

ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАДИАЛЬНОГО ПРИРОСТА ФОРМ СОСНЫ (*PINUS SYLVESTRIS* L.) С РАЗНЫМ ТИПОМ АПОФИЗА СЕМЕННЫХ ЧЕШУЙ

Е.А. ПИНАЕВСКАЯ, асп., м.н.с. ИЭПС УрО РАН⁽¹⁾,

С.Н. ТАРХАНОВ, зав. лабораторией экологии популяций и сообществ ИЭПС УрО РАН,
д-р биол. наук⁽¹⁾

aviatorov8@mail.ru; tarkse@yandex.ru

⁽¹⁾ Институт экологических проблем Севера УрО РАН
163000, г. Архангельск, наб. Северной Двины, д. 23

Изучена изменчивость радиального прироста форм сосны с разным типом апофиза семенных чешуй шишек в условиях постоянного избыточного увлажнения почв северной тайги. Для дендрохронологического анализа использовались керны древесины форм сосны с разным типом апофиза семенных чешуй шишек, отобранные в северотаежных кустарничково-сфагновых сосняках на болотных верховых торфяных почвах в устье Северной Двины. Доля деревьев с «выпуклым» типом апофиза в сосняках сфагновой группы типов леса в северной тайге бассейна Северной Двины может достигать 90 %, с «плоским» типом – 20 %. Установлено, что большей величиной радиального прироста характеризуется сосна с «выпуклым» типом апофиза по сравнению с формой с «плоским» типом. Хронологическая изменчивость радиального прироста деревьев разных форм сосны характеризуется очень высоким уровнем. Динамика средних значений радиального годовичного прироста для форм, выделенных по типу апофиза семенных чешуй шишек, аппроксимируется полиномиальной кривой шестого порядка с довольно высокой достоверностью. Выявлены экстремумы прироста для сосны с «выпуклым» типом апофиза и «плоским» типом. Морфологические формы характеризуются высокой амплитудой и довольно синхронным распределением индексов прироста. Выявлено несколько типов возрастных кривых годовичного прироста в динамике ширины годовичных слоев у рассматриваемых форм сосны. По чувствительности к общему воздействию факторов дерева дискретных форм сосны существенно не различаются. В исследованиях древесно-кольцевых хронологий прослеживается цикличность, близкая к 11-летнему солнечному циклу. Выявлены циклы с малой периодичностью и 22-летний магнитный цикл.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, форма, апофиз семенных чешуй шишек, радиальный прирост, избыточное увлажнение почв, северная тайга.

Закономерности изменчивости организмов интенсивно исследуются биологами разных специальностей, поскольку именно они определяют микроэволюционные преобразования популяций, эффективность селекции хозяйственно ценных видов, возможности адаптации в меняющихся условиях среды. Выявляя специфику морфологических и иных реакций на сходные условия у представителей разных внутривидовых форм, можно установить не только сам факт необратимой специфики данных форм, но и направление микроэволюционных преобразований. Последнее обстоятельство тесно связано с проблемой устойчивости надорганизменных систем (популяций, экосистем) к воздействию экстремальных факторов, что приобретает в настоящее время особую актуальность. В популяциях сосны (*Pinus sylvestris* L.) выделяются деревья с различными морфоструктурными показателями,

однако сведения об их сравнительных характеристиках в экстремальных условиях на Севере недостаточны [1]. Долговременный анализ морфоструктуры годовичных колец древесины в настоящее время широко используется в прикладных целях. Величина текущего прироста деревьев по диаметру ствола суммирует воздействие климатических, эдафических, ценотических и других факторов внешней среды [2, 3].

Наиболее надежными морфологическими маркерами наследственных форм у древесных являются признаки генеративных органов. Они характеризуются низкими уровнями экологической и географической изменчивости, стабильны во всех метамерах кроны деревьев и во времени. Считается, что в этом случае в процессе онтогенеза признак независим по отношению к формирующим его условиям, а развитие его определяется преимущественно генотипом особи. В чис-

ле прочих у сосны к ним можно отнести такие дискретные вариации морфологических признаков, как, например, окраску мужских и женских стробилов, тип развития апофиза семенных чешуй шишек и некоторые другие [1]. Согласно нашим данным [1], доля деревьев с «выпуклым» типом апофиза в сосняках сфагновой группы типов леса в северной тайге бассейна Северной Двины может достигать 90 %, с «плоским» типом – 20 %, а с «крючковатым» (*f. reflexa* Heer.) составляет менее 10 % или такой тип совсем отсутствует.

