лесотундры повреждения формируются чаще, чем в северной зоне, при сравнении соответствующих пар точек. Морозобойные повреждения колец отмечены даже на верхней границе леса, что наблюдается достаточно редко в горных экосистемах Полярного Урала и Сибирской Субарктики [19, 31]. Вероятно, в горных долинах (на высоте над уровнем моря, соответствующей высоте над уровнем моря северной лесотундры) морозобойные повреждения колец на точках 4–6 могут быть выявлены чаще.

Повреждения локализуются чаще в зоне ранней древесины лиственницы как в северной, так и южной лесотундрах (см. табл. 4). Только в восточной части профиля формирование повреждений у лиственницы, произрастающей в северной лесотундре, было отмечено чаще, чем в западной. На самых восточных точках 9 и 10 повреждения формируются в основном в северной лесотундре и локализованы в зоне поздней древесины. На некоторых местообитаниях морозобойные повреждения не были выявлены (например, пара точек 5). Таким образом, частота формирования и локализация в

пределах годичного кольца морозобойных повреждений у лиственницы на протяжении всего долготного профиля изменчивы.

Календарные годы формирования морозобойных повреждений у лиственницы на профиле приведены в табл. 5. На некоторых точках повреждения колец выявлены в период до начала систематических инструментальных наблюдений (1400–1900 гг.). На точках 1, 3 и 7 благодаря разновозрастным деревьям были получены периоды, которые можно соотнести с периодами инструментальных наблюдений за климатическими факторами на метеостанциях.

Вегетационный период

Анализ сроков наступления вегетационного периода был проведен на точке 3, на которой нет естественных преград для распространения воздушных масс и получены наиболее длинные и полные хронологии морозобойных повреждений. Многолетние метеорологические наблюдения на станциях Дудинка и Игарка свидетельствуют о том, что устойчивый переход средней суточной температуры выше 8°C и последующая инициация процессов ксилогенеза в северной лесотундре начинаются в среднем 12.06, а в южной 5.06, диапазон изменчивости сроков начала вегетации составляет один месяц.

В годы, когда повреждения формируются в ранней древесине у лиственницы из северной лесотундры на точке 3, вегетационный период начинается 11.06 ± 6 дней, а в южной лесотундре в эти годы — 05.06 ± 4 дня. Однако разница в сроках наступления вегетации составляет в среднем 3 дня в

Таблица 5. Годы формирования морозобойных повреждений на профиле (С — северная лесотундра, Ю — южная лесотундра, рд — ранняя, пд — поздняя древесина)

Точки профиля		рд, годы	пд, годы	Точки профиля		рд, годы	пд, годы
1	С	1991, 1999	1955	6	С	—	1646, 1809
	Ю	1918, 1923, 1937, 1938, 1940, 1941, 1945, 1946, 1947, 1949, 1950, 1951, 1954, 1955, 1957, 1958, 1960, 1963, 1964, 1966, 1967, 1969, 1976, 1977, 1981, 1982, 1983, 1988, 1990, 1991, 1992, 1995	1923, 1924, 1941, 1945, 1948, 1958, 1961, 1963, 1971, 1978, 1980, 1987, 1988, 1991, 1992, 1997		Ю	—	—
2	С	—	—	7	С	1816, 1881, 1904, 1905	1881, 1886
	Ю	—	1587		Ю	1906, 1907, 1914, 1915, 1920, 1937, 1945, 1956, 1957, 1986, 1989, 1990, 1992, 1993, 1994, 1995, 1996, 2001, 2003, 2006	1913, 1914, 1922, 1985, 1986, 1993, 1995, 1996, 2000, 2002
3	С	1925, 1954, 1972, 1973, 1975, 1985	—	8	С	—	1853
	Ю	1945, 1947, 1949, 1959, 1960, 1985, 1986, 1989, 1992, 1993, 1994, 1996, 1997, 1998, 1999, 2000	1946, 1951, 1956, 1958, 1960, 1964, 1993, 1994, 1996		Ю	1610, 1619, 1620, 1643, 1705	1607, 1611, 1614, 1616, 1623, 1630, 1641, 1945
4	С	—	—	9	С	1504, 1509, 1580, 1586, 1638	1489, 1502, 1816
	Ю	—	1554, 1667, 1691		Ю	—	—
5	С	—	—	10	С	1654, 1655, 1663, 1670, 1671, 1673, 1685, 1686, 1688, 1697	1655, 1656, 1657, 1659, 1665, 1701
	Ю	—	—		Ю	1750, 1780, 1783, 1790, 1796	1429, 1430, 1433, 1463, 1621, 1656, 1750, 1752, 1755, 1765, 1766, 1774, 1781

пределах одного года, минимальная — 0 дней, а максимальная — 8 дней.

