

На правах рукописи



ПИНАЕВСКАЯ ЕКАТЕРИНА АЛЕКСАНДРОВНА

**ЗАКОНОМЕРНОСТИ РОСТА МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ФОРМ СОСНЫ
(*PINUS SYLVESTRIS* L.) В СТРЕССОВЫХ УСЛОВИЯХ СЕВЕРНОЙ
ТАЙГИ (НА ПРИМЕРЕ БАССЕЙНА СЕВЕРНОЙ ДВИНЫ)**

03.02.08 – «Экология (в биологии)»

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Санкт-Петербург
2018

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Федеральном исследовательском центре комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лавёрова Российской академии наук

Научный руководитель доктор биологических наук
Тарханов Сергей Николаевич

Официальные оппоненты: **Румянцев Денис Евгеньевич**
доктор биологических наук, доцент,
Мытищинский филиал Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего профессионального образования «Московский государственный технический университет имени Н.Э. Баумана», профессор

Хамитов Ренат Салимович
доктор сельскохозяйственных наук, доцент,
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Вологодская государственная молочнохозяйственная академия имени Н.В. Верещагина», профессор


Ведущая организация: Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Северный (Арктический) федеральный университет имени М.В. Ломоносова»

Защита состоится 6 февраля 2019 г. в 14:00 ч на заседании диссертационного совета Д 002.211.02 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Ботаническом институте им. В.Л. Комарова Российской академии наук по адресу: 197376, г. Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2.

Тел.: (812) 372-54-42; факс: (812) 372-54-43, dissovet.d00221102@binran.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Федерального государственного бюджетного учреждения науки Ботанического института им. В.Л. Комарова Российской академии наук.

Автореферат разослан «__» декабря 2018 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук  Лянгузова Ирина Владимировна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Сосна обыкновенная относится к главным лесообразующим видам на территории Европейского Севера и имеет большое экологическое и хозяйственное значение. В лесах севера Европейской части России сосредоточен наиболее ценный генофонд, характеризующийся запасом накопленной изменчивости так называемых «краевых» популяций (Гертих, 1989), появлением модификационных фенотипов и генотипов, что подчеркивает актуальность изучения внутривидового разнообразия, динамики роста разных форм.

При тенденции глобальных изменений климата важно изучать динамику роста деревьев в различных лесорастительных условиях, что позволяет определять пределы адаптации древесных видов к меняющимся условиям среды (Кирдянов и др., 2005). Временная изменчивость радиального прироста деревьев отражает влияние внешних и внутренних факторов. Известен ряд работ по изучению влияния экологических факторов на радиальный прирост сосны на Европейском Севере. В последние десятилетия широко исследуется влияние климатических факторов на рост хвойных видов (Ваганов, Шашкин, 2000; Матвеев, Чеботарев, 2002; Ловелиус и др., 2013; Linderholm et al., 2002; Shiyatov, 2003; Mazepa, 2005 и др.). В тоже время, исследования изменчивости радиального прироста разных морфологических форм сосны в связи с климатическими параметрами на севере Европейской части России не проводились.

Сосняки на болотных верховых почвах в Архангельской области занимают до одной трети территории, обладая уникальным свойством – наличием торфяной залежи, выполняют биосферную функцию в поддержании природных процессов и играют важную роль в регулировании круговорота воды, углерода и других компонентов (Вомперский и др., 2011). Такой лимитирующий фактор среды как избыточное увлажнение почв, приводящий к корневой гипоксии и гипотермии, вызывает хронический стресс у древесных растений (Судачкова и др., 2012). Это приводит к ослаблению роста вегетативной и генеративной сфер сосны. Изучение радиального прироста как универсального показателя роста может выявить первые признаки изменений под воздействием стрессовых факторов (Судачкова, 1998).

Таким образом, выявление закономерностей роста во временных рядах разных форм сосны в стрессовых условиях является актуальным, что вызывает необходимость проведения исследований в этом направлении.

Целью данного исследования являлось изучение изменчивости роста разных форм сосны (*Pinus sylvestris* L.) в условиях постоянного избыточного увлажнения почв (на примере Северо-Двинского бассейна).

В связи с поставленной целью решались следующие **задачи**:

1. Изучить изменчивость морфоструктурных показателей разных форм сосны в условиях избыточного увлажнения почв бассейна Северной Двины;

2. Выявить закономерности хронологической изменчивости радиального прироста форм сосны в стрессовых условиях;
3. Установить зависимости изменчивости радиального прироста разных форм сосны в древесно-кольцевых рядах от климатических факторов.

Научная новизна работы. На основе оригинальных данных значительно дополнены сведения о формовом разнообразии и изменчивости морфоструктурных признаков сосны (*Pinus sylvestris* L.) разных форм на Европейском Севере России. Новым аспектом является сравнительная оценка морфоструктурных показателей форм сосны с разным типом апофиза семенных чешуй шишек в Архангельской области. Получены новые результаты по динамике радиального прироста во временных рядах у разных форм сосны в условиях постоянного избыточного увлажнения почв северной тайги. Установлены различные типы роста у форм сосны, различающихся окраской микростробилов, типом апофиза семенных чешуй, типом сексуализации, габитусом кроны. На основе полученных данных определены наиболее продуктивные формы сосны в стрессовых условиях. Дана оценка влияния климатических факторов на камбиальный рост разных форм сосны. Отражена роль почвенно-гидрологических условий в нивелировании влияния климатических факторов внешней среды.

Положения, выносимые на защиту:

1. В кустарничково-сфагновых сосняках на болотных верховых торфяных почвах форма сосны с «выпуклым» типом апофиза семенных чешуй шишек превосходит форму с «плоским» типом по морфометрическим показателям вегетативной и генеративной сфер.
2. Морфологические формы сосны (по типу апофиза семенных чешуй шишек, цвету микростробилов, половому типу, габитусу кроны) имеют различия во временной динамике радиального прироста в стрессовых условиях.
3. Разные формы сосны в условиях постоянного избыточного увлажнения почв сходным образом реагируют на климатические и другие экологические факторы.

Обоснованность и достоверность результатов исследований подтверждается большим объемом экспериментального материала на основе репрезентативных выборок с применением научно-обоснованных методик сбора и обработки исходных данных статистическими методами с использованием современных компьютерных программ, обеспечивающих согласованность результатов. При сборе материала применен подход дифференциации деревьев по морфологическим формам. Было заложено 23 пробные площади, проведены измерения морфоструктурных показателей более чем у 1 тыс. деревьев. Отобрано более 6 тыс. кернов древесины и около 5 тыс. шишек. Проанализированы данные по метеопараметрам с 5 метеостанций. Обработка материала проводилась дендрохронологическими методами с использованием статистического анализа.

Практическая значимость. Результаты исследований временной изменчивости радиального прироста сосны с учетом ее формового

разнообразия могут быть использованы для контроля и прогноза климатических изменений. Полученные результаты могут быть использованы при проведении лесоводственно-селекционных мероприятий по сохранению биологического разнообразия лесов. Выявленные закономерности роста разных форм сосны могут быть использованы при проведении регионального мониторинга лесных экосистем. Установленные типы роста разных форм сосны имеют практическое значение для аналитической селекции, в лесной таксации при составлении региональных таблиц хода роста сосны по диаметру ствола в сфагновых сосняках.

Результаты исследования могут быть использованы в лекциях и практических занятиях по экологии, лесоведению, спецкурсе по дендрохронологии и научно-исследовательских работах студентов С(А)ФУ имени М.В. Ломоносова.

Личный вклад автора. Автором самостоятельно определены цель и задачи, программа научно-исследовательских работ, проведены все полевые работы по сбору материала и лабораторные исследования, выполнены статистическая обработка, анализ, обобщение и интерпретация полученных результатов, формулировка выводов. Работа выполнялась в соответствии с темами ФНИР в рамках государственных заданий Федерального исследовательского центра комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лавёрова РАН (2012 – 2017 гг.), инициативного проекта по Программе фундаментальных исследований УрО РАН № 12-У-5-1005 (2012 – 2014 гг.), проекта по Комплексной программе УрО РАН № 15-12-5-24 (2015 – 2017 гг.). Исследования поддержаны грантом Правительства Архангельской области № 03-2017-03а (2017 г.).