Цель данной работы – изучение изменчивости радиального прироста форм сосны обыкновенной, выделенных по типу апофиза семенных чешуй шишек, в условиях избыточного увлажнения почв северной тайги.

Объекты и методика

Исследования проведены в северотаежных кустарничково-сфагновых сосняках на болотных верховых торфяных почвах в устье Северной Двины (северная тайга) на двух постоянных пробных площадях, заложенных стандартными методами (ОСТ 56-69-83) [4]. Для изучения радиального прироста сосны был проведен отбор кернов древесины ствола в направлениях с севера на юг и с востока на запад приростным буравом (на высоте 1.3 м) у форм деревьев с разным типом апофиза семенных чешуй шишек. На каждой пробной площади объем выборки составлял 25 деревьев каждой формы (*f. gibba* Christ – «выпуклый»; *f. plana* Christ – «плоский») [5]. Исходными данными для дендрохронологического анализа радиального прироста различных форм сосны послужили средние значения прироста, рассчитанные по измерениям ширины годовых слоев в двух взаимно перпендикулярных направлениях. Измерения ширины годовых слоев проводили методом световой микроскопии с помощью окуляр-микрометра с точностью $\pm 0,05$ мм. Колебания длины полученных рядов прироста не превышали одного класса возраста. Выявление закономерностей радиального прироста в

полученных временных рядах осуществляли дифференцированно для разных форм. Методом 5-летнего скользящего сглаживания определены относительные индексы прироста [6]

$$I = i_{\phi} / i_{\text{сгл}} \cdot 100 \%, \quad (1)$$

где I – относительный индекс, %;

i_{ϕ} – фактическая ширина годовичного кольца;

$i_{\text{сгл}}$ – сглаженная ширина годовичного кольца (или норма прироста данного года, рассчитанная любым конкретным способом).

Данный способ расчетов обеспечивает удаление возрастного тренда.

Определяли показатель чувствительности дерева (%) к условиям внешней среды по формуле [6]

$$K_s = \sum |\Delta i| / \sum i; \cdot 100 \%, \quad (2)$$

где $\sum |\Delta i|$ – абсолютная разность ширины соседних годовичных колец деревьев по модулю;

$\sum i$ – сумма годовичных колец деревьев за весь исследуемый период.

Для количественной характеристики колебаний прироста применяли также коэффициент синхронности (K_c) [13]. Уровни изменчивости оценивали по шкале С.А. Мамаева [7]. При сравнении одноименных признаков использовали критерий t – Стьюдента. Для выявления цикличности радиального прироста разных форм сосны использовали календарные даты наступления экстремальных приростов и значений нормы годовичного прироста, рассчитанных по 5-летним скользящим кривым.

Результаты и обсуждение

В ходе дендрохронологического анализа были получены значения ширины годовичного слоя для каждой выделенной формы. Среднее значение годовичного радиального прироста сосны для морфологической формы с «плоским» типом апофиза семенных чешуй ($0,61 \pm 0,05$ мм) ниже, чем у морфологической формы с «выпуклым» типом апофиза ($0,82 \pm 0,05$ мм). Эти различия достоверны (t -критерий, $p < 0,01$). Ранее было установлено [1], что

Экстремумы прироста (i , мм) форм сосны по типу апофиза семенных чешуй шишек
Extremes of growth (i , mm) of pine forms according to the type of apophysis of seed scales of cones

«Выпуклый» тип				«Плоский» тип			
min		max		min		max	
год	I	год	i	год	i	год	i
1963	0.40	1960	1.05	1966	0.20	1964	0.65
1968	0.45	1965	0.95	1968	0.13	1971	0.62
1971	0.45	1972	1.20	1972	0.55	1975	1.41
1973	0.90	1976	1.87	1977	0.91	1978	1.31
1978	1.35	1981	1.60	1980	0.76	1983	1.05
1980	1.03	1984	1.83	1985	0.74	1990	1.82
1983	1.28	1991	1.75	1993	1.02	1996	1.19
1988	1.16	1996	1.11	2002	0.53	2007	1.07

