

УДК 582.475.4:631.524.82:631.524.5
DOI: 10.17238/issn0536-1036.2017.2.85

ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАДИАЛЬНОГО ПРИРОСТА У ПОЛОВЫХ ТИПОВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В УСЛОВИЯХ ПОСТОЯННОГО ИЗБЫТОЧНОГО УВЛАЖНЕНИЯ ПОЧВ*

Е.А. Пинаевская, асп., мл. науч. сотр.

С.Н. Тарханов, д-р биол. наук, ст. науч. сотр., зав. лаб.

Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики Российской академии наук, наб. Северной Двины, д. 23, г. Архангельск, Россия, 163000;
e-mail: aviatorov8@mail.ru, tarkse@yandex.ru

У сосны обыкновенной проявляется внутривидовая индивидуальная генетическая изменчивость по типу сексуализации. Цель исследований – оценка изменчивости радиального прироста у деревьев сосны разных половых типов в условиях длительного избыточного увлажнения почв в северной тайге европейской части России. Исследования проводили в сосняках кустарничково-сфагновых, произрастающих на болотных верховых почвах, в низовьях Северной Двины. В этих условиях по численности доминирует сосна (*Pinus sylvestris* L.) со смешанным типом сексуализации (около 85 %). Доля деревьев с женским половым типом составляет порядка 15 %, мужские деревья встречаются единично (менее 0,5 %). Тип сексуализации деревьев определяли по методике, предложенной С.А. Мамаевым. Для дендрохронологического анализа радиального прироста разных половых типов сосны использовали средние значения радиального прироста. Показано, что деревья с различной сексуализацией в 140–150-летнем возрасте существенно не различаются в годичном приросте по диаметру ствола (0,32 мм – для женского полового типа, 0,37 мм – для смешанного полового типа) и индексу прироста (102 % для обоих половых типов). Установлено, что во временных рядах проявляется преимущество по абсолютной величине радиального прироста у сосны смешанной сексуализации, особенно в 30–40-летнем возрасте. Уровни изменчивости годичного прироста высокие и очень высокие как в пределах кольцевой хронологии индивидуального дерева, так и между деревьями. По чувствительности к воздействию внешних факторов половые типы не отличаются (11...13 %). Для деревьев женского типа в течение жизни более характерен равномерный рост, для смешанного – интенсивный рост в «зрелом» возрасте. Цикличность колебаний ширины годичных колец у сосны разных типов сексуализации близка к 11-летнему солнечному циклу.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, половые типы, радиальный прирост, изменчивость, постоянное избыточное увлажнение почв.

*Работа выполнена при финансовой поддержке в рамках проекта государственного задания № 0410-2014-0025.

Для цитирования: Пинаевская Е.А., Тарханов С.Н. Изменчивость радиального прироста у половых типов сосны обыкновенной в условиях постоянного избыточного увлажнения почв // Лесн. журн. 2017. № 2. С. 85–94. (Изв. высш. учеб. заведений). DOI: 10.17238/issn0536-1036.2017.2.85

Введение

Деревья разного пола у двудомных видов различаются морфологически и другими признаками [9]. Слабее изучены голосеменные, которые имеют более узкий диапазон изменений в половой системе, 48 % голосеменных считаются однодомными, 52 % – двудомными [11]. У однодомных видов, к которым относится сосна обыкновенная [10], половые различия выражены не так определенно. Исследование полового диморфизма ряда однодомных видов, в том числе сосны, не дало определенных результатов. По мнению С.А. Мамаева [3], у сосны обыкновенной проявляется внутрипопуляционная индивидуальная генетическая изменчивость по типу сексуализации. Способность к образованию генеративных органов того или иного пола, по-видимому, также может варьировать, как и все другие признаки. В лесной зоне преобладают индивидуумы, продуцирующие и мужские, и женские шишки. При этом полностью однополых «женских» или «мужских» индивидуумов встречается очень немного [3]. Различия в географической среде существенно не влияют на изменение полового типа сосны. Многие авторы полагают, что пол у сосны в основном определяется условиями внешней среды и коррелятивными соотношениями ростовых процессов. Л.Ф. Правдиным была выдвинута гипотеза об эволюционном разделении полов, происходящем у *Pinus sylvestris* на современном этапе ее филогенеза [3]. В древостоях 110–150-летнего возраста различных типов леса, в основном в борах брусничных, в пределах лесной зоны, независимо от географического района, выявлено явное господство по численности сосны со смешанным половым типом, причем в северной тайге ее доля составляет порядка 85 %. Согласно приведенной методике [3], в северной тайге доля чисто женских или мужских индивидуумов не превышает 4...10 %, в южной тайге численность мужских особей фактически «нулевая». Согласно данным [5], в степных борах (бруснично-травяных) минусинской и балгазынской популяций, на юге Средней Сибири, доля мужских деревьев составляет порядка 5...7 %, женских – 18 %. Безусловно, доминируют по численности однодомные половые типы (75...80 %). Исследования сексуальной структуры в сосняках кустарничково-зеленомошных II класса возраста, проведенные на Кольском полуострове [6], также показывают, что доля особей чисто мужского типа не превышает 1 %.