Оценка сроков наступления вегетации в годы, когда морозобойные повреждения выявляются у лиственницы, произрастающей в южной лесотундре, показала, что в северной лесотундре вегетация в такие годы начинается поздно, а именно 17.06 ± 4 дня, а в южной лесотундре сроки начала камбиальной активности приходятся на 07.06 ± 4 дня. Минимальная разница в сроках наступления вегетации в течение одного года составляет 2 дня, а максимальная — 23 дня, в среднем 11 ± 6 дней.

Сроки наступления поздних весенних заморозков, ведущих к формированию морозобойных повреждений у лиственницы, в среднем прихо-

дятся на 16.06 ± 6 дней — с 1 по 22.06 (северная лесотундра) и 07.06 ± 5 дней — с 23.05 по 21.06 (южная лесотундра).

Погодичный анализ сроков начала заморозков и вегетации показал, что в северной лесотундре в годы с морозобойными проявлениями возврат холодов и формирование адвективных заморозков происходят раньше, чем начало вегетационного периода. Однако если заморозки наблюдаются в северной лесотундре, то они не проявляются в южной части.

Пара местообитаний на точке 7 имеют географические преграды, поэтому сравнение дат наступления начала вегетационного периода или заморозков несколько некорректно. Но в целом

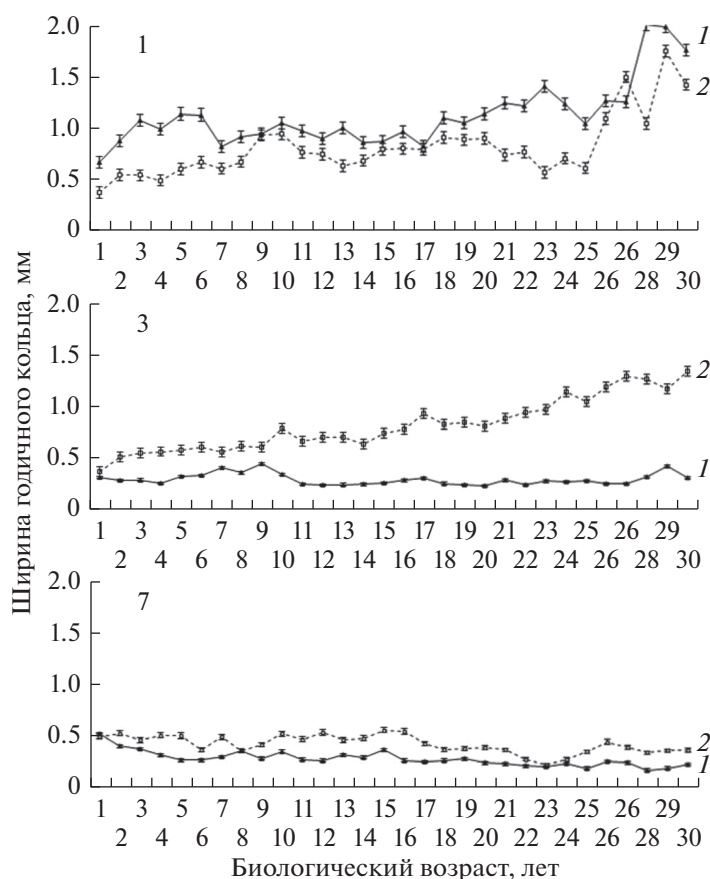


Рис. 3. Биологические кривые годичного прироста первых 30 лет жизни дерева для точек 1, 3 и 7 и ошибки среднего: 1 – северная лесотундра, 2 – южная лесотундра.

установлено, что вегетация в северной лесотундре на паре точек 7 начинается в период с 01 по 24.06 (в среднем 12.06 ± 1), а в южной лесотундре – в период с 27.05 по 22.06 (в среднем 9.06 ± 1). Заморозки в южной лесотундре наблюдаются в среднем 17.06 ± 4 , а в северной лесотундре они не были зафиксированы на метеостанции в эти годы. В северной лесотундре формирование морозобойных повреждений установлено в периоды, когда наблюдения за температурой еще не начались.

