

УДК 631.524:582.475.4:631.524.82:631.524.01

ЗАКОНОМЕРНОСТИ РОСТА ФОРМ СОСНЫ (*PINUS SYLVESTRIS* L.) С РАЗНОЙ ФОРМОЙ АПОФИЗА СЕМЕННЫХ ЧЕШУЙ НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2016 Е.А. Пинаевская, С.Н. Тарханов

Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики РАН,
г. Архангельск

Статья поступила в редакцию 09.05.2016

Проведена сравнительная оценка основных морфометрических показателей деревьев и выявлены хронологические закономерности радиального прироста у форм сосны (*Pinus sylvestris* L.), выделенных по типу апофиза семенных чешуй шишек, в сосняках кустарничково-сфагновых в низовье р. Мезень. Проанализирована временная динамика радиального прироста у этих форм. Установлено, что выборка деревьев в 130-140-летнем возрасте с «выпуклой» формой апофиза семенных чешуй (*f. gibba* Christ) существенно (на 11%) превосходит по высоте ствола деревья с «плоской» формой апофиза (*f. plana* Christ).

Ключевые слова: сосна, «выпуклый» и «плоский» тип апофиза, морфометрические показатели, радиальный прирост, увлажнение почвы, притундровая популяция

Вводная часть и новизна. Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) в разных частях ареала и особенно на Севере неоднородна по морфологическим и физиолого-биохимическим характеристикам. Большое значение имеет изучение роста разных форм этого основного лесообразующего вида в экстремальных условиях на северной границе ареала. Именно здесь сосредоточен наиболее ценный генофонд лесов, определяемый запасом накопленной изменчивости краевых популяций [3]. Леса севера Европейской части России – эволюционно самые молодые, что также обуславливает ценность изучения их формового разнообразия в связи с появлением модификационных фенотипов и генотипов. Высокая наследственная изменчивость сосны по характеру роста и развития – общебиологическая закономерность. В настоящей работе будут рассмотрены новые аспекты роста сосны в связи с ее формовым разнообразием.

Цель исследований: выявить особенности роста у сосны, различающейся формой апофиза семенных чешуй, в экстремальных условиях на северной границе ее ареала.

Методика исследования. Исследования проведены в притундровой популяции в низовье р. Мезень в кустарничково-сфагновых сосняках на болотных верховых торфяных почвах. У деревьев в возрасте 130-140 лет определены морфометрические показатели: высота и диаметр ствола на высоте 1,3 м, годичный радиальный прирост, абсолютная протяженность и диаметр кроны, высота прикрепления первой живой ветви у форм, выделенных по типу апофиза семенных чешуй шишек (*f. gibba* Christ – «выпуклый»; *f. plana* Christ – «плоский») [7]. Объем выборки на пробных площадях составил 32 дерева каждой формы. Для изучения изменчивости радиального прироста сосны был проведен отбор кернов древесины ствола. Измерения ширины годичных слоев проводили методом световой микроскопии с помощью окуляр-микрометра с точностью $\pm 0,05$ мм [11]. По средним значениям радиального прироста разных форм выстраивались дендрохронологические

ряды. Выявление закономерностей во временных рядах радиального прироста осуществляли методом скользящего осреднения [2]. Для количественной характеристики колебаний прироста и оценки силы стресса применяли различные коэффициенты и индексы [5, 10, 12]. Синхронизацию рядов осуществляли посредством автокорреляции, а перекрестную датировку – с использованием указательных дат. Уровни изменчивости оценивали по шкале С.А. Мамаева [4]. При сравнении одноименных признаков использовали критерии *t*-Стьюдента и *F*-Фишера. Данные по температуре воздуха получены по данным метеостанции Мезень, находящиеся в открытом доступе на сайтах: Северо-Евразийского климатического центра, Гисметео [13, 14].

Экспериментальная часть, анализ, обобщение и разъяснение полученных данных. Изучение формовой структуры притундровой популяции сосны в низовье р. Мезень в сосняках сфагновой группы по типу апофиза семенных чешуй показало доминирование по численности деревьев с «выпуклым» типом (70%) по сравнению с «плоским» (30%). Морфоструктура выборок деревьев с разной формой апофиза характеризуется кривыми распределения частот признаков (рис. 1).

