

3. *Shreter A.I.* Lekarstvennaja flora sovetskogo Dal'nego Vostoka. – M.: Medicina, 1975. – 327 s.
4. *Liu Y.* Progress in studying of a chemical composition and biological activity of *Prunella vulgaris* L. // J. Shenyang Pharm. Univ. – 2003. – Vol. 20, № 1. – P. 55–59.
5. *Bolotnik E.V.* Morfologicheskaja izmenchivost' i sodержanie fenol'nyh soedinenij u *Prunella vulgaris* i *P. grandiflora* (Lamiaceae) na Srednem Urale // Rastitel'nye resursy. – 2013. – T. 49, vyp. 2. – S. 153–163.
6. *Borisova A.G.* Chernogolovka – *Prunella* L. // Flora SSSR. – M.; L.: Izd-vo Akademii nauk SSSR, 1954. – T. XX. – S. 494–498.
7. *Korchagin A.A.* Vnutrividovoj (populjacionnyj) sostav rastitel'nyh soobshhestv i metody ego izuchenija // Polevaja geobotanika. – M.; L.: Nauka, 1964. – S. 39–62.
8. *Kulikova G.G.* Osnovnye geobotanicheskie metody izuchenija rastitel'nosti. – M.: Izd-vo MGU, 2006. – 152 s.
9. *Viktorov D.P.* Praktikum po fiziologii rastenij. – 2-e izd. – Voronezh: Izd-vo VGU, 1991. – 160 s.
10. *Aleksandrov V.G.* Anatomija rastenij. – M.: Vyssh. shk., 1966. – 432 s.
11. *Makarova O.A.* Anatomicheskaja izmenchivost' kornevishh v svjazi s vlazhnost'ju pochvy (na primere nekotoryh predstavitelej semejstva Labiatae Juss.): avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. – Voronezh, 1987. – 16 s.
12. *Jezau K.* Anatomija semennyh rastenij. – M.: Mir. – T. 1–2. – 1980. – 558 s.
13. *Tarshis L.G.* Morfologo-anatomicheskie osobennosti podzemnyh organov nekotoryh vidov cvetkovykh rastenij v svjazi s ih adaptaciej k jekologicheskim uslovijam // Jekologija. – 2005. – № 2. – S. 97–105.



УДК 631.524.01:631.524.82:582.475.4

*Е.А. Пинаевская*

**РОСТ РАЗНЫХ ФОРМ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ (*PINUS SYLVESTRIS* L.)  
НА БОЛОТНЫХ ПОЧВАХ СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ**

*Е.А. Pinaevskaya*

**GROWTH OF DIFFERENT FORMS OF *PINUS SYLVESTRIS* L. ON MARSHY SOILS  
OF THE NORHERN TAIGA**

**Пинаевская Е.А.** – асп., мл. науч. сотр. лаб. экологии популяций и сообществ Института биогеографии и генетических ресурсов Федерального исследовательского центра комплексного изучения Арктики РАН, г. Архангельск. E-mail: aviatorov8@mail.ru

**Pinaevskaya E.A.** – Post-Graduate Student, Junior Staff Scientist, Lab. of Ecology of Populations and Communities, Institute of Biogeography and Genetic Resources, Federal Research Center of Complex Studying, Arctic Russian Academy of Sciences, Arkhangelsk. E-mail: aviatorov8@mail.ru

*Изучение формового разнообразия сосны обыкновенной позволяет исследовать проблемы наследственности и изменчивости в микроэволюционных процессах этого лесобразующего вида. Целью данной работы является изучение роста разных форм сосны в условиях постоянного избыточного увлажнения*

*почв северной тайги (низовье Северной Двины). Проведена сравнительная оценка морфометрических показателей и изучена изменчивость радиального прироста разных форм сосны обыкновенной. Установлено, что «болотная» форма значительно уступает в росте «обычной» сосне по основным морфо-*

метрическим показателям. Определена абсолютная величина радиального прироста и индексов прироста. «Обычная» сосна имеет более высокие показатели радиального годового прироста (в 2 раза). Выделенные формы чувствительны к факторам внешней среды и имеют сходное распределение индексов прироста и «экстремальных» значений прироста. Это указывает на сходство реакций данных форм на изменения климатических и других условий.