Апробация работы. Основные результаты диссертационного исследования докладывались на 14 международных, 11 всероссийских научных конференциях, 1 всероссийском конкурсе и 1 летней школе: XXI всерос. молодеж. науч. конф. «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2014), всерос. науч. конф. с международ. участием «Фундаментальная и прикладная биоморфология в ботан. и эколог. исследованиях» (Киров, 2014), всерос. конф. с международ. участием Юдахинские чтения (Архангельск, 2014), X междунар. науч.-практ. конф. «Актуальные проблемы экологии – 2014» (Гродно, 2014), международ. конф. по экологической морфологии растений (к 100-летию со дня рождения И.Г. Серебрякова) (Москва, 2014), всерос. конф. с международ. участием «Комплексные науч. исследования и сотрудничество в Арктике: взаимодействие вузов с академ. и отрасл. науч. организациями» (Архангельск, 2015), XIX междунар. Пушинская школа конф. мол. ученых «Биология – наука XXI века» (Пушино, 2015), XV междунар. науч. конф. студ. и асп. «Проблемы Арктического региона» (Мурманск, 2015), V междунар. мол. науч. конф. «Экология – 2015» (Архангельск, 2015), XV междунар. конф. мол. ученых «Леса Евразии – Большой Алтай» (Барнаул, 2015), V всерос. геоботаническая школа-конф. в рамках III (XI) междунар. ботанической конф. мол. ученых (Санкт-Петербург, 2015), IV всерос. конф. мол. ученых (с

международ. участием) «Биоразнообразии: глобальные и региональные процессы» (Улан-Удэ, 2016), Всерос. конкурс с международ. участием проектных идей «Постигая Арктику – 2016» (Архангельск, 2016) (диплом III степени), всерос. мол. науч.-практ. конф. «Мониторинг состояния, использования и воспроизводства лесов Европейской части РФ» (Воронеж, 2016), II международ. науч. конф. «Природные ресурсы и комплексное освоение прибрежных районов Арктической зоны» (Архангельск, 2016), всерос. науч. конф. с международ. участием «Экологические проблемы северных регионов...» (Апатиты, 2016), всерос. науч. конф. «Мониторинг состояния и загрязнения окружающей среды...» (Москва, 2017), V мол. науч.-практ. летняя школа РГО (с международ. участием) «География в современном мире: проблемы и перспективы» (Калужская область, 2017), международ. конф. «Живая природа Арктики: сохранение биоразнообразия, оценка состояния экосистем» (Архангельск, 2017), межрегион. науч. конф. «Вклад ООПТ Архангельской области в сохранение природного и культурного наследия» (Архангельск, 2017), V международ. науч.-практ. конф. «Индикация состояния окружающей среды...» (Москва, 2017), всерос. науч.-практ. конф. «Современная лесная наука: проблемы и перспективы» (Воронеж, 2017), XVII международ. конф. мол. ученых «Леса Евразии – Леса Поволжья» (Казань, 2017), международ. науч.-практ. конф. студ., асп. и мол. ученых «География в современном мире: вековой прогресс и новые приоритеты» (Санкт-Петербург, 2018), IV (XII) международ. ботан. конф. мол. ученых (Санкт-Петербург, 2018), I международ. мол. науч.-практ. конф. «Арктические исследования: от экстенсивного освоения к комплексному развитию» (Архангельск, 2018), XIX международ. науч.-практ. конф. «Актуальные проблемы экологии и природопользования» (Москва, 2018).

По результатам научных исследований автор награжден стипендией Губернатора Архангельской области по итогам 2015 / 2016 учебного года.

Публикации. По материалам диссертационной работы опубликовано 34 работы, в том числе 8 статей в журналах из Перечня ВАК РФ (из них 1 статья – в издании, индексируемом Web of Science / Scopus), 2 статьи в сборниках научных трудов, 24 публикаций в сборниках материалов международных и всероссийских научных конференций.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, шести глав, заключения с основными выводами, списка использованной литературы, приложения. Список литературы содержит 315 источников, из них 65 – на иностранных языках. Текст изложен на 218 страницах, включая 16 таблиц и 80 рисунков.

Благодарности. Автор выражает благодарность научному руководителю, доктору биологических наук Тарханову С.Н. за общее руководство и постоянное внимание при выполнении работы.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. Современное состояние вопроса по изучению формового разнообразия и изменчивости радиального прироста сосны (*Pinus sylvestris* L.)

Глава включает анализ литературы по изучению формового разнообразия сосны в разных географических районах и обзор работ дендрохронологической, дендроклиматической направленности. Отмечаются исследования формовой структуры сосны (*Pinus sylvestris* L.) в разных типах лесах в северотаежных насаждениях Северо-Двинского бассейна (Тарханов, Бирюков, 2013). Приводятся работы, рассматривающие влияние факторов окружающей среды на радиальный прирост деревьев (Ловелиус, 1979; Шиятов, 1986; Ваганов и др., 1996, 2007; Феклистов и др., 1997; Румянцев, 2004; Кирдянов, Ваганов, 2006; Кухта, 2011; Тишин, 2011; Матвеев и др., 2012; Fritts, 1976; Kirdeyanov et al., 2003; Briffa et al., 2004 и др.).

Сосна обыкновенная является основным лесообразующим видом на Европейском Севере России, но закономерности радиального прироста морфологических форм сосны на данной территории изучены слабо. Известны исследования динамики роста сосны с разной формой кроны (ширококронная и узкокронная), для которых были установлены различия в радиальном приросте (Щекалев, Тарханов, 2006, 2007). На Севере в условиях избыточного увлажнения почв не проводятся исследования по влиянию климатических и других факторов среды на прирост разных форм сосны.

ГЛАВА 2. Средообразующие факторы. Характеристика разных морфологических форм сосны обыкновенной

В главе представлено описание природных условий Архангельской области. В северной тайге значительную долю занимают сфагновые сосняки, произрастающие на избыточно-увлажненных почвах, дана их краткая характеристика. Приведено описание форм сосны с разным типом апофиза, цветом микростробилов, половым типом и габитусом кроны. На основании проведенных исследований установлены частоты встречаемости форм сосны (*Pinus sylvestris* L.) в разных географических районах Архангельской области и выявлено, что в сосняках кустарничково-сфагновых узкокронная форма доминирует по численности в усть-двинской (75 %) и пинежской (65 %) популяциях, а ширококронная – в усть-мезенской (61 %), важской (74 %) и вычегодской (75 %). Доля «болотной» сосны в разных районах не превышает 40 %. Изучение формовой структуры сосны в сосняках кустарничково-сфагновых по типу апофиза семенных чешуй шишек показало преобладание деревьев с «выпуклым» типом (60–80 %).

ГЛАВА 3. Объекты и методы исследований

В главе рассмотрены объекты, подходы и методика исследований, проводимых в период с 2013 по 2016 гг. на 23 пробных площадях (П.П.). Объектами исследований являлись низкобонитетные (Va), низкопроизводительные и чистые по составу сосняки кустарничково-сфагновые в возрасте 50–190 лет на болотных верховых торфяных почвах Северо-Двинского бассейна (20 П.П.) и устья р. Мезень (3 П.П.). В работе были применены подходы и методы, связанные с изучением внутривидовой изменчивости сосны и дендрохронологического анализа радиального прироста.

На П.П., заложенных в однородных условиях, проведено изучение роста разных форм сосны (*Pinus sylvestris* L.) по:

1. типу апофиза семенных чешуй шишек: f. *gibba* Christ – «выпуклый»; f. *plana* Christ – «плоский» тип (Правдин, 1964).
2. цвету микростробилов: f. (var.) *sulfuranthera* Kozubow – желтопыльниковая; f. (var.) *erythranthera* Sanio – краснопыльниковая сосна.
3. типу сексуализации: смешанный и женский (Мамаев, 1972; Тихонова, 2007).
4. габитусу кроны: «обычная» и «болотная» формы.

Объем выборок по формам составил 30–110 деревьев. При сравнительной оценке деревьев разных форм различия в возрасте в подавляющем большинстве случаев не превышали 10 лет. У деревьев разных форм определялись морфометрические показатели ствола и кроны, отобраны керны древесины на высоте 1,3 метра, образцы из 10 шишек урожая прошлого года с каждого дерева в отдельных популяциях.

Методом световой микроскопии (с точностью 0,05 мм) проведены измерения древесных колец в двух взаимно перпендикулярных направлениях (С–Ю, З–В). При помощи дендрохронологического анализа получены средние значения радиального прироста у разных форм сосны с использованием статистических методов обработки данных (Ловелиус, 1979; Матвеев, 1999; Шиятов, 1986, 2000; Пузаченко, 2004; Статистические методы..., 2014; Fritts, 1976; Cook, 1985). Для синхронизации рядов прироста и исключения ошибок при измерении проведена перекрестная датировка годовых колец деревьев. Для выявления связей прироста с факторами окружающей среды рассчитаны относительный индекс прироста методом 5-летнего сглаживания (I , %), «показатель чувствительности» (K_s , %) (Битвинскас, 1974), «индекс стресса», показывающий реакцию на воздействие дезадаптирующего фактора (стресса) (Арефьев, 1997) и выраженный сигнал популяции (*Expressed Population Signal*) (Wigley et al., 1984). Коэффициенты изменчивости показателей роста оценивались по шкале С.А. Мамаева (1970). При установлении достоверных различий между показателями использовались статистические критерии (t -Стьюдента и F -Фишера).