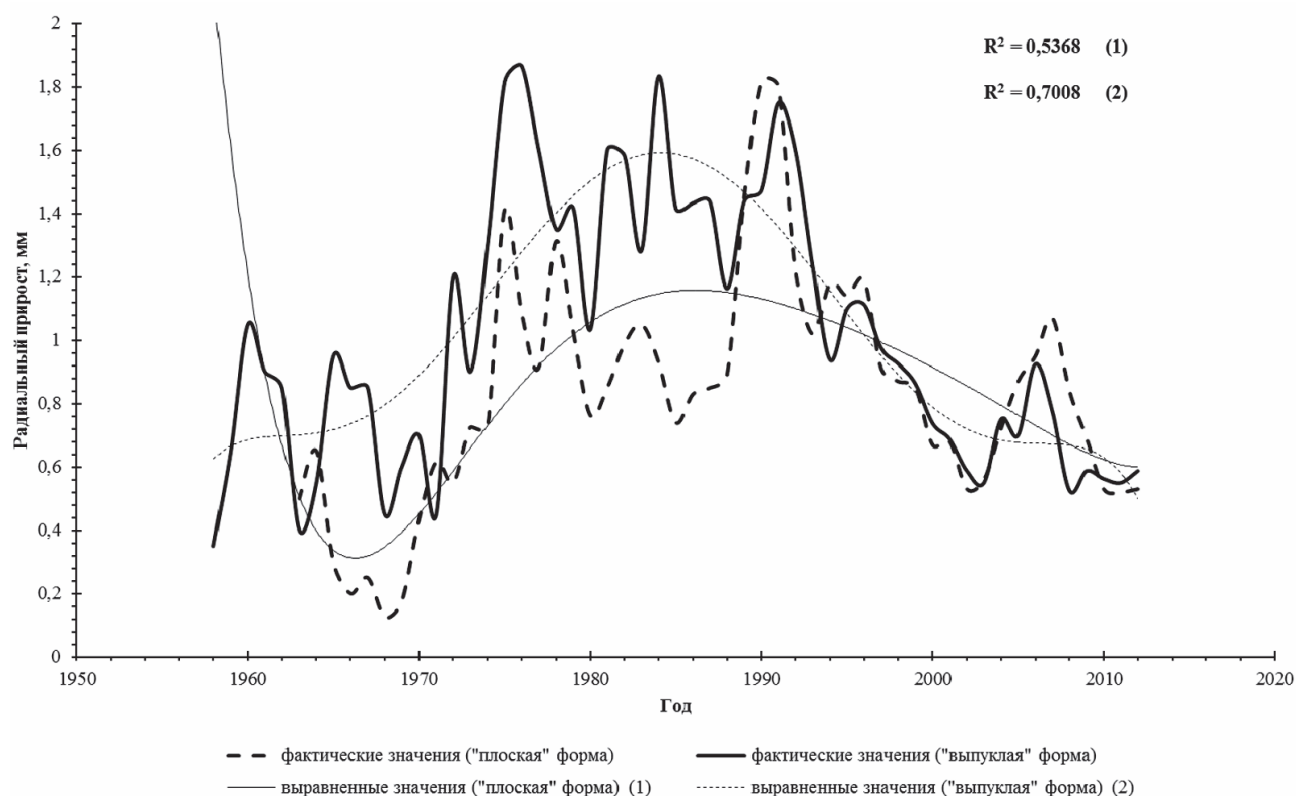


Рис. 1. Хронологическая динамика средних значений радиального прироста у форм сосны
 Fig. 1. The chronological dynamics of the average values of radial growth in pine forms

в сосняках сфагновых на болотных верховых почвах в устье Северной Двины форма сосны с «выпуклым» апофизом семенных чешуй в 60–70-летнем возрасте превосходит форму с «плоским» типом апофиза по высоте ствола и размерам кроны на 12–16 %, длине шишки – на 5 %, массе шишки – на 12 %.