**Ключевые слова:** сосна обыкновенная, морфометрические показатели, радиальный прирост, «обычная» и «болотная» формы, постоянное избыточное увлажнение, северная тайга.

*The study of form diversity of *Pinus sylvestris* L. allows you to explore the problem of heredity and variation in micro-evolutionary processes of forest tree species. The aim of this work is to study the growth of different forms of pine under constant excessive moisture soils of northern taiga (the lower reaches of the Northern Dvina). A comparative evaluation of morphometric parameters and studied the variability of radial growth of different forms of pine. It was found that the «swamp» form is considerably inferior to the growth of the «regular» pine for the main morphometric parameters. The absolute value of the radial growth and growth indexes. «Normal» pine has higher rates of radial annual growth (2 times). Selected forms are sensitive to environmental factors and have similar distribution of the indices of growth and «extreme» growth values. This indicates the similarity of these reactions forms on changes in climatic and other conditions.*

**Keywords:** *Pinus sylvestris* L., morphometric parameters, radial growth, «ordinary» and «swamp» forms, constant excessive moisture, northern taiga.

**Введение.** Формообразующая роль экстремальных экологических условий распространяется на природу видов, отличающихся высоким полиморфизмом и широкими ареалами распространения в различных лесорастительных зонах [1–3]. Изучение формового разнообразия сосны обыкновенной позволяет исследовать проблемы наследственности и изменчивости в микроэволюционных процессах этого лесообразующего вида, происходящих в экстремальных условиях северной тайги. На болотных почвах была выделена «болотная» форма сосны

(*Pinus sylvestris* L. sub. sp. *sylvestris* L. f. (var.) *nana* Pallas), описанная в литературе, которая сильно отличается по своему внешнему виду (фенотипу) от «обычной» сосны [4]. Диагностические признаки выделенных форм в исследуемом районе описаны ранее [5]. При этом было установлено, что в бассейне Северной Двины соотношение в насаждениях «болотной» формы и «обычной» сосны в среднем составляет 1:10, увеличиваясь до 1:3 на верховых торфяных почвах (болотах верхового типа и в сосняках сфагновых) и уменьшаясь в более дренированных почвенных условиях с более низким уровнем грунтовых вод (сосняки кустарничково-сфагновые, багульниковые и другие типы леса) до 1:100.

**Цель исследования:** изучение роста разных форм сосны обыкновенной в условиях постоянного избыточного увлажнения почв северной тайги.

В соответствии с этим были поставлены следующие **задачи:** определить морфометрические показатели «болотной» и «обычной» форм; оценить характер изменчивости радиального прироста этих форм во временных рядах.

**Методы исследования.** Исследования проведены в низовье Северной Двины (северная подзона тайги) на постоянных пробных площадях (64°32' с.ш., 40°38' в.д.), заложенных в сосняках сфагновой группы на болотных верховых торфяных почвах. Лесоводственно-геоботаническое описание, таксационную характеристику древостоев давали общепринятыми методами [6, 7]. У 110 деревьев 150–160-летнего возраста «болотной» и «обычной» форм сосны были определены морфометрические показатели (высота и диаметр ствола на высоте 1,3 м, высота до первой живой ветви, абсолютная протяженность кроны и диаметр кроны), отобраны керны древесины на высоте 1,3 м. Данными для дендрохронологического анализа радиального прироста послужили средние значения прироста, определенные по измерениям ширины годовых слоев в двух взаимно перпендикулярных направлениях (С–Ю, В–З). Измерения ширины годовых слоев проводили методом световой микроскопии с точностью ±0,05 мм [8]. Определяли средние показатели радиального годового прироста с использованием стандартных статистических методов [9, 10, 13]. Синхронизация рядов была

осуществлена посредством автокорреляции, а перекрестная датировка – с использованием указательных дат. Методом 5-летнего скользящего сглаживания рассчитаны относительные индексы прироста. Рассчитывали показатель чувствительности дерева (%) к условиям внешней среды. Уровень изменчивости определяли по шкале С.А. Мамаева [11].

