

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики  
имени академика Н.П. Лавёрова  
Российской академии наук

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)»

Диссертация на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель:  
доктор биологических наук  
Тарханов Сергей Николаевич

Архангельск  
2018

## ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	5
1. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ВОПРОСА ПО ИЗУЧЕНИЮ ФОРМОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ И ИЗМЕНЧИВОСТИ РАДИАЛЬНОГО ПРИРОСТА СОСНЫ ( <i>PINUS SYLVESTRIS</i> L.).....	12
1.1 Исследования формового разнообразия сосны.....	12
1.2 Дендрохронологические и дендроклиматические исследования сосны .....	19
2. СРЕДООБРАЗУЮЩИЕ ФАКТОРЫ. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЗНЫХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ФОРМ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ.....	26
2.1 Физико-географические условия Архангельской области.....	26
2.2 Краткая характеристика сосняков сфагновой группы типов леса.....	28
2.3 Морфологические формы и половые типы сосны.....	30
3. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	37
3.1 Характеристика объектов исследования.....	37
3.2 Методика исследований.....	38
3.3 Объем выполненных работ.....	45
4. ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОСТРУКТУРНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ У РАЗНЫХ ФОРМ СОСНЫ.....	46
4.1 Индивидуальная изменчивость морфоструктурных показателей форм с разным типом апофиза семенных чешуй.....	46
4.2 Индивидуальная изменчивость морфоструктурных показателей форм с разным цветом микростробилов.....	58
4.3 Индивидуальная изменчивость морфоструктурных показателей	

сосны с разным половым типом.....	60
4.4 Индивидуальная изменчивость морфоструктурных показателей форм по габитусу кроны .....	61
5. ХРОНОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАДИАЛЬНОГО ПРИРОСТА РАЗНЫХ МОРФ СОСНЫ В СТРЕССОВЫХ УСЛОВИЯХ.....	71
5.1 Особенности камбиального роста у форм по типу апофиза семенных чешуй .....	71
5.2 Особенности камбиального роста у форм с разным цветом микростробилов.....	83
5.3 Особенности камбиального роста сосны с разным половым типом.....	86
5.4 Особенности камбиального роста «обычной» и «болотной» форм.....	90
6. СВЯЗЬ РАДИАЛЬНОГО ПРИРОСТА РАЗНЫХ ФОРМ СОСНЫ С ФАКТОРАМИ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ.....	98
6.1 Анализ изменения климатических параметров в районах исследований.....	98
6.2 Влияние климатических параметров на радиальный прирост разных форм сосны в стрессовых условиях.....	108
6.3 Циклическая динамика роста у разных форм сосны.....	126
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	134
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	137
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	171
Приложение 1 Ценопопуляции сосны ( <i>Pinus sylvestris</i> L.) разных географических районов.....	171
Приложение 2 Морфологические формы <i>Pinus sylvestris</i> L.....	174

Приложение 3 Морфоструктурные показатели вегетативной и генеративной сфер разных форм сосны.....	177
Приложение 4 Уравнения регрессии камбиального роста у разных форм сосны.....	183
Приложение 5 Динамика роста по диаметру у разных форм сосны.....	186
Приложение 6 Изменение климатических параметров.....	189
Приложение 7 «Индекс стресса» у разных форм сосны.....	192
Приложение 8 Экстремумы прироста разных форм сосны.....	195
Приложение 9 Коэффициенты корреляции прироста разных форм сосны с климатическими показателями.....	198
Приложение 10 Кластерный анализ по древесно-кольцевым хронологиям разных форм сосны (последние 30 лет).....	213
Приложение 11 Цикличность индексов прироста разных форм сосны и чисел Вольфа.....	216

## ВВЕДЕНИЕ

**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 внутрипопуляционного 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; Мазера, 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 формовой 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 (№ ГР 01.2.00952773, 2012 – 2014 гг.; № ГР АААА-А16-116052710109-9, 2015 – 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 Всероссийская молодежная научная конференция «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2014), Всероссийская научная конференция с международным участием «Фундаментальная и прикладная биоморфология в ботанических и экологических исследованиях» (Киров, 2014), Всероссийская конференция с международным участием Юдахинские чтения. Геодинамика и экология Баренц-региона в XXI в. (Архангельск, 2014), X международная научно-практическая конференция

«Актуальные проблемы экологии – 2014» (Гродно, 2014), Международная конференция по экологической морфологии растений, посвященной памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых (к 100-летию со дня рождения И.Г. Серебрякова) (Москва, 2014), Всероссийская конференция с международным участием «Комплексные научные исследования и сотрудничество в Арктике: взаимодействие вузов с академическими и отраслевыми научными организациями» (Архангельск, 2015), 19-я Международная Пущинская школа конференция молодых ученых «Биология – наука XXI века» (Пушино, 2015), 15 международная научная конференция студентов и аспирантов «Проблемы Арктического региона» (Мурманск, 2015), V Международная молодежная научная конференция «Экология – 2015» (Архангельск, 2015), XV Международная конференция молодых ученых «Леса Евразии – Большой Алтай» (Барнаул, 2015), V Всероссийская геоботаническая школа-конференция в рамках III (XI) Международной Ботанической Конференции молодых ученых (Санкт-Петербург, 2015), IV Всероссийская конференция молодых ученых (с международным участием) «Биоразнообразие: глобальные и региональные процессы» (Улан-Удэ, 2016), Всероссийский конкурс с международным участием проектных идей «Постигая Арктику – 2016» (Архангельск, 2016) (диплом III степени), Всероссийская молодежная научно-практическая конференция «Мониторинг состояния, использования и воспроизводства лесов Европейской части Российской Федерации» (Воронеж, 2016), Вторая международная научная конференция «Природные ресурсы и комплексное освоение прибрежных районов Арктической зоны» (Архангельск, 2016), Всероссийская научная конференция с международным участием «Экологические проблемы северных регионов и пути их решения» (Апатиты, 2016), Всероссийская научная конференция «Мониторинг состояния и загрязнения окружающей среды. Основные результаты и пути развития» (Москва, 2017), V Молодежная научно-практическая летняя школа Русского географического общества (с международным участием) «География в современном мире: проблемы и перспективы» (Калужская область, 2017), Международная конференция «Живая природа Арктики: сохранение

биоразнообразия, оценка состояния экосистем» (Архангельск, 2017), Межрегиональная научная конференция «Вклад особо охраняемых природных территорий Архангельской области в сохранение природного и культурного наследия» (Архангельск, 2017), V международная научно-практическая конференция «Индикация состояния окружающей среды: теория, практика, образование» (Москва, 2017), Всероссийская научно-практическая конференция «Современная лесная наука: проблемы и перспективы» (Воронеж, 2017), XVII Международная конференция молодых ученых «Леса Евразии – Леса Поволжья» (Казань, 2017), Международная научно-практическая конференция студентов, аспирантов и молодых ученых «География в современном мире: вековой прогресс и новые приоритеты» (Санкт-Петербург, 2018), IV (XII) Международная ботаническая конференция молодых ученых (Санкт-Петербург, 2018), I международная молодежная научно-практическая конференция «Арктические исследования: от экстенсивного освоения к комплексному развитию» (Архангельск, 2018), XIX международная научно-практическая конференция «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.

# 1. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ВОПРОСА ПО ИЗУЧЕНИЮ ФОРМОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ И ИЗМЕНЧИВОСТИ РАДИАЛЬНОГО ПРИРОСТА СОСНЫ (*PINUS SYLVESTRIS* L.)

## 1.1 Исследования формового разнообразия сосны

Сосна (*Pinus sylvestris* L.) на Европейском Севере России произрастает в различных экологических условиях и в пределах своего ареала различается по морфологическим, эколого-физиологическим признакам, лесоводственными свойствами. Вопросы систематики внутривидовых подразделений *Pinus sylvestris* L. обсуждались многими исследователями и имеют длительную историю. Для выявления внутривидовой дифференциации сосны обычно привлекаются анатомические, физиологические и морфологические признаки вегетативных и генеративных органов (Правдин, 1964; Мамаев, 1972; Видякин, 1999; Путенихин, 2000; Farjon, 2001). Общебиологической закономерностью является высокая наследственная изменчивость сосны по характеру роста и развития (Молотков и др., 1982).

Сосна обыкновенная, представляя собой классический вариант сборного полиморфного вида (Правдин, 1964), демонстрирует чрезвычайно широкий спектр форм, сосуществующих, как правило, в пределах одной и той же популяции. Выделяются морфы сосны по форме ствола и кроны, строению корки, длине и окраске хвои, качеству древесины, окраске шишек, семян, пыльников, строению шишек.

В 30 – 50-х гг. XX века были проведены исследования по изучению формовой структуры основных лесообразующих видов. Внимание акцентировалось на контрастных формах и были получены обширные сведения о представительстве и хозяйственной ценности деревьев, выделяемых по габитусу и типу ветвления, окраске и строению коры и шишек, а также других признаков. В 60 – 70-е гг. XX века расширились представления о формовом разнообразии лесных насаждений в географических районах с разными экологическими

условиями. Формы с разными морфологическими свойствами стали исследоваться и рассматриваться как единицы естественного отбора (Молотков и др., 1982). Начиная с 70-х годов XX века основное внимание в изучении внутривидовой изменчивости важнейших древесных видов за рубежом уделяют: комплексному изучению форм древесных пород с применением новейших методических приемов в полевых условиях и контролируемых условиях вегетационных опытов и климатических камер.

В настоящее время наблюдается возобновление внимания к формовому разнообразию сосны обыкновенной, возникла необходимость комплексной оценки и сохранения природного генетического разнообразия в связи с сокращением площади естественных лесных насаждений (Пименов, 2016).

Актуальным становится изучение устойчивости форм сосны к техногенным стресс-воздействиям (Аникеев, 2000; Тараканов, 2003). Установлено, что в условиях аэротехногенного загрязнения повреждаются в меньшей степени деревья желтопыльниковой и узкокронной форм (Тарханов, Бирюков, 2011).

В работе В.И. Долголикова и Р.Ф. Осьмининой (1978) отмечается, что формы сосны, выделенные по строению и окраске репродуктивных органов, в спелом возрасте не обнаруживают каких-либо преимуществ в росте, напротив, формы сосны с пластинчатой корой, высокоподнятой грубой коркой и относительно широкой кроной отличаются повышенной энергией роста.

Критерием формовой дифференциации сосны является форма кроны: конусовидная, овальная, округлая, цилиндрическая, реже встречаются пирамидальная, шаровидная и плакучая формы (Петров, 1964; Божок, 1979). Правдиным Л.Ф. (1964) по форме кроны выделяется больше 30 вариаций, но традиционно анализируют две крайние формы: узкокронную и ширококронную. Г.М. Козубов (Леса республики Коми, 1999) для Европейского Севера России указывает на 3 основные формы кроны сосны: ширококронную, узкокронную и пирамидальную. Форма кроны не является статичной во времени. У сосны с возрастом форма кроны изменяется от конусовидной до широкояйцевидной. У очень старых деревьев крона часто становится плосковершинной.

Наряду с особенностями строения кроны при формовой дифференциации сосны на уровне вегетативной сферы широко используют типы грубой корки: пластинчатокорая, узкопластинчатокорая, чешуйчатокорая и др., частота встречаемости которых связана с экологическими особенностями местопроизрастаний (Лигачев, 1962; Мишуков, 1966; Азниева, 1976). В популяциях сосны Львовской области Украины были выделены слаботрещиноватая, трещиноватая, груботрещиноватая и воротничковая формы, последняя из которых отличается лучшими ростовыми качествами (Божок, 1979).

Карликовая (на 60 – 70 % меньше по величине по сравнению с типичными деревьями того же возраста) и полукарликовая (меньше на 20 – 30 %) формы сосны являются объектами генетико-микроэволюционного профиля, прикладных и генетико-селекционных исследований (Ирошников, 1978). Карликовость как формовой критерий, отличительными чертами которого являются снижение прироста побегов, короткохвойность, компактизация формы кроны (яйцевидная, куполообразная, шаровидная), может являться как результатом модификационной изменчивости вида в пессимальных условиях произрастания, так и наследственным новообразованием адаптивного характера (Пименов, 2016).

Формовое разнообразие сосны (*Pinus sylvestris* L.) проявляется на уровне мужской генеративной сферы, по признакам женских шишек и семян. По окраске мужских микростробилов выделяется две формы: желтопыльниковая (f. *sulfuranthera* Kozubow) и краснопыльниковая (f. *erythranthera* Sanio). Процент участия этих форм в различных частях ареала неодинаков. Отмечается, что по мере продвижения на север процент встречаемости краснопыльниковой формы сосны увеличивается. На северном пределе распространения в Европейской части России (Кольский полуостров) частота встречаемости желтопыльниковой и краснопыльниковой форм примерно одинакова (Некрасова, 1959). В Восточном Забайкалье доля краснопыльниковой формы сосны в популяциях увеличивается от 20 % на юге региона до 58 % на севере (Дворецкий, 1993). Отмечается, что сосна с красным цветом пыльников проявляет слабую устойчивость к техногенному загрязнению (Бабушкина и др., 1997). Установлено, что растения,

синтезирующие антоцианы являются более адаптированными к условиям с низкими температурами (Козубов, 1962). В экстремальных условиях наблюдается высокая частота встречаемости сосны с переходной окраской пыльников (Петров, 1964; Бабушкина и др., 1997). Многими исследователями предпринимались попытки скоррелировать характер окраски микростробилов у сосны с физиологическими процессами. Так, Т.П. Некрасова (1959) показала, что у деревьев сосны с розовой окраской микростробилов пыльца созревает на 1 – 2 дня раньше, такая пыльца лучше прорастает при пониженной температуре, но рост пыльцевых трубок у нее более медленный. По мнению С.А. Мамаева (1972) нет никакой связи между формами сосны обыкновенной по окраске пыльников и основными вариациями по другим внешним признакам (габитусу, скорости роста, строению корки и т.д.).

Размеры, форма, окраска женских шишек, форма апофиза являются важными таксономическими и селекционными признаками, определяющими формовую дифференциацию сосны (Мамаев, 1972; Шульга, 1974; Видякин, 1991, 1995). По признаку «размер шишек» у сосны обыкновенной описаны две крайние формы (разновидности): мелкошишечная и крупношишечная (Мамаев, 1972). Иногда предлагаются искусственные классификации, основанные на простой группировке величин признака: шишки мелкие, средние, крупные, очень крупные и т.п. (Кузьмина, 1978). Выявлена связь между частотой встречаемости крупношишечной и мелкошишечной форм с климатическими и эдафическими условиями, возрастом древостоев (Правдин, 1964; Мамаев, 1972; Кузьмина, 1978; Котов, 1997). Выделяются формы сосны по окраске зрелых шишек (Правдин, 1964; Мамаев, 1972). По Л.Ф. Правдину (1964) все разнообразие шишек сосны обыкновенной по окраске зрелых шишек сводится в три группы: серые – *f. polioconus*, коричневые – *f. erythroconus*, и бежевые – *f. cinnamomeoconus*. С.А. Мамаев (1972) выделяет у сосны обыкновенной следующие группы по окраске зрелых шишек: зелено-серые, песочные, серые, коричневые. Н.А. Кузьмина (1978): серые, серые с подпалиной, зеленовато-серые с подпалиной, серовато-коричневые, темно-коричневые. А.А. Листов (1990): коричневые, зеленовато-

желтоватые и песочные. М.Н. Егоров (2004): темно-дымчатые, зелено-серые, коричневые, рыжеватые, темно-серые, медово-желтые, зеленовато-серые, зелено-малахитовые, зеленые, охристые. Л.Ф. Правдин (1964) считает, что в целом по всему ареалу сосны соотношение деревьев с различной окраской зрелых шишек примерно одинаково.

У сосны обыкновенной по типу апофиза семенных чешуй систематики выделяют формы с плоским (гладким) щитком (f. *plana* Engler), бугорчатым (в виде пирамидки) (f. *gibba* Engler), с крючковатым (очень длинным, обычно изогнутым к основанию шишки) щитком (f. *reflexa* Engler). С.А. Мамаев (1972), на основе классификации Энглера, предложил балльную шкалу оценки степени «выпуклости» апофиза у сосны обыкновенной: 1 – щиток плоский; 2 – слабо бугорчатый; 3 – бугорчатый; 4 – щиток с сильно выдающимся выступом; 5 – щиток с очень длинным выдающимся, обычно изогнутым выступом. У шишек, собранных с одного дерева, степень выраженности бугорчатости (крючковатости) апофизов сильнее проявляется с выпнутой (более освещенной), слабее – с вогнутой (более затененной) стороны. Установлено (Седельникова и др., 2007), что на олиготрофных болотах (Западная Сибирь) микростробилы сосны отличаются низкой раскрываемостью, среди них преобладает f. *plana*, а доля светлых семян в структуре урожая максимальна. По форме апофиза семенных чешуй шишек по всему ареалу отмечают деревья с «выпуклым» типом апофиза, в меньшем количестве и преимущественно в северных местопроизрастаниях встречается сосны с «плоским» типом, с наименьшей частотой и в южных частях ареала – с «крючковатым» типом. По данным С.А. Мамаева (1972) соотношение вариаций сосны по форме апофиза на разной широте не меняется. Есть сведения, что на севере Архангельской области соотношение особей с плоским составляет 27 %, бугорчатым – 71 % и крючковатым апофизом – 2 % (Листов, 1990), а в Восточной Сибири преобладают формы с «выпуклым» (74 %), в меньшем количестве представлены деревья с плоским (19 %) и крючковым (7 %) типом (Кузьмина, 1978).

Показателем формовой дифференциации сосны обыкновенной является и окраска семян, отличающаяся большим разнообразием моно- и поли-цветовых вариантов (Правдин, 1964; Черепнин, 1978; Видякин, 2001; Чернодубов, 2001; Егоров, 2006). По цвету семян С.З. Курдиани (1908) выделил формы: с черным цветом семян – var. *melanosperma* Litv., с желтым – var. *leucosperma* Litv., с коричневым – var. *phoeosperma* Litv., с пестрым – var. *baliosperma* Litv. С.А. Мамаев (1972) выделили у *Pinus sylvestris* формы по окраске семян: со светлыми семенами, с коричневыми, с переходной окраской (серо-коричневые и черно-коричневые), с черными (сюда же он относит семена с темно-серой окраской) и пестрыми. Н.А. Кузьмина (1978, 1980): черные с коричневым, темно-коричневые, коричневые, красновато-коричневые, палевые. В.Л. Черепнин (1978) со ссылкой на первоисточники: черные, пестрые, коричневые, оранжевые, бежевые. В.В. Тренин (1998): черные, бурые (темно-коричневые), коричневые, светло-коричневые, крапчатые (пестрые), бежевые. М.Н. Егоров (2004): черные, коричневые, бледно-сероватые, пепельно-серые, белые. Правдин Л.Ф. (1964) отмечает, что на протяжении всего ареала в структуре насаждений сосны преобладают деревья с темно окрашенными семенами.

В последние десятилетия проведены исследования формового разнообразия сосны на юге Приенисейской Сибири (в разных лесорастительных условиях), Западной Сибири (болотные и суходольные популяции) и в условиях Ширинской лесостепи (Новикова, Назимова, 2007; Тихонова, 2011; Пименов, Седельникова, 2012). Подробный анализ формового разнообразия и морфометрии деревьев сосны по структурным признакам кроны деревьев был проведен на болотах и прилегающих к ним суходолах в пределах южно-таежной подзоны Западносибирской равнины (в границах Томского и Бакчарского районов Томской области). Установлены достоверные различия между краснопыльниковой и желтопыльниковой формами сосны по размерам и строению собраний мужских шишек, морфологии и качеству пыльцы (Пименов, 2016). На юге Средней Сибири было выявлено высокое формовое разнообразие сосны обыкновенной по дискретным вариациям окраски семян (серая и

коричневая) и форме шишек (узкокonusовидная, конусовидная и ширококонусовидная) (Тихонова и др., 2014).

Изучение полового диморфизма у сосны освещено во многих работах (Правдин, 1950; Котляров, 1965; Мамаев, 1972). Но его участие в приспособлении вида к условиям среды пока недостаточно изучено и недооценено (Милютин и др., 2013). Отмечается, что с ухудшением условий среды связи изменчивости и чувствительности радиального прироста с полом усиливаются (Тихонова, 2007). Для сосны отмечено непостоянство половой репродукции и по ее условной однодомности деревья различают по особенностям происхождения этапов онтогенеза. У большинства деревьев репродуктивная стадия развития начинается с женского типа, затем проходит стадию однодомности и заканчивает цикл мужским «плодоношением», но встречаются деревья и с обратным направленным циклом. Половой тип у сосны – это динамическая характеристика, охватывающая несколько возрастных этапов дерева (Милютин и др., 2013).

В северотаежных насаждениях Северо-Двинского бассейна проведены исследования формовой структуры сосны (*Pinus sylvestris* L.) в разных типах лесах. Были выделены формы по окраске мужских стробиллов, форме кроны, интенсивности роста, с наличием признака треххвойности, длине хвои. Установлено, что узкокронная форма сосны (*Pinus sylvestris* L.) явно господствует по численности (достигая почти 100 %) в разнообразных условиях произрастания и тем самым проявляет более высокую экологическую пластичность в сравнении с ширококронной формой. Сосна с красным цветом микростробилов наиболее часто (до 30 – 40 %) отмечается в редкостойных низкопродуктивных древостоях сфагновой группы типов леса в условиях избыточного увлажнения на бедных минеральными элементами, сильнокислых почвах, а с желтым – в насаждениях черничного и травяно-зеленомошного типов леса (80 – 90 %). На верховых болотах и в сосняках сфагновых доля «болотной» формы составляет около 30 %, уменьшаясь до 1 % в насаждениях на более дренированных почвах северной подзоны тайги. Частота встречаемости короткохвойной и длиннохвойной форм в разных условиях произрастания в среднем не превышает 10 %, а доля сосны в

насаждениях сфагновой группы с признаком треххвойности составляет примерно 20 % (Тарханов, Бирюков, 2013).

Выявлено, что в сосняках сфагновых сосна с желтым цветом пыльников в 60 – 70-летнем возрасте имеет большие значения по высоте и диаметру ствола (в 1,1 – 1,2 раза) по сравнению с краснопыльничковой формой. Длиннохвойная форма превосходит короткохвойную сосну по высоте и диаметру ствола в 1,7 – 1,8 раза. Сосна с признаком треххвойности в молодом возрасте (20 – 25 лет) имеет более высокие показатели роста по высоте (в 1,1 раза) и диаметру ствола (в 1,5 раза) и характеризуется более развитой кроной по сравнению с обычной формой. «Болотная» форма имеет низкие показатели по росту (в 1,9 раза) чем «обычная» сосна (Тарханов, Бирюков, 2013).

Изменчивость камбиального роста и его связь с морфометрическими показателями у разных форм сосны на Европейском Севере 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).

Установлено, что в 20 – 40-летнем возрасте радиальный прирост у ширококронной формы в сосняках черничных и кустарничково-сфагновых выше, чем у узкокронной. Отмечается, что такая закономерность выражается наследственными особенностями деревьев (Щекалев, Тарханов, 2006).

## 1.2 Дендрохронологические и дендроклиматические исследования сосны

Исследования годовых колец деревьев как биологического носителя хронологической информации осуществляется как в России, так и за рубежом (Битвинкас, 1974; Шиятов, Ваганов, 1998; Ловелиус, 2000, 2005; Fritts, 1969, 1976, 1991; Sweingruber, 1996; O'Neill Gregory, 2007; Park, 2015). Одним из наиболее перспективных и быстро развивающихся направлений в экологии является дендрохронология. Прирост деревьев является универсальным и обобщающим признаком состояния древостоя (Матвеев, 2003). В процессе

развития и появления новых направлений в дендрохронологии данная отрасль науки стала комплексной, способная с достаточной достоверностью восстановить многие изменения в лесных сообществах (Комин, 1990). Расширение сферы использования дендрохронологической информации в лесной науке и практике представляет собой актуальную задачу (Румянцев, 2010).

Выделяется ряд направлений в исследованиях лесных экосистем. Это методические, лесохозяйственные, дендрохронологические, незаконные рубки, археологические, гидрометеорологические, астрофизические. В настоящее время проведено большинство работ по ряду направлений (Липаткин, Румянцев, 2007; Ловелиус, 2000; Матвеев, 2003). В связи с глобальными изменениями климата дендроклиматические исследования позволяют получить информацию, связанную с динамикой леса, реконструкцией и прогнозированием климатических изменений (Тишин и др., 2013). Использование дендрохронологической информации в лесоводческих и лесоводственных исследованиях сводятся на данном этапе к таким направлениям, как исследование факторов формирования урожая древесины, генетико-эволюционные исследования в популяциях лесных пород, реконструкции истории лесных фитоценозов, оценки состояния здоровья деревьев и древостоев (Румянцев, 2007).

В настоящее время в научной литературе представлено большое количество дендроклиматических и дендрэкологических работ. Наиболее интенсивно такого рода исследования проводились в США, Канаде, Европе (Dean et al., 1994; Schweingruber, 1996; Dobbertin, Braecker, 2001). В России подобные научные работы были сконцентрированы в высоких широтах и, в основном, ограничены изучением влияния на ширину годичных колец деревьев температуры (Panyushkina et al., 1996; Briffa et al., 1998, 2001, 2004; Hughes et al., 1999). Опубликовано достаточно работ, где подробно освещено влияние условий внешней среды на изменчивость радиального прироста древесных растений и использование различных методов обработки дендрохронологических данных (Шиятов, 1986; Ваганов и др., 1996; Феклистов и др., 1997; Наурзбаев, Ваганов, 1999; Шишов и др., 2002; Савва и др., 2003; Ваганов, Шиятов, 2005; Осколков,

Воронин, 2005; Аушев, 2006; Кирдянов, Ваганов, 2006; Тишин, 2008, 2011; Кухта, 2009; Романовский, Щекалев, 2009; Румянцев и др., 2009, 2010; Кухта, Румянцев, 2010; Ловелиус, Трофимова, 2010; Ловелиус, Колесников, 2010; Лопатин, 2010; Бабушкина, 2011; Бабушкина и др., 2011, 2014; Ботыгин и др., 2011; Вахнина, 2011; Волков, Тартаковский, 2011; Кухта, 2011; Комин, 2012; Матвеев и др., 2012; Арефьев, 2013; Симанько и др., 2013; Бабушкина, Белокопытова, 2014; Вернодубенко, Дружинин, 2014; Матвеев, 2014; Тишин, Чижикова, 2014; Хамидуллина и др., 2014; Баринова и др., 2015; Бочаров, Савчук, 2015; Петров и др., 2015; Рыгалова, Быков, 2015; Румянцев, Черакшев, 2015; Румянцев и др., 2016; Шереметьев и др., 2016; Лянгузов и др., 2017; Douglass, 1919; Schulman, 1956; Fritts, 1976; Bayliss, 2004; Balybina, 2006; Bunn, 2008).