Хронологическая изменчивость радиального прироста деревьев разных форм сосны характеризуется очень высоким уровнем (согласно эмпирической шкале С.А. Мамаева, 1972). Величина коэффициента изменчивости (в пределах дерева) для выборок с «плоским» и «выпуклым» типом апофиза имеет близкие значения

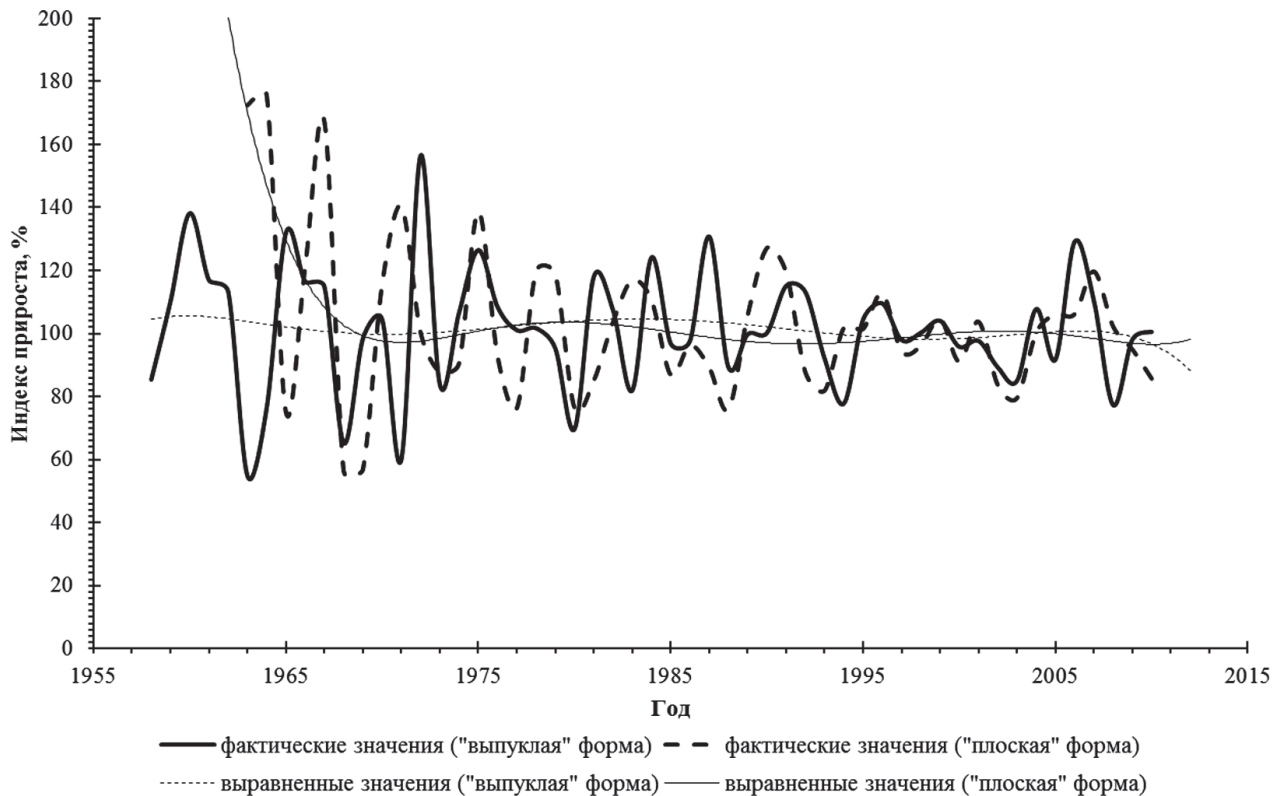


Рис. 2. Временная динамика средних значений индексов годичного прироста форм сосны
Fig. 2. Temporal dynamics of the average values of the indexes of annual growth of pine forms

(С.К. = 47–53 %). Минимальное и максимальное значения для формы с «выпуклым» типом апофиза составляют 45–49 %, а для формы с «плоским» типом – 46–4 % . Динамика средних значений радиального годичного прироста и индексов прироста для форм по типу апофиза аппроксимируется полиномиальной кривой шестого порядка с довольно высокой достоверностью (рис. 1).