**Результаты исследования и их обсуждение.** Ранее было показано [5], что в сосняках сфагновой группы «болотная» форма отличается от деревьев «обычной» сосны, растущей в этих же условиях, сильным отставанием в росте. Высота ее в спелом возрасте не превышает 4 м и даже 2 м. Диаметр кроны сопоставим, а иногда даже больше высоты дерева. Ствол сильно искривленный, сильноосежистый, многовершинный, с частой сменой осевого побега (лидера), часто приобретает уродливую форму. Грубая кора темно-серого цвета распространяется почти до вершины дерева. Форма кроны весьма разнообразная: от ширококонусовидной

и широкоэллипсовидной до неправильно-шаровидной. Наиболее характерны формы: «компактная» (высокоподнятая), «стланиковая» (рост побегов почти у поверхности), типа «шапка», зонтиковидная, «плакучая» (повислая), чашевидная, кустовидная, уродливая. Ветви I, II и III порядков толстые (относительно диаметра ствола), длинные (относительно высоты ствола), сильно загнуты к поверхности, с сильно укороченными побегами с густым охвоением. «Обычная» сосна характеризуется морфологическими признаками, типичными для деревьев этого возраста, с близкими к средним популяционным показателям в данных условиях и имеющими обычный для вида внешний облик.

Согласно полученным данным, в выборках «болотной» формы диапазон изменчивости морфометрических показателей сравнительно узкий, кривые редуцированы, особенно при распределении частот деревьев по высоте ствола, абсолютной протяженности (длине) кроны, ширине годичного слоя (рис. 1).

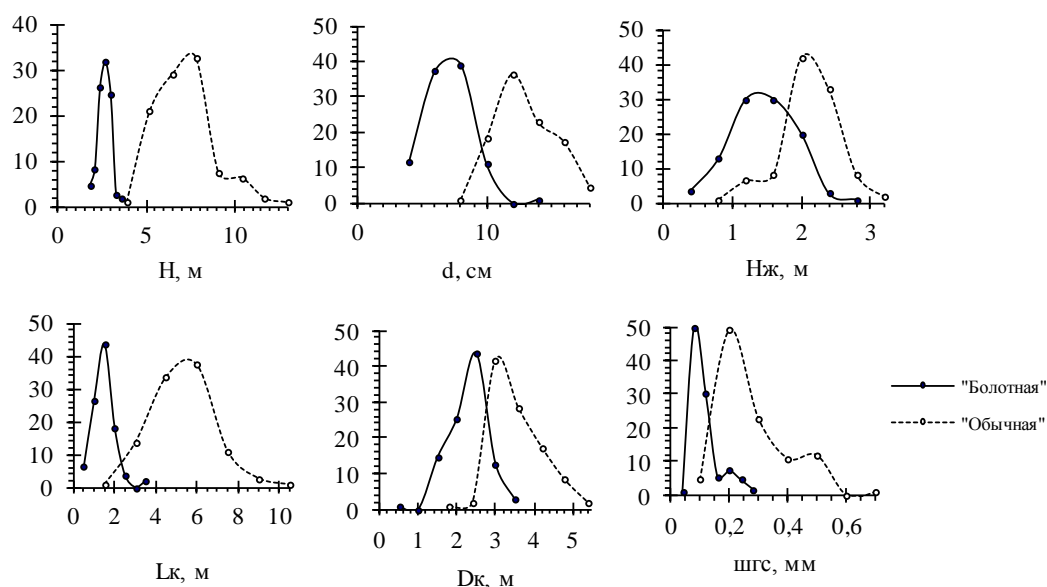


Рис. 1. Кривые распределения (частота встречаемости, %) морфометрических показателей у форм сосны:  $H$  – высота дерева;  $d$  – диаметр ствола на высоте 1,3 м;  $Hж$  – высота до первой живой ветви;  $Lк$  – протяженность кроны;  $Dк$  – диаметр кроны, шгс – ширина годичного слоя