Дифференциация деревьев по типу сексуализации представляет собой внутривидовые половые формы, хотя с возрастом, в связи со структурными преобразованиями в кроне дерева, может наблюдаться смена направления его сексуализации. Сведения по морфологическим характеристикам сосны с разным типом сексуализации противоречивы. Отмечены зависимости от пола деревьев индексов прироста [5]. Есть сведения [5], что с ухудшением условий среды связи изменчивости и чувствительности радиального прироста с полом усиливаются.

Целью работы является изучение изменчивости радиального прироста у деревьев сосны разных половых типов в условиях избыточного увлажнения почв северной тайги.

Объекты и методика исследования

Исследования проводили в низкопродуктивных (Va класс бонитета), низкополнотных (0,4–0,5) и чистых по составу древостоях (10 С) в разновозрастных сосняках кустарничково-сфагновых, произрастающих на болотных верховых почвах в низовьях Северной Двины (северная тайга). За основу выделения деревьев с разным половым типом взяли методику С.А. Мамаева [3]. При этом деревья были объединены в три группы: 1 – смешанного, 2 – женского, 3 – мужского типов сексуализации. К первой группе отнесены деревья с наличием в кроне мужских и женских стробилов, ко второй – только с наличием женских шишек, к третьей – только мужских стробилов. Во избежание ошибок выявление полового типа проводили в течение 3 лет, также определяли следы стробилов на побегах за прошлые годы. Как известно [3], у сосны следы генеративных органов долго сохраняются на ветвях и по ним легко установить пол дерева. Необходимо помнить, что деревья сосны не являются абсолютно однополыми и могут иметь в кроне мужские и женские стробилы, которые по тем или иным причинам не были сформированы за определенный временной период в процессе онтогенеза. Существует также вероятность ошибок при их визуальном подсчете. Согласно данной методике, в сосняках кустарничково-сфагновых северной тайги установлено доминирование по численности сосны со смешанным типом сексуализации (около 85 %). Доля деревьев с женским половым типом составляет порядка 15 %, мужские деревья встречаются единично (менее 0,5 %). Таким образом, частота встречаемости деревьев разных половых типов в условиях постоянного избыточного увлажнения в основном соответствует их численности в сосняках на дренированных почвах.

На постоянных пробных площадях (ПП) со сходными таксационными характеристиками (с маркировкой деревьев) определяли высоту и диаметр ствола деревьев на высоте 1,3 м, проводили отбор кернов древесины (табл. 1). Объем выборки составил 32 дерева смешанного и женского половых типов 140–150-летнего возраста. У деревьев сосны мужского полового типа керны древесины не отбирали, поскольку они встречались единично.