Известно большое количество работ по изучению макроклиматической обусловленности динамики формирования многолетних древесно-кольцевых рядов и установлению корреляционных связей между климатическими параметрами и ростом деревьев для реконструкции и прогноза изменений климата (Ваганов, Шашкин, 2000; Громадин, 2000; Navas, Huttunen, 1972; Feliksik, Wilczvynski, 2000; Jacoby et al., 2000; Wimmer et al., 2000; Malcolm, 2002; Raspopov et al., 2004; Breda, Badeau, 2008; Kempes et al., 2008; Ahmed et al., 2011; Poulter et al., 2013; Kwak et al., 2016).

В ряде опубликованных работ (Ваганов и др., 1994; Андреев и др., 2001; Магда, 2002, 2003; Kirdyanov et al., 2003) проведен анализ сезонной динамики роста и влияния климат-факторов на структуру годичных колец в условиях жестко лимитированных по одному из климатических факторов – температуре или осадкам. Однако влияние климата на рост деревьев при менее жестком лимитировании нестабильно, зависит от вида древесного растения и конкретного местообитания (Ваганов, Шашкин, 2000; Tardif et al., 2003; Wilson, Elling, 2003). Исследования в регионах, где влияние температуры на рост деревьев не настолько выражено, были гораздо менее интенсивными (Кирдянов и др., 2005). В районах с неблагоприятными условиями (северные и высокогорные территории) для роста древесных растений проведено значительное количество дендроклиматических

исследований. В данных условиях установлена тесная связь между величиной прироста и летними температурами (Шиятов, 1981; Мазепа, 1999; Хантемиров и др., 1999). Выявлено, что в умеренной зоне связь прироста деревьев с отдельными климатическими показателями более слабая, необходимо учитывать комплексное влияние осадков и температуры на рост деревьев (Феклистов, 1978; Кучеров, 1990; Горячев, 1991; Тишин, 2006; Cedro, 2001). Отмечается, что в южных районах лесной зоны камбиальный рост деревьев связан с количеством осадков летних месяцев (Шведов, 1892; Рудаков, 1961; Пугачев, 1975; Лазуренко, 2002; Магда, 2003; Lebourgeois, 2000). Изучено влияние температур первой половины сезона роста на верхней и северной границе леса, осадков в наиболее засушливых регионах (Наурзбаев и др., 2003; Briffa et al., 2004; Esper et al., 2010).

Актуальным становится изучение местообитаний для проведения дендрохронологического анализа в неблагоприятных и экстремальных климатических и почвенно-гидрологических условиях (Глебов, Литвиненко, 1976; Кузьменко, Смолоногов, 2000; Катютин и др., 2017; Briffa, 2000). Дендроклиматические исследования влияния лимитирующих факторов на радиальный прирост сосновых древостоев в различных географических и лесорастительных условиях в последние годы получили широкое распространение (Матвеев и др., 2012; 66. Засухи Восточно-Европейской равнины..., 2017; Белокопытова и др., 2018; Vitas Adomas, 2004; Liu Yu, 2005; O'Neill Gregory, 2007). Проведены исследования по изучению древесно-кольцевых хронологий сосны для оценки климатических факторов, влияющие на динамику роста сосновых древостоев при различных типах заболачивания почв в Вологодской области. Установлено, что при переходе от низинной к верховой стадии развития болот наблюдается увеличение общего сигнала на действие факторов среды в приросте деревьев и определена роль осадков в росте сосны по диаметру ствола (Вернодубенко, 2014). Получены обобщенные хронологии (длительность 196 лет) радиального прироста сосны верховых болот Волжско-Камского заповедника и установлена положительная корреляция между приростом и количеством осадков января и выявлен отрицательный отклик на

температуру июня (Тишин и др., 2014). Установлено, что в разновозрастных сосняках кустарничково-сфагновых под влиянием осушения увеличивается ширина как ранней, так и поздней древесины (Тюкавина, 2014). В трех типах местопроизрастания (сухие, свежие и влажные) южной Карелии определено влияние метеопараметров на рост сосны (Румянцев, 2004). В сосновых древостоях Кольского региона установлены временные и пространственные закономерности формирования радиального прироста деревьев. С применением ранговой корреляции Спирмена определены температурные условия, которые оказывают воздействие на ширину годичного слоя сосны (Кузьмин и др., 2011). Проанализирована динамика радиального прироста сосны в сфагновых сосняках 10 регионов России (Ленинградская, Новгородская, Владимирская, Нижегородская, Курганская, Тюменская, Иркутская области, Республики Башкортостан и Тыва, Красноярский край) и построены обобщенные хронологии, которые могут быть использованы для анализа глобальных факторов среды на территории России (Ловелиус и др., 2013). Проведен сравнительный анализ влияния температуры и осадков на формирование радиального прироста кедра и лиственницы в экотопах с различной влажностью почвы южной подзоны тайги Западной Сибири. Установлены различные реакции радиального прироста двух хвойных видов на температуру и осадки вегетационного сезона (Велисевич, Хуторной, 2009). Исследования, проведенные в горной части Итальянских Альп показали, что изменчивость радиального прироста слабо отражает колебания температурных факторов, но при использовании для анализа плотности древесины и анатомических особенностей клеток ранней и поздней древесины позволяют выявить влияние климат-параметров более полно (Ваганов и др., 2007). Исследованы древесные виды в лесостепной зоне Ширинского района Республики Хакасия в разных топоэкологических условиях произрастания. Установлен как общий климатический отклик в древесных рядах лиственницы, сосны, ели и березы белой, так и различия в реакции прироста на климат разных видов древесных растений. Определено, что древесно-кольцевые хронологии

хвойных на южном склоне демонстрируют более высокую чувствительность, чем таковые на пойменном участке (Бабушкина и др., 2010).

Очевидно, что годичный прирост древесины у древесных видов умеренного климата имеет циклическую природу (Матвеев, 2005). Солнечная активность влияет на радиальный прирост деревьев опосредовано. Считается, что солнечная активности влияет на циркуляцию атмосферы, тем самым вызывая климатические изменения, которые определяют прирост деревьев (Эйгенсон, 1963; Матвеев, 2001). Изучением влияния астрофизических факторов на прирост древесных пород, установлением связей между приростом и показателями солнечной активности занимались многие исследователи (Комин, 1969, 1972; Ловелиус, 1972; Костин, 1974; Шиятов, Мазепа, 1986; Розанов, Прокудина, 2002; Douglass, 1937, 1941; Schweingruber, 1996; Lebourgeois, 2000; Holtmeier, 2003; Parmesan, 2003).

По сосне подробно дано описание цикличности колебаний индексов радиального прироста у деревьев суходольных и заболоченных местообитаний (Романова, 2003). Изучены макроциклы солнечной системы по историческим данным с целью создания предпосылок для долгосрочного прогнозирования. Установлен целый ряд циклов Солнечной системы, кратных 179 годам. По обобщенным данным по многим циклам определена закономерность вековых колебаний роста леса (Ретеюм, 2014). В пределах Окско-Донской равнины проведены исследования по выявлению цикличности в динамике радиального прироста естественных и искусственных сосновых древостоев (Матвеев, 2014). На территории Алтае-Саянской горной страны (Центральный Алтай, Юго-Западная Тува (Монгун-Тайга) и Западный Саян) изучены длительные изменения радиального прироста хвойных (лиственница и сосна) за 1500 лет, которые носят ярко выраженный циклический характер, длительность циклов неравномерна и варьирует во времени (Овчинников, Мыглан, 2015).

Проведены исследования радиального прироста хвойных пород в условиях атмосферного промышленного загрязнения, при рекреационной нагрузке (Алексеев, 1990; Таранков, Матвеев, 1994; Ярмишко, 1997, 2012; Ворон и др.,

2000; Арсеньева, Чавчавадзе, 2001; Кучеров, Мулдашев, 2003; Тарханов и др., 2004; Торлопова, 2005; Щекалев, Тарханов, 2006, 2007; Уфимцев, 2011; Рунова и др., 2014; Уткина, 2014; Матвеев и др., 2015; Ярмишко и др., 2017; Nojd, Reams, 1996; McClenahan, Dochinger, 1985; Yarmishko, 2015 и др.). Установлено ухудшение состояния насаждений с увеличением рекреационной нагрузки и снижение радиального прироста, ослабление деревьев под влиянием антропогенных факторов разной интенсивности.

Существует и ряд подходов, с помощью которых древесно-кольцевую информацию используют для изучения генетического разнообразия популяций древесных пород (Румянцев, 2010). Общая форма кривой радиального прироста рассматривалась и как показатель генотипа дерева (Кострикин, Рыжкова, 2002).

Метод древесно-кольцевого анализа стал основой для судебной экспертизы при незаконной заготовке древесины и других исследований (Липаткин и др., 2010; Вахнина, 2014; Жаворонков, 2014; Синкевич, 2014; Катютин и др., Wolodarsky-Franke, Lara, 2005).

Влияния экологических условий на изменчивость радиального прироста древесины широко освещены в российской и зарубежной литературе, однако его динамика у разных морфологических форм сосны на Севере почти не изучена.

Таким образом, выявление закономерностей в росте у разных форм сосны в стрессовых условиях на территории Европейского Севера России (на примере Северо-Двинского бассейна) является комплексным исследованием. Изучение камбиального роста сосны на основе формового разнообразия является важным для оценки продуктивности, общего состояния лесных насаждений и адаптации разных форм при воздействии стресс-фактора и в меняющихся условиях окружающей среды. Установлено, что изменчивость радиального прироста морф сосны на севере Европейской части России изучена слабо, а исследования по влиянию экологических факторов на прирост разных форм не проводятся.

## 2. СРЕДООБРАЗУЮЩИЕ ФАКТОРЫ. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЗНЫХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ФОРМ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

### 2.1 Физико-географические условия Архангельской области

*Географическое положение.* Территория Архангельской области расположена на северо-востоке Европейской части России. Площадь области без островов в Северном Ледовитом океане и Ненецкого автономного округа составляет: 308,6 тыс. км<sup>2</sup> (Динамика..., 2000).

*Рельеф, почвенно-гидрологические условия.* Территория Архангельской области имеет преимущественно равнинный характер. Присутствует горное образование Тиманский Кряж (высота 300 – 400 м), отделяющий область от территории Республики Коми и ряд возвышенностей (Беломорско-Кулойское плато, гряда Ветреного пояса, Коношско-Няндомская возвышенность, Устьянское плато). На западе область представляет собой волнистую равнину, по которой протекают р. Онега, Северная Двина, Мезень и Пинега. К югу от Беломорско-Кулойского плато находится болотистая равнина Пинега-Двинского водораздела. На востоке территория ограничена Уральским хребтом. Между Тиманским Кряжем и Уральским хребтом располагается Печорская низменность, в северную часть которой входят Малоземельская и Большеземельская тундры (География..., 1995).

Территория область омывается Белым, Баренцевым, Печорским и Карским морями. В области густая сеть рек и озер. Практически все реки относятся к бассейну Северного Ледовитого океана. Крупнейшие реки – Северная Двина (с притоками Вычегда, Пинега и Вага), Онега, Мезень (<http://www.sevmeteo.ru/files/arh-nao.pdf>).

Почвенный покров в области определяется подзолистым, глеевым, болотным и частично-дерновым типом почв, различного механического состава (Артемьев и др., 1982). Подзолистые почвы различаются по степени оподзоленности и механическому составу, характерны для ельников черничных.

Болотно-подзолистые почвы преобладают в ельниках черничных влажных и ельниках долгомошных. Глеево-подзолистые почвы распространены в условиях дренированного рельефа, по приречным склонам и на нешироких междуречных увалах. Болотные почвы подразделяются на низинные, верховые и переходные, вторые из которых имеют наибольшее распространение.

*Климат.* Территория Архангельской области расположена в арктическом, субарктическом и умеренном климатических поясах. Климат формируется в условиях недостатка солнечной радиации зимой, под влиянием северных морей и переноса влажных морских масс воздуха с Атлантического океана (летом – холодного, зимой – теплого). На климат влияют и местные физико-географические особенности территории: близость Атлантики и Северного Ледовитого океана, наличие многочисленных рек, озер, болот, растительность, возвышенности, создающие пересеченный рельеф равнинной территории, плавно понижающийся к северу. Приходно-расходный баланс тепла и влаги, в общих чертах определяющийся радиационными и циркуляционными факторами, в значительной мере зависит от характера подстилающей поверхности и рельефа (<http://www.sevmeteo.ru/files/arh-nao.pdf>).

Средняя годовая температура воздуха на севере области (Мезенский и Лешуконский районы) отрицательная  $-0,4 - -1,2$  °С, в остальных районах – положительная  $0,1 - 2,0$  °С. Продолжительность холодного (средняя температура воздуха ниже  $0$  °С) / теплого (средняя температура воздуха выше  $0$  °С) периода составляет от  $197 / 168$  до  $165 / 200$  дней. В северных районах (Мезенский, Лешуконский и Пинежский район) холодный период длиннее теплого на  $3 - 29$  дней, на остальной территории – теплый период длиннее холодного на  $3 - 35$  дней. Теплый период в южных районах наступает в начале апреля, на севере – в конце апреля – начале мая. Осенью переход средней суточной температуры воздуха через  $0$  °С к отрицательной происходит во второй – третьей декадах октября. Разность температур воздуха на прибрежной территории самого холодного и самого теплого месяцев составляет  $20 - 24$  °С, в континентальных районах –  $29 - 33$  °С. Июль является самым теплым месяцем года, самым

холодным – январь. На побережье зима более мягкая. Летом по направлению с юга на север температура воздуха понижается (<http://www.sevmeteo.ru/files/arh-nao.pdf>).

Максимальное количество осадков за год выпадает на Коношско-Няндомской возвышенности (более 700 мм). Годовое количество осадков на территории области колеблется в пределах 500 – 600 мм, на побережье – менее 500 мм. Минимальное количество осадков отмечается в зимние месяцы и первые месяцы весны. Максимальное количество осадков наблюдается в летние месяцы (июль – август). Число дней с осадками за год  $\geq 0,1$  мм на побережье составляет 190 – 200 дней, при удалении от моря 200 – 220 дней, на Коношско-Няндомской возвышенности 220 – 230 дней. В годовом ходе относительной влажности воздуха максимум приходится на октябрь – ноябрь, а минимум – на весну или начало лета. Снежный покров на севере и востоке области залегает в течение 180 – 200 дней, на юге и западе – 170 – 180 дней. В северных континентальных районах устойчивый снежный покров образуется в конце октября, на остальной территории – в начале ноября, а разрушается в середине апреля на юге и в конце апреля на севере (<http://www.sevmeteo.ru/files/arh-nao.pdf>). Период с устойчивыми морозами в Архангельске в среднем длится 138 дней (Тарханов и др., 2004).

## 2.2 Краткая характеристика сосняков сфагновой группы типов леса

Согласно лесотаксационному районированию леса Архангельской области относятся к Северо-Восточному району Европейской части России.

Область является из самых многолесных регионов России. Лесистость без островов Белого моря, Северного Ледовитого океана и Новой Земли составляет 77,9 %. По распределению лесов Архангельской области по лесным районам большую площадь занимают северотаежные леса, меньшую среднетаежные леса и небольшую часть занимают притундровые леса и редкостойная тайга (Лесной план Архангельской..., 2008). Хвойные насаждения большей частью представлены елью, около одной трети – сосной.

Заболачиваемости территории способствуют обилие осадков, при малой величине испарения и преобладания незначительных уклонов местности (Лесотаксационный справочник..., 1986). Избыток влаги в почве приводит к недостатку кислорода, усиливается развитие глееобразовательных процессов, падает окислительно-восстановительный потенциал почвы и насыщенность ее основаниями. Заболоченные и болотные леса характеризуется низкими значениями радиального прироста и плохими физико-механическими свойствами древесины (Вомперский, 1968). В пессимальных условиях сфагновые сосняки являются объектами при изучении закономерностей формирования прироста древесины в связи с изменениями окружающей среды (Ваганов, Качаев, 1992; Linderholm et al., 2002). Около 75 % болот Архангельской области являются верховыми. Большие территории в области занимают сфагновые болота (Львов, Ипатов, 1976). Среди сосняков больше представлены сосняки черничные (30 %). Довольно большую площадь занимает сфагновая группа типов леса (17 %), в северной тайге они представлены 20 – 45 % (Феклистов, 1997), чуть меньше – лишайниковая (12 %) (Феклистов, Овсянникова, 2016).

В сфагновую группу типов леса включают – собственно сфагновый, кустарничково-сфагновый, осоково-сфагновый и травяно-болотный (Цветков, Семенов, 1985).

Сосняк сфагновый занимает ровные понижения, замкнутые котловины, полосы вдоль болот (Рысин, 2008). Микрорельеф выражен хорошо, кочковатый. Почвы торфяные, торфяно-подзолистые глеевые, торфяно-глеевые различной мощности, мало отличающиеся по морфологии. Верховые торфяные почвы сосняков сфагновых имеют сильно кислую реакцию среды, повышенную гидролитическую кислотность во всех торфяных горизонтах (40 – 150 мг-экв·100 г<sup>-1</sup>), насыщенность основаниями. Обменного калия в верхних горизонтах (до 25 см) содержится 25 – 180 мг, в нижележащих – от 2 до 15 мг. Подвижных соединений фосфора в торфяных почвах мало, в нижних горизонтах его содержание не превышает 5 мг на 100 г почвы (Отчет по НИР ..., 2000). Поверхность почвы покрыта сфагновыми мхами. Кустарничковый ярус

разнообразен. Преобладает багульник, голубика, подбел, кассандра. На отдельных участках в число доминантов могут выходить осоки, пушица, хвоци, морошка, вахта трехлистная, сабельник болотный. В примеси распространены клюква, луговик, седмичник, паленика и др. Подлесок редкий и средней густоты. Преобладает береза карликовая и ивы. ДревоСТОИ разновозрастные, низкополнотные. Класс бонитета V.

Кустарничково-сфагновые сосняки являются широко распространенным типом леса на Европейском Севере России. Площадь данных лесов в Архангельской области (северная и средняя тайга) составляют 30 – 32 % (Рысин, 1975). В кустарничково-сфагновых сосняках отмечается развитая торфяная залежь. Сомкнутость древостоя 0,4 – 0,5, в северной тайге – 0,2 – 0,3. Наблюдаются редколесья, редины и плавный переход от багульниковых сосняков к верховым болотам с сосной. Отмечается замедленное возобновление сосны на кочках, смена сосны елью происходит лишь в некоторых типах сообществ. Кустарничковый ярус умеренно густой (60 – 75 %) с преобладанием багульника (*Ledum palustre*) и других болотных видов. Моховой ярус сомкнутый (90 – 100 %) из видов *Sphagnum*. Зеленые мхи и лишайники малообильны, тяготеют к кочкам. Из болотных оксилофитов чаще встречаются морошка (*Rubus chamaemorus*), подбел (*Andromeda polifolia*), сфагнум узколистный (*Sphagnum angustifolium*) (Кучеров, Кутенков, 2012).

### 2.3 Морфологические формы и половые типы сосны

Непрерывность ареала сосны (*Pinus sylvestris* L.), хорошая распространяемость пыльцы и семян способствует перемешиванию генетического материала и поддержанию связности вида через серию внутривидовых форм (Раевский, Мордась, 2006).

Формы сосны с разным типом апофиза семенных чешуй шишек. Изменчивость шишек сосны обыкновенной по морфологическим свойствам изучалась Л.Ф. Правдиным, А.И. Видякиным, Н.И. Дворецким (Правдин, 1964;

Дворецкий, 1993; Видякин, 1995). Во многих регионах используется методика исследования изменчивости сосны, разработанная Л.Ф. Правдиным (Иванов, 2011).

Надежными диагностическими и селекционными признаками у древесных растений являются признаки генеративных органов, в том числе и форма апофизов семенных чешуй шишек. В основном выделяется три типа: *f. plana* – апофизы плоские (гладкие), *f. gibba* – апофизы в виде пирамидок (выпуклые), *f. reflexa* – апофизы в виде крючка. Согласно полученным данным (Тарханов и др., 2014), доля деревьев с «выпуклым» типом апофиза в сосняках сфагновой группы типов леса в северной тайге бассейна Северной Двины может достигать 90 %, с «плоским» типом – 20 %, а с «крючковатым» (*f. reflexa* Heer.) составляет менее 10 % или такой тип совсем отсутствует.

*Формы сосны с разным цветом микростробилов.* Окраска микростробилов в сосновых насаждениях варьирует от желтого до малинного цвета. По этому признаку выделяется желтопыльниковая (*f. (var.) sulfuranthera* Kozubow) и краснопыльниковая (*f. (var.) erythranthera* Sanio) (Козубов, 1962, 1962 б.1; Ефремов и др., 2010) формы. В пределах ареала структура популяций по данному признаку может изменяться в зависимости от эколого-географического происхождения сосны (Новикова, 2012).

У деревьев сосны цвет микростробилов является устойчивым генетическим признаком, не изменяющийся в период онтогенеза. Форма с красным цветом микростробилов отличается повышенным содержанием антоцианов, которые способствует лучшему прогреванию ее солнечными лучами. Это явление особенно важно для деревьев сосны, произрастающих в стрессовых условиях (Козубов, 1962). Доля участия формы с красным цветом пыльников в популяциях из различных условий произрастания неодинакова, но она широко распространена по всему ареалу наряду с желтопыльниковой формой. Правдин Л.Ф. (1964) отмечал, что доля краснопыльниковой формы в насаждениях сосны составляет от 1 до 5 % деревьев. Есть сведения, что процент встречаемости сосны с красным цветом микростробилов часто сопоставим с долей желтопыльниковой формы,

особенно это отмечается в сосняках сфагновой группы типов леса. Для отдельных групп деревьев доля краснопыльниковой сосны может быть близка к желтопыльниковой (Тарханов и др., 2006). Отмечается, что с продвижением на север и нарастанием континентальности климата доля участия краснопыльниковой формы сосны в составе лесных насаждений возрастает (Ефремов и др., 2010). Частота встречаемости в насаждениях краснопыльниковой формы с улучшением условий произрастания снижается (до 10 – 20 % от общего числа деревьев), а желтопыльниковой – увеличивается (до 80 – 90 %).

В сфагновой группе типов леса на верховых торфяных почвах сосна с красным цветом микростробилов имеет куполообразную крону рыхлого сложения, деформированность ствола и кроны, часто приобретающих уродливую форму, с сильно выдающимися толстыми, длинными и сильно искривленными сучьями, ажурность. Желтопыльниковая сосна имеет конусообразную, узкоовальную или с неопределенными геометрическими пропорциями крону с предельной продолжительностью жизни хвои от 3 до 8 лет (Тарханов, 2011; Тарханов и др., 2014). Отмечается, что в бассейне Северной Двины встречаются и переходные по цвету микростробилов (оранжевая, розовая) формы (Тарханов и др., 2006).

*Формы сосны с разным половым типом.* Деревья разного пола у двудомных видов различаются морфологическими и другими признаками (Charlesworth, 2002). В противоположность этому более слабо изучены голосеменные, которые проявляют более узкий диапазон изменений в половой системе, 48 % голосеменных считаются однодомными, а 52 % – двудомными (Givnish, 1980). У однодомных видов, к которым относится сосна обыкновенная (Cottens, 1928), половые различия деревьев выражены не так определенно. Исследование полового диморфизма ряда однодомных видов, в том числе сосны, не дали определенных результатов. С.А. Мамаевым (1972) отмечается, что у сосны обыкновенной проявляется внутрипопуляционная индивидуальная генетическая изменчивость по половому типу. 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 (Мамаев, 1972). 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. В то же время, Л.Ф. Правдиным была выдвинута гипотеза об эволюционном разделении полов, происходящих у *Pinus sylvestris* на современном этапе ее филогенеза (Мамаев, 1972). 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 смешанной сексуализацией, причем в северной тайге ее доля составляет порядка 85 %. Согласно приведенной методике (Мамаев, 1972), в северной тайге доля чисто «женских» или «мужских» индивидуумов не превышает 4 – 10 %, а в южной тайге численность мужских особей фактически «нулевая». Согласно данным (Тихонова, 2007), в степных борах (бруснично-травяных) Минусинской и Балгазынской популяций на юге Средней Сибири доля «мужских» деревьев составляет порядка 5 – 7 %, а «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 (Цветков, Цветков, 2003), также показывают, что доля особей чисто мужского типа не превышает 1 %.

По-сути, 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.

В сосняках кустарничково-сфагновых северной тайги установлено доминирование по численности сосны со смешанным половым типом (около 85 %). Доля деревьев с женской сексуализацией составляет порядка 15 %, а 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.

«Обычная» и «болотная» формы сосны. Формообразующая роль экстремальных экологических условий распространяется на природу видов, отличающихся высоким полиморфизмом и широкими ареалами распространения в различных лесорастительных зонах (Сукачев, 1905; Правдин, 1964; Тихонова, 2011). На болотных почвах выделяется «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 (Аболин, 1915; Молотков и др., 1982). В Северо-Двинском бассейне соотношение «болотной» и «обычной» форм 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.

Ранее было показано (Тарханов, Бирюков, 2013), что в сосняках сфагновой группы «болотная» форма отличается от деревьев «обычной» сосны, растущей в этих же условиях, сильным отставанием в росте. В спелом возрасте высота «болотной» формы не превышает 4 м, диаметр кроны сопоставим с высотой, ствол сильно искривленный, сильноосбежистый, многовершинный, с частой сменой осевого побега (лидера), часто приобретает уродливую форму. Грубая кора темно-серого цвета распространяется почти до вершины дерева. Форма кроны от ширококонусовидной и широкоэллипсоидной до неправильно-шаровидной. Наиболее характерны «компактная» (высокоподнятая), «стланиковая» (рост побегов почти у поверхности), типа «шапка», зонтиковидная, «плакучая» (повислая), чашевидная, кустовидная, уродливая формы кроны. 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.