Температура воздуха (в °С), количество осадков (в мм), облачность (в баллах) на объектах исследований определены по данным региональных

метеостанций (<http://seak.meteoinfo.ru>; <http://www.pogodaiklimat.ru>; <https://rp5.ru/archive.php>). Влияние метеопараметров на радиальный прирост разных форм сосны был оценен в разном сочетании, это месячные значения предыдущего, текущего года, среднегодовые значения, значения периода и начала вегетации 5 и более лет. Для нахождения связей между различными факторами среды и показателями прироста древесины проводился корреляционный анализ (Ивантер, Коросов, 2011). Наличие корреляции выявляли для индексов прироста разных форм сосны и чисел Вольфа. Сходство между выборками деревьев разных форм оценивали на основе кластерного анализа. Статистическая обработка данных проводилась при помощи пакета программ: Statistica, Stadia, Systat, Past (Введение в систему Statistica..., 2002; Программные статистические комплексы, 2005; Программа «Statistica»..., 2006).

ГЛАВА 4. Изменчивость морфоструктурных показателей у разных форм сосны

Проведен анализ морфоструктурных особенностей разных форм сосны в кустарничково-сфагновых сосняках.

Индивидуальная изменчивость морфоструктурных показателей форм с разным типом апофиза семенных чешуй. Установлены достоверные различия у форм с разным типом апофиза по высоте ствола в усть-мезенской ($t=2,16$; $t_{0,05}=2,00$) и усть-двинской ($t=5,85$; $t_{0,001}=3,39$) ценопопуляциях. По диаметру ствола ($t=4,15$; $t_{0,001}=3,39$), протяженности ($t=6,02$; $t_{0,001}=3,39$) и диаметру кроны ($t=2,29$; $t_{0,05}=1,98$) в усть-двинской ценопопуляции. В важской и вычегодской ценопопуляциях сосны установлено, что форма с «выпуклым» типом апофиза достоверно превосходит сосну с «плоским» типом по высоте ствола ($t=2,14-4,93$; $t_{0,05}=1,98-2,00$). В важской ценопопуляции отмечены достоверные различия по протяженности кроны ($t=2,49$; $t_{0,05}=1,98$), а для вычегодской ценопопуляции отмечаются достоверные различия между формами по диаметру ствола, высоте поднятия живой ветви, протяженности и диаметру кроны ($t=2,84-4,69$; $t_{0,05}=2,00$). Коэффициенты вариации морфоструктурных показателей форм сосны различны и соответствуют низкому – очень высокому уровню изменчивости ($C_v=9-57\%$) в разных ценопопуляциях (табл. 1).

Установлены достоверные различия по морфоструктурным признакам шишек между сосной с «выпуклым» и «плоским» типом по длине ($t=2,61-6,11$; $t>t_{0,05}$) и массе ($t=2,79-5,72$; $t>t_{0,05}$) шишки, длине ($t=2,04-4,28$; $t>t_{0,05}$) и высоте ($t=6,60-11,08$; $t>t_{0,05}$) апофиза (табл. 2).

Индивидуальная изменчивость морфоструктурных показателей форм с разным цветом микростробилов. По морфоструктурным показателям формы по цвету микростробилов различаются незначительно. Желтопыльниковая и краснопыльниковая формы имеют близкие значения по высоте (4,9 – 5,0 м), диаметру (10,4 – 11,1 см) ствола, протяженности (3,6 м) и диаметру (2,5–2,6 м) кроны. В выборке деревьев желтопыльниковой и краснопыльниковой форм уровни коэффициента вариации у высоты и диаметра ствола ($C_v=22-28\%$)

повышенные, диаметра и протяженности кроны ($C_v = 28-36\%$) повышенные и высокие.

Таблица 1 – Морфоструктурные показатели ствола и кроны форм по типу апофиза семенных чешуй в разных ценопопуляциях сосны (130–190 лет)

Показатели		Усть-мезенская $n = 32$		Усть-двинская $n = 52$		Пинежская $n = 40$		Важская $n = 60$		Вычегодская $n = 36$	
		«выпуклый»	«плоский»	«выпуклый»	«плоский»	«выпуклый»	«плоский»	«выпуклый»	«плоский»	«выпуклый»	«плоский»
Н, м	\bar{x}	6,2	5,6	6,2	4,4	6,0	5,7	6,4	5,7	6,0	4,5
	$s_{\bar{x}}$	0,21	0,18	0,25	0,18	0,13	0,12	0,25	0,21	0,19	0,24
	min	4,0	3,5	2,6	2,1	4,6	4,2	3,2	2,7	3,5	2,5
	max	9,0	7,8	9,6	8,0	7,6	8,0	11,5	9,0	8,2	7,5
	$C_v, \%$	19,4	18,7	28,6	29,5	13,5	13,5	30,3	29,3	19,3	32,2
d, см	\bar{x}	14,4	14,1	10,3	9,1	9,2	8,9	12,3	11,6	9,7	8,4
	$s_{\bar{x}}$	0,31	0,29	0,18	0,24	0,16	0,14	0,41	0,41	0,15	0,23
	min	10,0	11,5	7,0	6,0	8,0	6,0	7,0	5,0	8,0	6,0
	max	17,5	19,0	15,0	13,0	12,0	10,5	18,0	17,0	11,0	11,0
	$C_v, \%$	12,1	11,6	12,5	18,6	11,0	9,9	25,7	27,4	9,0	16,8
Лк, м	\bar{x}	4,0	3,5	4,1	2,5	2,8	2,7	3,1	2,6	3,1	2,2
	$s_{\bar{x}}$	0,16	0,21	0,20	0,15	0,13	0,13	0,19	0,14	0,13	0,20
	min	2,2	1,6	0,7	0,5	0,6	0,6	0,9	0,4	1,4	0,4
	max	6,2	6,0	6,7	5,5	4,8	4,6	7,9	5,1	5,0	5,1
	$C_v, \%$	22,8	33,6	36,4	42,3	30,1	30,2	47,3	42,3	25,3	56,7
Дк, м	\bar{x}	2,5	2,4	2,8	2,6	2,8	2,7	2,7	2,6	3,1	2,8
	$s_{\bar{x}}$	0,08	0,07	0,06	0,06	0,05	0,06	0,07	0,06	0,06	0,07
	min	1,8	1,6	1,8	1,9	2,2	1,4	1,9	1,8	2,4	1,6
	max	3,6	3,2	3,9	3,6	3,5	3,6	4,5	4,0	4,0	3,7
	$C_v, \%$	18,1	17,4	14,6	15,9	10,2	14,4	21,0	17,5	11,1	14,6

Примечание. В табл. 1, 3: Н – высота дерева; d – диаметр ствола на высоте 1,3 м; Лк – протяженность кроны; Дк – диаметр кроны; n – число деревьев в выборках каждой формы; \bar{x} – среднее арифметическое значение; $s_{\bar{x}}$ – ошибка среднего арифметического; min, max – минимальное и максимальное значения; C_v – коэффициент вариации.

Индивидуальная изменчивость морфоструктурных показателей сосны с разным половым типом. Сосна со смешанным половым типом имеет близкие средние значения по высоте (5,0 м) ствола, протяженности (3,9 м) и диаметру (2,5 м) кроны по сравнению с женским (4,9 м, 3,7 м, 2,2 м соответственно). По диаметру ствола сосна смешанного полового типа превосходит сосну женского типа на 15 % ($t > t_{0,05}$). Коэффициенты вариации морфоструктурных показателей в пределах дерева соответствуют повышенному и высокому уровню изменчивости ($C_v = 23-37\%$).

Таблица 2 – Морфоструктурные показатели шишек форм по типу апофиза семенных чешуй в разных ценопопуляциях сосны (130–170 лет)

Показатели		Пинежская <i>n</i> = 40		Важская <i>n</i> = 60		Вычегодская <i>n</i> = 36	
		«выпуклый»	«плоский»	«выпуклый»	«плоский»	«выпуклый»	«плоский»
Лш, мм	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	28,7±0,49	27,0±0,46	32,0±0,65	27,4±0,38	27,2±0,45	23,7±0,36
	min–max	23,5–35,3	21,2–35,1	21,0–45,9	20,8–35,8	22,3–32,9	20,0–28,7
	<i>C_v</i> , %	10,8	10,7	15,8	10,7	9,9	9,1
Мш, г	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	1,9±0,07	1,7±0,06	2,9±0,14	2,0±0,07	2,0±0,08	1,4±0,06
	min–max	1,0–3,1	1,2–2,9	1,0–6,7	1,1–3,5	1,2–3,1	0,8–2,3
	<i>C_v</i> , %	22,5	22,7	37,5	28,6	25,0	27,0
La, мм	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	6,9±0,12	6,6±0,11	8,3±0,09	7,9±0,13	6,6±0,09	6,0±0,10
	min–max	5,3–8,2	4,8–8,1	6,8–9,9	5,5–9,7	5,6–7,9	5,0–7,2
	<i>C_v</i> , %	10,8	10,8	8,2	12,9	8,6	10,0
Ha, мм	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	2,5±0,04	2,1±0,02	2,6±0,03	2,1±0,02	2,3±0,04	2,0±0,02
	min–max	2,1–3,1	1,8–2,4	1,9–3,3	1,7–2,4	2,0–3,0	1,7–2,3
	<i>C_v</i> , %	10,5	7,2	10,6	7,3	9,8	7,3

Примечание. В табл. 2, 3: Лш – длина шишки; Мш – масса шишки; La, – длина апофиза; Ha – высота апофиза; *n* – число деревьев в выборках каждой формы; $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$ – среднее арифметическое значение с ошибкой; min–max – диапазон варьирования признака; *C_v* – коэффициент вариации.