Таблица 1

Краткая таксационная характеристика сосновых древостоев

№ ПП	Возраст, лет	Полнота	Высота, м	Диаметр ствола, см, на высоте 1,3 м
34	60...170	0,5	4...8	7...13
34А	60...180	0,4	3...7	4...16
45	60...180	0,5	4...8	6...15
46	60...180	0,4	3...7	8...18
46А	70...170	0,4	3...6	10...17

Исходными данными для дендрохронологического анализа радиального прироста разных половых типов сосны служили средние значения прироста, рассчитанные по измерениям ширины годичных слоев в двух взаимно перпендикулярных направлениях. Измерения ширины годичных слоев проводили методом световой микроскопии с точностью $\pm 0,05$ мм [8]. Далее строили графики динамики годичного прироста отдельных деревьев анализируемых половых типов, определяли средние показатели их радиального прироста с использованием стандартных статистических методов [7]. Синхронизацию рядов осуществляли посредством автокорреляции, перекрестную датировку – с использованием указательных дат. Для выявления цикличности радиального прироста разных форм сосны использовали календарные даты наступления экстремальных приростов и значения норм годичного прироста, рассчитанные по 5-летним скользящим кривым. Методом 5-летнего скользящего сглаживания определяли относительные индексы прироста (в процентах) [1]:

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

где i_{ϕ} – фактическая ширина годичного кольца;

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

Данный способ расчетов обеспечивает удаление возрастного тренда.

Рассчитывали показатель чувствительности дерева (в процентах) к условиям внешней среды [1]:

$$K_s = \frac{\sum |\Delta i|}{\sum i} 100 \%, \quad (2)$$

где $\sum |\Delta i|$ – абсолютная разность ширины соседних годичных колец деревьев независимо от знака;

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

Уровни изменчивости определяли по шкале С.А. Мамаева [3].

Результаты исследования и их обсуждение

В насаждениях сосны на болотных верховых почвах в исследуемом районе для деревьев женского и смешанного типов сексуализации установлены сходные статистические характеристики вариационных рядов, абсолютной величины и индекса прироста (табл. 2). Коэффициенты вариации абсолютной величины годичного прироста (в пределах дерева) у сосны с женским и смешанным типом сексуализации существенно не различаются и соответствуют очень высокому уровню изменчивости этого показателя.

Индивидуальная изменчивость радиального прироста (между деревьями) также соответствует высокому и очень высокому уровню ($CV = 38\%$ – для женского типа, $CV = 44\%$ – для смешанного типа). Следовательно, уровни изменчивости радиального прироста в пределах одного дерева и между деревьями разных половых типов близки. Эти результаты не противоречат

Таблица 2

**Изменчивость радиального годовичного прироста и параметров ствола
у разных половых типов сосны**

Половой тип	Абсолютная величина годовичного прироста, мм			Индекс годовичного прироста, %			Средняя высота, м	Средний диаметр ствола, см
	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	min–max	CV, %	<i>I</i>	min–max	CV, %		
Женский	0,32±0,02	0,10–0,72	49	102	83–167	11	4,9±0,2	9,4±0,4
Смешанный	0,37±0,03	0,13–0,84	46	102	81–167	11	5,0±0,2	10,8±0,5

Примечание. $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$ – среднее значение с ошибкой; min–max – минимальное и максимальное значения; CV – коэффициент вариации.

полученным ранее выводам о сходстве уровней эндогенной и индивидуальной изменчивости других морфоструктурных признаков сосны. В пределах одного дерева они подвержены колебаниям, обусловленным как действием хронологических факторов, так и микроусловиями внешней среды. Эти колебания связаны с нормореакцией генотипа на изменение внешних условий [4]. Вариабельность индекса годовичного прироста в пределах одного дерева соответствует низкому уровню (табл. 2), но между деревьями – очень высокому уровню (CV = 43 % – для женского, CV = 51 % – для смешанного типов).

Сосна женского полового типа в 140–150-летнем возрасте уступает на 16 % по радиальному годовичному приросту деревьям смешанного типа, однако статистически достоверных различий средних значений при критических значениях t-критерия между выборками деревьев разной сексуализации не установлено ($t < t_{0,05}$). В отдельные временные периоды наблюдается существенное доминирование ($t > t_{0,05}$) радиального прироста у сосны со смешанным половым типом (рис. 1).