Представленный график прироста позволяет получить общее представление об интервале изменчивости радиального прироста. Выявлено, что экстремальные (максимальное и минимальное) значения прироста для формы сосны с «выпуклым» типом апофиза приходятся на 1963, 1968, 1971, 2003, 2008 гг. по минимальным значениям, а на 1976, 1984, 1991 гг. – по максимальным значениям прироста. Для формы с «плоским» типом апофиза минимум прироста наблюдается в 1966, 1968, 2002 гг., а максимум – в 1975, 1978, 1990, 2007 гг. (таблица).

В результате сопоставления дендрохронологических рядов отдельных деревьев установлено, что сходство колебаний абсолютной величины годичного прироста для «плоской» формы составляет 32–63 %, а для «выпуклой» формы – 42–58 % . Сходство в динамике ширины годичных колец для деревьев одной породы возрастает при исключении фактора возраста, т. е. при использовании индексов [8]. Коэффициенты синхронности динамики индексов радиального прироста для «плоской» и «выпуклой» форм составляет 53–55 %. Таким образом, можно считать, что динамика средних значений индексов радиального прироста обеих выделенных форм сосны в целом отражает общую реакцию деревьев на условия макросреды.

Показатели чувствительности деревьев к воздействию факторов внешней среды сосны у обеих форм близки (24–27 %). Изменчивость прироста незначительна, что указывает на сходство в реакции этих форм на условия внешней среды.

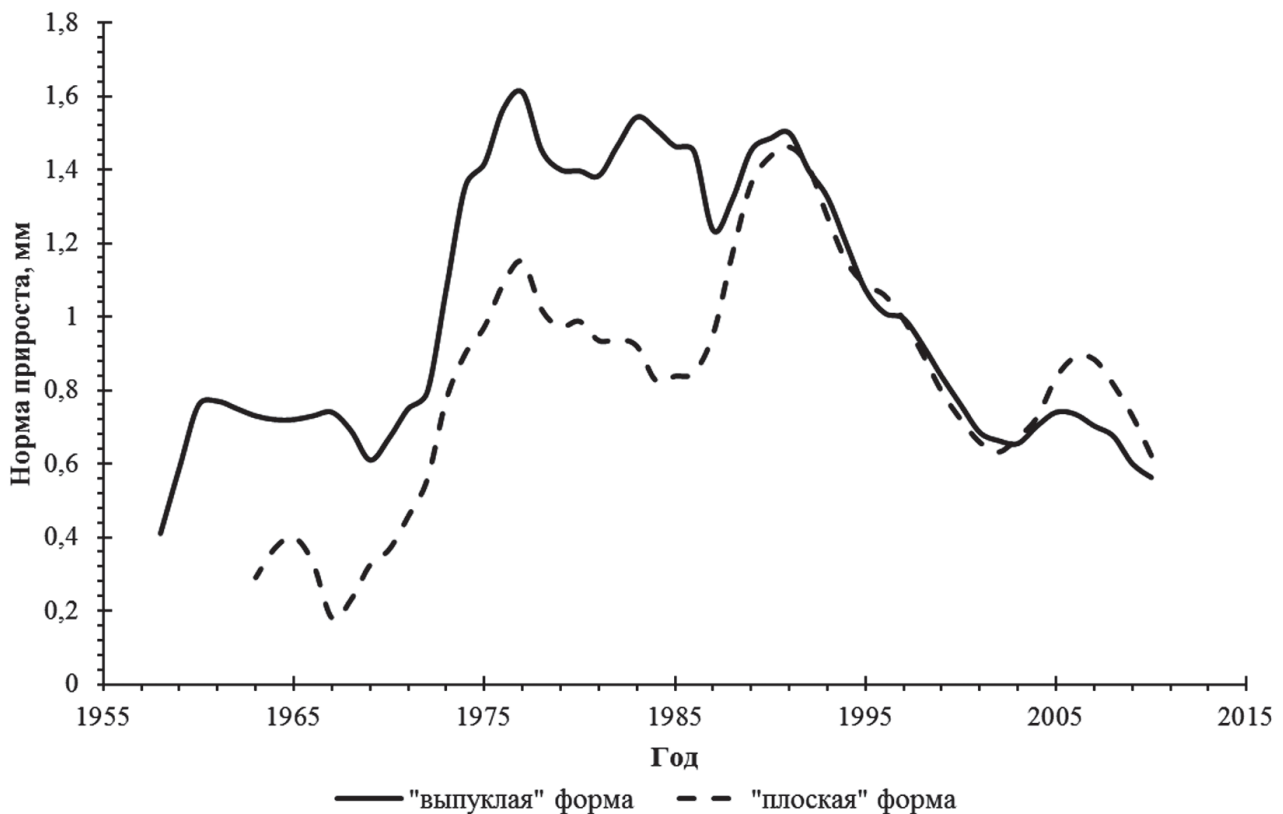


Рис. 3. Цикличность в динамике ширины годичного слоя разных форм сосны
Fig. 3. Cyclical dynamics in the width of the annual rings of different forms of pine