Моды морфометрических показателей в выборках деревьев «болотной» формы и «обычной» сосны значительно различаются в распределении численностей смещением влево, особенно в отношении высоты и диаметра ствола, абсолютной протяженности кроны. У «обычной» сосны их величины в 2–5 раз больше, чем у

«болотной». Это свидетельствует о значительном отставании в росте «болотной» формы. Можно полагать, что для деревьев «болотной» формы характерен отличный от обычных по габитусу деревьев сосны тип роста. Для распределения частот диаметра ствола, ширины годичного слоя и протяженности кроны у обеих

форм свойственна положительная (левая) асимметрия ( $A = 0,5-1,6$ ). У «обычной» сосны также выражена положительная асимметрия высоты ствола и диаметра кроны ( $A = 0,7-0,8$ ). Эксцесс диаметра ствола, протяженности кроны и ширины годичного слоя более выражен у «болотной» формы ( $E = 2,2-3,0$ ), нежели у «обычной» ( $E = 0,3-1,1$ ). У «обычной» сосны также выражен положительный эксцесс высоты ствола ( $E = 0,7$ ). Таким образом, в характере распределения численностей рядов морфометрических показателей «болотной» и «обычной» форм наблюдаются некоторые различия. Однофакторный дисперсионный анализ подтверждает достоверное влияние фактора «форма» на изменчивость морфометрических показателей деревьев ( $F = 130,4$ ;  $F_{0,001} = 3,9$ ). Положительная асимметрия и эксцесс распределения частот анализируемых признаков свидетель-

ствует о большей представленности в выборках этих форм деревьев с меньшими (относительно средней величины) диаметром ствола, шириной годичного слоя и протяженностью кроны. В выборке «обычной» формы чаще встречаются деревья с меньшими, по сравнению со средней величиной, высотой ствола и диаметром кроны. Судя по величине коэффициента вариации показателей между деревьями, уровень индивидуальной изменчивости диаметра ствола (повышенный) и высоты поднятия первой живой ветви (высокий) у «болотной» формы несколько выше по сравнению с «обычной» сосной (соответственно средний и повышенный). Величина коэффициента вариации ширины годичного слоя в пределах дерева для «обычной» и «болотной» форм сосны имеет близкие значения и соответствует очень высокому уровню изменчивости (табл.).

### Морфометрические параметры форм сосны (n = 110)

Показатель	H, м	d, см	Hж, м	Lк, м	Dк, м	шгс, мм
«Обычная» форма						
min	3,8	8	0,8	1,4	1,7	0,07
max	11,8	18	3	10	5,4	0,63
C.V., %	24,1	17,9	21,6	32,4	20,4	49,3
«Болотная» форма						
min	1,6	3	0,3	0,2	0,4	0,03
max	3,5	14	2,5	3,3	3,1	0,26
C.V., %	14,5	27,6	35,6	39,3	22,4	50,9

*Примечание:* n – объем выборки деревьев каждой формы; H – высота дерева; d – диаметр ствола на высоте 1,3 м; Hж – высота до первой живой ветви; Lк – протяженность кроны; Dк – диаметр кроны; шгс – ширина годичного слоя; max, min – максимальное и минимальное значения; C.V., % – коэффициент вариации.