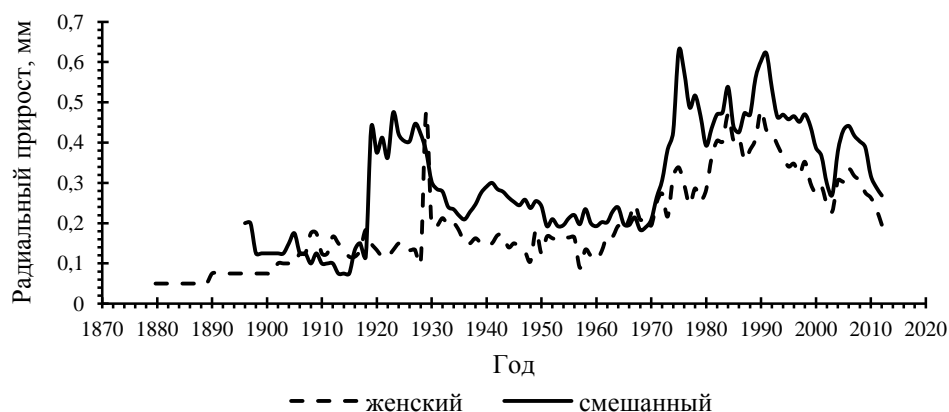


Рис. 1. Динамика средних значений радиального прироста у сосны разных половых типов

Особенно значительное преимущество деревьев смешанного типа по радиальному приросту наблюдается в 30–40-летнем возрасте. По-видимому, это может быть связано с их наследственными особенностями. По диаметру ствола сосна смешанного полового типа превосходит сосну женского типа на 15 %, что является для данной выборки деревьев достоверным (t-критерий, $p < 0,05$). Существенных различий этих форм по высоте ствола не наблюдается (табл. 2). Хронологические изменения индекса радиального прироста в выборках деревьев женского и смешанного сексуальных типов происходят до-вольно синхронно (рис. 2).

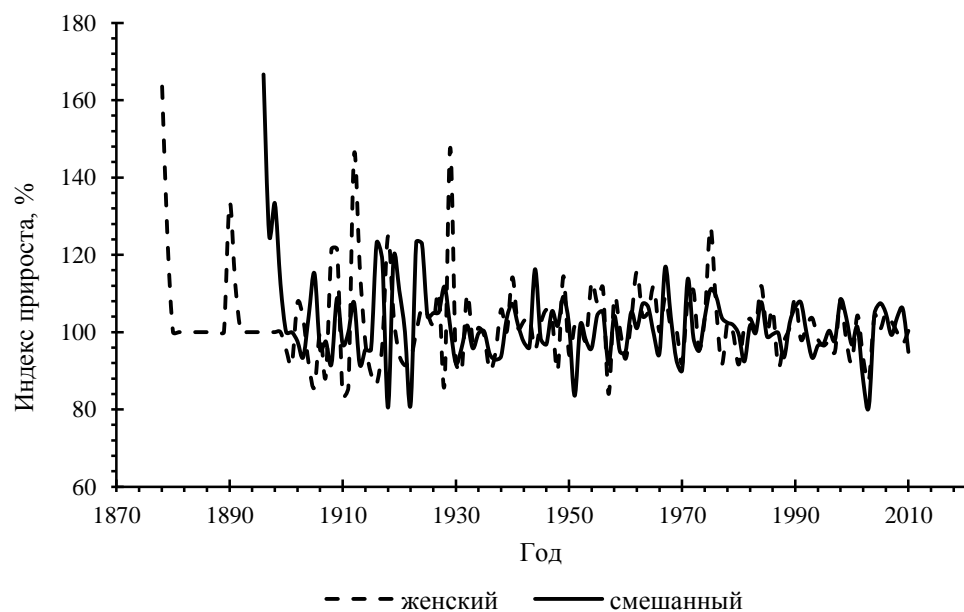


Рис. 2. Динамика средних значений индексов прироста у сосны разных половых типов

При элиминации возрастного фактора на динамику радиального годовичного прироста (индекс прироста) оказывают влияние условия внешней среды. Одновременно с осциллирующими колебаниями радиального прироста, вызванными влиянием погодных условий, здесь имеют место длинноволновые трендовые колебания, связанные с изменением экологических условий [2]. В возрасте до 20 лет радиальный прирост у деревьев обоих типов незначителен (см. рис. 1), что, по-видимому, связано с их приспособлением к существующим экологическим условиям. В 20–50-летнем возрасте наблюдается резкое повышение абсолютной величины годовичного прироста. В этот период, вероятно, наиболее полно проявляются наследственные особенности деревьев сосны, реализованные и фиксированные во временных рядах. Следующие 40 лет камбиальная активность деревьев стабилизируется, хотя радиальный прирост деревьев обоих типов ниже по сравнению с предыдущим периодом.