Стратегия развития и выживания вида зависят от его жизненных форм. Внутрипопуляционный полиморфизм определяет успех существования и воспроизводства популяций в меняющихся условиях внешней среды. Степень полиморфизма определяется разнообразием и численностью форм, которые являются проявлением индивидуальной изменчивости. Морфологические различия могут быть прерывистыми, тогда на первый план выходит дискретность формы (по одному или комплексу признаков), и непрерывными (клинальными), тогда отдельные формы становятся трудно разграничиваемыми или же исчезают (Любавская, 1979).

Установлена частота встречаемости некоторых альтернативных морфологических форм сосны в разных районах Архангельской области. Выявлено, что узкокронная форма доминирует по численности в усть-двинской и пинежской, а ширококронная – в усть-мезенской, важской и вычегодской ценопопуляциях. Доля «болотной» сосны в разных районах не превышает 40 %. «Обычная» форма сосны доминирует по численности в условиях избыточного увлажнения почв. Изучение формовой структуры сосны в сосняках сфагновой группы по типу апофиза семенных чешуй показало доминирование по численности деревьев с «выпуклой» формой (таблица 2.1). Какие-либо закономерности в изменении долевого участия этих форм в широтном и меридиональном направлениях не прослеживаются.

Соотношение и динамика компонент изменчивости в общей структуре служат основой для определения направлений и особенностей процесса приспособления популяций к меняющимся факторам среды (Драгавцев, 1974).

Таблица 2.1. Частота встречаемости (%) форм сосны в сосняках сфагновой группы типов леса

Район	Форма кроны		Габитус кроны		Тип апофиза семенных чешуй шишек	
	узко-кронная	широко-кронная	«болотная»	«обычная»	«выпуклый»	«плоский»
Мезенский	39	61	21	79	68	32
Пинежский	65	35	20	80	75	25
Приморский	75	25	30	70	80	20
Шенкурский	26	74	19	81	79	21
Котласский	25	75	37	63	60	40

Таким образом, установлено, что в усть-двинской и пинежской ценопопуляциях доминируют деревья с узкой кроной, а в усть-мезенской, важской и вычегодской – с широкой. Формы с «выпуклым» типом апофиза семенных чешуй шишек и «обычная» сосна преобладают по численности в разных районах Архангельской области.

### 3. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

#### 3.1 Характеристика объектов исследования

Объектами исследований в период с 2013 по 2016 г. являлись низкобонитетные (Va), низкопроизводительные, разновозрастные (от 50 до 190 лет) и чистые по составу кустарничково-сфагновые сосняки на болотных верховых торфяных почвах бассейна р. Северная Двина и устья р. Мезень (рисунок 3.1, приложение 1, рисунок 1 – 5).

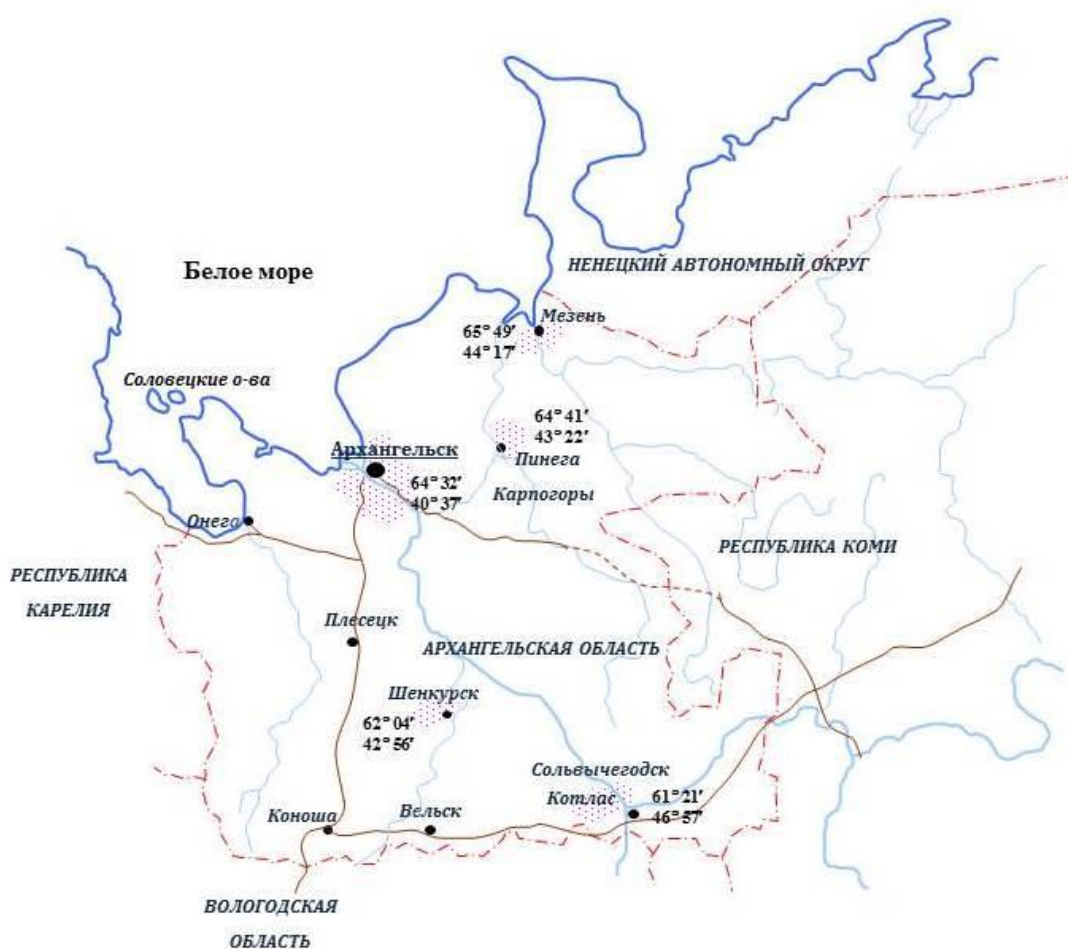


Рисунок 3.1. Карта-схема пробных площадей

В сосняках кустарничково-сфагновых торф сфагновый или пушице-сфагновый, низкой степени разложения, имеет сильную реакцию среды (рН солевой суспензии 2,6 – 3,2), высокую обменную и гидролитическую

кислотность, очень низкую степень насыщенности основаниями (11 – 14 %). Почвы верховые торфяные с различной мощностью торфа и низким потенциальным плодородием. Содержание зольных элементов в верхних горизонтах составляет 2 – 4 %. Верхние торфяные горизонты характеризуется низкой объемной массой, высокой полевой влажностью, близкой к полной влагоемкости (90 – 94 %) (Тарханов, 2010; Щекалев, Тарханов, 2006).

Краткая характеристика пробных площадей, отобранных для изучения морфоструктурных показателей и радиального прироста разных морфологических форм сосны, приведена в таблице 3.1. Пробные площади заложены в естественных насаждения, не менее 10 км от населенных пунктов и не имеют признаков осушения.

Таблица 3.1. Таксационная характеристика сосновых древостоев

Район	Кол-во ПП*	Тип леса	Состав	Возраст, лет	Класс бонитета	Сомкнутость	Высота, м	Диаметр ствола на высоте 1,3 м	Сумма площадей сечения стволов на га, м <sup>2</sup>
Мезенский	3	кустарничково-сфагновый	10С	75 – 150	Va	0,4	4 – 8	10 – 18	8,9
Приморский	12	кустарничково-сфагновый	10С	60 – 190	Va	0,3	3 – 9	4 – 18	6,7
Пинежский	2	кустарничково-сфагновый	10С	50 – 150	Va	0,4	4 – 8	6 – 12	5,0
Шенкурский	4	кустарничково-сфагновый	10С	65 – 160	Va	0,3	3 – 7	5 – 13	4,1
Котласский	2	кустарничково-сфагновый	10С	70 – 170	Va	0,3	3 – 8	7 – 13	4,5

Примечание. \* ПП – пробные площади.

### 3.2 Методика исследований

В работе были применены подходы и методы, связанные с изучением внутривидовой изменчивости сосны и дендрохронологического анализа камбиального роста.

Подходы. 1. У древесных растений надежными морфологическими признаком наследственных форм являются свойства генеративных органов, которые обладают низкими уровнями экологической и географической изменчивости, стабильны во всех метамерах кроны деревьев и во времени (Правдин, 1964; Мамаев, 1972; Попов, 1999; Путенихин, 2000; Абдуллина, Петрова, 2012). Считается (Видякин, 2001), что в этом случае в процессе онтогенеза признак независим по отношению к формирующим его условиям, а развитие его определяется преимущественно генотипом особи. К числу альтернативных дискретных вариаций морфологических признаков (присутствие особей только одной вариации признака) у сосны выделяются формы по окраске мужских и женских стробиллов, типу развития апофиза семенных чешуй шишек.

2. Первые морфологические признаки изменений под воздействием стрессовых факторов могут быть обнаружены при изучении динамики годичных колец древесины.

3. Адаптация, как и стресс – реакция генерализованная. Генерализация осуществляется последовательно на нескольких иерархических уровнях. На уровне целого организма одной из основных форм генерализованного адаптивного синдрома выступает стресс (Селье, 1972). На уровне популяции генерализованный ответ выступает в форме повышенной изменчивости (Сапунов, 1986). Более высокий уровень индивидуальной изменчивости ряда морфометрических признаков у сосны отмечен в условиях олиготрофных болот (Седельникова и др., 2007). Соответственно, можно полагать, что при глобальном изменении климата в стрессовых условиях среды эти трансформации могут проявляться раньше и быть более выраженными. Можно предполагать, что в лесотундровых, северотаежных ценопопуляциях сосны, произрастающих в стрессовых условиях, изменчивость признаков более высока и можно выделить формы с разной реакцией на эти условия.

Закладка пробных площадей проведена с учетом стандартов, принятых в лесоустroительной практике: ОСТ 56–69–83 и ГОСТ 16128–70.

При геоботаническом описании сообществ на пробных площадях и лесоводственно-таксационной характеристике насаждений руководствовались общепринятыми методами (Сукачев, Зонн, 1961; Полевая..., 1964; Анучин, 1982; Лесотаксационный ..., 1986; Гусев, 2000).

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

1. типу апофиза семенных чешуй шишек: f. *gibba* Christ – «выпуклый» тип; f. *plana* Christ – «плоский» тип (приложение 2, рисунок 1).
2. цвету микростробилов: f. (var.) *sulfuranthera* Kozubow – желтопыльниковая и f. (var.) *erythranthera* Sanio – краснопыльниковая (приложение 2, рисунок 2).
3. типу сексуализации: смешанный и женский (приложение 2, рисунок 3).

За основу выделения деревьев с разным половым типом использована методика С.А. Мамаева (1972). Деревья сосны объединяли в три группы: 1 – смешанного, 2 – женского и 3 – мужского полового типа. К первой группе были отнесены деревья с наличием в кроне макро- и микростробилов, ко второй – только с наличием женских шишек, к третьей – только мужских стробилов. Во избежание ошибки при установлении типа сексуализации определяли следы мужских и женских стробилов на побегах за прошлые годы. У сосны следы генеративных органов долго сохраняются на ветвях и по ним можно определить пол дерева (Мамаев, 1972). Учитывалось и то, 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. В анализ не были включены деревья мужского типа сексуализации в связи с единичным присутствием в выборке .

4. габитусу кроны: «обычная» и «болотная» форма (приложение 2, рисунок 4).

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 были определены морфоструктурные параметры (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 метра, образцы из 10 шишек урожая прошлого года с каждого дерева для отдельных популяций. Определение средних таксационных показателей для каждого дерева производился при помощи мерной вилки, рулетки, высотомера Sunto PM-5/1520 и возрастного бурава Haglof (Sweden) и посредством глазомерной таксации. В лабораторных условиях были проведены измерения длины и массы каждой шишки (в сухом состоянии), размеры апофиза семенных чешуй, отобранных по две из средней части шишки, рассчитан индекс формы апофиза шишек (отношение высоты апофиза к его ширине) (Видякин, 1995). Измерения проводили с помощью электронного штангенциркуля с точностью до 0,01 мм.

Методом световой микроскопии (с точностью 0,05 мм) проведены измерения древесных колец в двух взаимно перпендикулярных направлениях (С–Ю, З–В) (Шиятов, 2000; Cook, 1985). При помощи дендрохронологического анализа получены средние значения радиального прироста для 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 с использованием пакета программы Growline (Лапаткин, Мазитов, 1997).

Проведена стандартизация древесно-кольцевых рядов и рассчитан относительный индекс прироста по формуле (5-летнее скользящее сглаживание) (Битвинскас, 1974):

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

где  $i_{\phi}$  – фактическая ширина годового кольца;  $i_{cгл}$  – сглаженная ширина годового кольца (или норма прироста данного года). Относительные индексы

прироста обеспечивают удаление влияния возрастного фактора и используются для выявления связей прироста с экологическими факторами.

Рассчитан «показатель чувствительности» у разных форм сосны по формуле (Битвинскас, 1974):

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

где  $\sum |\Delta i|$  – абсолютная разность ширины соседних годовых колец деревьев по модулю;  $\sum i$  – сумма годовых колец деревьев за весь исследуемый период. Серия колец считается чувствительной, когда средний коэффициент чувствительности больше 0,2 (Ваганов и др., 1996) и 0,3 (Ferguson, 1969).

Индекс стресса, показывающий реакцию на воздействие дезадаптирующего фактора (стресса) рассчитывали по формуле (Арефьев, 1997):

$$I_s = (L(n+1) : L(n)) - 1, \text{ если } L(n+1) > L(n); \quad (3)$$

$$I_s = -(L(n) : L(n+1)) + 1, \text{ если } L(n+1) < L(n); \quad (4)$$

Градация значений индекса стресса по С.П. Арефьеву (1997): до 0,2 – низкий уровень стресса; 0,2 – 0,29 – средний; 0,3 – 0,39 – высокий; свыше 0,4 – очень высокий.

Степень надежности хронологии определяли с помощью критерия выраженного сигнала популяции (*EPS* – expressed population signal), значение которого показывает, в какой степени реальная хронология отражает гипотетическую, представленную бесконечным количеством деревьев. Расчет *EPS* проводили по формуле (Wigley et al., 1984):

$$EPS = \frac{tr_{bt}}{tr_{bt} + (1 - tr_{bt})}, \quad (5)$$

где  $t$  – количество деревьев;  $r_{bt}$  – среднее значение коэффициента корреляции между отдельными сериями.

Для общей оценки и изучения динамики роста разных форм сосны применялся метод визуального анализа дендрохронологических рядов абсолютной величины радиального прироста (в мм), относительных индексов (%) и кривых «нормы прироста» (в мм).

Коэффициенты изменчивости морфоструктурных признаков оценивались по шкале С.А. Мамаева (1970). При сравнении одноименных признаков использовали статистические критерии ( $t$  – Стьюдента,  $F$  – Фишера). Для количественной характеристики колебаний прироста применяли и коэффициент синхронности ( $K_c$ ) (Fritts, 1976).

При выявлении циклических колебаний в радиальном приросте у разных форм сосны использовали календарные даты наступления экстремальных (максимумов и минимумов) приростов и значений 5-летних сглаженных кривых нормы прироста. Наличие цикличности доказывается выявлением не менее трех циклов в динамике роста (Брукс, Краузерс, 1963). Циклические колебания в камбиальном росте являются показателями устойчивости, жизнеспособности древостоя и в целом лесной экосистемы (Матвеев, 2003).

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). Коэффициент корреляции позволяет с высокой точностью оценить влияние и установить связи между приростом деревьев и факторами окружающей среды (Шиятов, 1973, 1986; Wigley et al., 1984). Шкала Чеддока, позволяет дать качественную оценку значениям корреляций по тесноте и силе связи: 0,1 – 0,3 – слабая; 0,3 – 0,5 – умеренная; 0,5 – 0,7 – заметная; 0,7 – 0,9 – высокая; 0,9 – 0,99 – весьма высокая. Достоверность коэффициента корреляции

оценивалась по критерию  $t$ -Стьюдента. Наличие корреляции выявляли для относительных индексов прироста разных форм и чисел Вольфа (индекс солнечной активности) (рисунок 3.2). Астрофизические факторы, предположительно, могут влиять на климатические параметры и воздействовать на камбиальный рост (Ловелиус и др., 2013).

Сходство между выборками деревьев разных форм оценивали на основе кластерного анализа. Кластерный анализ проводили на основе евклидовой метрики, построение дендрограммы осуществляли методом Варда (Ward's method) (Пузаченко, 2004).

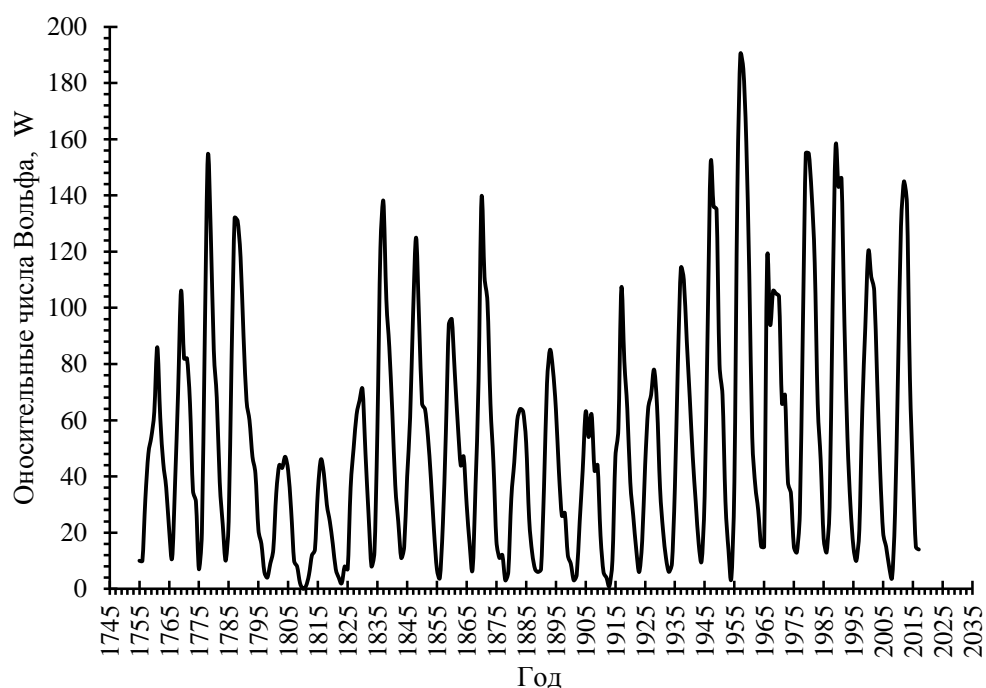


Рисунок 3.2. Изменение солнечной активности с 1755 по 2017 гг.

(Белецкий, [http://www.agromage.com/stat\\_id.php?id=97](http://www.agromage.com/stat_id.php?id=97))

Фотографирование разных форм сосны в сосняках кустарничково-сфагновых выполнено цифровым фотоаппаратом «Sony DSC-W830», определение координат проведено с помощью спутникового навигатора (GPS) Etrex.

Статистическая обработка данных проводилась при помощи пакета программ: Statistica, Stadia, Systat, Past (Введение в систему Statistica..., 2002; Программные статистические комплексы, 2005; Программа «Statistica»..., 2006).

### 3.3 Объем выполненных работ

Проведены натурные исследования (8 экспедиций) на 23 пробных площадях. Измерены морфоструктурные показатели (больше 10 тыс. измерений) более чем у 1 тыс. деревьев. Отобрано более 6 тыс. кернов древесины и около 5 тыс. шишек. Измерено более 13 тыс. годовичных колец и больше 24 тыс. морфометрических параметров шишек. Проведен анализ более 4 тыс. древесно-кольцевых хронологий по абсолютным и относительным величинам радиального прироста. Проанализированы данные по метеопараметрам с 5 метеостанций.

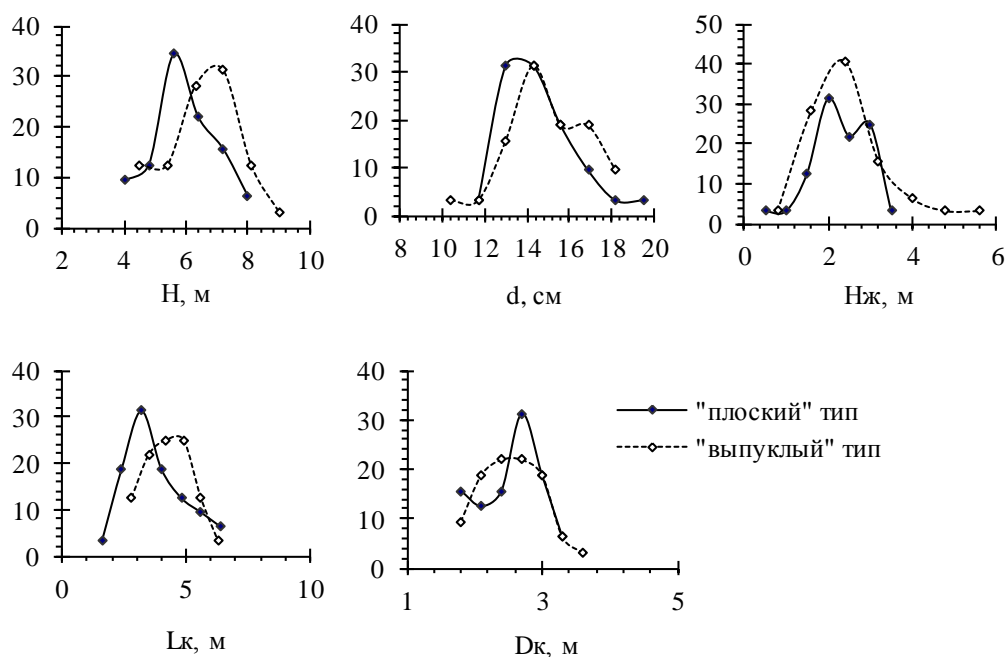
## 4. ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОСТРУКТУРНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ У РАЗНЫХ ФОРМ СОСНЫ

### 4.1 Индивидуальная изменчивость морфоструктурных показателей форм с разным типом апофиза семенных чешуй

Распределение основных морфоструктурных показателей у форм с разным типом апофиза в сосняках сфагновой группы типов леса представлено на рисунках 4.1 – 4.5. В выборке усть-мезенской ценопопуляции мода распределения численностей с «плоской» формой апофиза по высоте ствола смещена влево относительно моды с «выпуклой». Это указывает, что в выборке с «плоским» типом апофиза чаще встречаются деревья с меньшей высотой по сравнению с выборкой деревьев с «выпуклым». Для деревьев, близких по возрасту, распределение по размерам ствола обычно характеризуется кривой нормального распределения, имеющей асимметрию (Анучин, 1982). Она отражает общее свойство размерных показателей, характеризующих величину того или иного органа растения. В основном эти закономерности характерны изменчивости морфоструктурных параметров деревьев сосны в пределах их выборок с разным типом апофиза семенных чешуй шишек. Для частот распределения деревьев с «плоской» формой апофиза по диаметру ствола характерны положительная левостронняя асимметрия ( $A = 1,0$ ) и эксцесс ( $E = 1,4$ ), что свидетельствует о большей частоте встречаемости у этой формы деревьев с диаметром ствола ниже его средней величины. Различия между модами распределения деревьев форм с «плоским» и «выпуклым» типами апофиза по диаметру ствола не существенны. По высоте до первой живой ветви для деревьев с «выпуклым» типом характерны кривые распределения частот с явно выраженными левой асимметрией ( $A = 1,2$ ) и положительной величиной эксцесса ( $E = 2,1$ ). У сосны с «плоским» типом апофиза распределение численностей этого показателя характеризуется двухвершинной кривой. В данных условиях большая часть деревьев имеет низкоопущенную крону, а меньшая – высокоподнятую крону. Величина моды

распределения частот деревьев с «плоским» типом по длине кроны смещена влево по отношению к моде для выборки с «выпуклым». Это свидетельствует о большей встречаемости у последней деревьев с более протяженной кроной (в абсолютном выражении). Однако по диаметру кроны различия мод распределения частот в выборках деревьев этих форм не существенны (Пинаевская, Тарханов, 2016).

В усть-мезенской ценопопуляции форме с «плоским» типом апофиза семенных чешуй более присуще наличие деревьев с меньшей по сравнению со средней величиной диаметром ствола. Для формы с «выпуклым» типом апофиза более характерны деревья с низкоопущенной кроной (по сравнению со средней по выборке величиной). Если сравнивать эти формы, то в выборках последней больше представлены деревья с большей высотой ствола и протяженностью кроны (рисунок 4.1).



На рис. 4.1 – 4.5: Н – высота дерева, d – диаметр ствола на высоте 1,3 м, Нж – высота до первой живой ветви, Lк – протяженность (длина) кроны, Dк – диаметр кроны

Рисунок 4.1. Частота встречаемости (в %) морфометрических показателей форм с разным типом апофиза в усть-мезенской ценопопуляции сосны (130 – 140 лет)

Установлены схожие значения мод распределения численностей в усть-двинской ценопопуляции по диаметру ствола на высоте 1,3 м, для которых характерны положительная асимметрия и эксцесс. Выявлено, что деревья с «выпуклой» формой апофиза семенных чешуй имеют разнообразные значения по высоте ствола и их представленность близка. Распределение численностей по высоте до первой живой ветви и диаметру кроны для выборки деревьев с «плоской» формой апофиза отражается двухвершинной кривой. В выборке деревьев с «плоским» типом больше встречаются деревья с низкоопущенной кроной, а с «выпуклым» – высокоподнятая крона. По протяженности кроны данные формы имеют близкие значения, но у формы с «выпуклым» типом представленность деревьев дифференцируется на две группы. В выборке с «плоским» типом в равном сочетании встречаются деревья с высокими и меньшими значениями диаметра кроны, мода смещена влево относительно моды выборки с «выпуклым» типом (рисунок 4.2).