Достоверность различий дисперсий морфометрических показателей у этих форм подтверждается *F*-критерием ( $F = 1,6-18,9$ ;  $F_{0,01} = 1,4$ ). Достоверность различий средних величин морфометрических показателей выборок деревьев «обычной» сосны и «болотной» формы подтверждается *t*-критерием на 0,1 %-м уровне значимости ( $t = 11,4-26,2$ ;  $t_{0,001} = 3,39$ ) (рис. 2,

табл.). Существенно выражено отставание «болотной» формы по высоте и диаметру ствола (в 2–2,6 раза), протяженности кроны (в 3,6 раза) и особенно значительно – по высоте прикрепления первой живой ветви (в 8,3 раза). Отношение высоты ствола к диаметру кроны у деревьев «болотной» формы в данной выборке (n = 110) составляет в среднем 1,2, а у «обычной» сосны – 2,9.

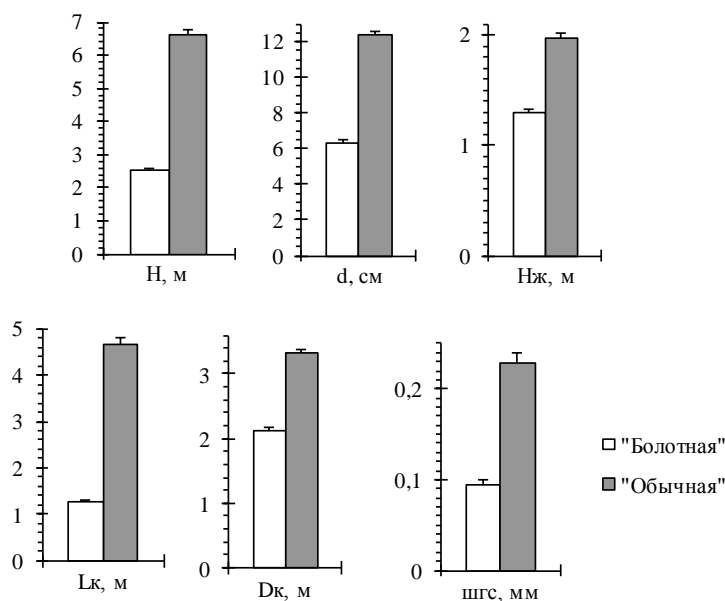


Рис. 2. Морфометрические показатели (среднее арифметическое значение с ошибкой) у деревьев разных форм:  $H$  – высота дерева;  $d$  – диаметр ствола на высоте 1,3 м;  $Hж$  – высота до первой живой ветви;  $Lк$  – протяженность кроны;  $Dк$  – диаметр кроны;  $шгс$  – ширина годичного слоя

Протяженность кроны по отношению к высоте ствола у «болотной» формы составляет в среднем по выборке 52 %, а у «обычной» – 71 %, т. е. у последней они более низко распространяются по стволу. Все эти параметры свидетельствуют о медленном росте, слабом развитии кроны и плохой очищаемости ствола от сучьев «болотной» формы.

Согласно полученным данным, деревья «обычной» сосны очень значительно ( $t$ -критерий,  $p < 0,001$ ) превосходят деревья «болотной» формы по средним значениям радиального прироста (см. рис. 2). Средняя величина радиального годичного прироста «болотной» формы сосны в возрасте 150–160 лет ниже, чем у «обычной» сосны, в 2,6 раза. Средние значения радиального прироста во временных периодах также у «болотной» формы ниже (рис. 3).

За период 1873–2014 гг. в динамике средних значений абсолютной величины радиального прироста у «болотной» формы прослеживается равномерная кривая. По-видимому, это имеет наследственно обусловленный характер. Внутри популяции «болотная» форма образует своеобразную морфологическую группу деревьев с очень медленным ростом, которая имеет свои генетические особенности и благодаря которым она адаптирована к условиям постоянно-

го избыточного увлажнения. Для деревьев «обычной» сосны в экстремальных для роста почвенно-гидрологических условиях характерна кривая увеличения абсолютной величины прироста с возрастом (см. рис. 3). Таким образом, ход роста этих форм в условиях постоянного избыточного увлажнения почв в северной тайге различен.