В возрасте спелости (100...120 лет) наблюдается кульминация радиального прироста, по мере старения происходит его неуклонное снижение независимо от полового типа деревьев.

Довольно низкие значения показателя чувствительности (11...13 %) к воздействию факторов внешней среды у деревьев женского и смешанного половых типов свидетельствует об их устойчивости (независимо от половой принадлежности) к изменению экологических факторов в условиях постоянного избыточного увлажнения почв.

В динамике радиального прироста деревьев сосны выявлено три типа возрастных кривых: «большого роста», равномерная кривая и кривая увеличения в более старшем возрасте. Для 41 % деревьев с женским половым типом выявлена равномерная кривая, для 34 % – кривая увеличения прироста в старшем возрасте, для 25 % – кривая большого роста. Для 47 % деревьев со смешанным типом свойственна кривая увеличения прироста в старшем возрасте, для 32 % – равномерная кривая, для 21 % – кривая большого роста. Можно полагать, что сосна с разной сексуализацией имеет отличия в типе роста. Для деревьев женского полового типа в период онтогенеза характерен более равномерный рост, для смешанного типа свойственно значительное повышение прироста по диаметру в зрелом возрасте.

Для сосны разных половых типов были определены диапазоны пространственно-временной изменчивости ширины годичных колец. Средние значения циклов для сосны смешанного полового типа между максимальными пиками составляют 11,4, между минимальными – 8,9 года. Средние значения для сосны женского типа между максимальными пиками – 9,1, между минимальными – 12,1 года (рис. 3). Цикличность колебаний ширины годичных колец у сосны разных типов сексуализации близка к 11-летнему солнечному циклу.