Мода распределения численностей в выборке с «плоской» формой апофиза семенных чешуй по высоте ствола смещена влево относительно моды для выборки с «выпуклым» типом апофиза. Следовательно, в выборке с «плоским» типом апофиза чаще встречаются деревья с меньшей высотой по сравнению с выборкой деревьев с «выпуклым» апофизом. Как известно [1], для деревьев, близких по возрасту, распределение по размерам ствола обычно характеризуется кривой нормального распределения, имеющей асимметрию. Она отражает общее свойство размерных показателей, характеризующих величину того или иного органа растения. В основном эти закономерности также присущи изменчивости морфометрических показателей деревьев сосны в пределах их выборок с разным типом апофиза семенных чешуй. Для частот распределения деревьев с «плоским» типом апофиза по диаметру ствола характерны положительная (левая) асимметрия ($A=1,0$) и эксцесс ($E=1,4$), что свидетельствует о большей частоте встречаемости у этой формы деревьев с диаметром

Пинаевская Екатерина Александровна, младший научный сотрудник. E-mail: aviatorov8@mail.ru
Тарханов Сергей Николаевич, доктор биологических наук, заведующий лабораторией экологии популяций и сообществ. E-mail: tarkse@yandex.ru

ствола ниже его средней величины. Различия между модами распределения деревьев форм с «плоским» и «выпуклым» типами апофиза по диаметру ствола не существенны. Для выборок деревьев с «выпуклой» формой апофиза характерны кривые распределения частот с явно выраженными левой асимметрией ($A=1,2$) и положительной величиной эксцесса ($E=2,1$) в отношении такого показателя как высота до первой живой ветви. Для формы с «плоским» типом апофиза распределение численностей этого показателя дифференцируется на две группы (двухвершинная кривая).

Большая часть деревьев имеет низкоопущенную крону, а меньшая – высокоподнятую (для данных условий) крону. Величина моды распределения частот деревьев с «плоской» формой апофиза по протяженности (длине) кроны смещена влево по отношению к моде для выборки с «выпуклым» типом апофиза, что свидетельствует о большей встречаемости у последней деревьев с более протяженной кроной (в абсолютном выражении). Однако по диаметру кроны различия мод распределения частот в выборках деревьев этих форм не существенны.

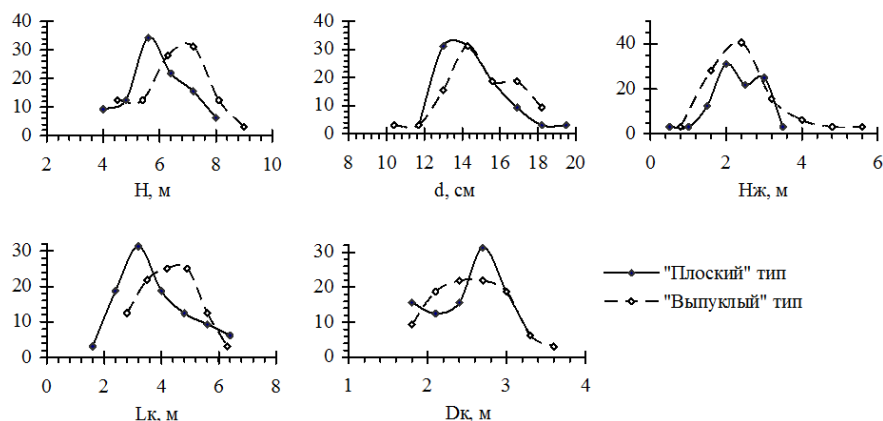


Рис. 1. Вариационные кривые распределения (частота встречаемости, %) морфометрических показателей сосны с разным типом апофиза семенных чешуй: Н – высота дерева, d – диаметр ствола на высоте 1,3 м, Нж – высота до первой живой ветви, Lк – протяженность кроны, Дк – диаметр кроны

Итак, форме с «плоским» типом апофиза семенных чешуй более присуще наличие деревьев с меньшей по сравнению со средней величиной диаметром ствола. Для формы с «выпуклым» типом апофиза более характерны деревья с низкоопущенной кроной (по сравнению со средней по выборке величиной). Если сравнивать эти формы, то в выборках последней больше представлены деревья с большей высотой ствола и протяженностью кроны. Различия средних величин высоты ствола достоверны при критических значениях t -критерия ($t=2,16$; $t_{0,05}=2,04$) (рис. 2). Влияние фактора «форма» на изменчивость высоты ствола доказано методом однофакторного дисперсионного анализа ($F=4,65$; $F_{0,05}=4,00$; $p=0,04$).