Индивидуальная изменчивость морфоструктурных показателей форм по габитусу кроны. «Обычная» сосна усть-двинской и вычегодской ценопопуляций превосходит деревья «болотной» формы по морфометрическим показателям ствола и кроны ($t > t_{0,001}$) (табл. 3). У «болотной» формы меньше высота и диаметр ствола, высота прикрепления первой живой ветви, протяженность и диаметр кроны (в 1,2–3,6 раза) по сравнению с «обычной» сосной в разных популяциях. Низкие значения морфометрических показателей у деревьев «болотной формы» указывают на медленный рост, слабое развитие кроны и плохую очищаемость ствола от сучьев. Уровень коэффициента вариации в усть-двинской ценопопуляции сосны разных форм соответствует среднему – высокому уровню ($C_v = 15–39\%$) и вычегодской ценопопуляции – низкому – очень высокому ($C_v = 7–30\%$).

«Обычная» сосна имеет более крупные шишки по сравнению с «болотной» формой в усть-двинской и вычегодской ценопопуляциях ($t > t_{0,05}$) (табл. 3).

ГЛАВА 5. Хронологическая изменчивость радиального прироста разных морф сосны в стрессовых условиях

Особенности камбиального роста у форм по типу апофиза семенных чешуй. Средние значения радиального прироста у сосны с «плоским» типом ниже, чем у формы с «выпуклым» ($t > t_{0,001}$ – усть-двинская и пинежская; $t > t_{0,01}$ – важская и вычегодская ценопопуляции) (табл. 4). Коэффициенты вариации

радиального прироста (в пределах кольцевой хронологии индивидуального дерева) в разных ценопопуляциях сосны характеризуются повышенным – высоким – очень высоким уровнями ($C_v = 24–55\%$).

Таблица 3 – Морфоструктурные показатели вегетативной и генеративной сфер «обычной» и «болотной» форм в разных ценопопуляциях сосны (150–160 лет)

Показатели		Усть-двинская $n = 110$		Вычегодская $n = 30$	
		«обычная»	«болотная»	«обычная»	«болотная»
Н, м	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	6,6±0,15	2,5±0,04	6,3±0,16	3,9±0,19
	min–max	3,8–11,8	1,6–3,5	5,0–8,2	2,5–6,0
	$C_v, \%$	24,1	14,5	14,1	27,2
d, см	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	12,3±0,21	6,3±0,17	9,9±0,14	7,9±0,23
	min–max	8,0–18,0	3,0–14,0	9,0–11,0	6,0–11,0
	$C_v, \%$	17,9	27,6	7,4	15,6
Лк, м	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	4,7±0,14	1,3±0,05	3,4±0,14	1,7±0,16
	min–max	1,4–10,0	0,2–3,3	2,2–5,1	0,4–3,4
	$C_v, \%$	32,4	39,3	22,0	51,0
Дк, м	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	3,3±0,06	2,1±0,05	3,2±0,06	2,7±0,05
	min–max	1,7–5,4	0,4–3,1	2,5–4,0	1,6–3,2
	$C_v, \%$	20,4	22,4	10,9	10,9
Лш, мм	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	29,8±0,46	25,0±0,31	27,2±0,45	23,7±0,36
	min–max	17,8–43,1	19,1–33,5	22,3–32,9	20,0–28,7
	$C_v, \%$	16,3	13,1	9,9	9,1
Мш, г	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	2,5±0,09	1,7±0,05	2,0±0,08	1,4±0,06
	min–max	0,8–5,6	0,8–3,1	1,2–3,1	0,8–2,3
	$C_v, \%$	36,9	30,5	25,0	27,0
Ла, мм	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	8,8±0,14	6,5±0,08	6,6±0,09	6,0±0,10
	min–max	5,4–11,8	4,5–9,0	5,6–7,9	5,0–7,2
	$C_v, \%$	17,1	13,6	8,6	10,0
На, мм	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	2,5±0,03	2,3±0,02	2,3±0,04	2,0±0,02
	min–max	1,9–3,3	1,9–2,9	2,0–3,0	1,7–2,3
	$C_v, \%$	10,8	9,5	9,8	7,3

Таблица 4 – Изменчивость радиального прироста у сосны с разной формой апофиза (130–190 лет)

Ценопопуляция	Абсолютная величина радиального прироста ($\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$), мм	
	«выпуклая»	«плоская»
Усть-мезенская	0,23±0,02	0,21±0,02
Усть-двинская	0,64±0,04	0,32±0,02
Пинежская	0,43±0,02	0,30±0,02
Важская	0,63±0,04	0,49±0,03
Вычегодская	0,33±0,01	0,22±0,02

Примечание. $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$ – среднее арифметическое значение с ошибкой.

В усть-мезенской ценопопуляции преимущество в росте у формы с «выпуклым» типом наблюдается в молодом и среднем возрасте, а в более старшем возрасте величина радиального прироста у обеих форм выравнивается. В усть-двинской ценопопуляции до 20 лет и в 70–190-летнем возрасте ($t > t_{0,05}$) наблюдается преимущество сосны с «выпуклым» типом по сравнению с «плоским», а в 20–70-летнем их показатели существенно не различаются (рис. 1). В пинежской и вычегодской ценопопуляциях превосходство сосны с «выпуклым» типом наблюдается на всем временном ряду. В важской ценопопуляции преимущество в росте формы с «выпуклым» типом проявляется только в спелом возрасте, а в молодом (до 20 лет) – превосходство имела форма с «плоским» типом апофиза. Анализ временных рядов радиального прироста показал, что большинство деревьев (74 %) разных форм сосны характеризуются кривой «большого роста», когда величина радиального прироста максимальна в молодом возрасте, а с возрастом начинает снижаться. Равномерная кривая представлена 16 %, а кривая увеличения прироста с возрастом – 10 %. Анализ индексов прироста показал сходные средние значения по формам во всех ценопопуляциях сосны (101 %) (рис. 2).

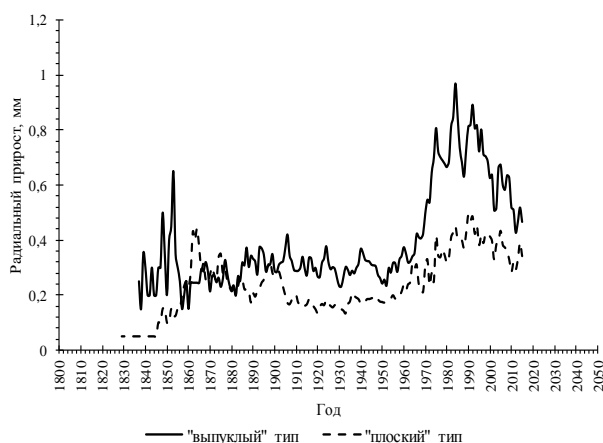


Рисунок 1 – Хронологическая динамика радиального прироста форм с разным типом апофиза семенных чешуй в усть-двинской ценопопуляции сосны (180–190 лет)

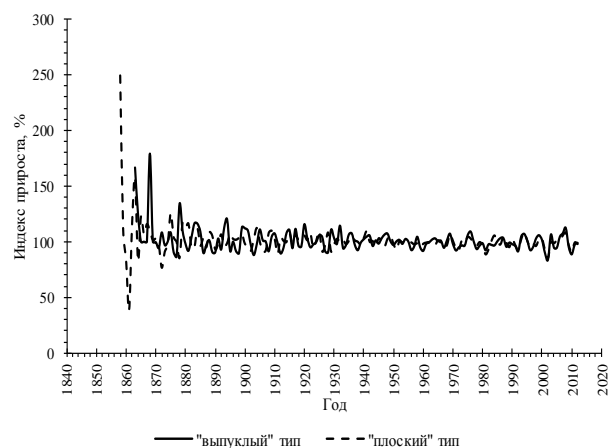


Рисунок 2 – Динамика индекса прироста форм с разным типом апофиза семенных чешуй шишек в важской ценопопуляции сосны (160–170 лет)

Особенности камбиального роста у форм с разным цветом микростробилов. В усть-двинской ценопопуляции среднее значение радиального прироста у краснопыльничковой сосны в возрасте 150–170 лет ниже ($0,38 \pm 0,03$ мм), чем у формы с желтым цветом пыльников ($0,50 \pm 0,04$ мм) ($n=68$; $t > t_{0,05}$). Коэффициенты вариации изменчивости радиального прироста (в пределах кольцевой хронологии индивидуального дерева) у форм по цвету пыльников близки ($C_v=47-79$ %) и соответствуют очень высокому уровню. Временная динамика средних значений абсолютной величины радиального прироста показала, что в возрасте 40–60 лет преимущество в интенсивности

роста имеет сосна с красным цветом пыльников, а в 60–80 лет показатели роста обеих форм выравниваются. В старшем возрасте (80 и более лет) краснопыльничковая сосна отстает в росте по диаметру ствола от сосны с желтым цветом пыльников. Установлено, что у форм с разным цветом микростробилов для большинства деревьев (40–52 %) характерны кривые, когда значения радиального прироста увеличиваются с возрастом.