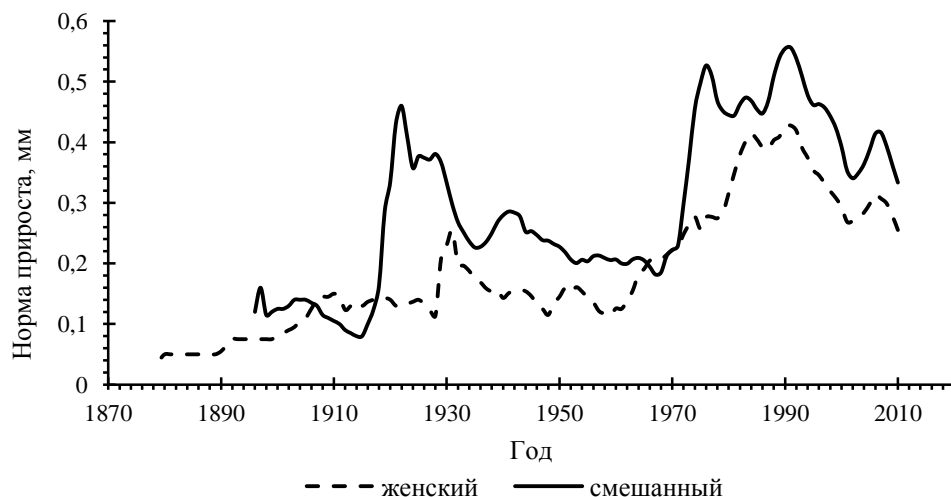


Рис. 3. Цикличность в динамике радиального прироста у сосны разных половых типов

Заключение

В условиях постоянного избыточного увлажнения почв в 140–150-летнем возрасте сосна женского полового типа уступает по диаметру ствола деревьям со смешанным типом сексуализации в среднем на 15 %. Наблюдается существенное преимущество сосны смешанного типа по сравнению с женским по радиальному приросту в отдельные временные периоды, особенно в 30–40-летнем возрасте. Однако статистически значимых различий между средними значениями радиального годового прироста в выборках деревьев этих половых типов не установлено. При этом преимущество сосны смешанного типа сексуализации по данному показателю составляет 16 %. Можно полагать, что характер роста деревьев разных половых типов обусловлен их наследственными особенностями. Уровни изменчивости радиального прироста у сосны с различной сексуализацией в пределах одного дерева и между деревьями (индивидуальная изменчивость) высокие ($CV > 30\%$) и очень высокие ($CV > 40\%$). Разные половые типы сосны характеризуются высокой амплитудой колебаний и сходным распределением индексов прироста. Сосны женского и смешанного типов сексуализации существенно не различаются по чувствительности к воздействию факторов внешней среды. В динамике радиального прироста у сосны с различной сексуализацией выявлено три типа возрастных кривых. Для деревьев женского типа в течение жизни характерен более равномерный рост, смешанному типу свойственно увеличение радиального прироста в зрелом возрасте. Цикличность колебаний радиального прироста у сосны обоих типов сексуализации близка к 11-летнему циклу. Судя по диаметру ствола, сосна со смешанным половым типом более продуктивна и может иметь большие показатели по объему ствола и запасу древесины на болотных верховых почвах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Битвинкас Т.Т.* Дендроклиматические исследования. Л.: Гидрометеиздат, 1974. 172 с.
2. *Ваганов Е.А., Терсков И.А.* Анализ роста дерева по структуре годичных колец. Новосибирск: Наука, 1977. 93 с.
3. *Мамаев С.А.* Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере сем. *Pinaceae*) на Урале. М.: Наука, 1973. 283 с.
4. *Тарханов С.Н., Бирюков С.Ю.* Морфоструктура и изменчивость биохимических признаков популяции сосны (*Pinus sylvestris* L.) в стрессовых условиях устья Северной Двины // Сиб. эколог. журн. 2014. № 2. С. 319–327.
5. *Тихонова И.В.* Изменчивость годичных колец у разных половых типов деревьев сосны обыкновенной на юге Средней Сибири // Лесоведение. 2007. № 3. С. 40–45.
6. *Цветков В.Ф., Цветков И.В.* Лес в условиях аэротехногенного загрязнения. Архангельск: АГТУ, 2003. 354 с.
7. *Шиятов С.Г.* Дендрохронология верхней границы леса на Урале. М.: Наука, 1986. 137 с.

8. Шиятов С.Г., Ваганов Е.А., Кирдянов А.В., Круглов В.Б., Мазена В.С., Наурызбаев М.М., Хантемиров Р.М. Методы дендрохронологии: учеб.-метод. пособие. Красноярск: КрасГУ, 2000. Ч. 1. 80 с.

9. Charlesworth D. Plant Sex Determination and Sex Chromosomes // *Heredity*. 2002. No. 88. Pp. 94–101.

10. Correns C. Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechtes bei den hoeheren Pflanzen. Berlin. 1928. 138 p.

11. Givnish T.J. Ecological Constraints on the Evolution of Breeding Systems in Seed Plants: Dioecy and Dispersal in Gymnosperms // *Evolution*. 1980. No. 34. Pp. 959–972.

Поступила 06.10.16

UDC 582.475.4:631.524.82:631.524.5

DOI: 10.17238/issn0536-1036.2017.2.85

The Variability of Radial Increment of Sexual Types of Scotch Pine Under Hydrogenic Conditions

E.A. Pinaevskaya, Postgraduate Student, Research Assistant

S.N. Tarkhanov, Doctor of Biological Sciences, Senior Research Officer

Federal Center for Integrated Arctic Research of the Russian Academy of Sciences,