Сроки окончания чувствительности клеток к воздействию заморозков в течение вегетации определить несколько сложнее, так как камбий прекращает деление рано, а рост растяжением длится дольше. Оба процесса останавливаются до окончания вегетации, точнее, до окончательного формирования вторичной клеточной стенки поздней древесины и перераспределения запасных веществ по стволу дерева. Наступление летних и ранних осенних заморозков более типично для северной лесотундры, чем для южной. В целом такие заморозки имеют радиационную природу и наблюдаются как в северной, так и южной лесотундрах (см. табл. 4), особенно в восточной части профиля.

Ширина годичных колец

Частое формирование повреждений у лиственницы южной лесотундры, возможно, связано с высокой скоростью формирования годичного кольца. Можно предположить, что в условиях южной лесотундры деревья растут быстрее из-за более высокой температуры в течение вегетации, камбиальная активность начинается раньше и заканчивается позже. В результате формируются широкие кольца по сравнению с кольцами у лиственницы, произрастающей в северной лесотундре [33].

Сравнение динамики прироста в первые 30 лет жизни дерева показало, что у всех деревьев отсутствует выраженная кривая роста, что характерно для лесотундровых сообществ Сибирской Субарктики [33]. Однако не всегда у лиственницы, произрастающей в южной лесотундре, высокая скорость роста и более широкие годичные кольца, чем у лиственницы из северной лесотундры: на точке 1 молодые деревья из северной лесотундры росли в первые годы жизни лучше, чем из южной; на точке 3 условия роста в первые годы жизни лиственницы были лучше в южной лесотундре.

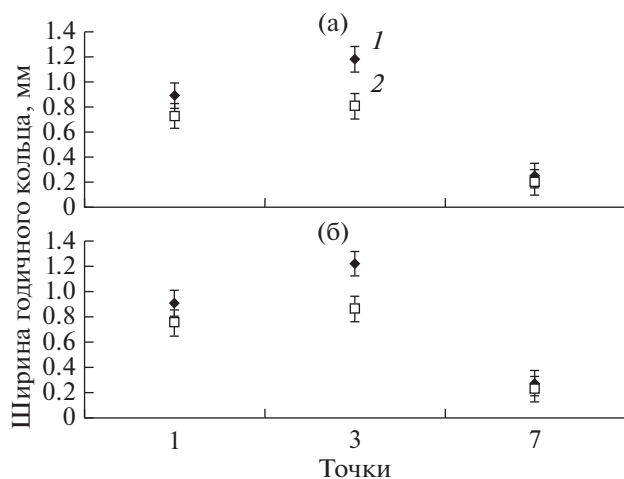


Рис. 4. Сравнение ширины годичного кольца с морозобойными повреждениями (1) и без повреждений (2) колец в ранней (а) и поздней (б) древесине лиственницы, произрастающей в южной лесотундре. Приведены средние значения и ошибка среднего.

тундре; на точке 7 деревья росли примерно в одинаковых условиях (рис. 3).

Сравнение ширины годичного кольца у лиственницы из южной лесотундры в годы, когда формируются морозобойные повреждения, и в годы без повреждений колец показало, что ширина колец в годы с повреждениями незначительно больше, чем в годы без повреждений (рис. 4). Иногда эти различия статистически достоверны (точка 3), иногда недостоверны (точка 7), а наблюдается только небольшая тенденция увеличения ширины годичного кольца в годы с повреждениями колец. При этом не важно, в ранней или поздней древесине локализуются повреждения — различий по ширине годичного кольца у лиственницы из северной и южной лесотундр не выявлено (за редким исключением).

Температурный режим

Исследования показали, что формирование морозобойных повреждений слабо зависит от величины радиального прироста. Известно, что температура воздуха (суточная минимальная и амплитуда между максимальной и минимальной температурой) — один из основных факторов формирования морозобойных повреждений [34]. Кроме того, в литературе отмечается влияние средних месячных температур на вероятность формирования повреждений [35]. Так как массовое формирование морозобойных повреждений на точках 1, 3 и 7 было отмечено в южной лесотундре, то хронологии из южной лесотундры были использованы для анализа температуры в годы с повреждениями и без них.