Особенности камбиального роста сосны с разным половым типом. В усть-двинской ценопопуляции у деревьев женского и смешанного полового типа установлены сходные статистические характеристики радиального прироста (табл. 5). Коэффициенты вариации абсолютной величины годичного прироста (в пределах кольцевой хронологии индивидуального дерева) у сосны с женским и смешанным типом сексуализации существенно не различаются и соответствуют очень высокому уровню.

Таблица 5 – Изменчивость радиального прироста у сосны с разной сексуализацией

Тип сексуализации <i>n</i> =32	Абсолютная величина радиального прироста, мм			Индекс радиального прироста (<i>I</i>), %		
	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	min–max	C_v , %	\bar{x}	min–max	C_v , %
Женский	0,32±0,02	0,10–0,72	49	102	83–167	11
Смешанный	0,37±0,03	0,13–0,84	46	102	81–167	11

Примечание. \bar{x} – среднее арифметическое значение; $s_{\bar{x}}$ – ошибка среднего арифметического; min–max – диапазон варьирования признака; C_v – коэффициент вариации.

В отдельные временные периоды наблюдается существенное доминирование по величине радиального прироста у сосны со смешанным половым типом ($t > t_{0,05}$). Особенно значительное преимущество деревьев смешанного типа по величине радиального прироста наблюдается в 30–40-летнем возрасте. По-видимому, это может быть связано с их наследственными особенностями. Сосна с разным половым типом имеет отличия в типе роста. Для деревьев женского полового типа в ходе онтогенеза характерен более равномерный рост (для 41 % деревьев), а для смешанного типа свойственно значительное повышение прироста по диаметру в «зрелом» возрасте (для 47 % деревьев).

Особенности камбиального роста «обычной» и «болотной» форм. Средняя величина годичного прироста усть-двинской ценопопуляции в возрасте 150–160 лет «болотной» формы (0,09±0,01 мм) ниже, чем у «обычной» сосны (0,23±0,01 мм) в 2,6 раза ($t > t_{0,001}$). Для сравнительного анализа выявлено, что в вычегодской ценопопуляции в условиях избыточного увлажнения почв «болотная» форма (0,19±0,01 мм) уступает по средним значениям радиального прироста «обычной» сосне (0,37±0,01 мм) в 1,9 раз ($t > t_{0,001}$). Разница между формами не такая сильная, как в усть-двинской ценопопуляции, но тенденция меньшего роста у «болотной» сосны сохраняется в более благоприятных условиях. Коэффициенты вариации радиального прироста (в пределах кольцевой хронологии индивидуального дерева) в усть-двинской

ценопопуляции близки ($C_v = 49-51 \%$) и соответствуют очень высокому уровню, вычегодской – повышенному и высокому ($C_v = 22-36 \%$).

Во временных рядах наблюдаются низкие значения радиального прироста у «болотной» формы в усть-двинской и вычегодской ценопопуляциях. Это указывает на наследственный характер роста. 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 постоянного избыточного увлажнения. Для «обычной» и «болотной» сосны разных ценопопуляций более присуща кривая «большого роста» (около 70 % деревьев). В меньшем соотношении представлены равномерная кривая (14–33 %) и кривая увеличения прироста в более старшем возрасте (7–15 %).

Установлены значимые положительные корреляции радиального прироста с высотой, диаметром ствола и протяженностью кроны ($r=0,5-0,6$; $p<0,001$) у «обычной» сосны в усть-двинской ценопопуляции и с высотой у «обычной» сосны ($r=0,5$; $p<0,01$), диаметром ствола у «болотной» формы ($r=0,6$; $p<0,01$) в вычегодской ценопопуляции.

ГЛАВА 6. Связь радиального прироста разных форм сосны с факторами внешней среды

Анализ изменения климатических параметров в районах исследований. Анализ температурных данных по метеостанции «Архангельск» за период 1813 – 2015 гг. показал тренд на увеличение среднегодовой температуры воздуха, среднее значение за период составляет 0,81 °С, абсолютный минимум температуры – -2,45 °С (1902 г.), абсолютный максимум – 4,25 °С (2013 г.). Отмечается повышение среднегодовой температуры воздуха за последние три десятилетия на 1,1 °С (рис. 3). Увеличение осадков (за период 1966–2015 гг.) отмечается в начале 21 века по сравнению с периодом второй половины 20 века. Максимальная облачность по сезонам отмечается в осенний период (3,4 балла), а минимальная летом (2,9 балла). По метеостанции «Мезень» наблюдается тренд на увеличение значений по среднегодовой температуре воздуха и количеству осадков. Более чем за 50 лет среднегодовая температура воздуха составила -0,28 °С, а сумма осадков – 563 мм. Среднегодовая температура воздуха по метеостанции «Пинега» колеблется от 1,54 до 3,52 °С (последние 10 лет). По метеостанциям «Шенкурск» и «Сольвычегодск» установлены близкие среднегодовые значения температуры воздуха (3,68–4,07 °С).

Влияние климатических параметров на радиальный прирост разных форм сосны в стрессовых условиях. Показатель чувствительности индивидуальных серий к факторам внешней среды у форм сосны с разным типом апофиза крайне северотаежной усть-мезенской ценопопуляции имеет одинаковые значения (24 %). Установлены близкие показатели чувствительности у форм по типу апофиза в усть-двинской (21–25 %) и пинежской (19–22 %) ценопопуляциях. В важской и вычегодской

ценопопуляциях показатель чувствительности у формы с «выпуклым» типом имеет значение 22–27 %, а «плоским» – 24 %. Средние показатели чувствительности у форм с разным цветом микростробиллов имеют одинаковые значения (25 %). Близкие значения по этому показателю установлены у деревьев женского и смешанного полового типа (23–25 %). У «обычной» и «болотной» сосны в усть-двинской и вычегодской ценопопуляциях установлены схожие значения по показателю чувствительности деревьев (23–24 %). В условиях постоянного избыточного увлажнения почвы «коэффициент чувствительности» разных форм сосны имеет относительно низкие ($K_s < 0,3$) и близкие значения. Руководствуясь общепринятыми придержками (Битвинкас, 1974; Ferguson, 1969), предполагается, что влияние экологических факторов на камбиальный рост деревьев разных форм в этих условиях проявляется довольно слабо. «Коэффициент чувствительности» индивидуальных серий камбиального роста показывает степень воздействия факторов внешней среды (Шиятов, 1986). По-видимому, постоянное избыточное увлажнение почв, вызывающее гипоксию и гипотермию корневой системы сосны, может в значительной степени нивелировать влияние климатических и других экологических факторов на величину радиального прироста.

При незначительных величинах показателя чувствительности дополнительно был рассчитан «индекс стресса» у разных форм сосны (последние 30 лет) (рис. 4).

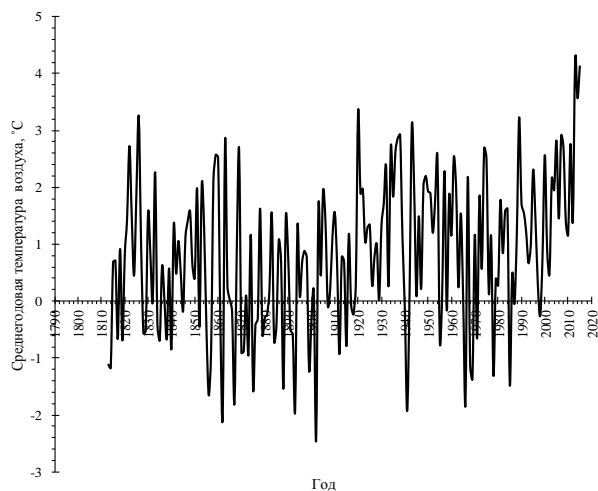


Рисунок 3 – Изменение среднегодовых значений температуры воздуха (по данным метеостанции «Архангельск»)