Диапазон колебаний величины индекса прироста у «обычной» сосны больше по сравнению с «болотной» (рис. 4). Уровень индивидуальной изменчивости индексов прироста в выборках деревьев обеих форм низкий ( $C.V. = 10–13\%$ ). Как известно, индексы прироста максимально отражают климатически обусловленные изменения радиального прироста. Близкие средние значения индексов прироста (порядка 102 %) у этих форм указывают, что они сходным образом реагируют на изменения условий внешней среды, включая и климатические. В то же время более широкая амплитуда колебаний этого показателя у «обычной» сосны свидетельствует о большей разнородности и более широкой норме реакции деревьев этой формы на воздействие экологических факторов в этих условиях по сравнению с «болотной» сосной. По-видимому, «обычная» сосна проявляет большую экологическую пластичность.

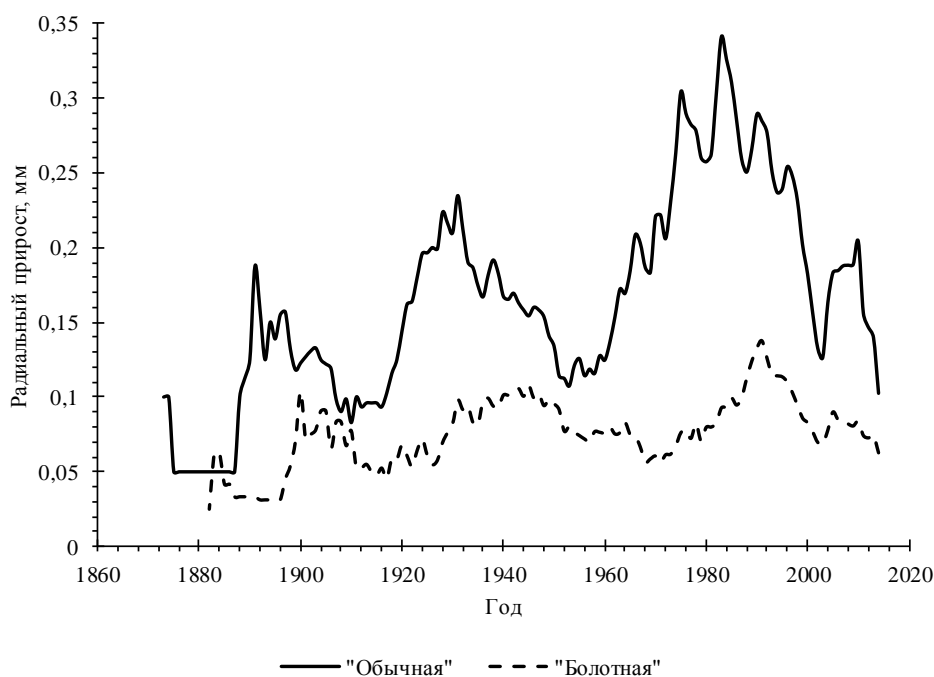


Рис. 3. Динамика абсолютной величины радиального прироста у разных форм

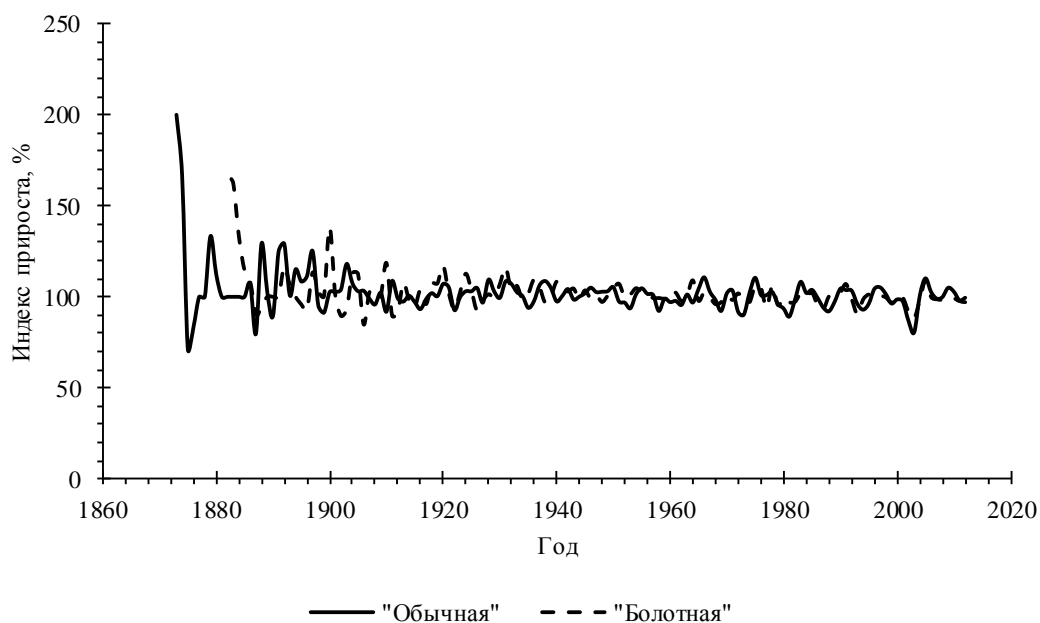


Рис. 4. Динамика индексов прироста у разных форм

Графики радиального прироста позволяют получить общее представление об интервале изменчивости. Выявлены «экстремальные» (максимальное и минимальное) значения прироста. Совпадения для «обычной» и «болотной» форм сосны приходятся на 2003 год по минимальным и 1938, 1991, 2010 годы – по максимальным значениям прироста. Это также указывает на сходство реакций двух форм

по этому индикаторному показателю на влияние климатических и других факторов.

Показатели чувствительности деревьев к воздействию внешней среды на болотных верховых почвах у разных форм близки (40–44 %). По Т. Т. Битвинскасу [12], при значении этого показателя более 25 % деревья считаются «чутко реагирующими на изменения условий внешней среды». Согласно этому,