Каких-либо различий по минимальной месячной температуре воздуха в годы с морозобойными повреждениями лиственницы между парой местобитаний на точке 1 не выявлено (рис. 5). На точке 3 минимальная температура воздуха в южной лесотундре в годы с повреждениями колец выше, чем в северной, в среднем от 2 до 7°C. Сравнение средних значений минимальной температуры показало, что температура июня и июля в южной лесотундре в годы с морозобойными повреждениями в древесине (как в ранней, так и поздней) выше, чем в годы без повреждений. Температура августа не имеет существенных различий. Отмечены статистически достоверные различия в месяцы, не относящиеся напрямую к периоду камбиальной активности: февраль, апрель, май и сентябрь холоднее в годы с морозобойными повреждениями, а март, октябрь и ноябрь — теплее. Но так как различия наблюдаются в период камбиального покоя, то это, скорее всего, статистические факты, не имеющие глубокого биологического смысла. Если повреждения локализованы в поздней древесине, то температура июня—июля также выше, а температура августа ниже или равна температуре в годы без морозобойных повреждений годичных колец лиственницы как в южной, так и северной лесотундрах (см. рис. 5).

На точке 7 минимальная средняя температура в южной лесотундре выше на 2–6°C в летнее время и на 8–12°C в зимнее, чем в северной лесотундре. Различия по средней минимальной температуре в годы с повреждениями были выявлены только в мае (более теплый май в южной лесотундре), феврале и марте (в южной лесотундре температура была ниже в эти месяцы). Температуры воздуха остальных месяцев достоверно не различаются (см. рис. 5).

Так как между северной и южной лесотундрами существуют различия в годовом ходе минимальной и максимальной температур, мы сравнили амплитуды температуры по доступным парам метеорологических станций (точки 3 и 7) в годы, когда формируются морозобойные повреждения в ранней и поздней древесине. На точке 3 амплитуда температуры летних месяцев южной лесотундры больше амплитуды температуры северной лесотундры на 1°C в соответствующие годы. Однако эти значения не имеют достоверных различий как в годы с повреждениями колец в ранней, так и в поздней древесине. На точке 7 амплитуда максимальной — минимальной температуры в течение летних месяцев в южной лесотундре на 5°C больше, чем в северной, а в зимние месяцы различия достигают 9°C. Статистически достоверные различия амплитуд температуры для данных точек выявлены в июне — июле в годы с морозобойными повреждениями в ранней древесине (рис. 6).