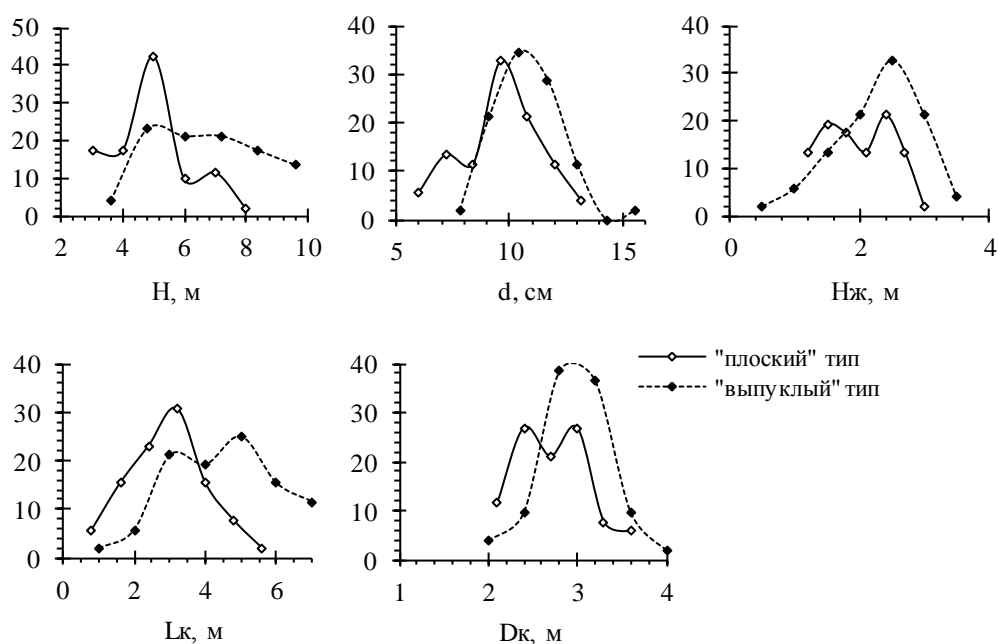


Рисунок 4.2. Частота встречаемости (в %) морфометрических показателей форм с разным типом апофиза в усть-двинской ценопопуляции сосны (180 – 190 лет)

Различия между модами распределения деревьев в выборке пинежской ценопопуляции у форм с «плоским» и «выпуклым» типами апофиза по

морфоструктурным показателям не существенны. Выборке деревьев с «выпуклым» типом апофиза по высоте ствола свойственна пологая вершина, что указывает на то, что одинаковое число деревьев имеют разные значения по этому показателю (рисунок 4.3).

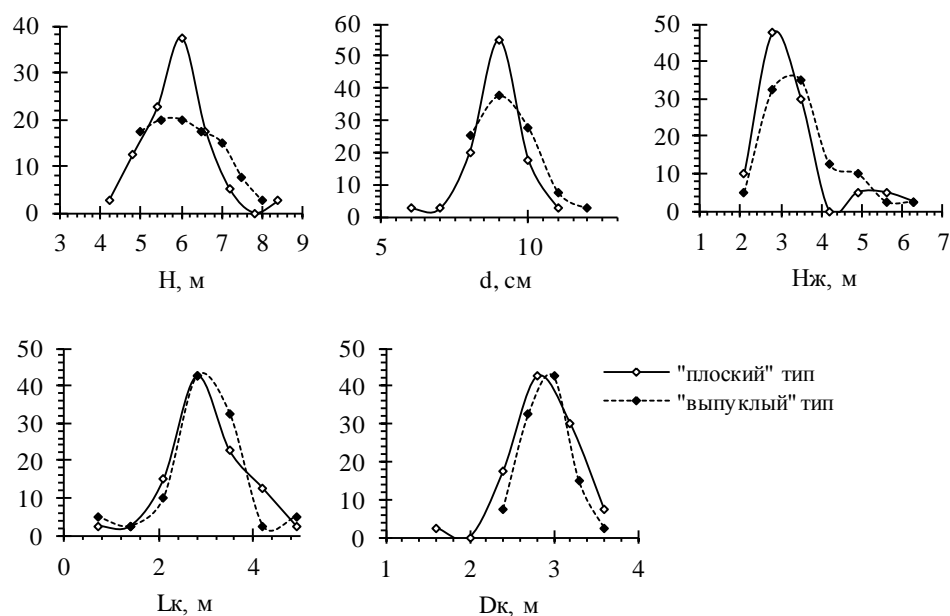


Рисунок 4.3. Частота встречаемости (в %) морфометрических показателей форм с разным типом апофиза в пинежской ценопопуляции сосны (130 – 140 лет)

В качестве сравнительного анализа представлены вариационные кривые для важской и вычегодской ценопопуляций, которые показывают довольно выраженную синхронность у форм сосны с разным типом апофиза в распределении численностей по диаметру дерева и высоте до первой живой ветви (рисунок 4.4, 4.5). В важской ценопопуляции установлены близкие значения встречаемости деревьев по протяженности и диаметру кроны, высоте поднятия живой ветви. Кривые распределения по высоте и диаметру ствола у форм с «выпуклым» и «плоским» типом дифференцируются на две группы (двухвершинные кривые) (рисунок 4.4). Мода в распределении частот высоты ствола, протяженности и диаметра кроны, сдвинута вправо у сосны «выпуклой» формы по сравнению с «плоской». В выборке последней больше встречаются деревья с небольшими значениями высоты ствола и размерами кроны.

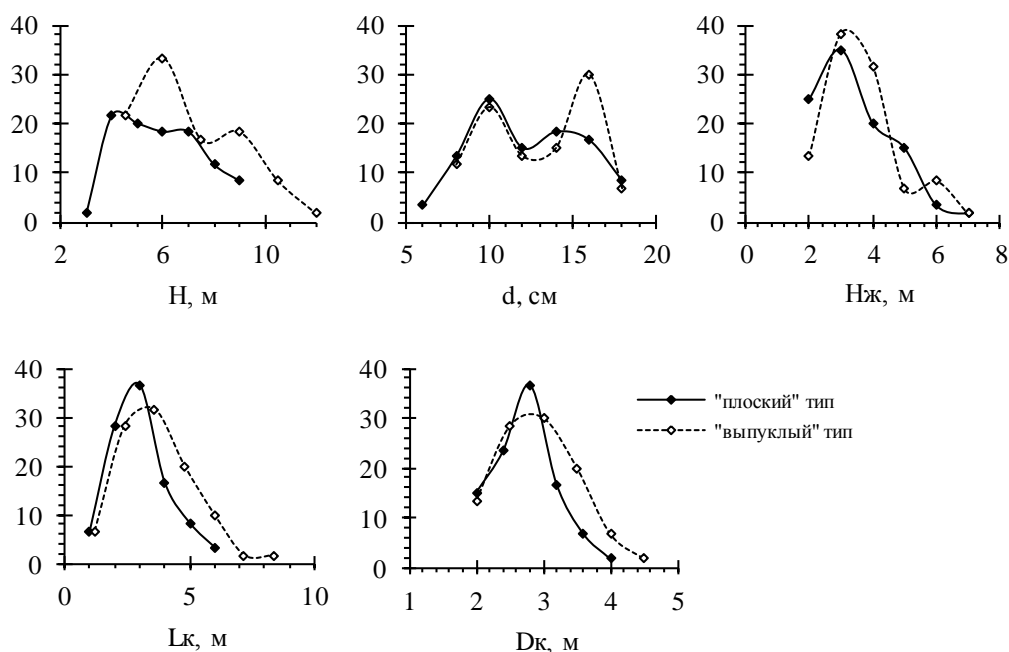


Рисунок 4.4. Частота встречаемости (в %) морфометрических показателей форм с разным типом апофиза в важской ценопопуляции сосны (160 – 170 лет)

Для выборок обеих форм характерна левая (положительная) асимметрия в распределении частот признаков, исключая диаметр ствола. Распределение численности диаметра кроны у сосны с «плоской» формой апофиза близко к нормальному. Вариационные кривые частот диаметра ствола имеют двухвершинный вид. Особенно четко это проявляется в выборке деревьев с «выпуклым» типом апофиза. В вычегодской ценопопуляции наблюдаются кривые распределения по высоте и диаметру ствола у сосны с «выпуклым» типом со смещением вправо. Это говорит о большей представленности деревьев с более высокими значениями по этим показателям, по сравнению с деревьями с «плоским» типом (рисунок 4.5).

В приложение 3, таблице 1 представлены статистические показатели распределения частот морфометрических показателей, характеризующие структуры разных ценопопуляций сосны по форме апофиза семенных чешуй шишек.

Для деревьев усть-мезенской ценопопуляции разница между средними величинами по высоте ствола достоверны при критических значениях  $t$ -критерия

( $t = 2,16$ ;  $t_{0,05} = 2,00$ ) (рисунок 4.6). Методом однофакторного дисперсионного анализа доказано влияние фактора «форма» на изменчивость высоты дерева ( $F = 4,65$ ;  $F_{0,05} = 4,00$ ;  $p = 0,04$ ).

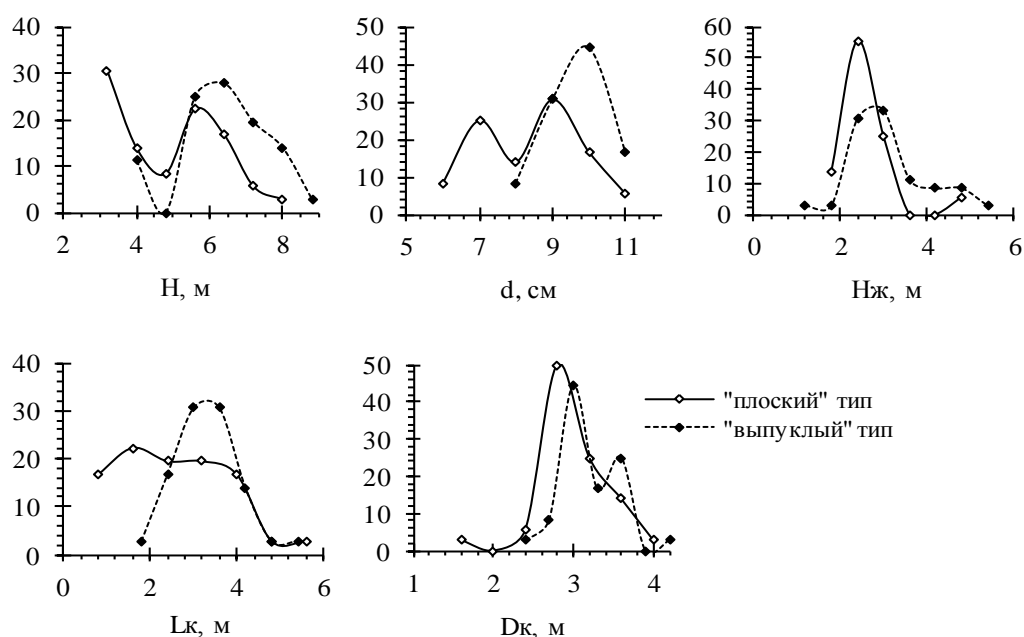
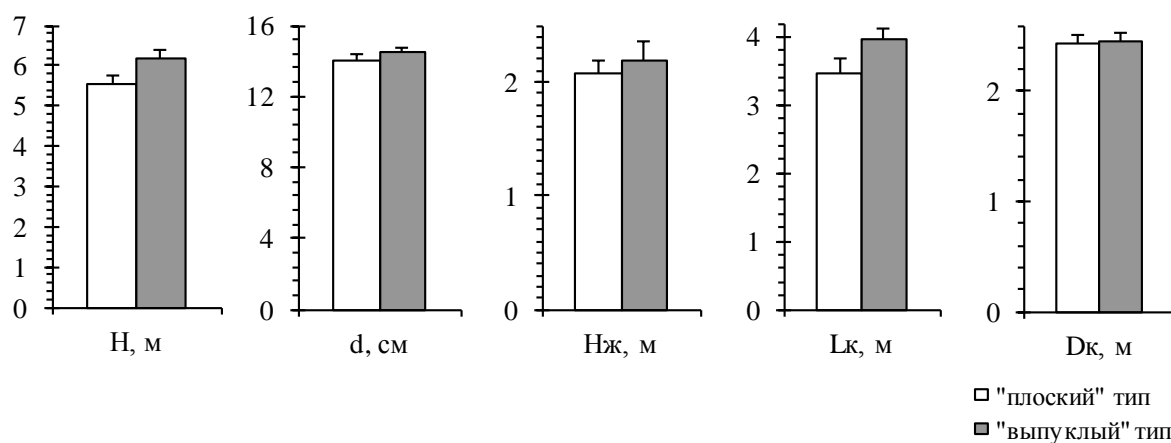


Рисунок 4.5. Частота встречаемости (в %) морфометрических показателей форм с разным типом апофиза в вычегодской ценопопуляции сосны (150 – 160 лет)



На рис. 4.6 – 4.10: H – высота дерева, d – диаметр ствола на высоте 1,3 м, Hж – высота до первой живой ветви, Лк – протяженность (длина) кроны, Дк – диаметр кроны

Рисунок 4.6. Морфоструктурные параметры (среднее значение с ошибкой) форм с разным типом апофиза в усть-мезенской ценопопуляции сосны (130 – 140 лет)

В усть-мезенской ценопопуляции у деревьев с «плоским» типом апофиза уровни индивидуальной изменчивости протяженности кроны ( $C_v = 34\%$ ) и высоты до первой живой ветви ( $C_v = 31\%$ ) высокие. В выборке деревьев с «выпуклым» типом индивидуальная вариабельность протяженности кроны меньше ( $C_v = 23\%$ ), а высоты до первой живой ветви – больше ( $C_v = 44\%$ ;  $F = 2,27$ ;  $F_{0,05} = 1,8$ ). Индивидуальная изменчивость других морфоструктурных параметров у форм с разным типом апофиза близка. Размеры ствола и диаметр кроны характеризуются средним уровнем изменчивости ( $C_v = 12 - 20\%$ ). Достоверные различия дисперсий их вариационных рядов на принятых уровнях значимости отсутствуют ( $F$ -критерий,  $p > 0,05$ ).

Достоверность различий средних величин высоты и диаметра ствола в усть-двинской ценопопуляции подтверждается  $t$ -критерием ( $t = 4,15 - 5,85$ ;  $t_{0,001} = 3,39$ ). Достоверные различия установлены между формами по протяженности ( $t = 6,02$ ;  $t_{0,001} = 3,39$ ) и диаметру ( $t = 2,29$ ;  $t_{0,05} = 1,98$ ) кроны (рисунок 4.7). Фактор «форма» достоверно влияет на изменчивость высоты и диаметра ствола, протяженности и диаметра кроны ( $F = 5,25 - 36,3$ ;  $F_{0,05} = 3,93$ ;  $p < 0,001$  и  $p = 0,024$ ).

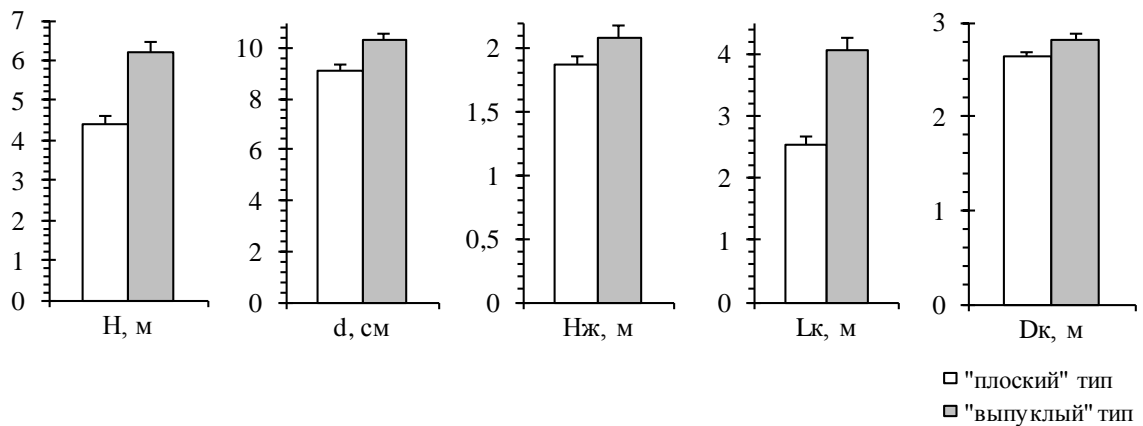


Рисунок 4.7. Морфоструктурные параметры (среднее значение с ошибкой) форм с разным типом апофиза в усть-двинской ценопопуляции сосны (180 – 190 лет)

В сфагновых сосняках (устье р. Северная Двина) сосна с «выпуклым» типом апофиза в возрасте 60 – 70 лет на 12 – 16 % превосходит форму с «плоским» типом по высоте ствола и размерам кроны (Тарханов и др., 2014).

У форм с разной формой апофиза усть-двинской ценопопуляции установлены близкие значения коэффициента изменчивости для высоты ствола ( $C_v = 29 - 30 \%$ ) и диаметра кроны ( $C_v = 15 - 16 \%$ ). Деревья с «выпуклым» типом апофиза имеет меньшую вариабельность по диаметру ствола ( $C_v = 13 \%$ ) и большую по высоте до первой живой ветви ( $C_v = 31 \%$ ) по сравнению с «плоским» типом.

Сосна с «выпуклой» формой пинежской ценопопуляции имеет большие средние значения по высоте и диаметру ствола, высоте поднятия живой ветви, протяженности и диаметру кроны, чем форма с «плоским» ( $t < t_{0,05}$ ) (рисунок 4.8). Уровни индивидуальной изменчивости в выборках разных форм одинаковы (приложение 3, таблица 1).

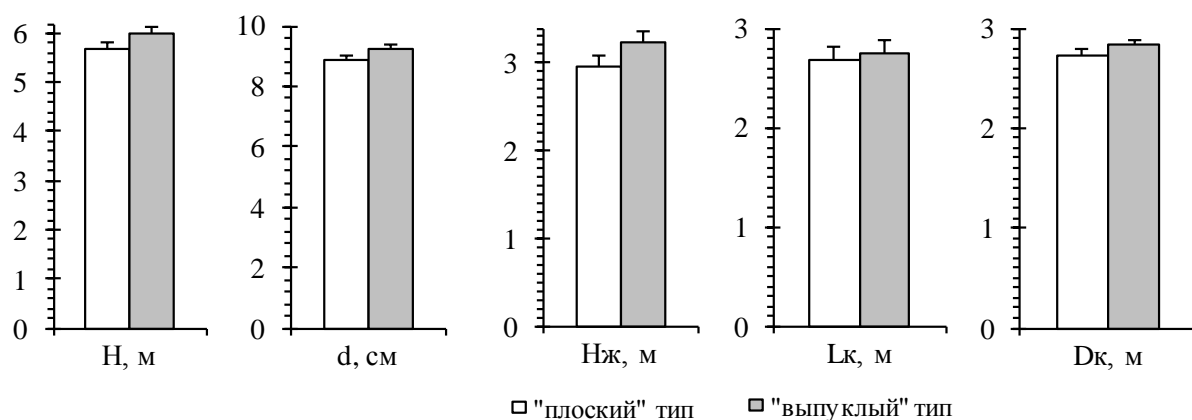


Рисунок 4.8. Морфоструктурные параметры (среднее значение с ошибкой) форм с разным типом апофиза в пинежской ценопопуляции сосны (130 – 140 лет)

В характере морфоструктуры форм важской и вычегодской ценопопуляций сосны у форм по типу апофиза проявляются различия. Форма с «выпуклым» апофизом семенных чешуй достоверно превосходит сосну с «плоской» формой апофиза по высоте ствола ( $t = 2,14 - 4,93$ ;  $t_{0,05} = 1,98 - 2,00$ ). В важской ценопопуляции отмечены различия по протяженности кроны ( $t = 2,49$ ;  $t_{0,05} = 1,98$ ), а по средним величинам других морфоструктурных параметров существенных различий между формами не наблюдается (рисунок 4.9). В вычегодской ценопопуляции отмечаются достоверные различия между формами по диаметру

ствола, высоты поднятия живой ветви, протяженности и диаметру кроны ( $t = 3,03 - 4,69$ ;  $t_{0,05} = 2,00$ ) (рисунок 4.10).

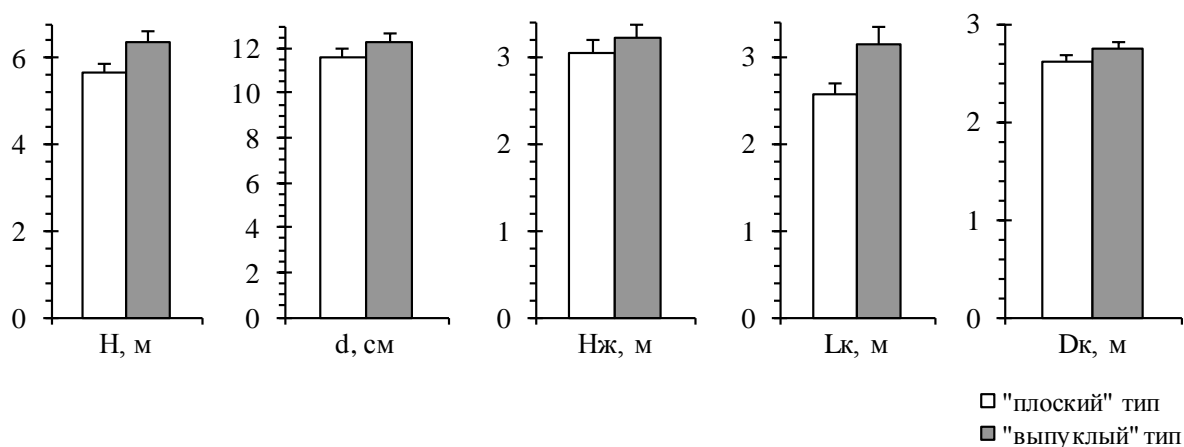


Рисунок 4.9. Морфоструктурные параметры (среднее значение с ошибкой) форм с разным типом апофиза в важской ценопопуляции сосны (160 – 170 лет)

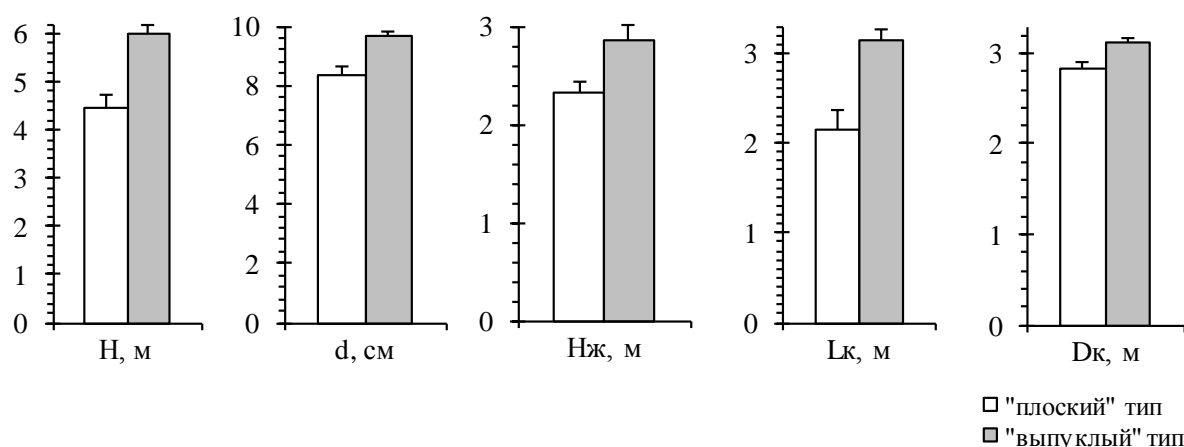


Рисунок 4.10. Морфоструктурные параметры (среднее значение с ошибкой) форм с разным типом апофиза в вычегодской ценопопуляции сосны (150 – 160 лет)

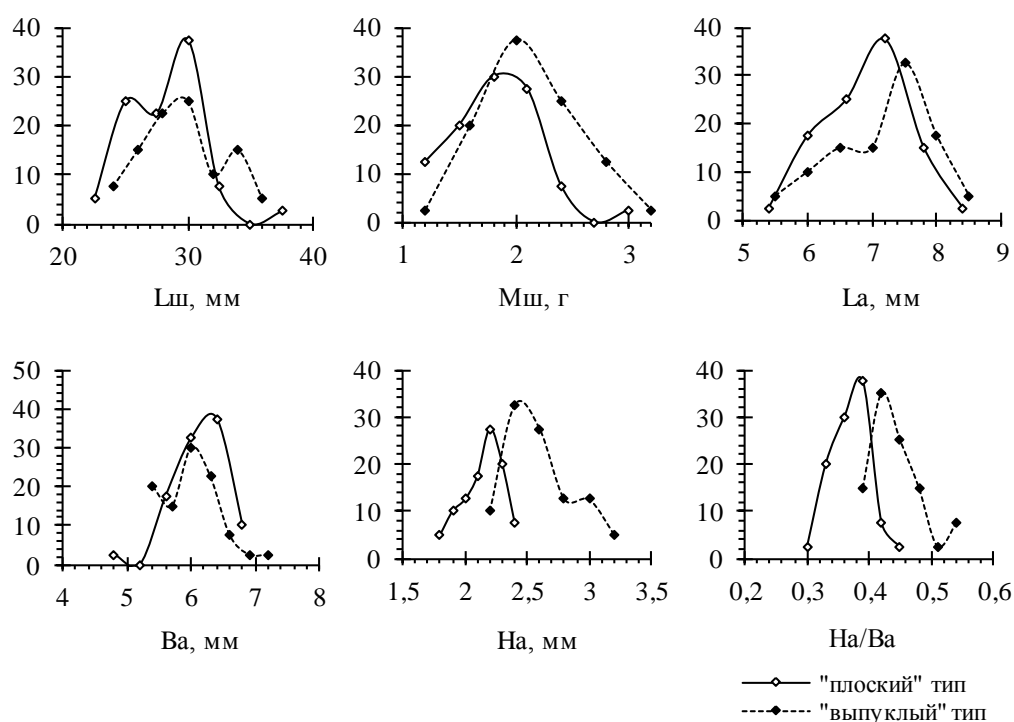
Уровни изменчивости в выборках разных форм важской ценопопуляции сходны (приложение 3, таблица 1). Очень высокий уровень вариабельности ( $C_v > 40\%$ ) присущ таким морфоструктурным признакам, как высота до первой ветви и протяженность кроны. Повышенный уровень вариабельности ( $C_v = 21 - 30\%$ ) присущ высоте и диаметру ствола. В вычегодской ценопопуляции у сосны с

«выпуклым» типом вариабельность морфоструктурных показателей от низкого до высокого уровня, а у формы с «плоским» – от среднего до очень высокого.

Для общей характеристики морфоструктуры приводится изменчивость параметров генеративной сферы форм сосны по типу апофиза в разных ценопопуляциях (приложение 3, таблица 2). Ранее отмечалось, что у сосны размеры шишек увеличиваются с продвижением на юг (Правдин, 1964).