можно сделать вывод о довольно высокой чувствительности рассматриваемых форм сосны к изменениям внешних факторов в условиях постоянного избыточного увлажнения почв северной тайги.

**Заключение.** Процесс приспособления «обычной» формы сосны к «необычным» для нее экстремальным экологическим условиям происходит очень медленно, в отличие от «болотной» сосны, интенсивность роста которой генетически детерминирована и которая изначально адаптирована к условиям постоянного избыточного увлажнения почв. «Болотная» форма сосны уступает «обычной» сосне в росте по высоте и диаметру ствола в 150–160-летнем возрасте в 2–2,6 раза, длине кроны – в 3,6 раза. «Обычная» сосна имеет более высокие показатели радиального прироста (не менее чем в 2 раза). Выявлено ее доминирование во временных рядах этого показателя. У «болотной» сосны за весь временной период наблюдается равномерный тип очень медленного роста, что обусловлено ее наследственными свойствами. Обе формы чувствительны к факторам внешней среды и имеют сходное распределение индексов и «экстремальных» значений прироста, что указывает на сходство реакций данных форм на изменения климатических и других экологических условий.

Исследования выполнялись в рамках государственного задания Федерального исследовательского центра комплексного изучения Арктики РАН (проект № 0410-2014-0025).

### Литература

1. Сукачев В.Н. О болотной сосне // Лесной журнал. – 1905. – № 3. – С. 354–372.
2. Правдин Л.Ф. Сосна обыкновенная. – М.: Наука, 1964. – 189 с.
3. Тихонова И.В. Оценка морфологического разнообразия и репродуктивного потенциала карликовых сосен в Ширинской лесостепи // Сибирский экологический журнал. – 2011. – № 6. – С. 895–902.
4. Молотков П.И., Патлай И.Н., Давыдов Н.И. и др. Селекция древесных по-

род. – М.: Лесная промышленность, 1982. – 223 с.