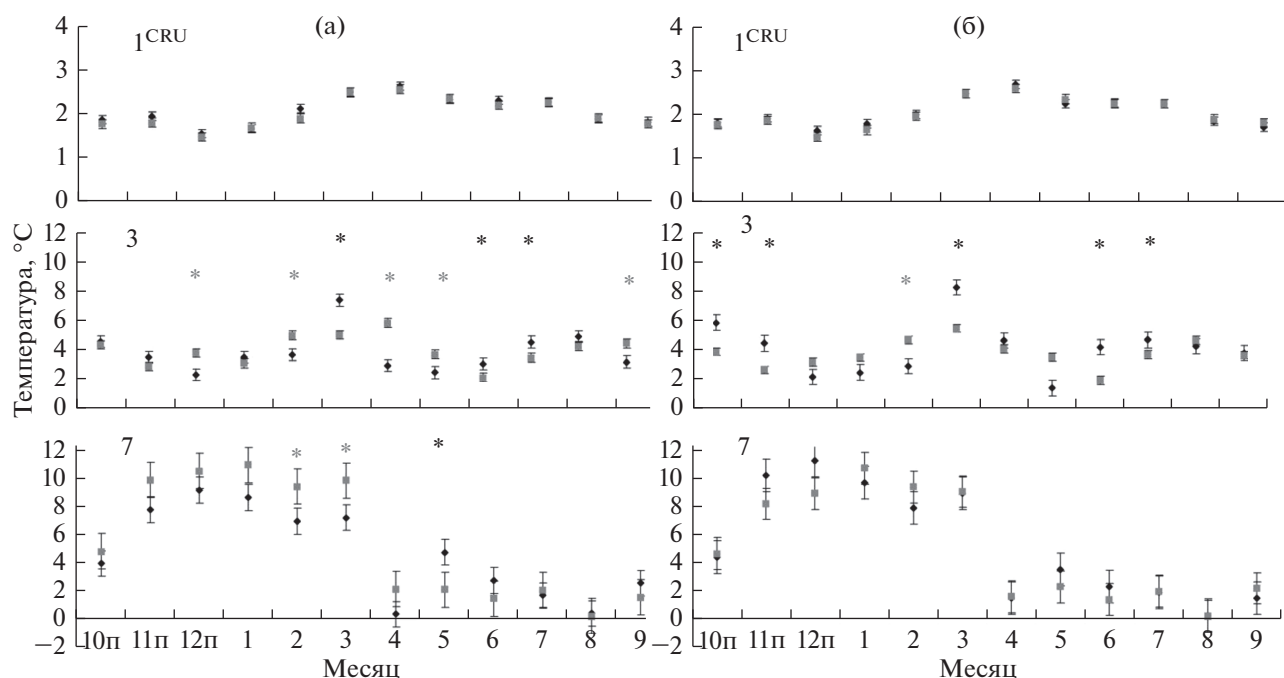


Рис. 5. Сравнение амплитуды минимальной температуры между северной (а) и южной (б) лесотундрами в годы с морозобойными повреждениями лиственницы (черные ромбы) и без повреждений (серые квадраты); 1, 3, 7 — точки, CRU — данные CRU4.04 (приведены средние значения и ошибка среднего). Статистически достоверные различия (t-тест): черные звездочки — температура выше в годы с морозобойными повреждениями, серые звездочки — без повреждений; “п” — месяцы предшествующего года.

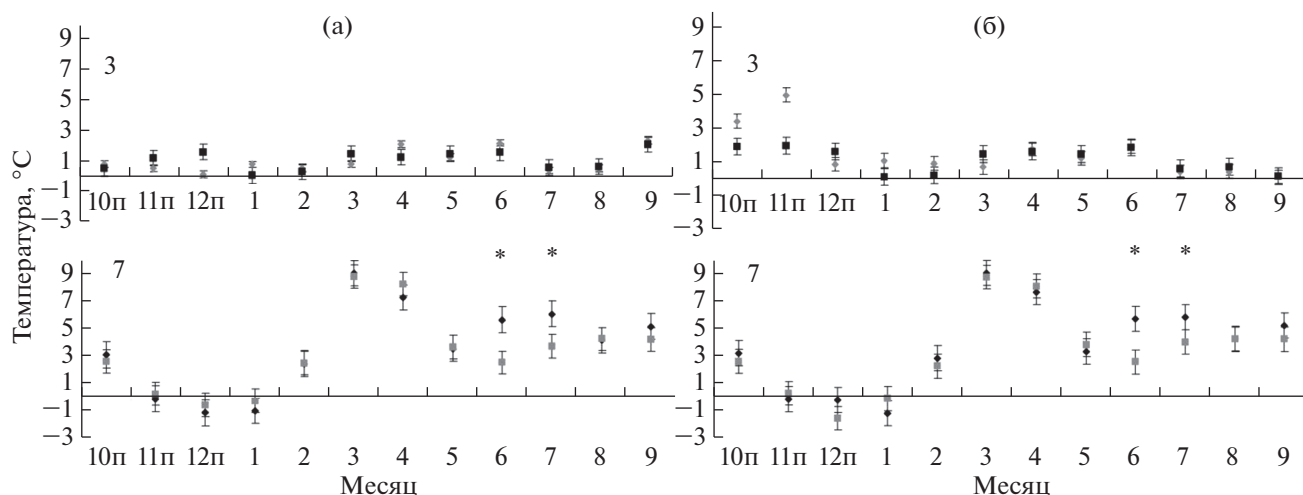


Рис. 6. Амплитуда максимальной и минимальной температуры на точках 3 и 7 в ранней (а) и поздней (б) древесине; * — статистически достоверные различия, “п” — месяцы предшествующего года.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Основным фактором, обуславливающим различия в составе и динамике биоты северной и южной лесотундр, является неравномерность приходящей солнечной радиации в течение года [36, 37]. Выявленные различия в годовом ходе минимальной и максимальной температур в первой

половине года связаны с изменением альбедо поверхности, более быстрым разрушением снежного покрова и нагревом поверхности в зоне южной лесотундры, что ведет в том числе к более раннему началу вегетационного периода, а также к более высоким значениям температуры в первом полугодии.

Отсутствие различий в годовом ходе минимальной температуры между северной и южной лесотундрами во втором полугодии может быть связано с неравномерным приходом солнечной радиации в течение суток и максимальным нагревом поверхности в полуденные часы. В ночные часы в июле–августе происходит радиационное выхолаживание поверхности, что ведет к уменьшению различий по минимальной температуре между северной и южной лесотундрами. Зона южной лесотундры получает большое количество солнечной энергии в дневные часы, что обуславливает различия в динамике максимальной температуры в течение года.

Для формирования морозобойных повреждений в ранней древесине важным фактором являются именно значения минимальной температуры и условия, способствующие понижению температуры до 0°C . В первой половине вегетационного сезона подобное понижение температуры происходит в результате адвекции арктических холодных масс [38].