В выборке деревьев с «плоской» формой апофиза уровни индивидуальной изменчивости таких параметров как протяженность кроны ($C.V.=34\%$) и высоты до первой живой ветви ($C.V.=31\%$) высокие. В выборке деревьев с «выпуклой» формой апофиза индивидуальная вариабельность протяженности кроны меньше ($C.V.=23\%$), а высоты до первой живой ветви – больше ($C.V.=44\%$; $F=2,27$; $F_{0,05}=1,8$). Уровни индивидуальной изменчивости других морфометрических показателей у этих форм близки. Размеры ствола и диаметр кроны характеризуются средним уровнем изменчивости ($C.V.=12-20\%$). Достоверные различия дисперсий их вариационных рядов на принятых уровнях значимости отсутствуют (F -критерий, $p > 0,05$).

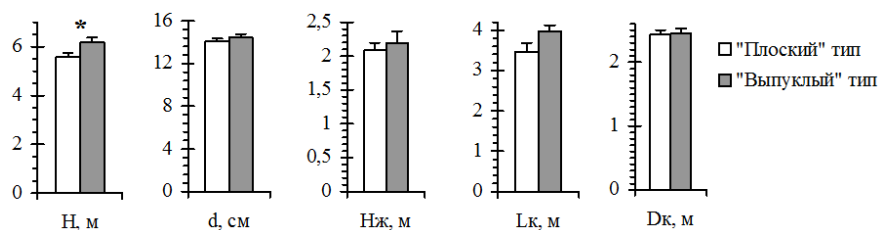


Рис. 2. Морфометрические показатели (среднее значение с ошибкой) сосны с разным типом апофиза семенных чешуй: Н – высота дерева, d – диаметр ствола на высоте 1,3 м, Нж – высота до первой живой ветви, Lк – протяженность кроны, Дк – диаметр кроны; * различия достоверны ($p \leq 0,05$)

Если рассматривать хронологическую изменчивость показателей роста у деревьев этих форм, то можно отметить следующие особенности. Во временных рядах в отдельные периоды наблюдается доминирование по величине радиального прироста у сосны с «выпуклым» типом апофиза семенных чешуй шишек (рис. 3). В возрасте 30–60 лет, в период с 1910 по 1939 гг. средний годичный прирост у сосны с «выпуклым»

типом апофиза ($0,21 \pm 0,01$ мм) больше по сравнению с формой с «плоским» типом ($0,16 \pm 0,01$ мм). Эти различия достоверны (t -критерий, $p < 0,001$). В возрасте 120–130 лет также уставлено преимущество по средней величине радиального прироста у сосны с «выпуклым» типом апофиза ($0,16 \pm 0,01$ мм) по сравнению с формой с «плоским» типом ($0,14 \pm 0,01$ мм). Данные различия достоверны (t -критерий, $p < 0,05$). Ранее нами установлено

существенное преимущество в росте молодых и средневозрастных деревьев с «выпуклым» типом апофиза по сравнению с формой с «плоским» типом в более южной популяции сосны в низовье Северной Двины [6, 9]. Коэффициенты вариации ширины годичного слоя (в пределах кольцевой хронологии индивидуального

дерева) характеризуются очень высоким уровнем ($C.V.=45-49\%$). В пределах выборок деревьев с различным типом апофиза индивидуальная изменчивость этого признака несколько ниже и соответствует высокому уровню ($C.V.=38\%$ – «выпуклый» тип и $C.V.=40\%$ – «плоский» тип).