В разных ценопопуляциях установлены достоверные различия 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.

Кривые распределения морфоструктурных признаков шишек форм сосны по типу апофиза в разных ценопопуляциях приведены на рисунках 4.11 – 4.13.



На рис. 4.11 – 4.16: Lш, Мш – длина и масса шишки соответственно; La, Ba, Ha – длина, ширина и высота апофиза соответственно; Ha/Ba – индекс формы апофиза шишки (ИФАШ)

Рисунок 4.11. Распределение морфоструктурных признаков шишек форм с разным типом апофиза в пинежской ценопопуляции сосны (130 – 140 лет)

В пинежской ценопопуляции характерны схожие кривые распределения по длине и массе шишки, длине и ширине апофиза. Для сосны с «плоским» типом по высоте и индексу формы апофиза шишки кривые сдвинуты влево, что говорит о меньших значениях по этим показателям. В важской и вычегодской ценопопуляциях у формы с «плоским» типом кривые распределения сдвинуты влево для всех морфометрических показателей шишек.

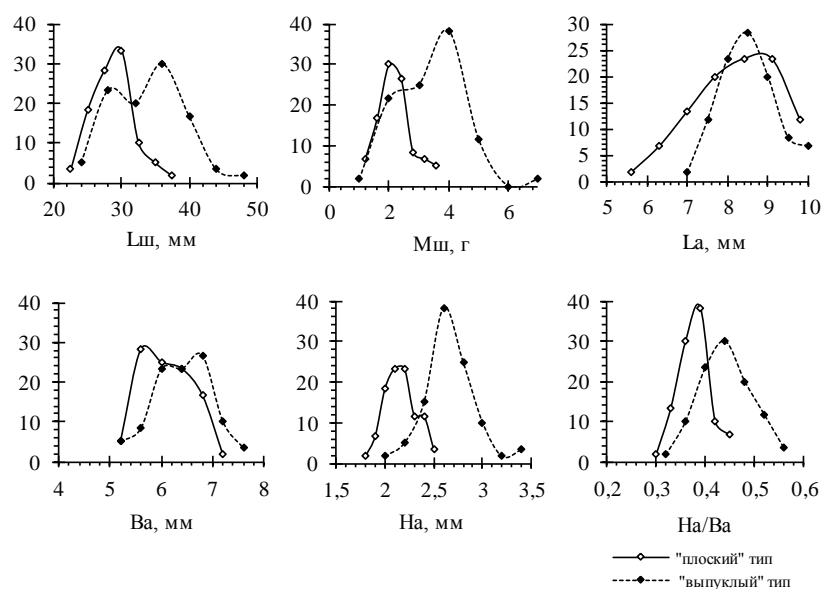


Рисунок 4.12. Распределение морфоструктурных признаков шишек форм с разным типом апофиза в важской ценопопуляции сосны (160 – 170 лет)

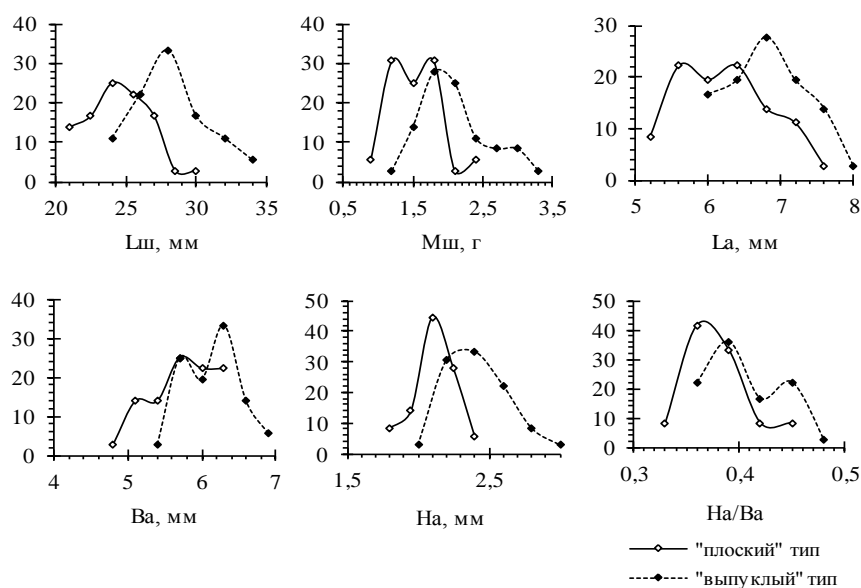


Рисунок 4.13. Распределение морфоструктурных признаков шишек форм с разным типом апофиза в вычегодской ценопопуляции сосны (150 – 160 лет)

Разница в морфоструктурных показателях шишек представлена на рисунках 4.14 – 4.16. Сосна с «выпуклой» формой апофиза имеет более крупные шишки по сравнению с «плоской» в пинежской, важской и вычегодской ценопопуляциях. В пинежской ценопопуляции сосна с «выпуклым» типом имеет большую длину (на 7 %), массу (на 15 %) шишки, длину (на 5 %) и высоту (на 19 %) апофиза по сравнению с «плоским». В важской и вычегодской ценопопуляциях наблюдается схожая тенденция преобладания сосны с «выпуклым» типом над «плоским» по длине (на 15 – 17 %) и массе (на 41 – 45 %) шишки, длине (на 5 – 10 %) и высоте (на 15 – 19 %) апофиза.

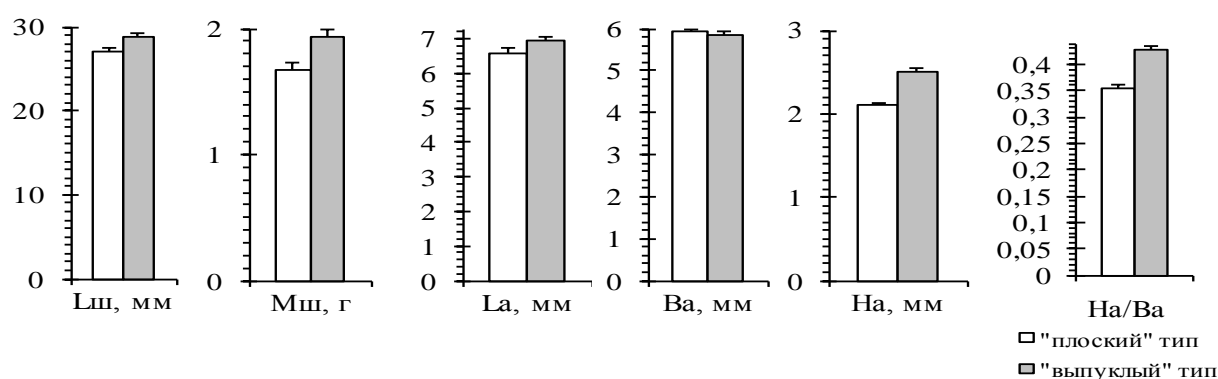


Рисунок 4.14. Морфометрические показатели шишек (среднее значение с ошибкой) форм с разным типом апофиза в пинежской ценопопуляции сосны (130 – 140 лет)

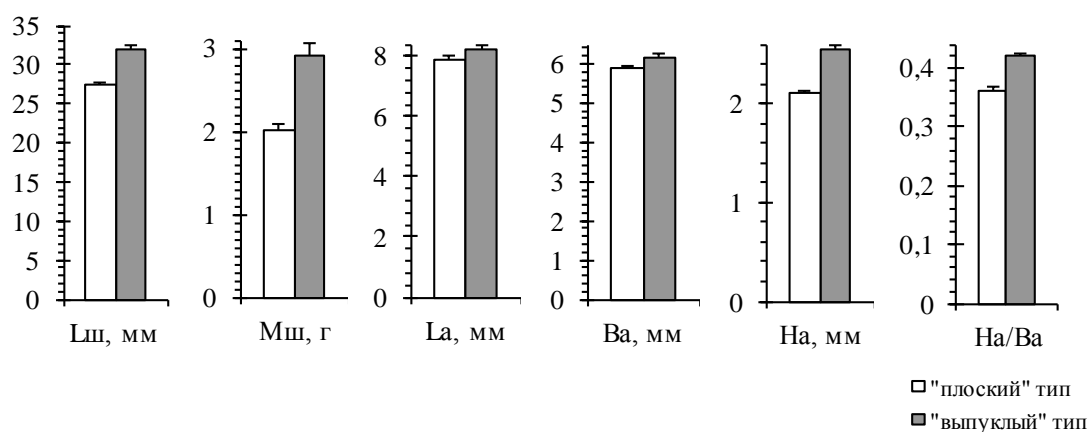


Рисунок 4.15. Морфометрические показатели шишек (среднее значение с ошибкой) форм с разным типом апофиза в важской ценопопуляции сосны (160 – 170 лет)

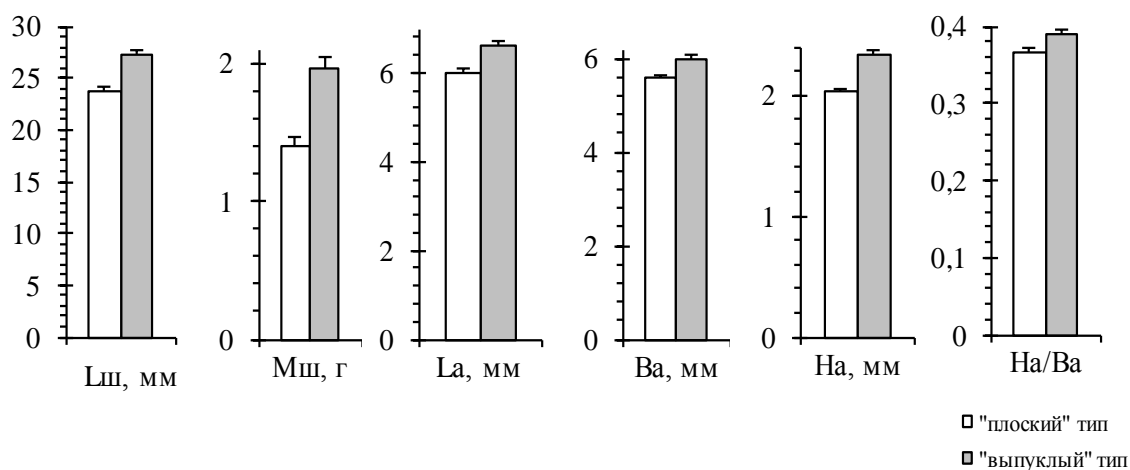


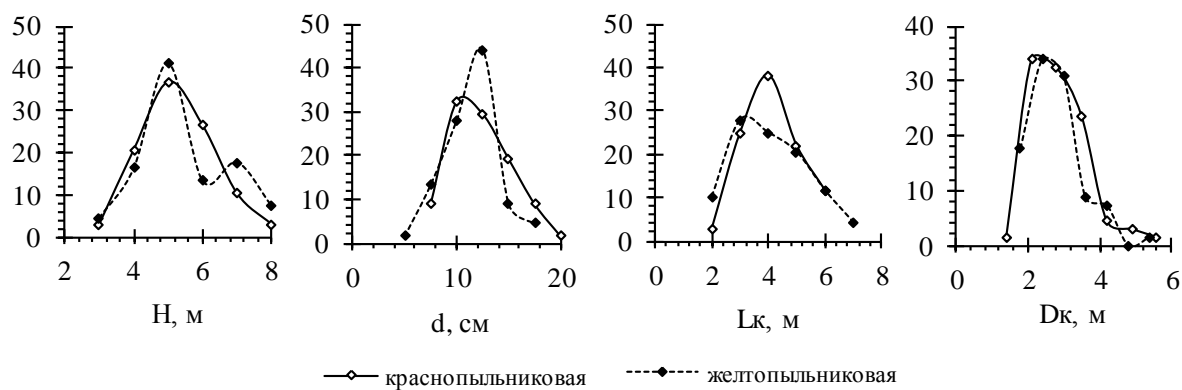
Рисунок 4.16. Морфометрические показатели шишек (среднее значение с ошибкой) форм с разным типом апофиза в вычегодской ценопопуляции сосны (150 – 160 лет)

В сфагновых сосняках (устье р. Северная Двина) сосна с «выпуклой» формой апофиза возрасте в 60 – 70 лет превосходит форму с «плоским» типом апофиза по длине и массе шишки (на 5 – 12 %) (Тарханов и др., 2014).

#### 4.2 Индивидуальная изменчивость морфоструктурных показателей форм с разным цветом микростробилов

Вариационные кривые показывают сходное распределение морфоструктурных параметров у форм с разным цветом микростробилов (рисунок 4.17). Для распределения морфометрических показателей для форм с разным цветом микростробилов свойственна положительная асимметрия. Эксцесс для всех показателей имеет невысокие значения (приложение 3, таблица 3).

По морфоструктурным показателям желтопыльниковая и краснопыльниковая форма различаются незначительно (приложение 3, таблица 3; рисунок 4.18). Желтопыльниковая и краснопыльниковая формы имеют близкие значения по высоте и диаметру ствола. По протяженности и диаметру кроны формы имеют сходные значения.



На рис. 4.17 – 4.20:  $H$  – высота дерева,  $d$  – диаметр ствола на высоте 1,3 м,  $L_k$  – протяженность (длина) кроны,  $D_k$  – диаметр кроны

Рисунок 4.17. Частота встречаемости (в %) морфометрических показателей форм с разным цветом микростробилов в усть-двинской ценопопуляции сосны (150 – 170 лет)

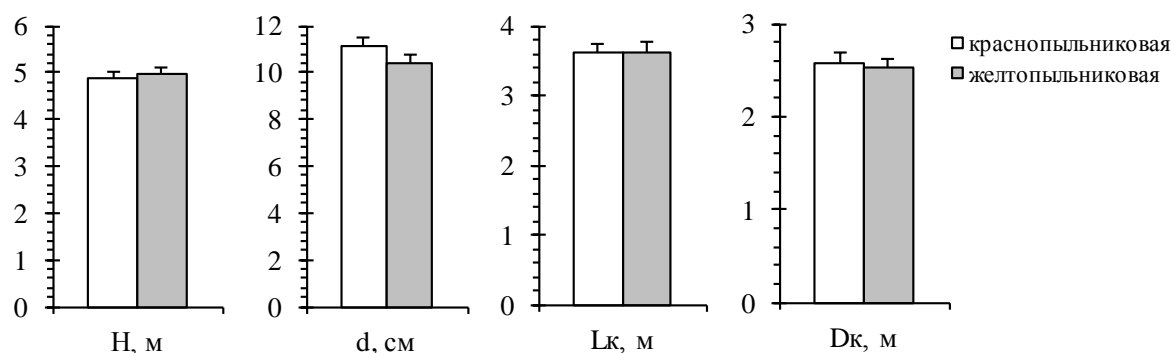


Рисунок 4.18. Морфоструктурные параметры (среднее значение с ошибкой) форм с разным цветом микростробилов в усть-двинской ценопопуляции сосны (150 – 170 лет)

В выборке деревьев желтопыльниковой и краснопольниковой 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 (приложение 3, таблица 3). Различия достоверны по  $F$ -критерию по таким показателям как высота и диаметр ствола, протяженность кроны ( $F = 1,37 - 1,64$ ;  $F_{0,05} = 1,35$ ).

### 4.3 Индивидуальная изменчивость морфоструктурных показателей сосны с разным половым типом

Вариационные кривые морфометрических показателей форм сосны с разной сексуализацией представлены на рисунке 4.19. Распределение численностей деревьев по морфоструктурным параметрам у смешанного и женского половых типов сосны имеют сходные значения.

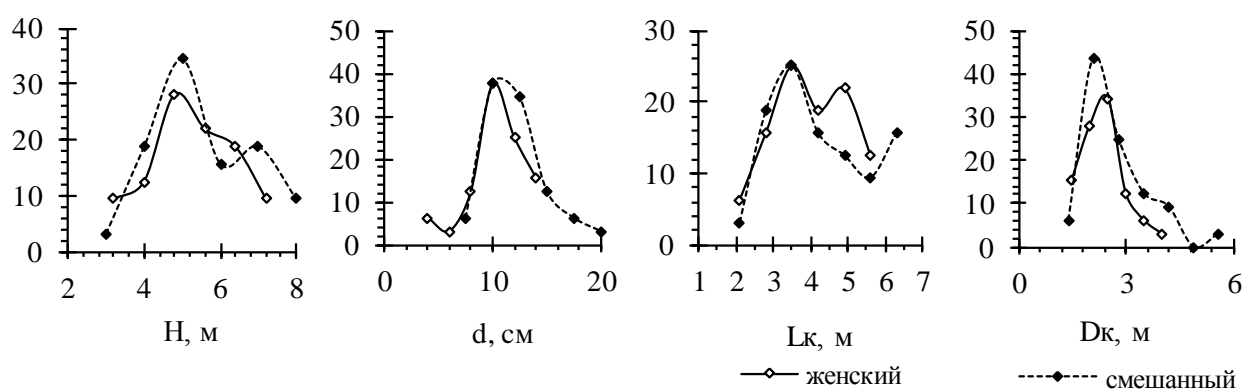


Рисунок 4.19. Частота встречаемости (в %) морфоструктурных параметров у форм с разным половым типом в усть-двинской ценопопуляции сосны (140 – 150 лет)

По морфоструктурным показателям сосна со смешанным половым типом имеет близкие средние значения по высоте ствола, протяженности и диаметру кроны (приложение 3, таблица 4; рисунок 4.20).

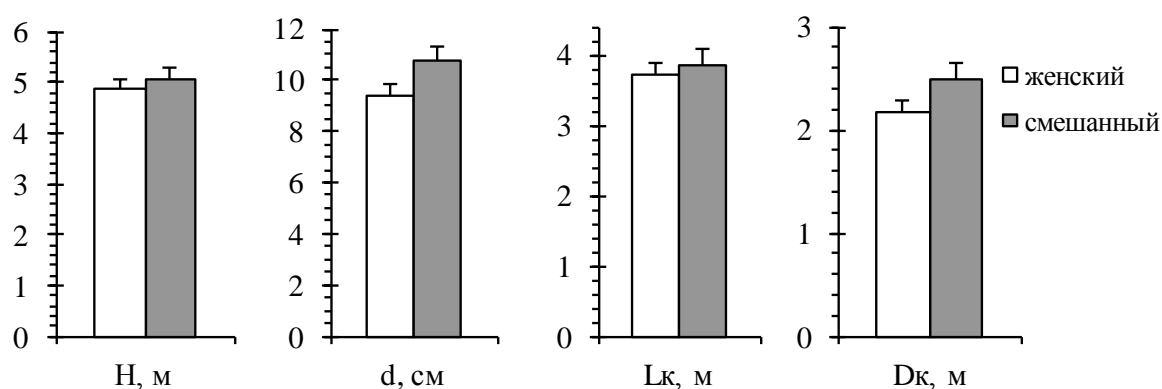
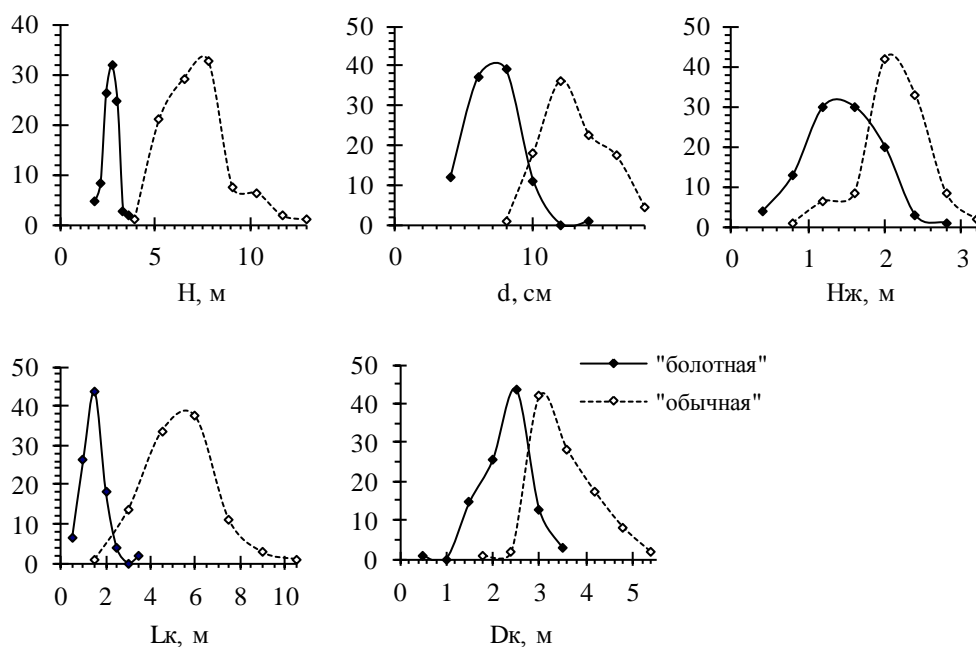


Рисунок 4.20. Морфоструктурные параметры (среднее значение с ошибкой) форм с разным половым типом в усть-двинской ценопопуляции сосны (140 – 150 лет)

Сосна смешанного типа сексуализации превосходит форму женского типа по диаметру ствола на 15 % ( $t$ -критерий,  $p < 0,05$ ). Коэффициенты вариации морфоструктурных показателей в пределах дерева соответствуют повышенному и высокому уровню изменчивости ( $C_v = 23 - 37\%$ ) ( $F < F_{0,05}$ ) (приложение 3, таблица 4).

#### 4.4 Индивидуальная изменчивость морфоструктурных показателей форм по габитусу кроны

У деревьев «болотной» и «обычной» форм в разных ценопопуляциях сосны моды морфоструктурных параметров различаются в распределении численностей левосторонним смещением. Значительная разница отмечается по высоте и диаметру ствола, абсолютной протяженности кроны. У «обычной» сосны их величины в 1,5 – 5 раз больше, чем у «болотной» (рисунок 4.21, 4.22). Возможно, у деревьев «болотной» формы наследственно обусловленный тип роста.



На рис. 4.21 – 4.24: Н – высота дерева, d – диаметр ствола на высоте 1,3 м, Нж – высота до первой живой ветви, Lк – протяженность кроны, Dк – диаметр кроны

Рисунок 4.21. Частота встречаемости (в %) морфоструктурных параметров у разных форм в усть-двинской ценопопуляции сосны (150 – 160 лет)

В усть-двинской ценопопуляции по распределению частот диаметра дерева и протяженности кроны у форм по габитусу кроны установлена положительная (левая) асимметрия ( $A = 0,5 - 1,6$ ).

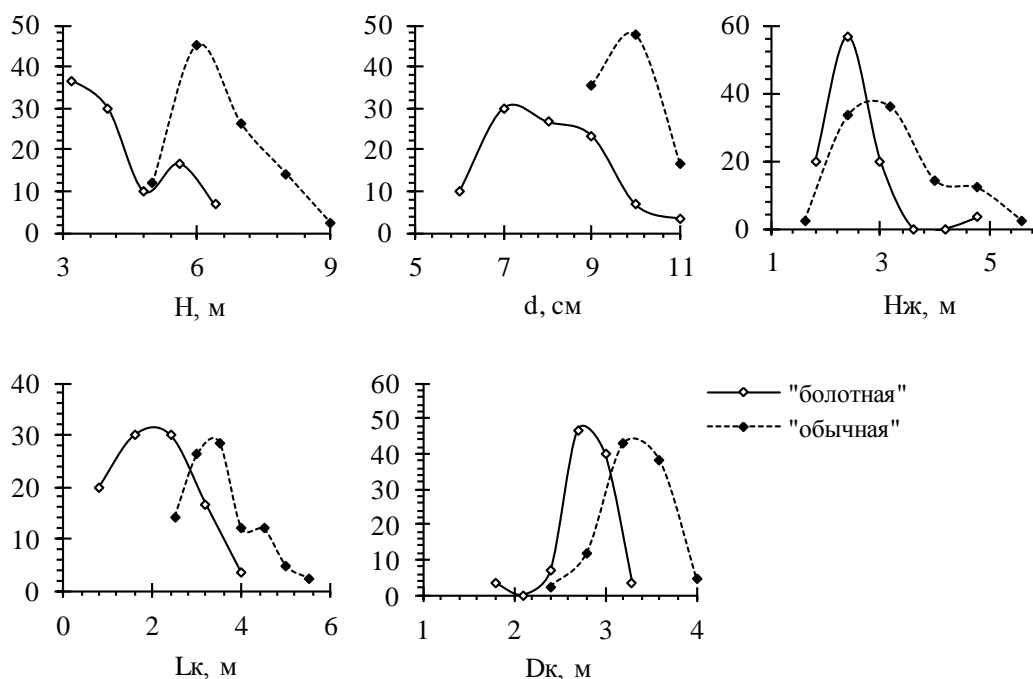


Рисунок 4.22. Частота встречаемости (в %) морфоструктурных параметров у разных форм в вычегодской ценопопуляции сосны (150 – 160 лет)

У «обычной» сосны отмечается положительная асимметрия по высоте ствола и диаметру кроны ( $A = 0,7 - 0,8$ ). Эксцесс диаметра ствола, протяженности кроны более выражен у «болотной» формы ( $E = 2,2 - 3,0$ ), чем у «обычной» ( $E = 0,3 - 1,1$ ). По высоте ствола у «обычной» сосны выражен положительный эксцесс ( $E = 0,7$ ) (приложение 3, таблица 5). Таким образом, в характере распределения численностей рядов морфометрических показателей «болотной» и «обычной» форм усть-двинской ценопопуляции наблюдаются некоторые различия.

В вычегодской ценопопуляции у форм по габитусу кроны для морфометрических показателей (высота и диаметра дерева, высота до первой живой ветви и протяженность кроны) свойственна положительная асимметрия. Эксцесс морфометрических показателей у данных форм имеет близкие значения (приложение 3, таблица 5). Положительная асимметрия и эксцесс распределения

частот анализируемых признаков свидетельствуют о большей представленности в выборках этих форм деревьев с меньшим (относительно средней величины) диаметром ствола и протяженности кроны. В выборке «обычной» формы чаще встречаются деревья с меньшими, по сравнению со средней величиной высотой ствола и диаметром кроны.

В усть-двинской ценопопуляции деревья «обычной» сосны превосходят деревья «болотной» формы по средним арифметическим значениям морфометрических показателей ( $t > t_{0,05}$ ). Данная закономерность установлена и в вычегодской ценопопуляции (приложение 3, таблица 5; таблица 4.1) ( $t > t_{0,05}$ ).