Несмотря на то, что для формирования морозобойных повреждений важна высокая скорость камбиальной активности и роста растяжением в течение вегетационного периода [18, 19, 34, 39], ширина годичного кольца в годы, когда формируются морозобойные повреждения, не отличается от средних значений. Более того, в годичных кольцах лиственницы, произрастающей в северной лесотундре и формирующей широкие кольца (шире, чем у лиственницы из южной лесотундры на соответствующей долготе), морозобойные повреждения колец не были выявлены. Ранее также было показано, что у чувствительных к заморозкам видов годичный прирост после повреждения поздними весенними заморозками уменьшается незначительно [40].

Более существенным фактором, чем ширина кольца и скорость роста, способствующим формированию морозобойных повреждений в ранней древесине, представляется раннее начало вегетационного периода в южной лесотундре по сравнению с северной. Заморозки, обусловленные адвекцией холодного воздуха в конце весны–начале лета, могут быть зафиксированы в годичном кольце, если камбиальная активность началась [19, 41]. Вероятно, в северной лесотундре камбиальная активность еще не начинается, когда поздневесенние адвективные вторжения холодного воздуха прекращаются. Поэтому морозобойные повреждения в ранней древесине у лиственницы из северной лесотундры формируются редко.

В течение вегетации в годы с заморозками в южной лесотундре июнь и июль оказались в среднем теплее по сравнению с северной лесотундрой и годами без заморозков, несмотря на наличие в

эти месяцы дней с температурой около 0°C . Таким образом, для дней с заморозками характерна не только большая суточная амплитуда температуры, но и амплитуда средних значений минимальной температуры в течение июня или июля. Амплитуда месячной максимальной и минимальной температур не влияет на формирование морозобойных повреждений.

Во второй половине вегетационного периода формирование морозобойных повреждений в зоне поздней древесины годичного кольца происходит под влиянием радиационных заморозков вследствие ночного выхолаживания поверхности. Большинство заморозков радиационного типа начинается при отсутствии ветра и облачности в период с 2 до 5 ч утра, заканчивается в период с 5 до 7 ч утра [39, 42]. Очень часто температура воздуха остается положительной, а в местах понижения рельефа и горных долинах происходит застой холодного воздуха, достигающий 0°C и ниже [19, 24, 39, 43]. Так как во второй половине года, начиная с июля, различий в минимальной температуре между северной и южной лесотундрами не выявлено, следовательно, можно предположить, что радиационные заморозки во время вегетации, ведущие к формированию морозобойных повреждений, имеют место в обеих зонах. Это подтверждает наличие повреждений в поздней древесине у лиственницы, произрастающей в северной и южной лесотундрах в восточной части профиля.

В зоне северной лесотундры важны температурные микроусловия произрастания лиственницы. Для формирования морозобойных повреждений критичным, по-видимому, будет отсутствие скопления и застоя холодного воздуха, характерного для замкнутых котловин, отсутствие стока холодного воздуха с горных склонов. В условиях скопления и застоя холодного воздуха деревья, скорее всего, не будут произрастать в северной лесотундре, так как эти условия становятся экстремальными для их выживания. Произрастание деревьев в северной лесотундре возможно в относительно благоприятных микроклиматических условиях, на более прогреваемых ветрообдуваемых местообитаниях. В таких условиях деревья получают больше тепла, а холодный воздух меньше застаивается. Деревья защищены от поздних весенних заморозков более поздним началом камбиальной активности, а от ранних осенних — избеганием мест с высокой вероятностью наступления радиационных заморозков.

Изменения климата в последние десятилетия ведут к уменьшению частоты заморозков в средних широтах или смещению их на более ранние сроки [42]. Однако в высоких широтах заморозки как агрометеорологическое явление станут более распространенными [1, 19, 31].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В Сибирской Субарктике формирование морозобойных повреждений в ранней и поздней древесине наблюдается в зоне южной лесотундры. В северной лесотундре морозобойные повреждения в ранней древесине формируются редко, чаще в поздней древесине. Формирование морозобойных повреждений в ранней древесине связано с более ранним началом вегетации в южной лесотундре по сравнению с северной. Кроме раннего начала вегетации, значения минимальной температуры июня и июля в среднем выше в годы с повреждениями, формирующимися в ранней древесине. Формирование повреждений в поздней древесине связано с радиационным выхолаживанием и не имеет выраженных различий в минимальной месячной температуре между северной и южной лесотундрами.

Работа выполнена при частичной поддержке грантов РФФИ (№ 20-05-00569а) и РНФ (№ 21-14-00330), частичной в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН (№ АААА-А19-119031890086-0).