5. Тарханов С.Н., Бирюков С.Ю. Формовое разнообразие *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) в бассейне Северной Двины // Растительные ресурсы. – 2013. – Вып. 4. – С. 481–489.
6. Анучин Н.П. Лесная таксация. – 5-е изд. – М.: Лесная промышленность, 1982. – 552 с.
7. ОСТ 56-69-83. Площади пробные лесоустроительные. Методы закладки / ЦБНТИ Гослесхоза СССР. – М., 1983. – 14 с.
8. Шиятов С.Г., Ваганов Е.А., Курдянов А.В. и др. Методы дендрохронологии: учебно-метод. пособие. – Красноярск: Изд-во КГУ, 2000. – Ч. 1. – 80 с.
9. Ловелиус Н.В. Изменчивость прироста деревьев. – Л.: Наука, 1979. – 229 с.
10. Шиятов С.Г. Дендрохронология верхней границы леса на Урале. – М.: Наука, 1986. – 137 с.
11. Мамаев С.А. Уровни изменчивости анатомо-морфологических признаков сосны // Ботанические исследования на Урале // Записки Свердловск. отд-ния Всесоюз. бот. общ-ва. Вып. 5. – Свердловск, 1970. – С. 58–67.
12. Битвинская Т.Т. Дендроклиматические исследования. – Л.: Гидрометеиздат, 1974. – 172 с.
13. Cook E.R. A time series analysis approach to tree-ring standardization. – University of Arizona, Tucson. 1985. – 171 p.

### Literatura

1. Sukachev V.N. O bolotnoisosne // Lesnoizhurnal. – 1905. – № 3. – S. 354–372.
2. Pravdin L.F. Sosnaobyknovennaya. – M.: Nauka, 1964. – 189 s.
3. Tikhonova I.V. Otsenka morfologicheskogo raznoobraziya i reproduktivnogo potentsiala karlikovykh sosen v Shirinskoi lesostepi // Sibirskii ekologicheskii zhurnal. – 2011. – № 6. – S. 895–902.
4. Molotkov P.I., Patlai I.N., Davydov N.I. id r. Seleksiya drevesnykh porod. – M.: Lesnaya promyshlennost', 1982. – 223 s.

5. *Tarkhanov S.N., Biryukov S.Yu.* Formovoe raznoobrazie *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) v basseine Severnoi Dviny // *Rastitel'nye resursy*. – 2013. – Vyp. 4. – S. 481–489.
6. *Anuchin N.P.* Lesnaya taksatsiya. – 5-e izd. – M.: Lesnaya promyshlennost', 1982. – 552 s.
7. OST 56-69-83. Ploshchadi probnye lesoustroitel'nye. Metody zakladki. – TsBNTI Gosleskhoza SSSR, 1983. – 14 s.
8. *Shiyatov S.G., Vaganov E.A., Kirdyanov A.V.* i dr. Metody dendrokronologii: ucheb.-metod. posobie. – Krasnoyarsk: Izd-vo KGU, 2000. – Ch. 1. – 80 s.
9. *Loveliuss N.V.* Izmenchivost' prirosta derev'ev. – L.: Nauka, 1979. – 229 s.
10. *Shiyatov S.G.* Dendrokronologiya verkhnei granitsy lesa na Urale. – M.: Nauka, 1986. – 137 s.
11. *Mamaev S.A.* Urovni izmenchivosti anatomico-morfologicheskikh priznakov sosny // *Botanicheskie issledovaniya na Urale* // *Zapiski Sverdlovsk. otd-nya Vsesojuz. bot. obshch-va*. Vyp. 5. – Sverdlovsk, 1970. – S. 58–67.
12. *Bitvinskaya T.T.* Dendroklimaticheskie issledovaniya. – L.: Gidrometeoizdat, 1974. – 172 s.
13. *Cook E.R.* A time series analysis approach to tree-ring standardization. – University of Arizona, Tucson. 1985. – 171 p.