Таблица 4.1. Достоверность различий ( $t$  и  $F$ -критерий) морфоструктурных параметров разных форм в усть-двинской ( $t_{0,05} = 1,97$ ;  $F_{0,05} = 1,30$ ) и вычегодской ( $t_{0,05} = 2,00$ ;  $F_{0,05} = 1,90$ ) ценопопуляциях

Критерий	Н, м	d, см	Нж, м	Лк, м	Дк, м
усть-двинская ценопопуляция					
$t$	26,2	22,3	11,4	22,3	15,2
$F$	18,9	1,6	1,2	9,1	2,0
вычегодская ценопопуляция					
$t$	9,9	7,6	3,7	8,5	6,2
$F$	1,4	2,8	2,2	1,3	1,4

Примечание. Н – высота, d – диаметр дерева; Нж – высота до первой живой ветви; Лк – протяженность, Дк – диаметр кроны.

В усть-двинской ценопопуляции у «болотной» формы отмечаются меньшие значения по высоте и диаметру ствола (в 2 – 2,6 раза), протяженности кроны (в 3,6 раза) и высоте прикрепления первой живой ветви (в 1,5 раза) по сравнению с «обычной» сосной (рисунок 4.23). 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. Протяженность кроны по отношению к высоте ствола у «болотной» формы составляет в среднем по выборке 52 %, а у «обычной» – 71 %, т. е. у последней кроны находятся ближе к поверхности почвы. В вычегодской

ценопопуляции низкие средние значения по высоте (в 1,6 раза) и диаметру ствола (в 1,3 раза), высоте прикрепления первой живой ветви (в 1,3 раза), протяженности и диаметру кроны (в 1,2 – 2 раза) имеет «болотная» форма по сравнению с «обычной» сосной (рисунок 4.24).

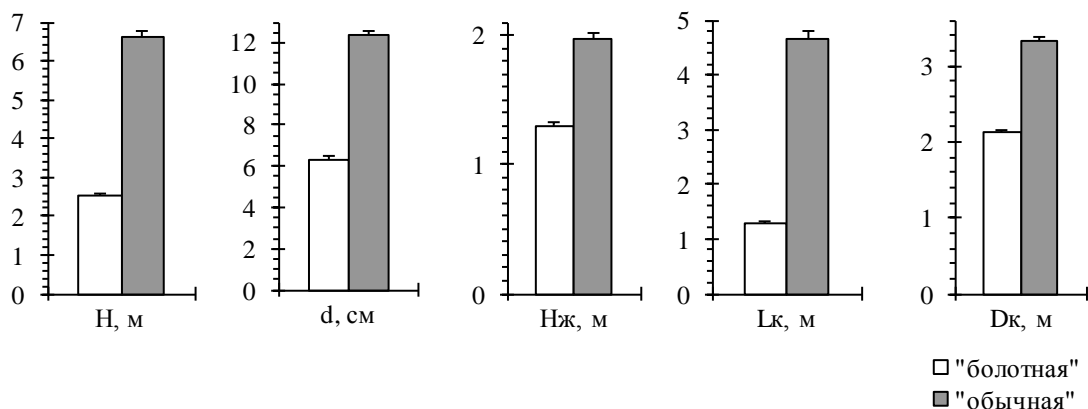


Рисунок 4.23. Морфоструктурные параметры (среднее значение с ошибкой) у разных форм в усть-двинской ценопопуляции сосны (150 – 160 лет)

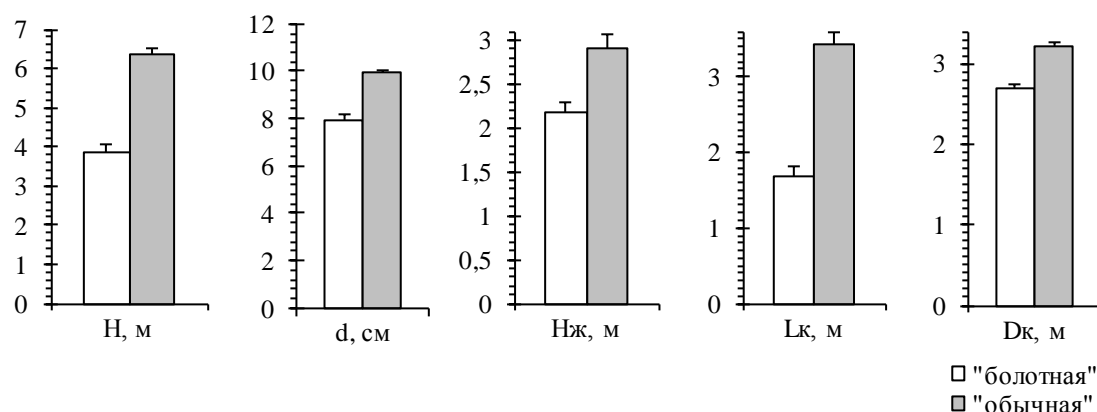


Рисунок 4.24. Морфоструктурные параметры (среднее значение с ошибкой) у разных форм в вычегодской ценопопуляции сосны (150 – 160 лет)

Низкие значения по морфоструктурным показателям свидетельствуют о медленном росте, слабом развитии кроны и плохой очищаемости ствола от сучьев деревьев «болотной» формы. В вычегодской (более южной) ценопопуляции разница по средним значениям морфометрических показателей выражена не так существенно. Это указывает на то, что вычегодская ценопопуляция сосны

находится в более благоприятных для роста условиях и разница между, выделенными формами проявляется не так существенно.

Судя по величине коэффициента вариации, в усть-двинской ценопопуляции уровень изменчивость диаметра ствола повышенный, а высоты поднятия первой живой ветви высокий. У «болотной» формы вариабельность этих параметров между деревьями несколько выше по сравнению с «обычной» сосной (соответственно средний и повышенный уровень изменчивости). В вычегодской ценопопуляции величина коэффициента вариации имеет низкий уровень изменчивости по высоте и диаметру ствола, диаметру кроны у «обычной» сосны. У «болотной» сосны по высоте и диаметру коэффициент вариации выше (приложение 3, таблица 5). Достоверность различий дисперсий морфометрических показателей у этих форм разных ценопопуляций подтверждается *F*-критерием (таблица 4.1).

В пределах крон отдельных деревьев (эндогенная изменчивость) усть-двинской ценопопуляции морфоструктурные показатели и индекс апофиза шишек в выборках форм по габитусу кроны варьируют в довольно широком диапазоне. Коэффициенты вариации у длины шишек – 6 – 34 % и длины апофиза семенных чешуй – 5 – 34 % (от очень низкого до высокого уровня), ширины апофиза – 4 – 24 % и высоты апофиза – 5 – 22 % (от очень низкого до повышенного уровня), индекса формы апофиза шишки (отношение ширины к высоте апофиза) – 5 – 20 % (от очень низкого до среднего и повышенного уровня). Признаки, имеющие более низкую эндогенную изменчивость, в частности ширина, высота и индекс формы апофиза соответственно имеют и более низкую индивидуальную вариабельность (приложение 3, таблица 6). Наиболее изменчивым параметром у обеих форм является масса шишки (в сухом состоянии). Коэффициенты вариации этого показателя в пределах кроны колеблются от 14 до 80 % (от среднего до очень высокого уровня изменчивости). Индивидуальная изменчивость массы шишек (между деревьями) также высокая (приложение 3, таблица 6). Между длиной и массой шишки (в пределах кроны дерева) за редким исключением выявлены тесные связи ( $r > 0,7$ ). Эти параметры шишки коррелируют с длиной, шириной и

высотой апофиза семенных чешуй, которые в свою очередь связаны между собой ( $r > 0,3$ ,  $t$ -критерий,  $p < 0,05$ ).

Однофакторный дисперсионный анализ показал влияние изучаемых форм в усть-двинской и вычегодской ценопопуляциях на морфоструктурные параметры шишек (таблица 4.2).

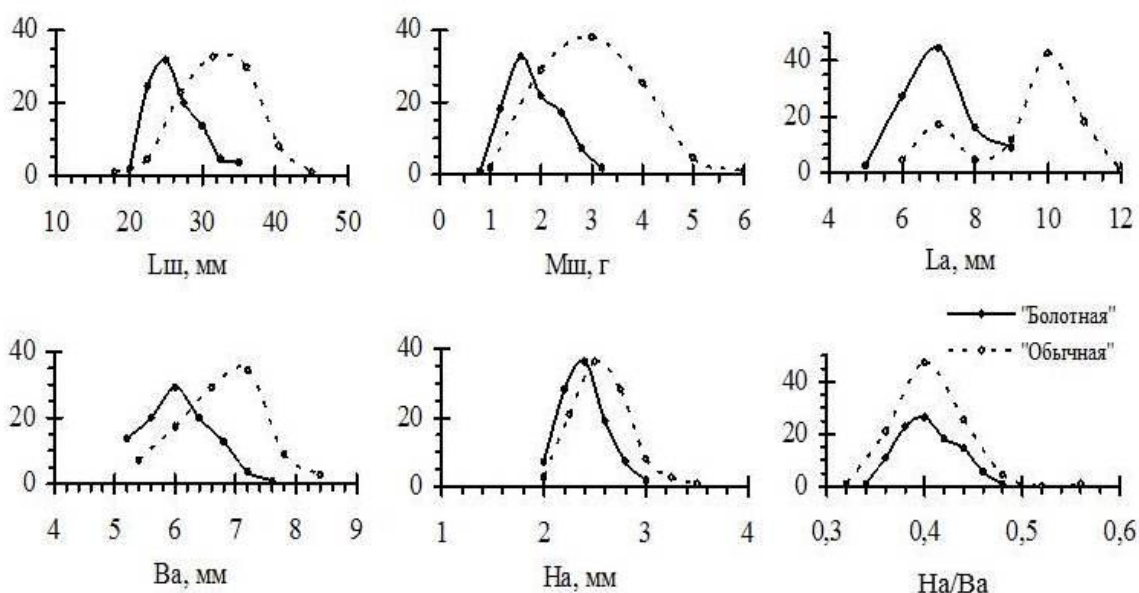
Таблица 4.2. Результаты однофакторного дисперсионного анализа зависимости морфоструктурных параметров шишек от формы деревьев в усть-двинской ( $F_{0,05} = 3,88$ ) и вычегодской ( $F_{0,05} = 4,01$ ) ценопопуляциях

Показатель дисперсионного анализа	Морфоструктурные параметры					
	Лш, мм	Мш, г	La, мм	Ва, мм	На, мм	На/Ва
усть-двинская ценопопуляция						
<i>F</i> -критерий	74,3	76,2	185,3	50,9	25,0	4,6
<i>P</i> -значение	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	0,033
вычегодская ценопопуляция						
<i>F</i> -критерий	33,4	41,8	16,5	15,4	12,0	0,6
<i>P</i> -значение	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	0,001	0,454

Примечание. Лш – длина шишки; Мш – масса шишки; La, Ва, На – длина, ширина и высота апофиза соответственно; На/Ва – индекс формы апофиза шишки (ИФАШ);  $F_{0,05}$  – критическое значение  $F$ -критерия Фишера на 5 % уровне значимости;  $P$  – уровень значимости.

Кривые распределения морфоструктурных признаков шишек «обычной» и «болотной» форм сосны в разных ценопопуляциях приведены на рисунках 4.25 и 4.26. Распределение длины и массы шишки в выборке деревьев «болотной» формы усть-двинской ценопопуляции положительно асимметрично, что указывает на большую встречаемость деревьев с меньшими по размерам и массе шишками по сравнению с их средними показателями в выборке. Моды в распределении длины и массы шишки, длины и ширины апофиза в выборке

деревьев «болотной» формы сдвинуты влево относительно их мод в выборке «обычной» формы сосны. Для «обычной» формы свойственны отрицательная асимметрия и эксцесс длины апофиза и положительная – высоты и индекса формы апофиза шишек (приложение 3, таблица 6). Это указывает на большую частоту встречаемости в выборке деревьев с большей длиной и меньшей высотой апофиза семенных чешуй по сравнению с их средними показателями в выборке (рисунок 4.27). Таким образом, для «болотной» формы более типичны деревья с мелкими шишками, а для «обычной» – деревья с более вытянутыми и слабо выпуклыми апофизами семенных чешуй шишки.



На рис. 4.25 – 4.28: Лш, Мш – длина и масса шишки соответственно; La, Ba, Ha – длина, ширина и высота апофиза соответственно; Ha/Ba – индекс формы апофиза шишки (ИФАШ)

Рисунок 4.25. Распределение морфоструктурных признаков шишек у разных форм в усть-двинской ценопопуляции сосны (150 – 160 лет)

В вычегодской ценопопуляции установлено положительно асимметричное распределение длины и массы шишки в выборке деревьев «болотной» формы. По высоте апофиза и индексу формы апофиза шишки установлены близкие значения по частоте встречаемости. Для «обычной» формы свойственны положительная асимметрия для всех показателей шишек, а для «болотной» положительная

асимметрия установлена по длине, массе шишки, длине апофиза и индексу формы апофиза. Отрицательный эксцесс для обеих форм отмечается по длине шишки, высоте и ширине апофиза, а положительный – индексу формы апофиза шишки (приложение 3, таблица 6).

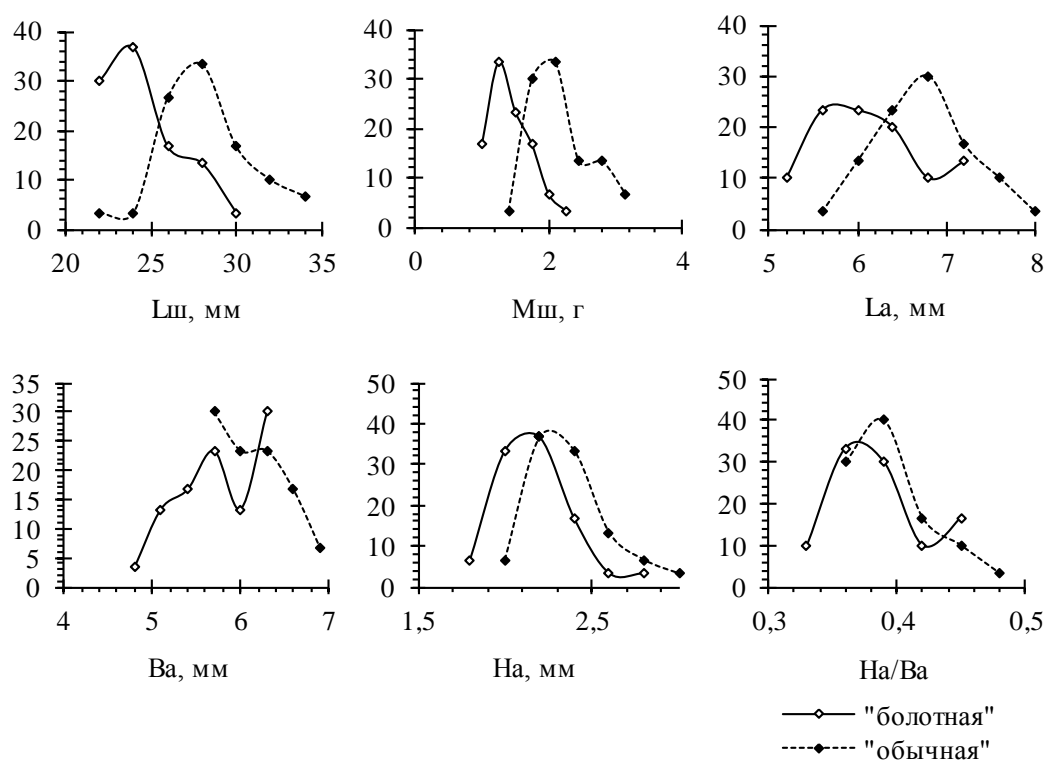


Рисунок 4.26. Распределение морфоструктурных признаков шишек у разных форм в вычегодской ценопопуляции сосны (150 – 160 лет)

«Болотная» сосна имеет мелкие шишки по сравнению с «обычной» формой в усть-двинской и вычегодской ценопопуляциях (приложение 3, таблица 6, рисунок 4.27 и 4.28). В усть-двинской ценопопуляции «болотная» сосна имеет меньшую длину (на 16 %), массу (на 32 %) шишки, длину (на 26 %), ширину (на 9 %) и высоту (на 8 %) апофиза по сравнению с «обычной». В вычегодской ценопопуляции наблюдается схожая тенденция меньших размеров у «болотной» сосны по длине (на 14 %) и массе (на 34 %) шишки, длине (на 9 %), ширине (на 9 %) и высоте (на 9 %) апофиза.

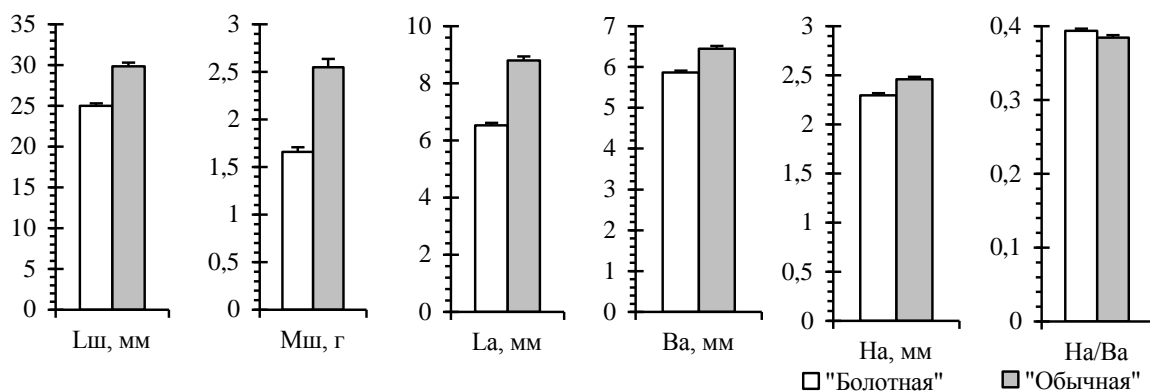


Рисунок 4.27. Морфометрические показатели шишек (среднее значение с ошибкой) у разных форм в усть-двинской ценопопуляции сосны (150 – 160 лет)

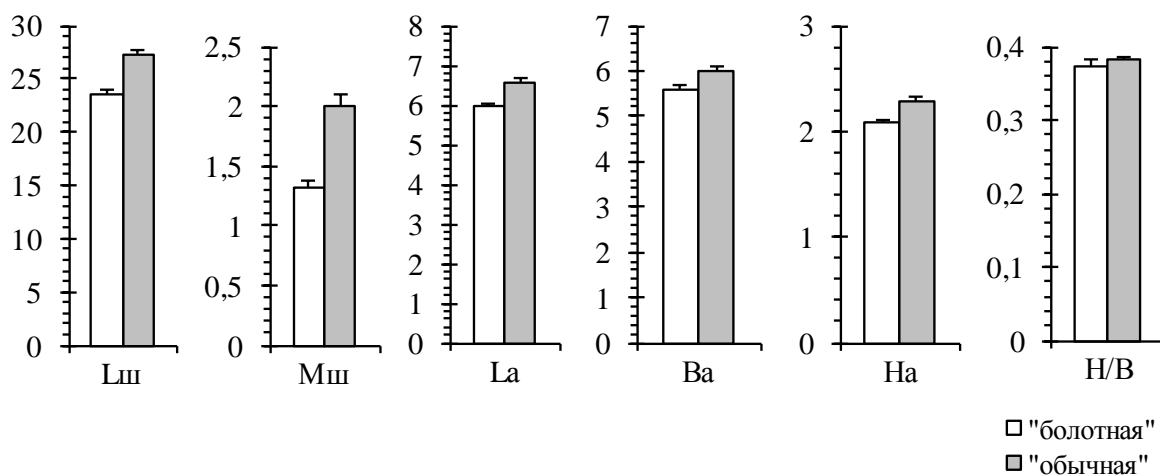


Рисунок 4.28. Морфометрические показатели шишек (среднее значение с ошибкой) у разных форм в вычегодской ценопопуляции сосны (150 – 160 лет)

Итак, в спелом и перестойном возрасте сосна с «выпуклым» типом апофиза существенно превосходит в росте форму с «плоским» типом: по высоте ствола на 11 – 41 % (усть-мезенская, усть-двинская, важская и вычегодская ценопопуляции), диаметру ствола на 13 – 15 % (усть-двинская и вычегодская), протяженности кроны на 19 – 64 % (усть-двинская, важская и вычегодская), диаметру кроны на 7 – 11 % (усть-двинская и вычегодская), длине шишки на 7 – 17 %, массе шишки на 15 – 45 %, длине апофиза на 5 – 10 %, высоте апофиза на 15 – 21 % (пинежская, важская и вычегодская). Сосна со смешанным половым

типом в возрасте 140 – 150 лет имеет больше (на 15 %,  $t > t_{0,05}$ ) диаметр ствола по сравнению с женским. У «болотной» формы в возрасте 150 – 160 лет меньше высота (в 1,6 – 2,6 раза) и диаметр ствола (в 1,3 – 2 раза), морфометрические показатели кроны (в 1,2 – 3,6 раза), высота прикрепления первой живой ветви (в 1,3 – 1,5 раза), длина шишки на 14 – 16 %, масса шишки на 32 – 34 %, длина апофиза на 9 – 26 %, ширина апофиза на 7 – 9 % и высота апофиза на 8 – 9 % по сравнению с «обычной» формой в усть-двинской и вычегодской ценопопуляциях.

## 5. ХРОНОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАДИАЛЬНОГО ПРИРОСТА РАЗНЫХ МОРФ СОСНЫ В СТРЕССОВЫХ УСЛОВИЯХ

### 5.1 Особенности камбиального роста у форм по типу апофиза семенных чешуй

В рамках дендрохронологического анализа были получены средние значения годового прироста у форм по типу апофиза семенных чешуй разных ценопопуляций сосны (таблица 5.1). В разных ценопопуляциях установлено, что средние значения абсолютной величины прироста у сосны с «плоской» формой ниже, чем у формы с «выпуклой». Достоверность различий в усть-двинской, пинежской ценопопуляциях подтверждается на 0,1 %-ом уровне значимости, важской и вычегодской – на 1 %-ом по *t*-критерию Стьюдента. В динамике роста в отдельные временные периоды наблюдается преобладание сосны с «выпуклой» формой апофиза во всех исследуемых ценопопуляциях (рисунок 5.1 – 5.5).

Таблица 5.1. Изменчивость радиального прироста у сосны с разной формой апофиза (130 – 190 лет)

Показатели		Форма апофиза	
		«выпуклая»	«плоская»
усть-мезенская ценопопуляция ( <i>n</i> = 32)			
Абсолютная величина радиального прироста, мм	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	0,23±0,02	0,21±0,02
	min – max	0,07 – 0,48	0,06 – 0,49
	$C_v, \%$	45	49
Индекс радиального прироста ( <i>I</i> ), %	$\bar{x}$	101	101
	min – max	78 – 167	71 – 167
	$C_v, \%$	10	12
<i>EPS</i>	радиальный прирост	0,86	0,90
усть-двинская ценопопуляция ( <i>n</i> = 52)			
Абсолютная величина радиального прироста, мм	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	0,64±0,04	0,32±0,02
	min – max	0,20 – 1,60	0,12 – 0,88
	$C_v, \%$	50	55
Индекс радиального прироста ( <i>I</i> ), %	$\bar{x}$	101	101
	min – max	53 – 167	71 – 167
	$C_v, \%$	13	10
<i>EPS</i>	радиальный прирост	0,92	0,90

пинежская ценопопуляция ( $n = 40$ )			
Абсолютная величина радиального прироста, мм	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	0,43±0,02	0,30±0,02
	min – max	0,25 – 0,93	0,14 – 0,56
	$C_v, \%$	26	33
Индекс радиального прироста ( $I$ ), %	$\bar{x}$	101	101
	min – max	86 – 146	71 – 167
	$C_v, \%$	8	10
<i>EPS</i>	радиальный прирост	0,94	0,91
важская ценопопуляция ( $n = 60$ )			
Абсолютная величина радиального прироста, мм	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	0,63±0,04	0,49±0,03
	min – max	0,19 – 1,45	0,18 – 0,98
	$C_v, \%$	46	45
Индекс радиального прироста ( $I$ ), %	$\bar{x}$	101	101
	min – max	84 – 179	38 – 250
	$C_v, \%$	11	15
<i>EPS</i>	радиальный прирост	0,92	0,90
вычегодская ценопопуляция ( $n = 36$ )			
Абсолютная величина радиального прироста, мм	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	0,33±0,01	0,22±0,02
	min – max	0,22 – 0,59	0,10 – 0,56
	$C_v, \%$	24	48
Индекс радиального прироста ( $I$ ), %	$\bar{x}$	101	101
	min – max	81 – 167	71 – 167
	$C_v, \%$	10	10
<i>EPS</i>	радиальный прирост	0,89	0,78

Примечание. В табл. 5.1, 5.3 – 5.5:  $\bar{x}$  – среднее арифметическое значение;  $s_{\bar{x}}$  – ошибка среднего арифметического; min – max – диапазон варьирования признака;  $C_v$  – коэффициент вариации;  $n$  – число деревьев в выборках каждой формы; *EPS* – критерий оценки надежности хронологии.

Установлено, что большинство значений по показателю оценки надежности хронологий у форм сосны по типу апофиза превышают 0,85 (Briffa, Jones, 1990) (таблица 5.1). Это указывает на достаточную представительность хронологий разных популяций сосны.

В хронологических рядах усть-мезенской ценопопуляции в отдельные временные периоды наблюдается доминирование по величине радиального прироста у сосны с «выпуклой» формой апофиза семенных чешуй шишек

(рисунок 5.1).