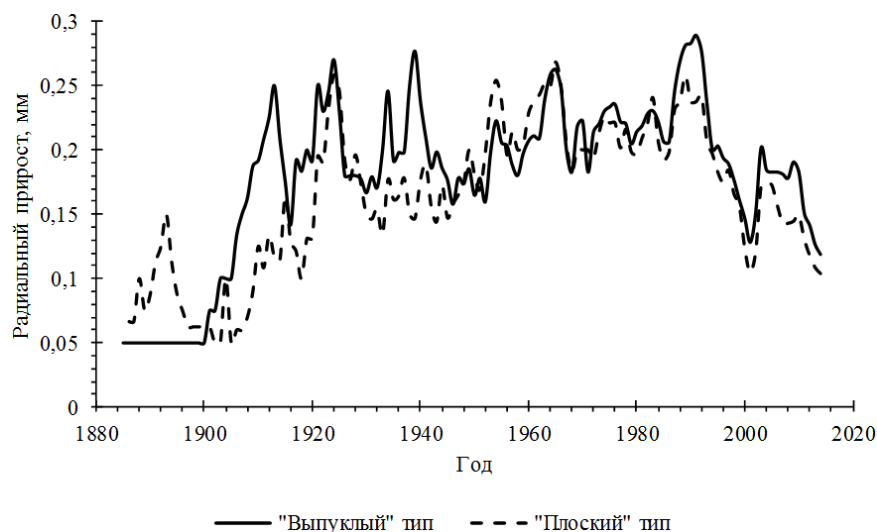


Рис. 3. Хронологическая динамика средних значений радиального прироста форм сосны с разным типом апофиза семенных чешуй

Графики динамики средних значений радиального прироста позволяют получить общее представление об интервале его изменчивости. Для форм притундровой популяции сосны на границе ареала максимумы этого показателя приходятся на 1924, 1949, 1954, 1965, 1970, 1974, 1983, 1989, 2003 гг., а минимумы – на 1968, 1985, 2001 гг. Совпадения в «экстремальных» значениях прироста показывают сходство в реакциях разных форм на изменения климатических условий, а именно, температуры воздуха (рис. 4). Если рассматривать период 1961–2013 гг., то можно отметить снижение радиального прироста в 1985 и 2001 гг., что обусловлено понижением температуры воздуха, и увеличение радиального прироста в 1970, 1979, 1983, 1989,

2003 гг., которое вызвано ее повышением.

Показатель чувствительности деревьев сосны к воздействию факторов среды в экстремальных условиях на северной границе ее ареала у форм, выделенных по типу апофиза семенных чешуй шишек имеет близкие значения (48–54%). Ранее нами были установлены невысокие показатели чувствительности к воздействию внешних факторов у разных форм для более южной популяции сосны в условиях избыточного увлажнения почв в низовье Северной Двины [8]. Можно предполагать, что с продвижением на север, в условиях избыточного увлажнения почв притундровых лесов деревья сосны разных форм проявляют большую чувствительность к внешним факторам.

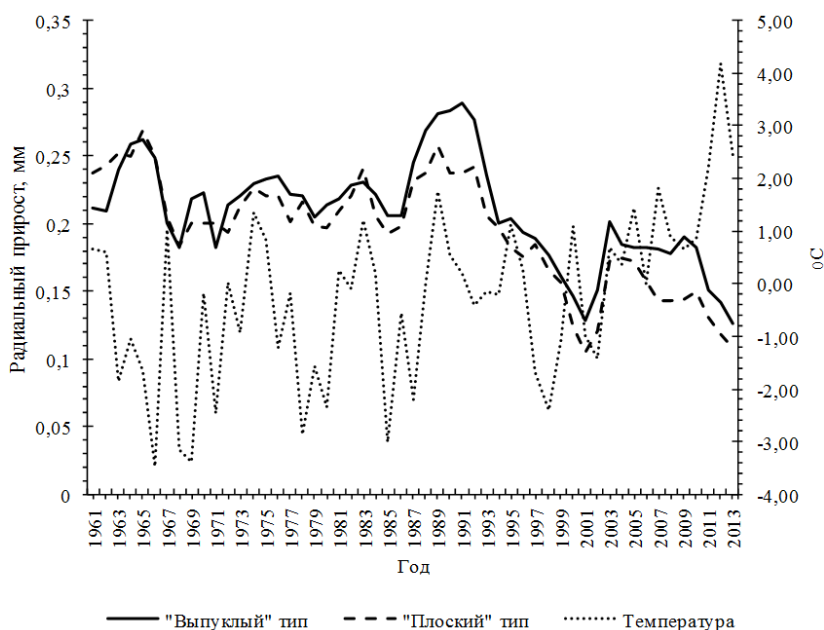


Рис. 4. Динамика радиального прироста форм сосны с разным типом апофиза семенных чешуй и температуры воздуха