Автор выражает благодарность Л.И. Агафонову, В.В. Кукарских, С.Г. Шиятову и В.С. Мазепе за помощь в сборе образцов и подтверждает отсутствие конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. ACIA Assessment A.C.I. Impacts of a warming Arctic-Arctic climate impact assessment. IWAA, 2004. 144 p.
2. IPCC-2012 SREX: Managing the Risks of Extreme Events and Disasters to Advance Climate Change Adaptation. A Special Report of Working Groups I and II of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: University Press, 2012. P. 1–19.
3. IPCC, 2014: Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 2015. 151 p.
4. Fritts H. Tree rings and climate. Elsevier, 2012. 582 p.
5. Schweingruber F.H. Tree rings: basics and applications of dendrochronology. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2012. 276 p.
6. Hantemirov R.M., Gorlanova L.A., Shiyatov S.G. Pathological tree-ring structures in Siberian juniper (*Juniperus sibirica* Burstd.) and their use for reconstructing extreme climatic events // Russ. J. of Ecology. 2000. V. 31. № 3. P. 167–173. <https://doi.org/10.1007/BF02762816>
7. Wimmer R. Wood anatomical features in tree-rings as indicators of environmental change // Dendrochronologia. 2002. V. 20. № 1–2. P. 21–36. <https://doi.org/10.1078/1125-7865-00005>
8. Hantemirov R.M., Gorlanova L.A., Shiyatov S.G. Extreme temperature events in summer in northwest Siberia since AD 742 inferred from tree rings // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2004. V. 209. № 1–4. P. 155–164. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2003.12.023>
9. Хантемиров Р.М., Горланова Л.А., Сурков А.Ю., Шиятов С.Г. Экстремальные климатические события на Ямале за последние 4100 лет по дендрохронологическим данным // Изв. РАН. Серия географич. 2011. № 2. С. 89–102.
10. Bräuning A., De Ridder M., Zafirov N. et al. Tree-ring features: indicators of extreme event impacts // IAWA Journal. 2016. V. 37. № 2. P. 206–231. <https://doi.org/10.1163/22941932-20160131>
11. Barinov V.V., Myglan V.S., Nazarov A.N. et al. Extreme climatic events in the Altai Republic according to dendrochronological data // Biology Bulletin. 2016. V. 43. № 2. P. 152–161. <https://doi.org/10.1134/S1062359016020023>
12. Баринов В.В., Мыглан В.С., Тайник А.В. Экстремальные климатические события в Центральном Алтае за последние 1500 лет по данным древесно-кольцевой хронологии Jelo // Изв. РАН. Серия географич. 2017. № 1. С. 91–102.
13. Hartig R. Doppelringe als Folge von Spätfrost // Forstl. Naturw. Ztschr. Jahrg. 1895. Bd 4. Ht 1. S. 1–8.
14. Rhoads A.S. The formation and pathological anatomy of frost rings in conifers injured by late frosts // US Department of Agriculture. 1923. №. 1131. 16 p.
15. Glerum C., Farrar J.L. Frost ring formation in the stems of some coniferous species // Canadian J. of Botany. 1966. V. 44. № 7. P. 879–886.
16. Gurskaya M.A., Shiyatov S.G. Formation of two xylem frost injuries in one annual ring in Siberian spruce under conditions of Western Siberian forest-tundra // Russ. J. of Ecology. 2002. V. 33. № 2. P. 73–79. <https://doi.org/10.1023/A:1014442705845>
17. Payette S., Delwaide A., Simard M. Frost-ring chronologies as dendroclimatic proxies of boreal environments // Geophysical Research Letters. 2010. V. 37. № 2. L02711. <https://doi.org/10.1029/2009GL041849>
18. Day W.R., Peace T.R. The influence of certain accessory factors on frost injury to forest trees // Forestry: An International Journal of Forest Research. 1937. V. 11. № 1. P. 13–29.
19. Gurskaya M.A. Temperature conditions of the formation of frost damages in conifer trees in the high latitudes of Western Siberia // Biology Bulletin. 2014. V. 41. № 2. P. 187–196. <https://doi.org/10.1134/S1062359014020022>
20. Barbosa A.C., Stahle D.W., Burnette D.J. et al. Meteorological factors associated with frost rings in Rocky Mountain Bristlecone Pine at Mt. Goliath, Colorado // Tree-Ring Research. 2019. V. 75. № 2. P. 101–115. <https://doi.org/10.3959/1536-1098-75.2.101>
21. LaMarche V.C., Hirschboeck K.K. Frost rings in trees as records of major volcanic eruptions // Nature. 1984. V. 307. № 5947. P. 121–126.
22. D'Arrigo R., Frank D., Jacoby G., Pederson N. Spatial response to major volcanic events in or about AD 536, 934 and 1258: frost rings and other dendrochronological evidence from Mongolia and northern Siberia: comment on RB Stothers, 'Volcanic dry fogs, climate