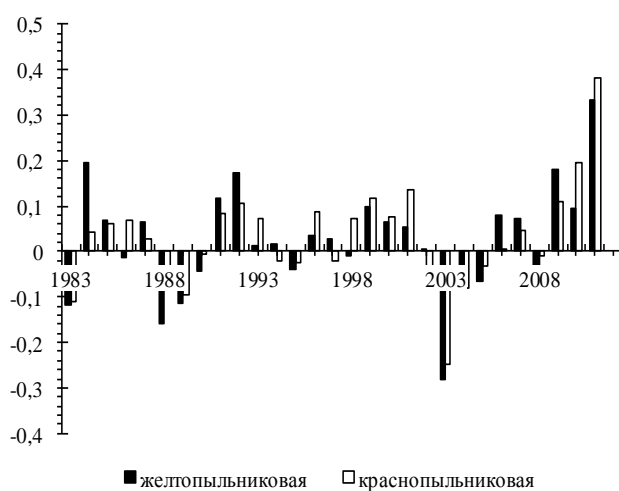


Рисунок 4 – «Индекс стресса» форм с разным цветом микростробиллов в усть-двинской ценопопуляции сосны (по горизонтали – годы)

Данный показатель фиксирует аномальные отклонения, при устойчивом состоянии дерева близок к нулю (Арефьев, 1997). У форм по типу апофиза семенных чешуй шишек установлены близкие средние значения по модулю в усть-мезенской (средний уровень) и пинежской (низкий уровень) ценопопуляциях. В усть-двинской ценопопуляции среднее значение «индекса стресса» у сосны с «выпуклым» типом (средний уровень) ниже, чем с

«плоским» (высокий уровень) ($t=3,64$; $t_{0,001}=3,39$). Это указывает, что форма с «выпуклым» типом проявляет большую устойчивость в стрессовых условиях. В важской ценопопуляции высокий уровень «индекса стресса» получен у сосны с «выпуклым» типом, а средний – с «плоским» ($t=3,23$; $t_{0,01}=2,62$). В вычегодской ценопопуляции значения «индекса стресса» соответствуют низкому («плоский» тип) и среднему («выпуклый» тип) уровню. По-видимому, в более благоприятных условиях сосна с «плоским» типом более устойчива, по сравнению с формой с «выпуклым», которая более адаптирована к неблагоприятным условиям. У сосны с разным цветом микростробилов и половым типом различий по «индексу стресса» не выявлено, но средний и высокий уровень показателя показывает, что деревья (последние 30 лет) испытывают влияние стрессового фактора (избыточное увлажнение почв). У «обычной» сосны «индекс стресса» выше по сравнению с «болотной» формой в усть-двинской и вычегодской ($t=3,48$; $t_{0,001}=3,37$) ценопопуляциях. Это может быть связано с тем, что «обычная» форма растет в нетипичных для нее условиях и подвержена влиянию стрессовых условий, по сравнению с «болотной» сосной. В усть-двинской ценопопуляции у форм по габитусу кроны показатель соответствует среднему – высокому уровню, а вычегодской – низкому – среднему.

У сосны с разным половым типом в усть-двинской ценопопуляции сосны за последние 50 лет отмечаются минимальные значения радиального прироста по формам в 1985, 2002, 2010 гг., что обусловлено понижением температуры воздуха, и увеличение радиального прироста в 1967, которое вызвано ее повышением (рис. 5). У различных форм сосны установлены совпадения «экстремумов» и сдвиги во временных рядах радиального прироста и среднегодовой температуры воздуха (последние 50 лет). Повышение или понижение температуры воздуха может сопровождаться соответственно увеличением или уменьшением прироста через определенный промежуток времени. Ростовые реакции деревьев разных форм на воздействие температуры воздуха в стрессовых условиях запаздывают во времени. Как установлено (Судачкова и др., 2012), хвоя болотной сосны обеднена ауксином, что также может способствовать торможению реакции радиального прироста древесины на изменения температуры воздуха (и почвы) в условиях корневой гипоксии.

Установлены значимые корреляции между приростом (в относительных индексах) и температурой воздуха начала вегетации и вегетационного периода у форм сосны по типу апофиза в усть-мезенской, пинежской и важской ценопопуляциях ($r=0,6-0,9$; $p<0,05$). У форм с разным типом апофиза, цветом микростробилов и у сосны смешанного полового типа установлены достоверные отрицательные корреляции между приростом и количеством осадков ($r=-0,7-0,9$; $p<0,05$). Установлены значимые корреляции между приростом и облачностью у сосны со смешанным половым типом и форм по габитусу кроны ($r>0,5$; $p<0,05$). Проведен кластерный анализ по изучению пространственных связей между приростом (в относительных величинах) у форм с разным типом апофиза и габитусом кроны разных популяций сосны (хронологические ряды с 1983 по 2012 гг.). Сосна с разным типом апофиза

семенных чешуй объединяется в группы по географическим районам с локальным влиянием экологических факторов (рис. 6). Можно предположить, что индексы прироста отражают климатическую составляющую, то выделенные в процессе кластерного анализа группы древесно-кольцевых рядов характеризуются общим сигналом.

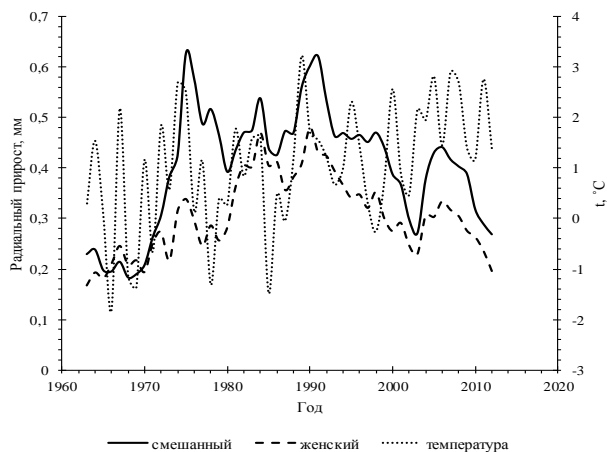
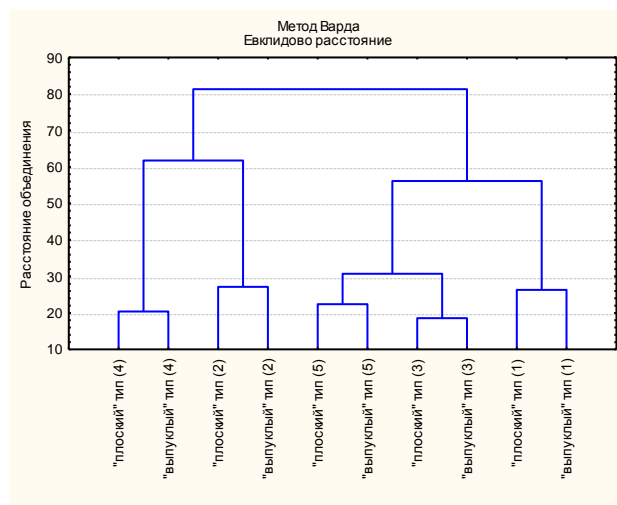


Рисунок 5 – Динамика радиального прироста сосны с разным половым типом (усть-двинская ценопопуляция) и температуры воздуха (по данным метеостанции «Архангельск»)



1 – усть-мезенская; 2 – усть-двинская; 3 – пинежская; 4 – важская; 5 – вычегодская ценопопуляции

Рисунок 6 – Распределение индексов прироста сосны с разной формой апофиза семенных чешуй

Циклическая динамика роста у разных форм сосны. Циклические изменения прироста деревьев происходят и под влиянием астрофизических явлений. У форм по типу апофиза установлены близкие значения циклов в усть-мезенской (10,2 лет) (рис. 7), усть-двинской (9,1 – 10,1 лет) и вычегодской (10,1 – 10,3 лет) ценопопуляциях, а в пинежской (6,1 – 13,1 лет) и важской (10,9 – 15,3 лет) ценопопуляциях выявлены различия по цикличности.

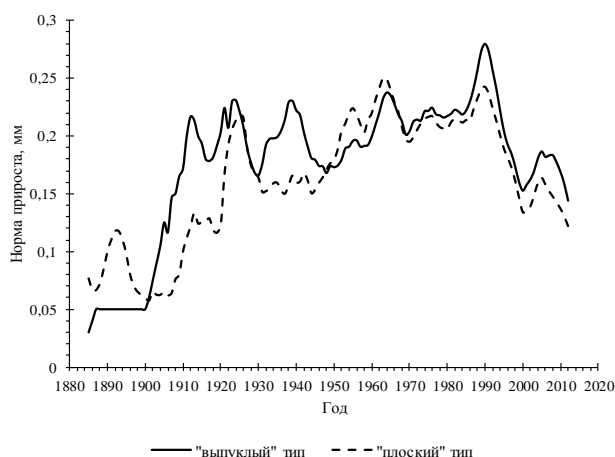


Рисунок 7 – Циклические колебания в годичном приросте у форм с разным типом апофиза в усть-мезенской ценопопуляции сосны

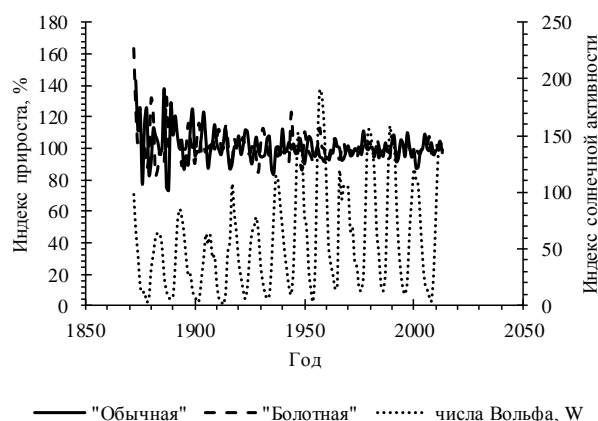


Рисунок 8 – Циклическая относительная значимость прироста «обычной» и «болотной» форм сосны (вычегодская ценопопуляция) и чисел Вольфа

Динамика прироста у форм сосны с разным цветом микростробилов (8,6 – 13,7 лет), габитусом кроны (8,6 – 15,2 лет) имеет различия по цикличности, а половым типом – близкие значения (10,2 – 10,6 лет). В целом цикличность колебаний радиального прироста у разных форм сосны близка к солнечному циклу. Корреляционный анализ показал отсутствие связи между радиальным приростом (в относительных индексах прироста) разных форм сосны и солнечной активностью (в числах Вольфа) в условиях избыточного увлажнения почв ($r=-0,01-0,20$) (рис. 8).