Индексы прироста устраняют возрастные различия в темпах роста деревьев, а их близкие значения указывают на сходство в реакции разных форм на условия внешней среды. Максимальные и минимальные значения индексов прироста у этих форм близки (98-103% – для «выпуклого» типа, 99-102% – для «плоского»). В целом, амплитуда индексов прироста разных форм высокая, а в колебаниях индексов прироста

наблюдается довольно синхронное распределение (рис. 5). Ранее нами было установлено сходство и общий характер распределения индексов прироста у форм с разным цветом пыльников в более южной популяции сосны в низовье Северной Двины [8]. Таким образом, реакции разных форм сосны на действие внешних факторов в экстремальных условиях сходны.

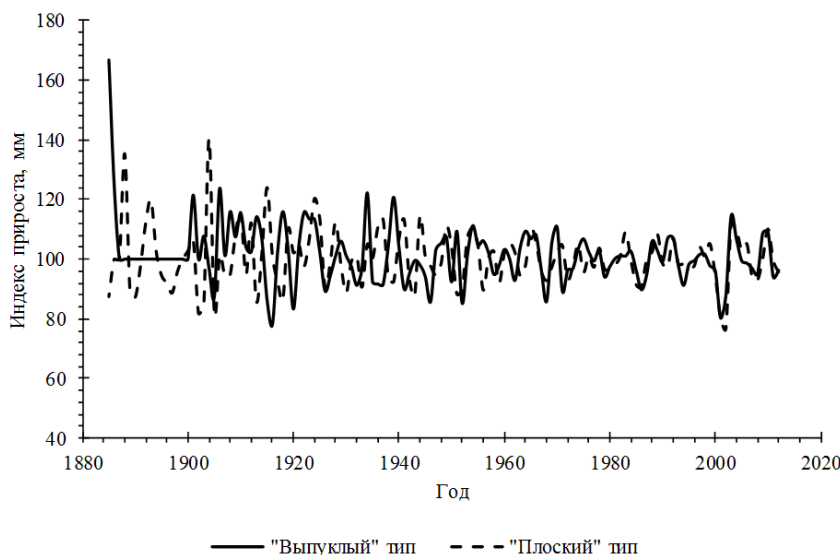


Рис. 5. Временная динамика средних значений индексов годичного прироста форм сосны с разным типом апофиза семенных чешуй

Выводы: в притундровой популяции сосны (*Pinus sylvestris* L.) низовья р. Мезень по численности доминирует (70%) форма с «выпуклым» типом апофиза семенных чешуй шишек. Кривые распределения частот морфометрических параметров ствола и кроны в выборках деревьев с разной формой апофиза семенных чешуй несколько различаются: величиной моды (высота ствола и протяженность кроны), асимметрией (диаметр ствола и кроны, высота до первой живой ветви), величиной эксцесса (диаметр ствола и кроны, протяженность кроны и высота поднятия первой живой ветви). Высота ствола в выборке деревьев 130-140-летнего возраста с «выпуклым» типом апофиза на 11% превосходит сосну с «плоским» типом апофиза. В молодом и среднем возрасте преимущество в росте наблюдается у формы с «выпуклым» типом апофиза, а в более старшем возрасте величина радиального прироста обеих форм выравнивается, что указывает на разные типы роста. Уровень изменчивости радиального прироста в пределах кольцевой хронологии отдельного дерева очень высокий ($C.V. > 40\%$), а индивидуальной вариабельности (между деревьями) – высокий ($C.V. \leq 40\%$). Выявлены совпадения в «экстремумах прироста» у обеих форм, что указывает на сходство их реакций на действие внешних факторов. Деревья разных форм сосны характеризуются высокой чувствительностью к экстремальным условиям на северной границе ареала. Довольно синхронное распределение индексов прироста также свидетельствует об общности их реакций на влияние внешней среды. В экстремальных условиях на севере ареала наследственно-обусловленный потенциал более интенсивного роста сосны с «выпуклой» формой апофиза в большей мере реализуется в молодом и среднем возрасте (до 60 лет).