При анализе динамики ширины годичных колец сосны выявлено несколько типов возрастных кривых годичного прироста. Большой частотой встречаемости с кривой «большого роста» характеризуется форма с «плоским» типом апофиза (41 %) по сравнению с «выпуклым» типом (14 %). Для формы с «плоским» типом апофиза для 31 % деревьев представлена равномерная кривая. Для сосны с «выпуклым» типом равномерная кривая характерна для 21 % деревьев. Для формы сосны с «выпуклым» типом более свойственна кривая увеличения прироста в старшем возрасте (60 % деревьев), по сравнению с «плоским» типом апофиза (21 % деревьев). Таким образом, для сосны с «выпуклой» формой апофиза к возрасту спелости характерно увеличение радиального прироста, что свидетельствует о ее большей перспективности в хозяйственном отношении. Хвойные деревья северной тайги отличаются отсутствием четко выраженной кривой «большого рос-

та» в многолетней динамике их годичного прироста [9, 10, 11], что нашло подтверждение в нашей работе.

Анализ характера колебаний индексов прироста для разных форм сосны показал, что среднее значение этого показателя составляет 102 %. У формы с «выпуклым» и «плоским» типом апофиза наблюдались близкие значения индексов прироста (101–103 %), однако их дисперсии значительно различаются (на 265 %). У сосны с «выпуклым» типом апофиза максимальное и минимальное значение находятся в пределах от 55–157 %, а с «плоским» типом – 56–176 %. В целом амплитуда индексов прироста разных форм высокая, а колебания довольно синхронные (рис. 2).

Пространственно-временная изменчивость ширины годичных колец проявляется в ритмичности формирования более широких и более узких слоев. Иерархия циклов, чаще обусловленная солнечной активностью, вносит различный вклад в

ход развития природных процессов [8, 12]. В динамике радиального прироста присутствуют регулярные многолетние колебания (цикличность) различной длительности. В древесно-кольцевых хронологиях разных форм сосны циклы для формы с «выпуклым» типом апофиза между максимальными пиками прироста составляют 9,2 года, а между минимальными – 8,7 лет. Средний период цикла для плоской формы между максимальными пиками прироста составляют 10,3 года, а между минимальными – 7,8 лет (рис. 3).

В целом цикличность колебаний ширины годовых колец разных форм близка к солнечному циклу или циклу Швабе-Вольфа [8]. Довольно часто для обеих форм представлены циклы с малой периодичностью (менее 2 лет, 3–4-летние, 5–6-летние). Кроме того, выявлены циклы, близкие к циклу Хейла (22-летний магнитный цикл) [6, 8].

Заключение

В условиях постоянного избыточного увлажнения почв большей величиной радиального прироста характеризуются формы сосны обыкновенной с «выпуклым» типом апофиза (*f. gibba* Christ), по сравнению с деревьями с «плоской» формой апофиза (*f. plana* Christ) (t – критерий, $p < 0,01$). Хронологическая изменчивость радиального прироста деревьев разных форм сосны характеризуется очень высоким уровнем. Величина коэффициента изменчивости (в пределах дерева) для выборок с «плоским» и «выпуклым» типом апофиза имеет близкие значения ($C.V. = 47–53\%$).

Динамика средних значений радиального годового прироста для форм, выделенных по типу апофиза семенных чешуй шишек, аппроксимируется полиномиальной кривой шестого порядка с довольно высокой достоверностью ($R^2 = 0,54–0,70$). Выявлены экстремумы прироста для сосны с «выпуклым» типом апофиза и «плоским» типом. Морфологические формы характеризуются высокой амплитудой и довольно синхронным распределением индексов

прироста. В динамике ширины годовых слоев у рассматриваемых форм сосны выявлено несколько типов возрастных кривых годового прироста. Деревья дискретных форм сосны существенно не различаются по чувствительности к общему воздействию факторов. В исследованиях древесно-кольцевых хронологий прослеживается цикличность, близкая к 11-летнему солнечному циклу.