ВЫВОДЫ

По результатам изучения роста разных морфологических внутривидовых форм сосны в стрессовых условиях (постоянное избыточное увлажнение почв) можно сделать следующие выводы:

1. В возрасте 130–190 лет сосна с «выпуклым» типом апофиза существенно превосходит в росте форму с «плоским» по высоте (усть-мезенская, усть-двинская, важская и вычегодская ценопопуляции) и диаметру (усть-двинская и вычегодская) ствола на 11–41 %, протяженности (усть-двинская, важская и вычегодская) и диаметру (усть-двинская и вычегодская) кроны на 19–64 %.

2. Сосна с «выпуклым» типом апофиза достоверно превосходит форму «плоским» по длине и массе шишки на 7–45 %, длине и высоте апофиза на 5–21 % (пинежская, важская и вычегодская ценопопуляции).

3. По величине радиального прироста сосна с «выпуклым» типом апофиза превосходит форму с «плоским» в 1,3–2 раза (усть-двинская, пинежская, важская и вычегодская ценопопуляции). Сосна с «выпуклым» типом апофиза по величине радиального прироста доминирует в отдельные временные периоды в древесно-кольцевых рядах разных ценопопуляций.

4. Величина радиального прироста у краснопыльниковой сосны в возрасте 150–170 лет ниже на 24 %, чем у желтопыльниковой ($t > t_{0,05}$). В более молодом возрасте (40–60 лет) у деревьев с красным цветом пыльников отмечается более высокая камбиальная активность, чем у деревьев с желтым цветом.

5. Сосна разного полового типа в возрасте 140–150 лет имеет близкие средние значения радиального прироста. Существенное доминирование сосны смешанной сексуализацией отмечается в отдельные временные периоды, особенно в 30–40-летнем возрасте ($t > t_{0,05}$).

6. В возрасте 150–160 лет средняя величина годичного прироста «болотной» формы ниже, чем у «обычной» сосны в 1,9–2,6 раза (усть-двинская и вычегодская ценопопуляции). Тенденция слабого роста у «болотной» формы наблюдается и во временных рядах.

7. Показатель чувствительности у форм с разным типом апофиза семенных чешуй шишек (19–27 %), цвету микростробилов (25 %), половому типу (23–25 %), у «обычной» и «болотной» сосны (23–24 %) невысокие и близки по величине, что отражает роль почвенно-гидрологических условий в

нивелировании влияния других факторов внешней среды, в том числе климатических.

8. Совпадения максимальных и минимальных значений прироста, высокая амплитуда индекса прироста разных форм сосны и синхронность в колебаниях относительных значений радиального прироста указывает на сходство их реакций в стрессовых условиях.

9. У разных форм сосны выявлено от низкого (устойчивого состояния) до высокого (менее устойчивого состояния дерева) уровня «индекса стресса», что указывает о разной адаптивной способности форм в условиях постоянного избыточного увлажнения почв.

10. Установлены значимые корреляции между приростом (в относительных индексах) и температурой воздуха начала вегетации и вегетационного периода у форм сосны по типу апофиза в усть-мезенской, пинежской и важской ценопопуляциях ($r=0,6-0,9$; $p<0,05$). У форм с разным типом апофиза, цветом микростробиллов и у сосны смешанного полового типа установлены достоверные отрицательные корреляции между приростом и количеством осадков ($r=-0,7-0,9$; $p<0,05$).

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК РФ:

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. Тарханов, С.Н. Радиальный прирост желтопыльниковой и краснопыльниковой форм сосны (*Pinus sylvestris* L.) в условиях избыточного увлажнения почв северной тайги / С.Н. Тарханов, **Е.А. Пинаевская** // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2015. – Т. 17, № 6. – С. 253–257.
3. **Пинаевская, Е.А.** Изменчивость радиального прироста форм сосны (*Pinus sylvestris* L.) с разным типом апофиза семенных чешуй / Е.А. Пинаевская, С.Н. Тарханов // Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник. – 2016. – № 2. – С. 53–59.
4. **Пинаевская, Е.А.** Закономерности роста форм сосны (*Pinus sylvestris* L.) с разной формой апофиза семенных чешуй на северной границе ареала Европейской части России / Е.А. Пинаевская, С.Н. Тарханов // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2016. – Т. 18, № 2 (2). – С. 483–487.
5. **Пинаевская, Е.А.** Рост разных форм сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на болотных почвах северной тайги / Е.А. Пинаевская //

- Вестник Красноярского государственного аграрного университета. – 2016. – № 11. – С. 163–170.
6. **Пинаевская, Е.А.** Изменчивость радиального прироста у половых типов сосны обыкновенной в условиях постоянного избыточного увлажнения почв / Е.А. Пинаевская, С.Н. Тарханов // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. – 2017. – № 2. – С. 85–94.
 7. **Пинаевская, Е.А.** Влияние климатических параметров на формирование радиального прироста сосны на северной границе ареала Европейского Севера России / Е.А. Пинаевская // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. – 2018. – № 2. – С. 208–214.
 8. Тарханов, С.Н. Адаптивные реакции морфологических форм сосны (*Pinus sylvestris* L.) в стрессовых условиях северной тайги (на примере Северо-Двинского бассейна) / С.Н. Тарханов, **Е.А. Пинаевская**, Ю.Е. Аганина // Сибирский экологический журнал. – 2018. – № 4. – С. 425–437. = Tarkhanov, S.N. Adaptive responses of morphological forms of pine (*Pinus sylvestris* L.) under stressful conditions of the northern taiga (in the Northern Dvina basin) / S.N. Tarkhanov, **E.A. Pinaevskaya**, Y.E. Aganina // Contemporary Problems of Ecology. – 2018. – Vol. 11, No. 4. – P. 377–387.

Статьи в журналах, тематических сборниках и материалах конференций:

1. **Пинаевская, Е.А.** Рост различных морфологических форм сосны (*Pinus sylvestris* L.) на избыточно-увлажненных почвах северной тайги / Е.А. Пинаевская // Актуальные проблемы биологии и экологии: Материалы докладов XXI Всероссийской молодежной научной конференции (посвященная 70-летию А.И. Таскаева) (7–11 апреля 2014 г.). – Сыктывкар, 2014. – С. 68–71.
2. **Пинаевская, Е.А.** Радиальный прирост различных морфологических форм и половых типов сосны (*Pinus sylvestris* L.) на избыточно-увлажненных почвах северной тайги в устье Северной Двины / Е.А. Пинаевская, С.Н. Тарханов // Фундаментальная и прикладная биоморфология в ботанических и экологических исследованиях: Материалы докладов Всероссийской научной конференции с международным участием (к 50-летию Кировского отделения Русского ботанического общества) (28–31 мая 2014 г.). – Киров, 2014. – С. 90–93.
3. **Пинаевская, Е.А.** Хронологические особенности радиального прироста древесины сосны (*Pinus sylvestris* L.) с разной формой апофиза семенных чешуй в стрессовых условиях северной тайги / Е.А. Пинаевская // Юдахинские чтения. Геодинамика и экология Баренц-региона в XXI в.: Материалы докладов Всероссийской конференции с международным участием (15–18 сентября 2014 г.). – Архангельск, 2014. – С. 221–223.
4. Тарханов, С.Н. Формовое разнообразие сосны обыкновенной в северной тайге Архангельской области / С.Н. Тарханов, **Е.А. Пинаевская**, Ю.Е. Аншукова // Юдахинские чтения. Геодинамика и экология Баренц-