- cooling, and plague pandemics in Europe and the Middle East' (Climatic Change, 42, 1999) // Climatic Change. 2001. V. 49. № 1–2. P. 239–246.
23. *Sigl M., Winstrup M., McConnell J. R.* et al. Timing and climate forcing of volcanic eruptions for the past 2500 years // *Nature*. 2015. V. 523. № 7562. P. 543–549.
 24. *Brunstein F.C.* Climatic significance of the bristlecone pine latewood frost-ring record at Almagre Mountain, Colorado, USA // *Arctic and Alpine Research*. 1996. V. 28. № 1. P. 65–76.
<https://doi.org/10.1080/00040851.1996.12003149>
 25. *Gurskaya M.A., Shiyatov S.G.* Distribution of frost injuries in the wood of conifers // *Russ. J. of Ecology*. 2006. V. 37. № 1. P. 7–12.
<https://doi.org/10.1134/S1067413606010024>
 26. *Мильков Ф.Н.* Природные зоны СССР. М.: Мысль, 1977. 296 с.
 27. Интернет ресурс www.meteo.ru.
 28. Интернет ресурс <http://climexp.knmi.nl>.
 29. *Rinn F.* TSAP Time Series Analysis and Presentation. Version 3.0. Reference Manual. Heidelberg, Germany: Frank Rinn Distribution, 1996. 246 p.
 30. *Holmes R.L.* Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement // *Tree-Ring Bulletin*. 1983. № 43. P. 69–78.
 31. *Гурская М.А.* Формирование морозобойных повреждений у хвойных деревьев в различные климатические периоды на Полярном Урале // *Изв. РАН. Серия географич.* 2018. № 6. С. 70–80.
 32. *Rossi S., Deslauriers A., Gričar J.* et al. Critical temperatures for xylogenesis in conifers of cold climates // *Global Ecology and Biogeography*. 2008. V. 17. № 6. P. 696–707.
<https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00417.x>
 33. *Ваганов Е.А., Шиятов С.Г., Мазена В.С.* Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике. Новосибирск: Наука, 1996. 246 с.
 34. *Stöckli V.B.* Tree rings as indicators of ecological processes: the influence of competition, frost, and water stress on tree growth, size, and survival. Basel, 1996. 90 p.
 35. *Marquis B., Bergeron Y., Simard M., Tremblay F.* Growing-season frost is a better predictor of tree growth than mean annual temperature in boreal mixed wood forest plantations // *Global Change Biology*. 2020. V. 26. № 11. P. 6537–6554.
<https://doi.org/10.1111/gcb.15327>
 36. *Будыко М.И.* Климат и жизнь. Л.: Гидрометеиздат, 1981. 400 с.
 37. *Исаченко А.Г.* Ландшафтоведение и физико-географическое районирование. М.: Высшая школа, 1991. 366 с.
 38. *Чудновский А.Ф.* Заморозки. Л.: Гидрометеиздат, 1949. 124 с.
 39. *Нилов В.Н., Чертовской В.Г.* О действии заморозков на подрост ели // *Экология*. 1975. № 4. С. 47–52.
 40. *Dittmar C., Fricke W., Elling W.* Impact of late frost events on radial growth of common beech (*Fagus sylvatica* L.) in Southern Germany // *European J. of Forest Research*. 2006. V. 125. P. 249–259.
<https://doi.org/10.1007/s10342-005-0098-y>
 41. *Kidd K.R., Copenheaver C.A., Zink-Sharp A.* Frequency and factors of earlywood frost ring formation in jack pine (*Pinus banksiana*) across northern lower Michigan // *Ecoscience*. 2014. V. 21. № 2. P. 157–167.
<https://doi.org/10.2980/21-2-3708>
 42. *Кононенко О.В.* Особенности возникновения заморозков радиационного типа по территории Ленинградской области // *Агрофизика*. 2015. № 4. С. 31.
 43. *Гольцберг И.А.* Агроклиматическая характеристика заморозков в СССР и методы борьбы с ними. Л.: Гидрометеиздат, 1961. 198 с.