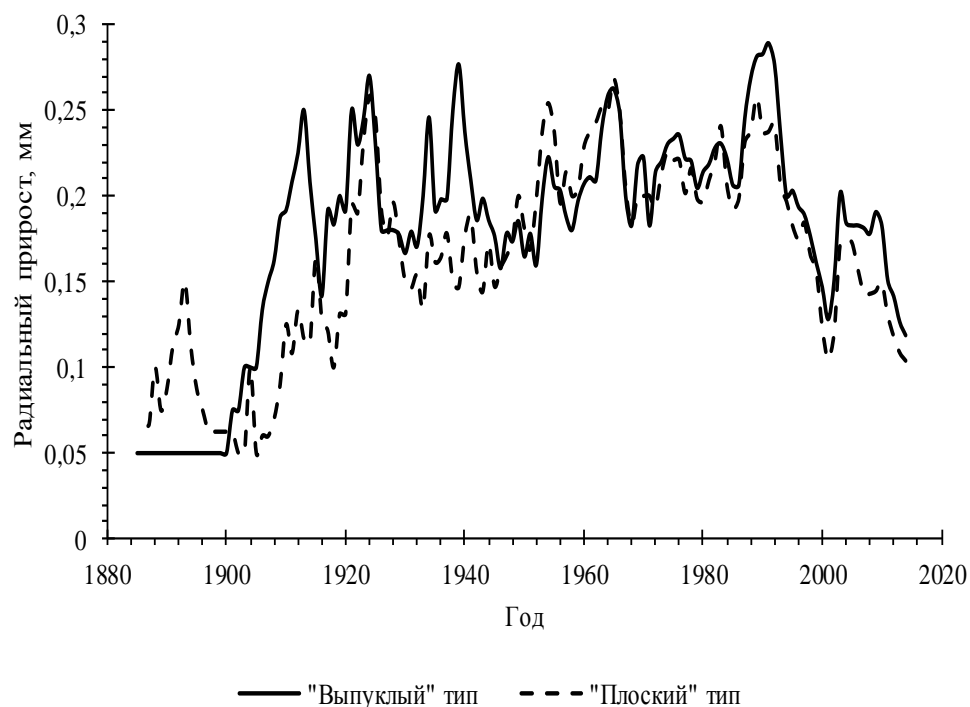


Рисунок 5.1. Хронологическая динамика радиального прироста форм с разным типом апофиза семенных чешуй шишек в усть-мезенской ценопопуляции сосны (130 – 140 лет)

В возрасте 30 – 60 лет (1910 – 1939 гг.) радиальный прирост у сосны с «выпуклой» формой ( $0,21 \pm 0,01$  мм) больше по сравнению с «плоской» ( $0,16 \pm 0,01$  мм) ( $t$ -критерий,  $p < 0,001$ ). Преимущество по величине прироста у сосны с «выпуклой» формой ( $0,16 \pm 0,01$  мм) по сравнению с «плоской» ( $0,14 \pm 0,01$  мм) установлено в возрасте 120 – 130 лет ( $t$ -критерий,  $p < 0,05$ ). Ранее установлено доминирование в росте сосны с «выпуклой» формой апофиза в низовье р. Северная Двина (Пинаевская, 2014; Тарханов и др., 2014).

Для временного ряда усть-двинской ценопопуляции в молодом возрасте (до 20 лет) наблюдается доминирование сосны с «выпуклой» формой апофиза по сравнению с «плоской» (рисунок 5.2). В период с 20 до 70 лет их значения близки. С 70 – 80 лет сосна с «выпуклым» типом доминирует по годовичному приросту над формой с «плоским» типом. В возрасте 150 – 160 лет для обеих форм характерно снижение величины радиального прироста. В этот период сосна с «выпуклым»

типом имеет большие значения по сравнению с «плоским» типом. Для сосны с «плоским» типом отмечаются нерезкие колебания величины радиального прироста. Это возможно, связано с разными адаптивными реакциями этих форм к стрессовым условиям. Подобные закономерности установлены во временных рядах в усть-мезенской, важской и вычегодской ценопопуляциях.

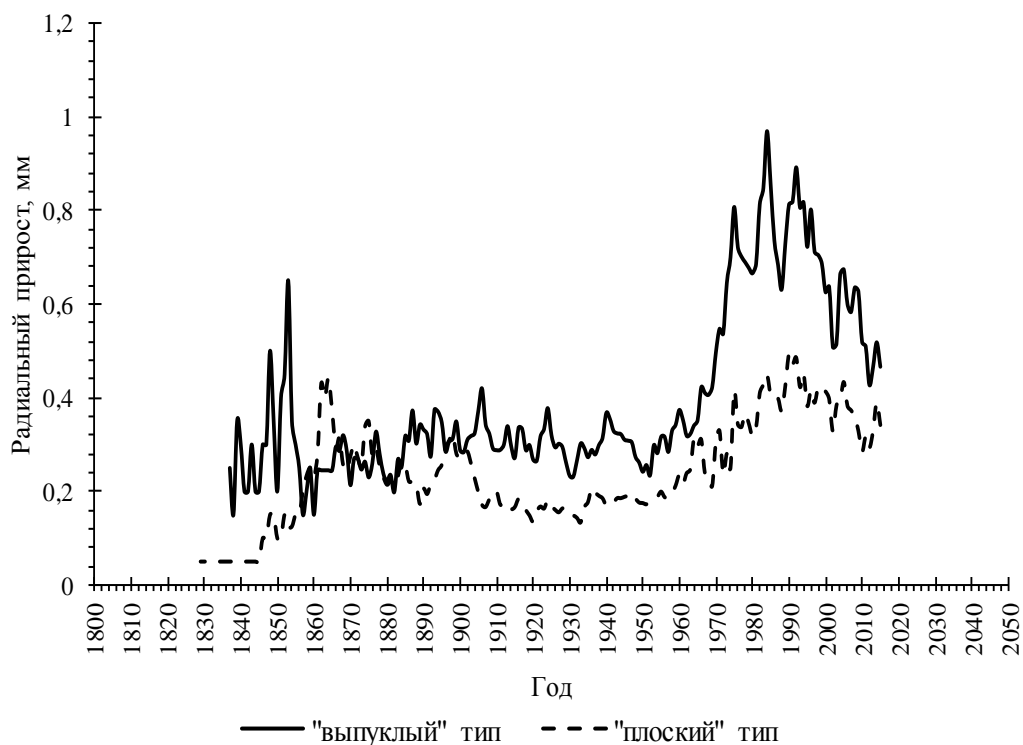


Рисунок 5.2. Хронологическая динамика радиального прироста форм с разным типом апофиза семенных чешуй шишек в усть-двинской ценопопуляции сосны (180 – 190 лет)

В пинежской ценопопуляции для двух выделенных форм по типу апофиза характерна типичная кривая снижения прироста с возрастом (рисунок 5.3). Сосна с «выпуклой» формой преобладает над сосной с «плоской» на всем временном ряду. Наблюдается синхронность в динамике годичного роста у форм по типу апофиза. Максимальные значения прироста для обеих форм отмечаются в возрасте до 20 – 30 лет. В более старшем возрасте (30 – 40 лет) отмечается период с нерезкими колебаниями величины радиального прироста. В возрасте 60 – 80 лет для форм с «выпуклым» и «плоским» типом наблюдается снижение прироста.

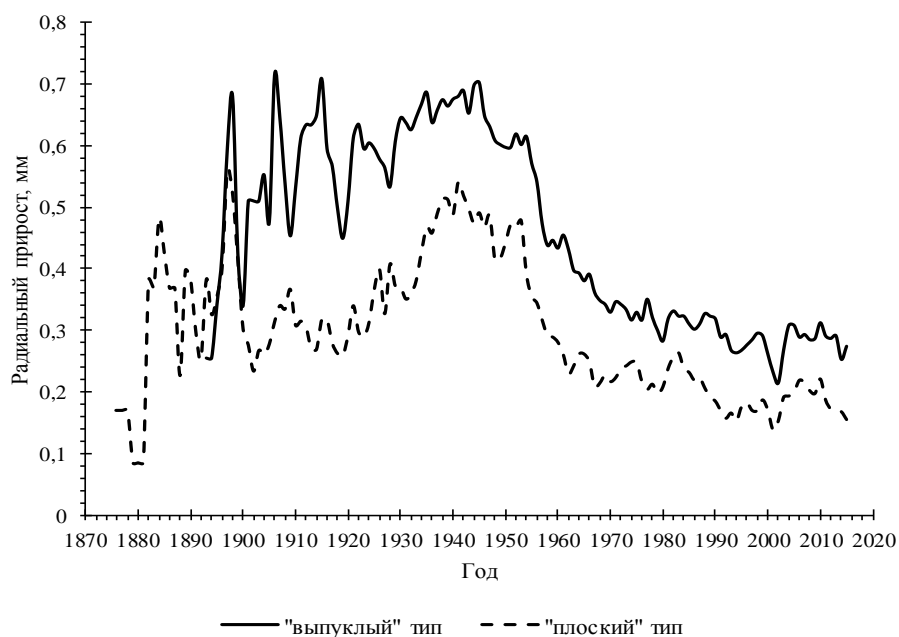


Рисунок 5.3. Хронологическая динамика радиального прироста форм с разным типом апофиза семенных чешуй шишек в пинежской ценопопуляции сосны (130 – 140 лет)

В молодом возрасте сосна с «плоским» типом имеет более высокие значения радиального прироста по сравнению с «выпуклым» типом (важская ценопопуляция) (рисунок 5.4).

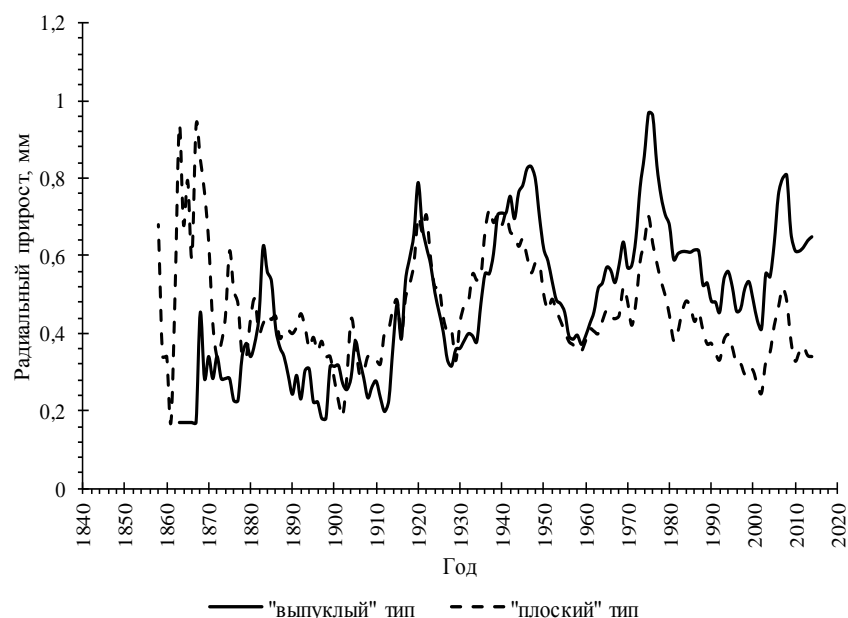


Рисунок 5.4. Хронологическая динамика радиального прироста форм с разным типом апофиза семенных чешуй шишек в важской ценопопуляции сосны (160 – 170 лет)

Это может быть связано с адаптивными реакциями этих форм на стрессовые условия. С 50 – 60 лет для форм по типу апофиза установлены близкие значения прироста. В возрасте 110 лет и старше наблюдается доминирование сосны с «выпуклой» формой над «плоской». В вычегодской ценопопуляции сосны для форм с разной формой апофиза отмечается равномерный тип роста. Сосна с «выпуклой» формой доминирует над «плоской» на всем древесно-кольцевом ряду (рисунок 5.5).

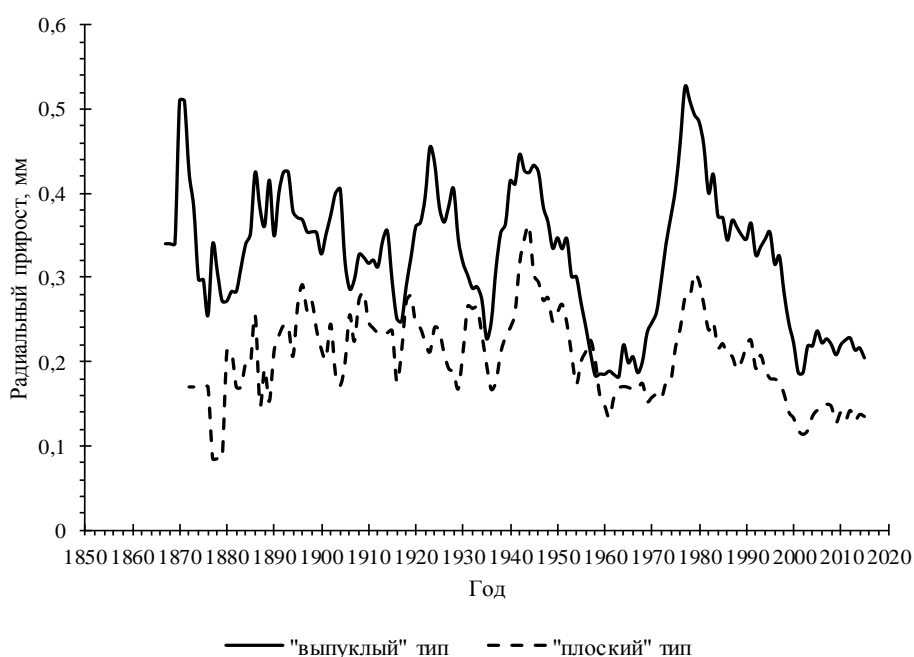


Рисунок 5.5. Хронологическая динамика радиального прироста форм с разным типом апофиза семенных чешуй шишек в вычегодской ценопопуляции сосны (150 – 160 лет)

Изменчивость средних значений радиального прироста у форм по типу апофиза разных популяций аппроксимируется полиномиальной кривой шестого порядка ( $R^2 = 0,59 - 0,86$ , усть-мезенская, усть-двинская и пинежская ценопопуляции). Это указывает на общность амплитуды колебаний годичного прироста в древесно-кольцевых рядах (приложение 4).

У сосны с разной формой апофиза по средним значениям радиального прироста построены модели роста по диаметру ствола (приложение 5, рисунок 1). Установлено, что диаметр ствола (без коры) у сосны с «плоской» формой апофиза

ниже, чем у «выпуклой» в усть-мезенской, усть-двинской, пинежской важской и вычегодской ценопопуляциях.

В усть-мезенской ценопопуляции кольцевые хронологии индивидуального дерева характеризуются очень высоким уровнем изменчивости ( $C_v = 45 - 49 \%$ ), а индивидуальная изменчивость этого признака несколько ниже и соответствует высокому уровню ( $C_v = 38 \% - 40 \%$ ). Изменчивость радиального прироста (в пределах кольцевой хронологии индивидуального дерева) в других ценопопуляциях сосны характеризуются повышенным – очень высоким уровнем (усть-двинская ценопопуляция – очень высокий ( $C_v = 50 - 55 \%$ ); пинежская – повышенный и высокий ( $C_v = 26 - 33 \%$ ); важская – очень высокий ( $C_v = 45 - 46 \%$ ); вычегодская – повышенный и очень высокий ( $C_v = 24 - 48 \%$ )).

Анализ индексов прироста показал сходные средние значения по данному показателю во всех ценопопуляциях у разных форм сосны (таблица 5.1). В усть-мезенской ценопопуляции значения индексов прироста у форм с разным типом апофиза близки (рисунок 5.6), коэффициенты изменчивости этого показателя низкие, а дисперсия «плоской» формы больше (в 1,3 раза), чем у «выпуклой». В усть-двинской ценопопуляции у сосны с «выпуклой» формой диапазон колебания признака больше, чем у «плоской» (рисунок 5.7). В пинежской ценопопуляции максимум и минимум относительных значений прироста у формы с «выпуклым» типом находится в пределах 86 – 146 %, с «плоским» типом – 71 – 167 % (рисунок 5.8), уровень изменчивость низкий ( $C_v = 8 - 13 \%$ ). В важской ценопопуляции у сосны с «выпуклым» типом апофиза максимум и минимум индексов прироста находятся в пределах 84 – 179 %, а с «плоским» – 38 – 250 % (рисунок 5.9). В вычегодской ценопопуляции максимальные и минимальные значения относительной величины прироста у формы с «выпуклым» типом находятся в пределах 81 – 167 %, с «плоским» – 71 – 167 % (рисунок 5.10).

В целом, амплитуда индексов прироста форм по типу апофиза во всех ценопопуляциях высокая, а в колебаниях наблюдается довольно синхронное распределение. Таким образом, реакции у форм сосны по типу апофиза на действие внешних факторов в стрессовых условиях сходны.

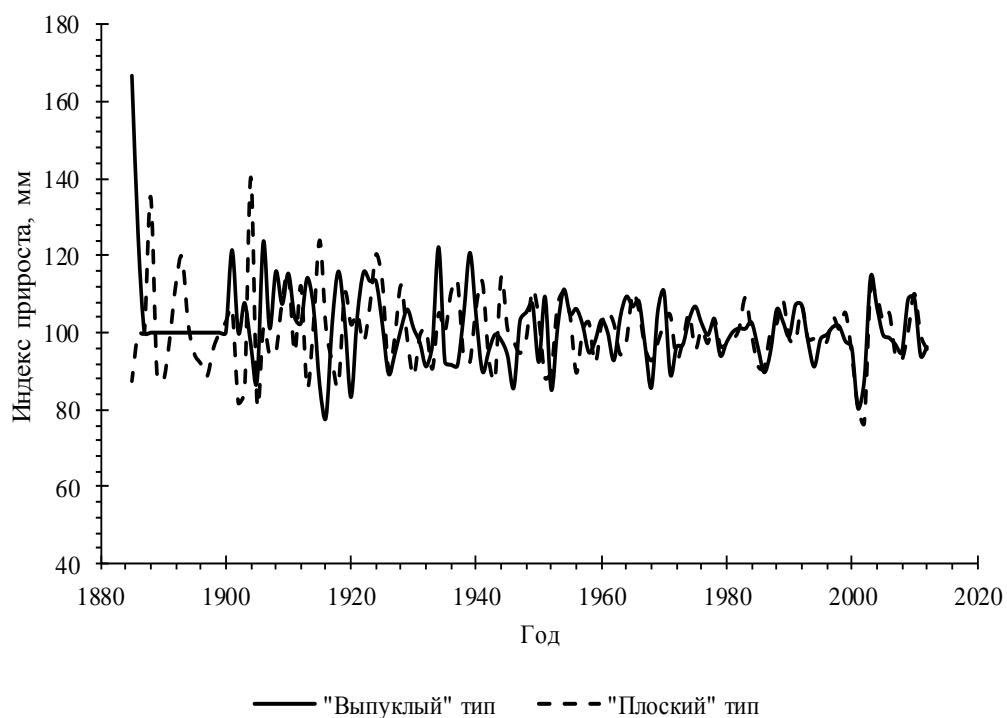


Рисунок 5.6. Динамика индекса прироста форм с разным типом апофиза семенных чешуй шишек в усть-мезенской ценопопуляции сосны (130 – 140 лет)

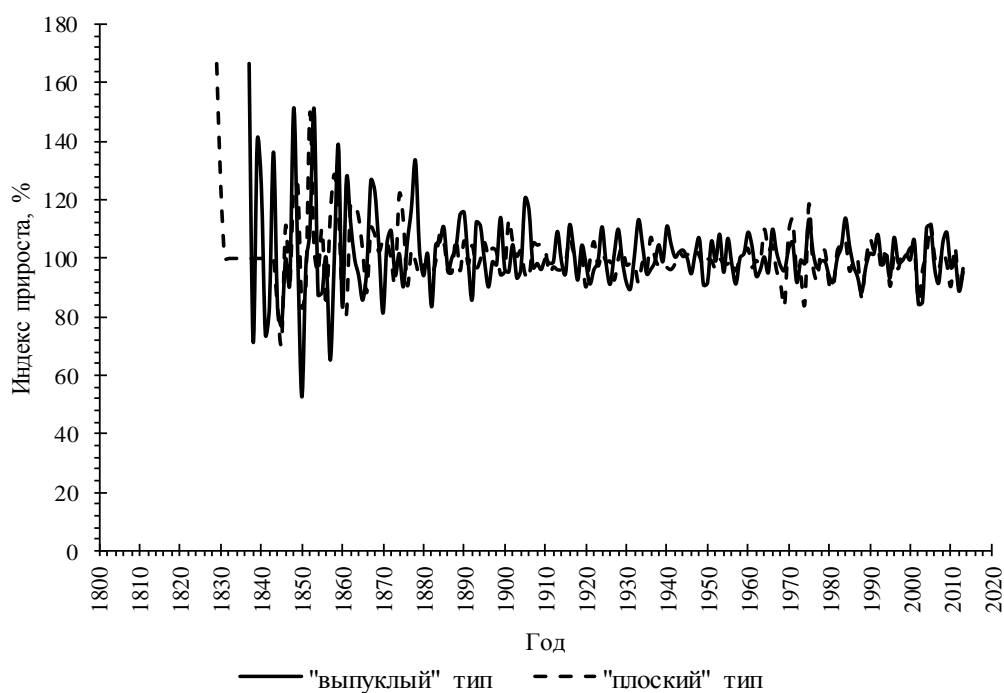


Рисунок 5.7. Динамика индекса прироста форм с разным типом апофиза семенных чешуй шишек в усть-двинской ценопопуляции сосны (180 – 190 лет)

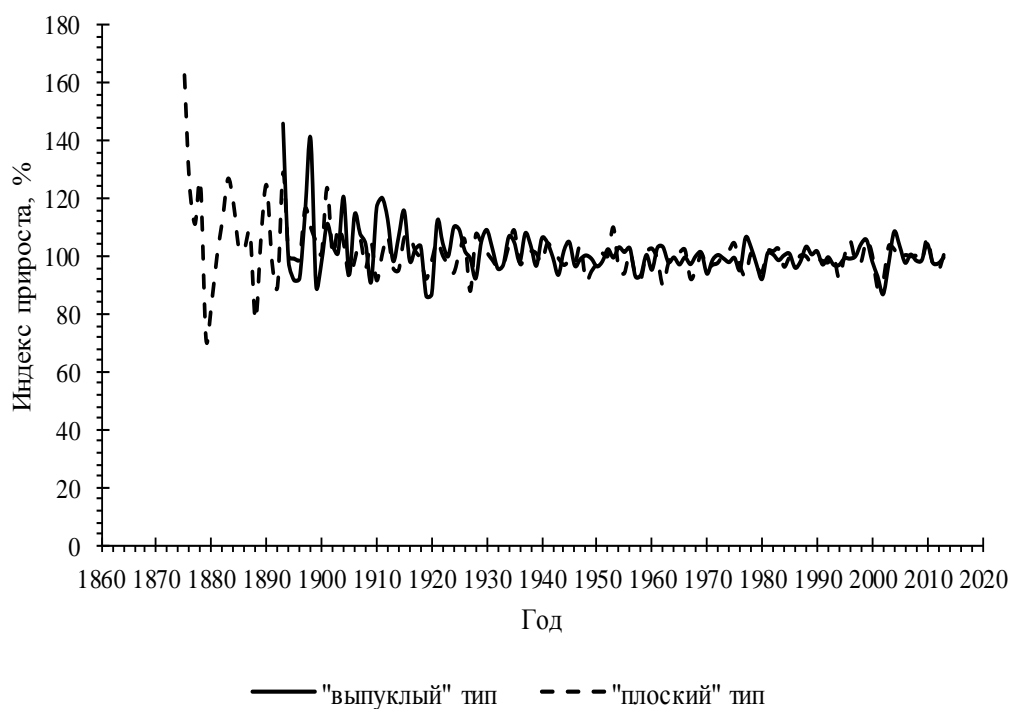


Рисунок 5.8. Динамика индекса прироста форм с разным типом апофиза семенных чешуй шишек в пинежской ценопопуляции сосны (130 – 140 лет)

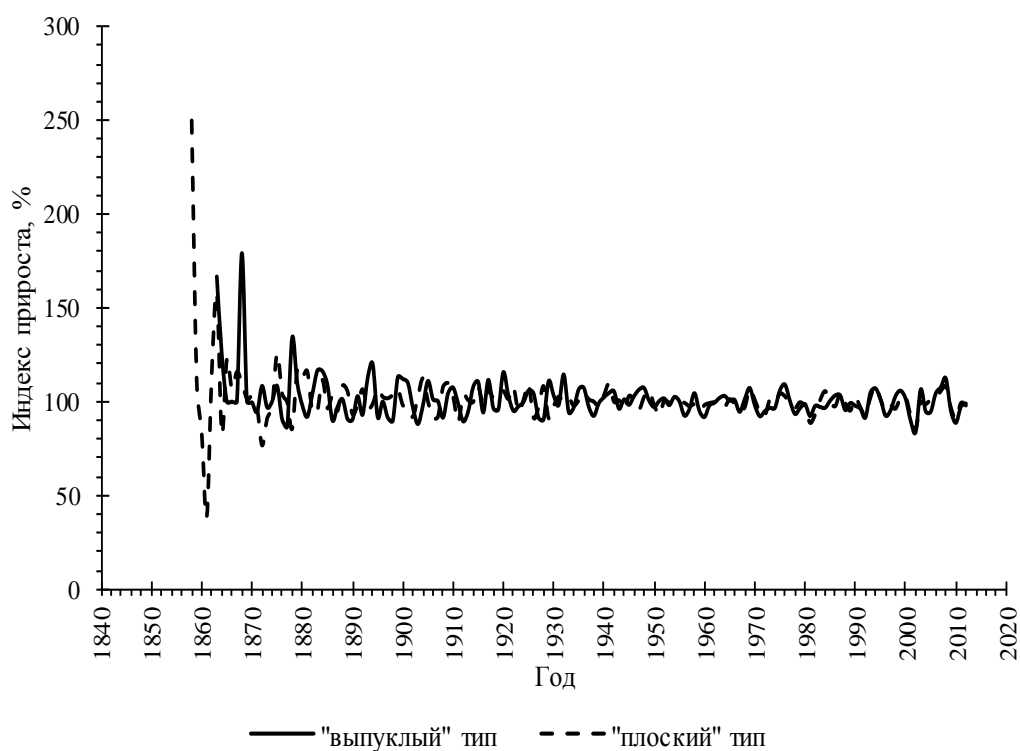


Рисунок 5.9. Динамика индекса прироста форм с разным типом апофиза семенных чешуй шишек в важской ценопопуляции сосны (160 – 170 лет)