- региона в XXI в.: Материалы докладов Всероссийской конференции с международным участием (15–18 сентября 2014 г.). – Архангельск, 2014. – С. 257–261.
5. **Пинаевская, Е.А.** Особенности роста сосны обыкновенной с разной формой апофиза семенных чешуй шишек на избыточно-увлажненных почвах северной тайги Европейской части России / Е.А. Пинаевская // Актуальные проблемы экологии: Материалы докладов X международной научно-практической конференции (1–3 октября 2014 г.). – Гродно, 2014. – С. 34–36.
 6. **Пинаевская, Е.А.** Формы внутривидовой изменчивости сосны обыкновенной в северной тайге Архангельской области / Е.А. Пинаевская, С.Н. Тарханов // Труды IX Международной конференции по экологической морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых (к 100-летию со дня рождения И.Г. Серебрякова) (10–13 декабря 2014 г.). Том 2. – М., 2014. – С. 370–372.
 7. **Пинаевская, Е.А.** Радиальный прирост желто- и краснопыльничковой форм сосны обыкновенной в стрессовых условиях устья Северной Двины / Е.А. Пинаевская, С.Н. Тарханов // Биология – наука XXI века: Тезисы докладов 19-й Международной Пушчинской школы-конференции молодых ученых (20–24 апреля 2015 г.). – Пущино, 2015. – С. 440–441.
 8. **Пинаевская, Е.А.** Дендрохронология как метод изучения исторических объектов освоения Арктики / Е.А. Пинаевская, Р.В. Кононов // Комплексные научные исследования и сотрудничество в Арктике: взаимодействие вузов с академическими и отраслевыми научными организациями: Материалы докладов Всероссийской конференции с международным участием (26–27 февраля 2015 г.). – Архангельск, 2015. – С. 309–311.
 9. **Пинаевская, Е.А.** Адаптационная способность морфологических форм сосны обыкновенной в условиях избыточного увлажнения почв северной тайги Архангельской области / Е.А. Пинаевская // Проблемы арктического региона: Тезисы докладов XV международной научной конференции студентов и аспирантов (14 мая 2015 г.). – Мурманск, 2015. – С. 132.
 10. **Пинаевская, Е.А.** Формовая структура и рост различных морфологических форм сосны обыкновенной в Архангельской области / Е.А. Пинаевская, С.Н. Тарханов // Экология – 2015: Материалы докладов V Международной молодежной научной конференции (22–24 сентября 2015 г.). – Архангельск, 2015. – С. 47–48.
 11. **Пинаевская, Е.А.** Динамика роста морфологических форм сосны обыкновенной в стрессовых условиях северной тайги / Е.А. Пинаевская // Леса Евразии – Большой Алтай: Материалы докладов XV Международной конференции молодых учёных, посвящённая 150-летию со дня рождения профессора Г.Н. Высоцкого (13–20 сентября 2015 г.). – М., 2015. – С. 154–156.

12. **Пинаевская, Е.А.** Рост различных морфологических форм сосны (*Pinus sylvestris* L.) в условиях избыточного увлажнения почв Архангельской области / Е.А. Пинаевская, С.Н. Тарханов // Тезисы докладов III (XI) Международной ботанической конференции молодых ученых в Санкт-Петербурге (4–9 октября 2015 г.). – СПб., 2015. – С. 125.
13. **Пинаевская, Е.А.** Изменчивость радиального прироста разных форм в северотаежных и среднетаежных популяциях сосны (*Pinus sylvestris* L.) / Е.А. Пинаевская // Биоразнообразие: глобальные и региональные процессы: Материалы докладов Всероссийской конференции молодых ученых с международным участием (23–27 июня 2016 г.). – Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2016. – С. 201–202.
14. **Пинаевская, Е.А.** Рост разных форм сосны (*Pinus sylvestris* L.) в сосняках кустарничково-сфагновых северной и средней тайги Европейской части России / Е.А. Пинаевская, С.Н. Тарханов // Мониторинг состояния, использования и воспроизводства лесов Европейской части Российской Федерации: Материалы докладов Всероссийской молодежной научно-практической конференции (20 сентября 2016 г.). – Воронеж, 2016. – С. 44–46.
15. **Пинаевская, Е.А.** Рост разных форм сосны (*Pinus sylvestris* L.) на северной границе ареала как индикатор локальных изменений климата / Е.А. Пинаевская, С.Н. Тарханов // Природные ресурсы и комплексное освоение прибрежных районов Арктической зоны: Сборник научных трудов. – Архангельск, 2016. – С. 385–389.
16. **Пинаевская, Е.А.** Формовая структура и рост сосны обыкновенной в притундровых лесах Европейского Севера России / Е.А. Пинаевская // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения: Материалы докладов Всероссийской научной конференции с международным участием (10–14 октября 2016 г.). – Апатиты, 2016. – С. 129–132.
17. **Пинаевская, Е.А.** Рост сосны обыкновенной в условиях постоянного избыточного увлажнения почв северной тайги как индикатор локальных изменений климата / Е.А. Пинаевская, С.Н. Тарханов // Мониторинг состояния и загрязнения окружающей среды. Основные результаты и пути развития: Тезисы докладов Всероссийской научной конференции (20–22 марта 2017 г.). – М.: ФГБУ «ИГКЭ Росгидромета и РАН», 2017. – С. 283–284.
18. **Пинаевская, Е.А.** Климатический отклик в древесно-кольцевых хронологиях сосны, произрастающей на северной границе ареала Европейского Севера России / Е.А. Пинаевская // Живая природа Арктики: сохранение биоразнообразия, оценка состояния экосистем: Сборник тезисов Международной конференции (30 октября–3 ноября 2017 г.). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2017. – С. 212–214.
19. **Пинаевская, Е.А.** Дендрохронологические исследований в кустарничково-сфагновых сосняках на территории охранный зоны заповедника «Пинежский» / Е.А. Пинаевская, С.Н. Тарханов, А.С. Пахов

- // Вклад особо охраняемых природных территорий Архангельской области в сохранение природного и культурного наследия: Материалы докладов межрегиональной конференции (22–23 ноября 2017 г.). – Архангельск, 2017. – С. 122–124.
20. **Пинаевская, Е.А.** Изучение климатической обстановки по древесно-кольцевым хронологиям сосны на приарктической территории (на примере Архангельской области) / Е.А. Пинаевская, С.Н. Тарханов // Индикация состояния окружающей среды: теория, практика, образование: Труды V международной научно-практической конференции (30 ноября–3 декабря 2017 г.). – М.: Буки-Веди, 2017. – С. 333–337.
21. **Пинаевская, Е.А.** Особенности роста разных форм сосны обыкновенной в условиях избыточного увлажнения почв (на примере Архангельской области) / Е.А. Пинаевская, С.Н. Тарханов // Современная лесная наука: проблемы и перспективы: Материалы докладов Всероссийской научно-практической конференции (20–22 декабря 2017 г.). – Воронеж: Истоки, 2017. – С. 184–188.
22. **Пинаевская, Е.А.** Закономерности роста сосны (*Pinus sylvestris* L.) в условиях избыточного увлажнения почв (на примере Архангельской области) / Е.А. Пинаевская, С.Н. Тарханов // Леса Евразии – Леса Поволжья: Материалы докладов XVII Международной конференции молодых учёных, посвящённой 150-летию со дня рождения профессора Г.Ф. Морозова, 95-летию Казанского государственного аграрного университета и Году экологии в России (22–28 октября 2017 г.). – М.: ООО ИПЦ «Маска», 2017. – С. 220–221.
23. **Пинаевская, Е.А.** Оценка климатических изменений методом дендрохроноиндикации на приарктической территории Европейского Севера России / Е.А. Пинаевская // География в современном мире: вековой прогресс и новые приоритеты: Материалы докладов международной научно-практической конференции студентов, аспирантов и молодых ученых, посвященной 100-летию создания первого в России специального географического высшего учебного заведения – Географического института, проведенной в рамках XIV Большого географического фестиваля (6–8 апреля 2018 г.). – СПб.: Свое Издательство, 2018. – С. 194–197.
24. **Пинаевская, Е.А.** Особенности роста разных форм сосны обыкновенной в стрессовых условиях Северо-Двинского бассейна / Е.А. Пинаевская, С.Н. Тарханов, Н.А. Прожерина // Материалы IV (XII) Международной ботанической конференция молодых ученых в Санкт-Петербурге (22–28 апреля 2018 г.). – СПб.: БИН РАН, 2018. – С. 97.
25. **Пинаевская, Е.А.** Морфоструктура и хронологическая изменчивость радиального прироста разных форм сосны в стрессовых условиях на приарктических территориях Архангельской области / Е.А. Пинаевская, С.Н. Тарханов // Арктические исследования: от экстенсивного освоения к комплексному развитию: Материалы I международной молодежной

научно-практической конференции (26–28 апреля 2018 г.). – Архангельск: САФУ, 2018. – С. 290–292.

26. **Пинаевская, Е.А.** Морфоструктурные особенности разных форм сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в сосняках кустарничково-сфагновых Северо-Двинского бассейна / Е.А. Пинаевская, С.Н. Тарханов // Актуальные проблемы экологии и природопользования: Сборник научных трудов XIX Международной научно-практической конференции (26–28 сентября 2018 г.). – Москва: РУДН, 2018. – С. 96–101.