Работа выполнена в рамках Комплексной программы фундаментальных исследований УрО РАН проект № 15-12-5-24

«Видовое и популяционное разнообразие притундровых сообществ таежной зоны Европейского Севера России»

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ:

1. Ануцин, Н.П. Лесная таксация. 5-е изд. – М.: Лесная промышленность, 1982. 552 с.
2. Битвинский, Т.Т. Дендроклиматические исследования. – Л.: Гидрометеиздат, 1974. 172 с.
3. Гертх, М. Генетическая ценность местной сосны обыкновенной // Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений: Матер. Межд. симпоз. (25-30 сент. 1989 г., Воронеж). – М., 1989. С. 24-28.
4. Мамаев, С.А. Уровни изменчивости анатомо-морфологических признаков сосны / Ботанич. исслед. на Урале // Зап. Свердловск. отд-я Всес. бот. общ-ва. Вып. 5. – Свердловск, 1970. С. 58-67.
5. Матвеев, С.М. Методика дендрохронологического анализа. – Воронеж, 1999. 31 с.
6. Пинаевская, Е.А. Особенности роста сосны обыкновенной с разной формой апофиза семенных чешуй шишек на избыточно-увлажненных почвах северной тайги Европейской части России // Актуальные проблемы экологии: Мат-лы X междунар. науч.-практ. конф. (1-3 окт. 2014 г.). – Гродно, 2014. С. 34-36.
7. Правдин, Л.Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. – М.: Наука, 1964. 172 с.
8. Тарханов, С.Н. Радиальный прирост желтопыльничковой и краснопыльничковой форм сосны (*Pinus sylvestris* L.) в условиях избыточного увлажнения почв северной тайги / С.Н. Тарханов, Е.А. Пинаевская // Известия Самарского научного центра РАН. 2015. Т. 17. № 6. С. 253-257.
9. Тарханов, С.Н. Морфоструктурные особенности и изменчивость биохимических признаков форм *Pinus sylvestris* L. (Pinaceae) в условиях избыточного увлажнения почв северной тайги / С.Н. Тарханов, Е.А. Пинаевская, Ю.Е. Аншукова // Растительные ресурсы. 2014. Вып. 4. С. 63-74.
10. Шиятов, С.Г. Дендрохронология верхней границы леса на Урале. – М.: Наука, 1986. 136 с.

11. Cook, E.R. A time series analysis approach to tree-ring standardization. – University of Arizona, Tucson, 1985. 171 p.
12. Fritts, H.S. Tree rings and climate. – London, N.Y.; San Francisco: Acad. Press. (Tree-rings), 1976. 567 p.
13. Северо-Евразийский климатический центр [Электронный ресурс] / Режим доступа: <http://eakc.meteoinfo.ru>, свободный. Загл. с экрана.
14. Гисметео [Электронный ресурс] / Режим доступа: <http://www.gismeteo.ru>, свободный. Загл. с экрана.

GROWTH REGULARITIES OF *PINUS SYLVESTRIS* L. WITH DIFFERENT FORMS OF SEED SCALES APOPHYSIS ON THE AREAL NORTHERN BORDER OF EUROPEAN RUSSIA

© 2016 E.A. Pinaevskaya, S.N. Tarkhanov

Federal Research Center for Complex Arctic Research, Arkhangelsk

A comparative evaluation of the main morphometric parameters of trees are made and there were revealed the chronological regularities of radial growth of *Pinus sylvestris* L. forms, selected according to the type of seed scales apophysis cones in pine shrub-sphagnum in the lower reaches of Mezen river. It was analyzed the temporal dynamics of radial growth of these forms. It was found that the sample of 130-140-year-old trees with a «convex» shape apophysis seed scales (*f. gibba* Christ) significantly (by 11%) exceed the height of a tree trunk with a «flat» form of the apophysis seed scales (*f. plana* Christ.) is superior to the height of a tree trunk with a «flat» form of the apophysis (*f. plana* Christ.).

Key words: *Pinus sylvestris* L., «convex» and «flat» type of apophysis, morphometric parameters, radial growth, soils humidification, tundra population