Работа выполнена при поддержке: ФАНО в рамках проекта № 0410 – 2014 – 0025; Программы фундаментальных исследований УрО РАН, проект № 12-Y-5-1005.

Библиографический список

1. 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.
2. Ваганов, Е.А. Анализ роста дерева по структуре годовых колец / Е.А. Ваганов, И.А. Терсков. – Новосибирск: Наука, 1977. – 150 с.
3. Румянцев, Д.Е. Влияние климатических факторов на рост сосны в южной Карелии / Д.Е. Румянцев // Лесоведение. – 2004. – № 5 – С. 73–75.
4. ОСТ 56-69-83. Площади пробные лесоустроительные. Метод закладки. ЦБ НТИГослесхоза, СССР, 1983. – 14 с.
5. Правдин, Л.Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция / Л.Ф. Правдин. – М.: Наука, 1964. – 172 с.
6. Битвинскас, Т.Т. Дендроклиматические исследования / Т.Т. Битвинскас – Л.: Гидрометеиздат, 1974. – 172 с.
7. Мамаев, С.А. Уровни изменчивости анатомо-морфологических признаков сосны / С.А. Мамев // Ботанич. исслед. на Урале (Зап. Свердловск. отд-я Всес. бот. общ-ва). Вып. 5. – Свердловск, 1970 – С. 58–67.
8. Матвеев, С.М. Методика дендрохронологического анализа / С.М. Матвеев. – Воронеж: РИО ВГЛТА, 1999. – 31 с.
9. Феклистов, П.А. Дендроклиматологический анализ прироста сосны и ели в северной подзоне тайги Архангельской области: автореф. дис. ... канд. биол. наук / П.А. Феклистов. – Тарту, 1978. – 19 с.
10. Шиятов, С.Г. О некоторых особенностях роста древесных растений на верхнем и полярном пределах лесов / С.Г. Шиятов // Вопросы древесного прироста в лесоустройстве. – Каунас, 1967. – С. 107–111.
11. Шиятов, С.Г. Дендрохронология верхней границы леса на Урале / С.Г. Шиятов. – М.: Наука, 1986. – 136 с.
12. Мазепа, В.С. Пространственно-временная изменчивость радиального прироста хвойных видов деревьев в субарктических районах Евразии: дисс. ... д-ра биол. наук / В.С. Мазепа. – Екатеринбург, 1998. – 38 с.
13. Fritts H.S. Tree rings and climate. London, N.Y.; San Francisco: Acad. Press. (Tree-rings), 1976. 567 p.

VARIABILITY OF RADIAL GROWTH OF FORMS *PINUS SYLVESTRIS* L.
WITH DIFFERENT TYPES OF APOPHYSIS OF SEED SCALES

Pinaevskaya E.A., Post-Graduate Student, Junior Researcher of Institute of Ecological Problems of the North ⁽¹⁾;
Tarkhanov S.N., Head of the Laboratory of Ecology of populations and communities of Institute of Ecological Problems of the North,
Doctor of Biological Sciences ⁽¹⁾

aviatorov8@mail.ru; tarkse@yandex.ru

⁽¹⁾ Institute of Ecological Problems of the North, Ural Branch of Russian Academy of Sciences 163000, Arkhangelsk, nab. Northern Dvina, d. 23

The variability of radial growth of pine forms with different types of apophysis of seed scales of cones in the conditions of constantly overmoistered soils of northern taiga has been studied. The cores of different forms of the pine with different types of apophysis of seed scales of the cones have been used for dendrochronological analysis. The proportion of trees with the «convex» type of apophysis which grow in pine sphagnum groups of forest types in the northern taiga in the Northern Dvina basin can account for up to 90 %, with the «flat» type – up to 20 %. The pine with the «convex» type of apophysis is characterized with a larger radial growth compared to that with a «flat» type. The chronological variability of radial growth of different forms of the pine is at the high level. The dynamics of the average values of radial growth for different forms is approximated by a sixth-order polynomial curve with a fairly high degree of confidence. The extremums of growth for the pine with the «convex» type of apophysis and with the «flat» type have been revealed. The morphological forms are characterized with a high amplitude and a similar distribution of growth indexes. In the dynamics of the width of the annual rings of different forms of pine several types of age curves of annual growth have been revealed. The tree forms did not significantly differ in their sensitivity to the factor effects. The periodicity of tree-ring chronology is close to 11-year solar cycle.