Naberezhnaya Severnoy Dviny, 23, Arkhangelsk, 163000, Russian Federation;

e-mail: aviatorov8@mail.ru, tarkse@yandex.ru

Pinus sylvestris L. manifests the intrapopulation individual genetic variation by the sexual type. The goal of research is the evaluation of variability in radial increment of pine trees of different sexual types under hydrogenic conditions in the northern taiga of the European part of Russia. The research is carried out in the shrub-sphagnum pine forests on wetland upland soils in the lower reaches of the Northern Dvina. In these conditions pine (*Pinus sylvestris* L.) of mixed sexual type (about 85 %) is dominated. The proportion of trees with female sexual type is about 15 %, and male trees occur singly (less than 0.5 %). The sexual type of trees is determined by the method proposed by S.A. Mamaev. The mean values of radial increment are used for the tree-ring analysis of radial growth of different sexual types of *Pinus sylvestris* L. Trees of different sexual types in 140–150 years of age demonstrate similar parameters in the annual stem diameter growth (0.32 mm – for the female sexual type and 0.37 mm – for the mixed sexual type) and the index of increment (102 % for both sexual types). In the time series the advantage of the absolute value of the pine radial increment of mixed sexual type is shown, especially in 30–40 years of age. Variability levels of annual growth are high and very high within the individual tree ring chronology and between trees. Sexual types do not differ in sensitivity to external factors (11...13 %). The trees of female type are characterized by the uniform growth and the trees of mixed type – by the intensive growth in the “mature” age. Cyclical fluctuations of the width of pine annual rings of different sexual types are close to the 11-year solar cycle.

Keywords: Scotch pine, sexual type, radial increment, variability, constant overwetting of soils.

For citation: Pinaevskaya E.A., Tarkhanov S.N. The Variability of Radial Increment of Sexual Types of Scotch Pine Under Hydrogenic Conditions. *Lesnoy zhurnal* [Forestry journal], 2017, no. 2, pp. 85–94. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2017.2.85

REFERENCES

1. Bitvinskas T.T. *Dendroklimaticheskie issledovaniya* [Dendroclimatic Research]. Leningrad, 1974. 172 p.
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, 1977. 93 p.
3. Mamaev S.A. *Formy vnutrividovoi izmenchivosti drevesnykh rastenii (na primere sem. Pinaceae) na Urale* [Forms of Intraspecific Variation of Tree Plants (for Example of the Family *Pinaceae*) in the Urals]. Moscow, 1973. 283 p.
4. Tarkhanov S.N., Biryukov S.Yu. Morfostruktura i izmenchivost biokhimicheskikh priznakov populyatsii sosny (*Pinus sylvestris* L.) v stressovykh usloviyakh ust'ya Severnoi Dviny [The Morphological Structure and Variability of the Biochemical Features of the Pine Population (*Pinus sylvestris* L.) Under Stress Conditions in the Mouth of the Northern Dvina]. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal* [Contemporary Problems of Ecology], 2014, no. 2, pp. 319–327.
5. Tikhonova I.V. *Izmenchivost godichnykh kolets u raznykh polovykh tipov derevev sosny obyknovЕННОI na yuge Srednei Sibiri* [Variability of Tree Rings in Different Sexual Types of Scots Pine Trees in the South of Central Siberia]. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 2007, no. 3, pp. 40–45.
6. Tsvetkov V.F., Tsvetkov I.V. *Les v usloviyakh aerotekhnogenogo zagryazneniya* [Forest in Terms of Environmental Contamination]. Arkhangelsk, 2003. 354 p.
7. Shiyatov S.G. *Dendrokronologiya verkhney granitsy lesa na Urale* [The Dendrochronology of the Upper Forest Border in the Urals]. Moscow, 1986. 137 p.
8. Shiyatov S.G., Vaganov E.A., Kirdeyanov A.V., Kruglov V.B., Mazepa V.S., Naurzbaev M.M., Khantemirov R.M. *Metody dendrokronologii: uchebno-metodicheskoe posobie* [Dendrochronology Methods]. Krasnoyarsk, 2000, part 1. 80 p.
9. Charlesworth D. Plant Sex Determination and Sex Chromosomes. *Heredity*, 2002, no. 88, pp. 94–101.
10. Correns C. *Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechtes bei den hoeheren Pflanzen*. Berlin, 1928. 138 p.
11. Givnish T.J. Ecological Constraints on the Evolution of Breeding Systems in Seed Plants: Dioecy and Dispersal in Gymnosperms. *Evolution*, 1980, no. 34, pp. 959–972.

Received on October 06, 2016