Key words: *Pinus sylvestris* L., shape, apophysis of seed scales of cones, radial growth, overmoistered soils, northern taiga.

References

1. Tarkhanov S.N., Pinaevskaya E.A., Anshukova Yu.E. *Morfostrukturnye osobennosti i izmenchivost' biokhimicheskikh priznakov form Pinus sylvestris L. (Pinaceae) v usloviyakh izbytochnogo uvlazhneniya pochv severnoi taiga* [Morphostructural features and variability of biochemical characters of *Pinus sylvestris* (Pinaceae) variants under overwetting of soils in the northern taiga]. *Rastitel'nye resursy* [Plant Resources], 2014, Issue 4, pp. 63 – 74.
2. Vaganov E.A., Terskov I.A. *Analiz rosta dereva po strukture godichnykh kolets* [Analysis of tree growth on the structure of annual rings]. Novosibirsk, Nauka, 1977. 150 p.
3. Rumyantsev D.E. *Vliyaniye klimaticheskikh faktorov na rost sosny v yuzhnoi Karelii* [The influence of climatic factors on growth of pine in southern Karelia] // *Lesovedeniye* [Forestry], 2004, No 5, pp. 73–75.
4. OST 56-69-83. *Ploshchadi probnye lesoustroitel'nye. Metod zakladki* [Industry Standard 56-69-83. Square test forest management. Method bookmarks]. USSR, State Forestry TSBNTI, 1983. 14 p.
5. Pravdin L.F. *Sosna obyknovennaya. Izmenchivost', vnutrividovaya sistematika i selektsiya* [Scots pine. Variability, intraspecific taxonomy and selection]. Moscow, Nauka, 1964. 172 p.
6. Bitvinskaya T.T. *Dendroklimaticheskie issledovaniya* [Dendroclimatic research]. Leningrad, Gidrometeoizdat, 1974. 172 p.
7. Mamaev S.A. *Urovni izmenchivosti anatomo-morfologicheskikh priznakov sosny* [Levels of anatomical and morphological variability of pine]. *Botanich. issled. na Urale* [Botanical research in the Urals]. Sverdlovsk, 1970, Issue 5. pp. 58–67.
8. Matveev S.M. *Metodika dendrokronologicheskogo analiza* [Methodology dendrochronological analysis]. Voronezh, RIO VGLTA, 1999. 31 p.
9. Feklistov P.A. *Dendroklimatologicheskii analiz prirosta sosny i eli v severnoi podzone taigi Arkhangel'skoi oblasti*. Diss. kand. biol. nauk [Dendroclimatological analysis of growth of pine and spruce in the northern taiga subzone of the Arkhangelsk Region. Cand. biol. sci. diss.]. Tartu, 1978. 19 p.
10. Shiyatov S.G. *O nekotorykh osobennostyakh rosta drevesnykh rastenii na verkhnem i polyarnom predelakh lesov* [Some peculiarities of the growth of woody plants in the upper and polar forests within]. *Voprosy drevesnogo prirosta v lesoustroistve* [Questions wood increment in forest management]. Kaunas, 1967. pp. 107 - 111.
11. Shiyatov S.G. *Dendrokronologiya verkhnei granitsy lesa na Urale* [The dendrochronology the upper border of forest in the Urals]. Moscow, Nauka, 1986. 136 p.
12. Mazepa V.S. *Prostranstvenno-vremennaya izmenchivost' radial'nogo prirosta khvoynykh vidov derev'ev v subarkticheskikh rayonakh Evrazii* [Spatio-temporal variability of radial growth of coniferous tree species in the subarctic regions of Eurasia]. Avtoref. diss. ... d. b. n. Ekaterinburg, 1998. 38 p.
13. Fritts H.S. *Tree rings and climate*. London, New York, San Francisco, Academic press, 1976. 567 p.