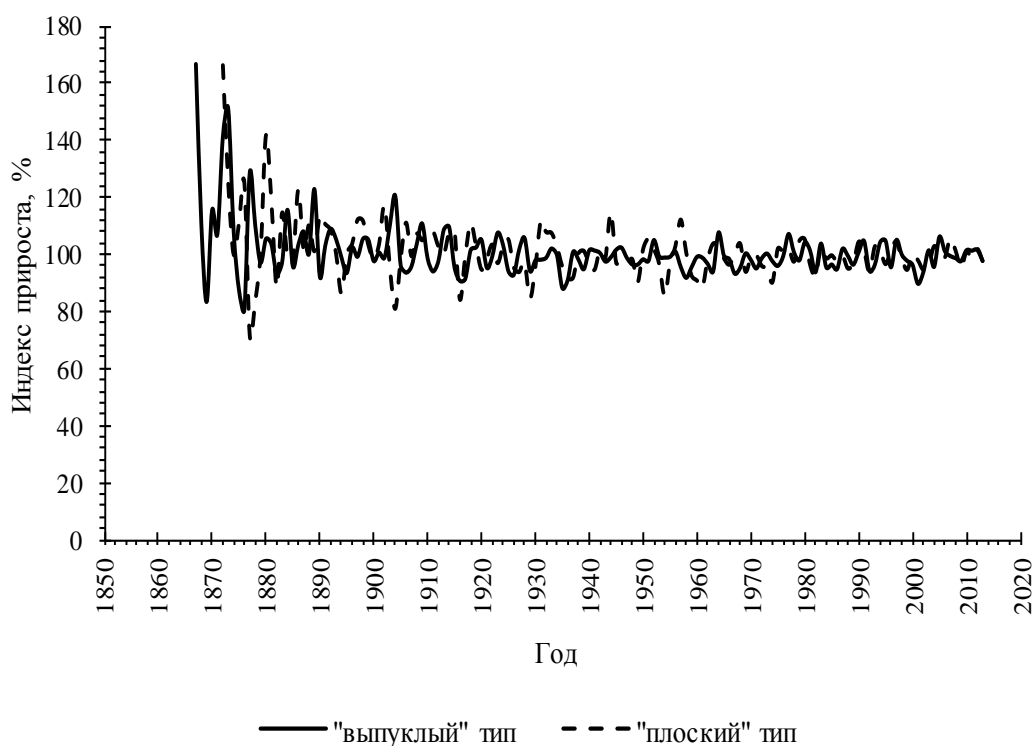
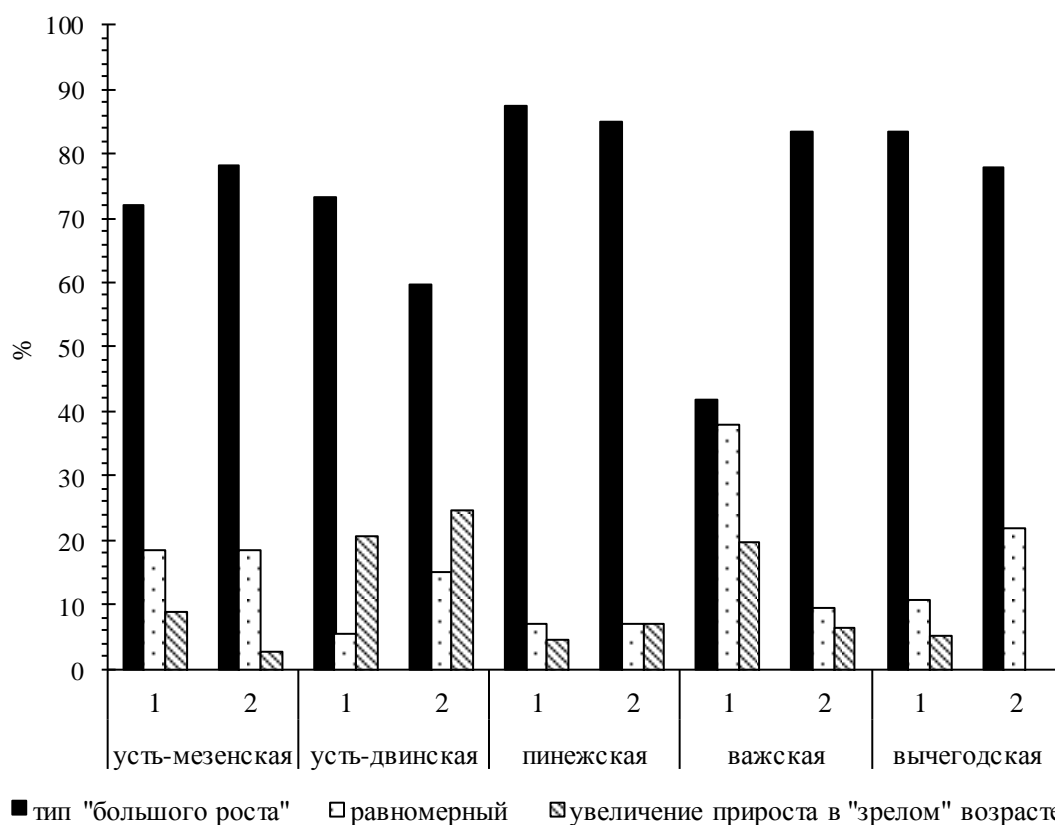


Рисунок 5.10. Динамика индекса прироста форм с разным типом апофиза семенных чешуй шишек в вычегодской ценопопуляции сосны (150 – 160 лет)

Проведен анализ по выявлению типов роста в динамике радиального прироста у выделенных форм разных ценопопуляций, выделено три типа кривых: 1) кривая с более высокими значениями радиального прироста в молодом возрасте с дальнейшим понижением его величины с возрастом; 2) равномерная кривая, когда величина прироста изменяется во времени, но незначительно; 3) сдвинутая возрастная кривая радиального прироста (кривая увеличения прироста в «зрелом» возрасте), когда радиальный прирост максимален в более старшем возрасте.

Визуальный анализ показал, что большинство деревьев сосны по форме апофиза разных ценопопуляций характеризуются кривой максимального прироста в молодом возрасте («большого роста»). У форм с «выпуклым» и «плоским» типом апофиза в разных ценопопуляциях данная кривая представлена 74 % деревьев, кривая равномерного роста и кривая максимального прироста в более старшем возрасте представлены в близком соотношении (рисунок 5.11).



1 – «выпуклая», 2 – «плоская» форма апофиза

Рисунок 5.11. Частота встречаемости деревьев с различными типами кривых роста в разных ценопопуляциях сосны

Некоторыми авторами (Барзут, 1985; Феклистов, 1978; Шиятов, 1967) отмечается, что хвойные виды Европейского Севера (северная тайга) не имеют четко выраженную кривую «большого роста» в многолетних рядах радиального роста.

При изучении динамики роста форм сосны по типу апофиза показало, что большинство деревьев подчиняется закономерностям уменьшения прироста с возрастом (кривая «большого роста») и снижения размаха погодичных колебаний прироста древесины.

Проведен корреляционный анализ по установлению связи между радиальным приростом и морфоструктурными показателями (таблица 5.2). Установлены заметные положительные корреляции радиального прироста с высотой у формы с «плоским» типом усть-мезенской и с «выпуклым» типом усть-двинской ценопопуляций и заметная – высокая корреляция в важской и вычегодской для выделенных форм. Положительная заметная и высокая

корреляция установлена между радиальным приростом и диаметров ствола (усть-мезенская и важская ценопопуляции). Связь между радиальным приростом и высотой поднятия живой ветви, протяженностью, диаметром кроны установлена в важской и вычегодской ценопопуляциях (заметная и высокая связи). В важской и вычегодской ценопопуляциях корреляция сильнее, так как условия для роста деревьев более благоприятные.

Таблица 5.2. Коэффициент корреляции ( $r$ ) радиального прироста с морфоструктурными показателями ствола и кроны деревьев сосны с разным типом апофиза

Форма апофиза	H, м	d, см	Hж, м	Lк, м	Dк, м
усть-мезенская ценопопуляция					
«Выпуклая»	0,29	0,45**	-0,12	0,51***	0,01
«Плоская»	0,56***	0,26	-0,37	0,70***	-0,12
усть-двинская ценопопуляция					
«Выпуклая»	0,53***	0,09	-0,15	0,65***	0,22
«Плоская»	0,31*	0,22	-0,08	0,42***	0,22
пинежская ценопопуляция					
«Выпуклая»	0,30*	0,40**	-0,01	0,31*	-0,04
«Плоская»	0,29	0,25	0,2	0,11	-0,22
важская ценопопуляция					
«Выпуклая»	0,76***	0,75***	0,45***	0,64***	0,56***
«Плоская»	0,78***	0,81***	0,56***	0,52***	0,46***
вычегодская ценопопуляция					
«Выпуклая»	0,49***	0,39**	0,31*	0,36*	0,52***
«Плоская»	0,67***	0,60***	0,31	0,62***	0,49***

Примечание. H – высота, d – диаметр дерева; Hж – высота до первой живой ветви; Lк – протяженность, Dк – диаметр кроны; \*  $p < 0,05$ ; \*\*  $p < 0,01$ ; \*\*\*  $p < 0,001$ .

## 5.2 Особенности камбиального роста у форм с разным цветом микростробилов

В усть-двинской ценопопуляции среднее значение годовичного прироста у краснопыльниковой сосны ниже, чем у формы с желтым цветом микростробилов ( $t$ -критерий,  $p < 0,05$ ) (таблица 5.3). В пределах кольцевой хронологии индивидуального дерева коэффициенты вариации временной изменчивости радиального прироста у форм по цвету микростробилов близки и характеризуются очень высоким уровнем.

Таблица 5.3. Изменчивость радиального прироста у форм по цвету мужских стробилов (150 – 170 лет)

Цвет микростробилов	Абсолютная величина радиального прироста, мм			Индекс радиального прироста ( $I$ ), %			$EPS$ радиальный прирост
	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	min – max	$C_v$ , %	$\bar{x}$	min – max	$C_v$ , %	
Желтопыльниковая	0,50±0,04	0,16 – 1,13	49	103	56 – 357	24	0,92
Краснопыльниковая	0,38±0,03	0,14 – 0,86	47	102	71 – 167	11	0,93

*Expressed population signal (EPS)* у форм сосны с разным цветом микростробилов  $> 0,85$ , что указывает на достаточную представительность хронологий.

Хронологическая динамика средних значений радиального прироста показала, что в возрасте 40 – 60 лет доминирует краснопыльниковая сосна, а более старшем возрасте (60 – 80 лет) показатели у выделенных форм выравниваются. В возрасте 80 и более лет форма с желтым цветом микростробилов опережает по росту краснопыльниковую (рисунок 5.12). У форм с разным цветом пыльников отмечается синхронность в росте в период 1980 – 2008 гг. (возраст деревьев с желтым цветом – 110 – 135 лет; возраст деревьев с красным цветом – 125 – 155 лет). Во временных рядах установлено, что желтопыльниковая сосна к возрасту спелости формируют более широкие годовичные кольца. Похожие исследования проведены для форм по ширине кроне и установлены различия в древесно-кольцевых рядах у узко- и ширококронной сосны (Щекалев, Тарханов, 2006, 2007). Длинноволновые колебания радиального

прироста, связанные с изменением экологических условий (Ваганов, Терсков, 1977) правоверны для выборок желтопыльниковой и краснопыльниковой сосны.

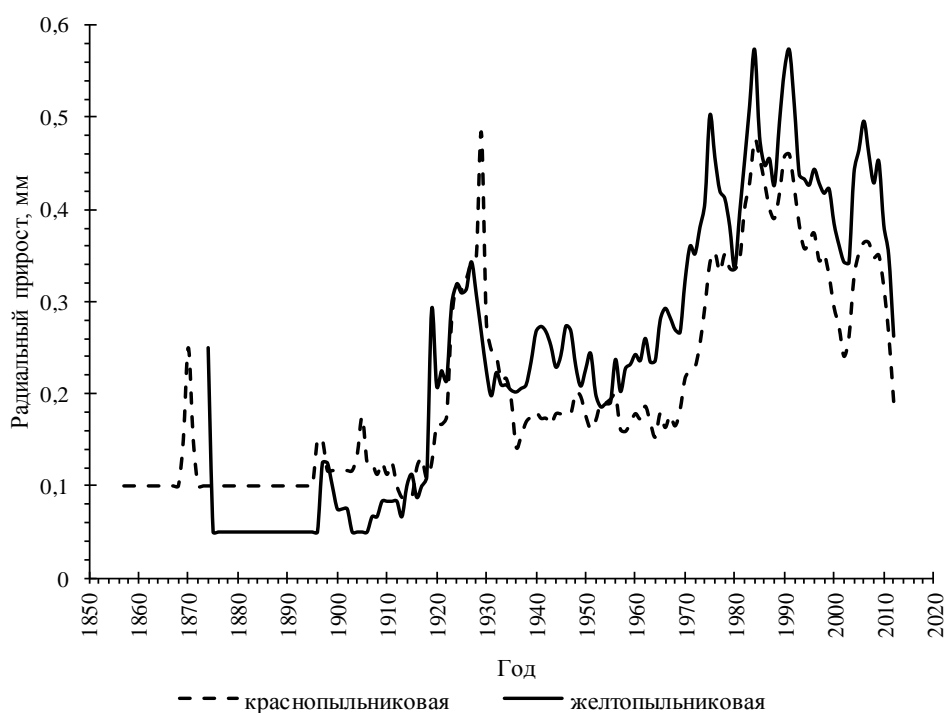


Рисунок 5.12. Хронологическая динамика радиального прироста у форм с разным цветом микростробилов в усть-двинской ценопопуляции сосны (150 – 170 лет)

Радиальный прирост у форм с разным цветом микростробилов определяется полиномиальной кривой шестого порядка ( $R^2 = 0,73 - 0,87$ ), что указывает на общность в колебаниях роста (приложение 4).

Построены модели роста у форм сосны по цвету микростробилов в усть-двинской ценопопуляции (приложение 5, рисунок 2). Установлено, что диаметр ствола (без коры) у краснопыльниковой сосны ниже, чем у желтопыльниковой.

Средние значения относительных значений прироста у форм с разным цветом микростробилов близки (таблица 5.3). Форма с желтым цветом имеет более низкое минимальное значение (56 %), но значительно превосходит сосну с красным цветом по максимальному значению (357 %). Установлены низкие и повышенные уровни изменчивость по индексу приросту. В древесно-кольцевых рядах индексов прироста у желтопыльниковой и краснопыльниковой форм

отмечается высокая амплитуда и синхронность колебаний. Максимальные значения индекса радиального прироста у форм с разным цветом микростробилов наблюдается в возрасте до 40 лет. Можно предположить, что на ранних стадиях онтогенеза деревьям свойственна более высокая чувствительность на условия окружающей среды, влияющие на камбиальный рост (рисунок 5.13).

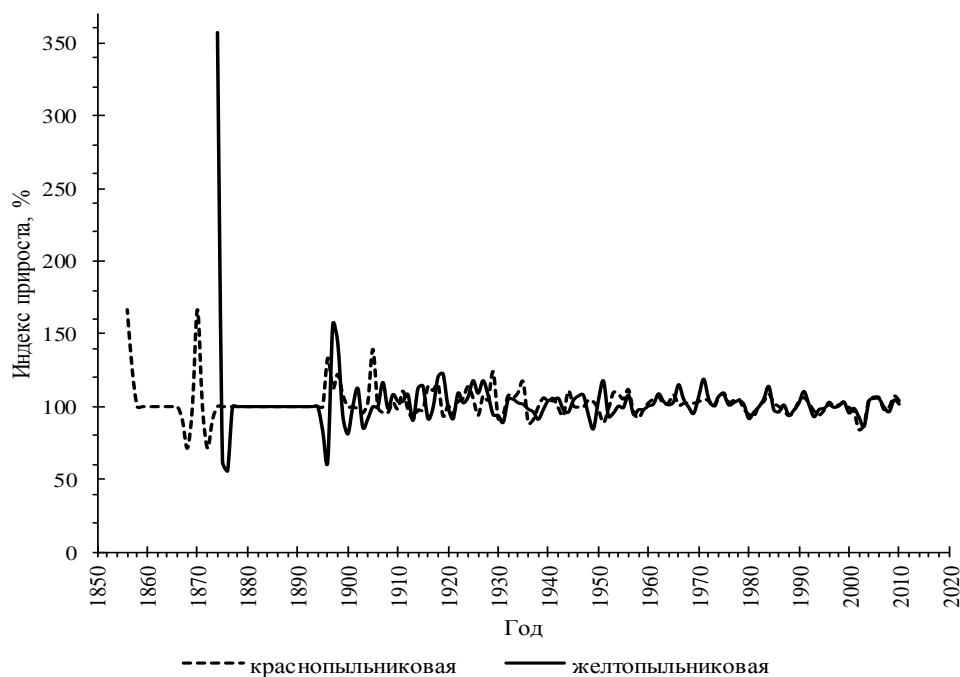


Рисунок 5.13. Динамика индекса прироста форм с разным цветом микростробилов в усть-двинской ценопопуляции сосны (150 – 170 лет)

При визуальном анализе установлено, что формы по цвету микростробилов не имеют выраженную кривую снижения прироста с возрастом. У деревьев желтопыльниковой и краснопыльниковой сосны динамика роста характеризуется кривыми с увеличением радиального прироста с возрастом. Для меньшего числа деревьев установлена равномерность в росте и снижением величины прироста в «зрелом» возрасте. У сосны с красным цветом микростробилов преобладают деревья с кривой увеличения прироста с возрастом (40 %), другие кривые представлены в меньшем количестве (28 – 32 %) (рисунок 5.14). У сосны с желтым цветом микростробилов количество деревьев с кривой увеличения прироста в «зрелом» возрасте большинство (52 %), другие кривые представлены примерно у одинакового числа деревьев (24 – 25 %). Ранее установлено, что

прирост увеличивается с возрастом и у форм с широкой и узкой кроной (Щекалев, Тарханов, 2007).

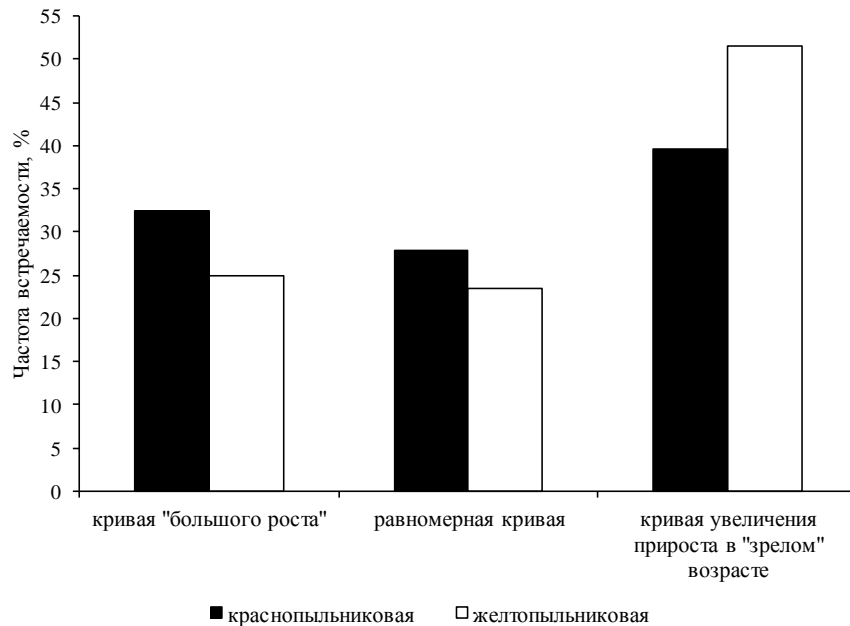


Рисунок 5.14. Распределение деревьев по типам роста у форм с разным цветом микростробилов в усть-двинской ценопопуляции сосны

Проведен корреляционный анализ по выявлению связей между радиальным приростом и морфоструктурными параметрами (высота и диаметр ствола, протяженность и диаметр кроны). Значимые связи между этими показателями отсутствуют ( $r < 0,01$ ).

### 5.3 Особенности камбиального роста сосны с разным половым типом

В усть-двинской ценопопуляции для сосны с разным половым типом установлены сходные статистические характеристики вариационных рядов, абсолютной величины и индекса прироста (таблица 5.4). В пределах древесно-кольцевой хронологии дерева коэффициенты вариации абсолютной величины годового прироста у сосны с разным половым типом существенно не различаются (очень высокий уровень изменчивости). Оценка надежности хронологий по половым типам показала высокие значения ( $EPS \geq 0,85$ ) по этому

показателю, хронологии следует считать достаточно представительными (Briffa, Jones, 1990).

Таблица 5.4. Изменчивость радиального прироста у сосны с разной сексуализацией (140 – 150 лет)

Тип сексуализации	Абсолютная величина радиального прироста, мм			Индекс радиального прироста ( <i>I</i> ), %			<i>EPS</i> радиальный прирост
	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	min – max	$C_v$ , %	$\bar{x}$	min – max	$C_v$ , %	
Женский	0,32±0,02	0,10 – 0,72	49	102	83 – 167	11	0,90
Смешанный	0,37±0,03	0,13 – 0,84	46	102	81 – 167	11	0,87

Между деревьями индивидуальная изменчивость прироста соответствует высокому у женского полового типа ( $C_v = 38\%$ ) и очень высокому уровню – смешанного ( $C_v = 44\%$ ). Установлены близкие коэффициенты вариации радиального прироста в пределах одного дерева и между деревьями у форм сосны с разной сексуализацией. Это подтверждается ранее полученными результатами о сходстве эндогенной и индивидуальной изменчивости других морфоструктурных показателей сосны (Тарханов, Бирюков, 2014).

В пределах одного дерева изменчивость индекса прироста соответствует очень низкому уровню и имеет одинаковые значения у форм с разным половым типом (таблица 5.4). Между деревьями изменчивость индекса прироста у женского полового типа ( $C_v = 43\%$ , очень высокий уровень) меньше по сравнению со смешанным типом ( $C_v = 51\%$ , очень высокий уровень).

Наблюдается существенно достоверное доминирование по росту сосны со смешанной сексуализацией в отдельные временные периоды (рисунок 5.15). У деревьев с разными половыми типами отмечаются два периода роста с двумя пиками: 1 – 1915 – 1937 гг. (40 – 60 лет – женский; 20 – 45 лет – смешанный половой тип); 2 – 1970 – 2002 гг. (90 – 125 лет – женский; 75 – 110 лет – смешанный половой тип). В возрасте 30 – 40 лет отмечается существенное преимущество по величине радиального прироста у деревьев смешанного полового типа, что может быть связано с наследственными свойствами. Во временной динамике индекса радиального прироста у деревьев разного полового

типа наблюдается довольно синхронное распределение (рисунок 5.16). Полученные сглаженные ряды прироста (кривые индексов прироста по формам) указывают на влияние погодных условий, а длинноволновые трендовые колебания – с изменением экологических условий (Ваганов, Терсков, 1977). При визуальном анализе установлено, что в молодом возрасте (до 20 лет) величина радиального прироста у деревьев разных половых типов незначительна (рисунок 5.15). Это может быть связано с их приспособительными реакциями к существующим экологическим условиям. В возрасте 20 – 50 лет наблюдается увеличение роста во временных рядах, что может быть проявлением свойства наследования. Следующие 40 лет рост деревьев стабилизируется у разных половых типов, но прирост сосны женского и смешанного типа ниже, по сравнению с предыдущим периодом. В 100 – 120-летнем возрасте наблюдается максимальные значения радиального прироста, далее по мере старения происходит уменьшение роста независимо от типа сексуализации сосны.

На общность в колебаниях прироста у разных половых типов указывают регрессионные уравнения с довольно высокой достоверностью ( $R^2 = 0,75 - 0,82$ ) (приложение 4).

Построены модели роста по диаметру ствола для сосны разного полового типа в усть-двинской ценопопуляции (приложение 5, рисунок 3). Установлено, что диаметр ствола (без коры) сосны женского полового типа ниже, чем у деревьев со смешанным.

В динамике прироста у 41 % деревьев с женской сексуализацией установлена равномерная кривая роста, в меньшем количестве представлены другие типы кривых (25 – 34 %). Сосна со смешанной сексуализацией отличается по типу роста и 47 % деревьев свойственна кривая увеличения прироста в в «зрелом» возрасте, у 32 % представлена равномерная кривая и 21 % – кривая «большого роста».

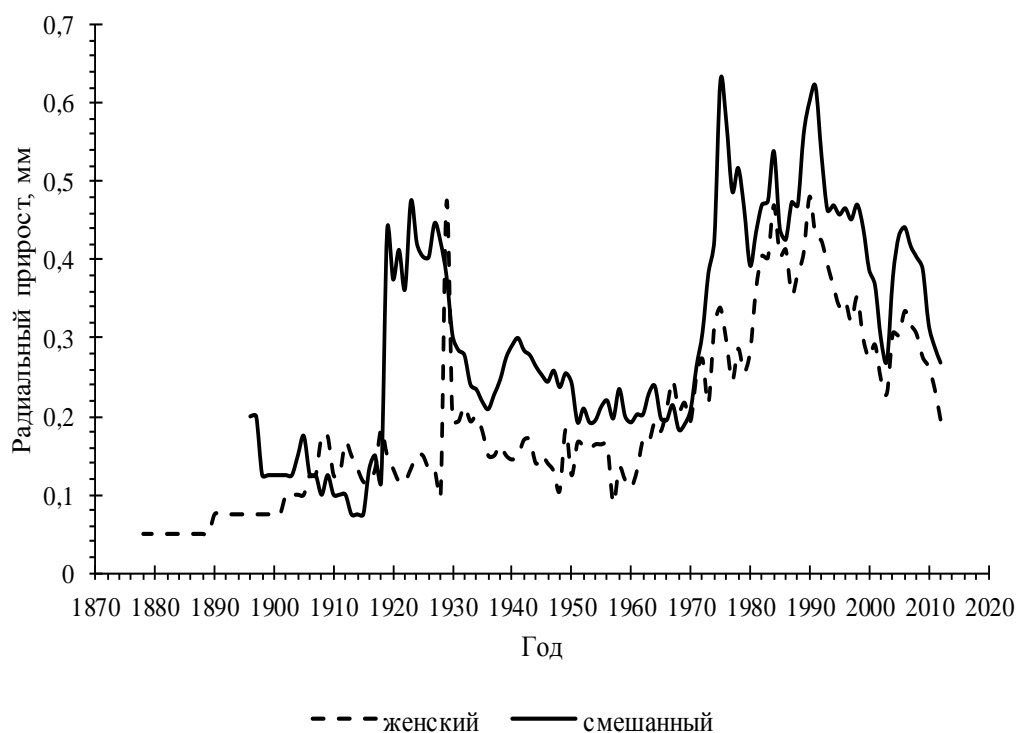


Рисунок 5.15. Хронологическая динамика радиального прироста у форм с разным половым типом в усть-двинской ценопопуляции сосны (140 – 150 лет)

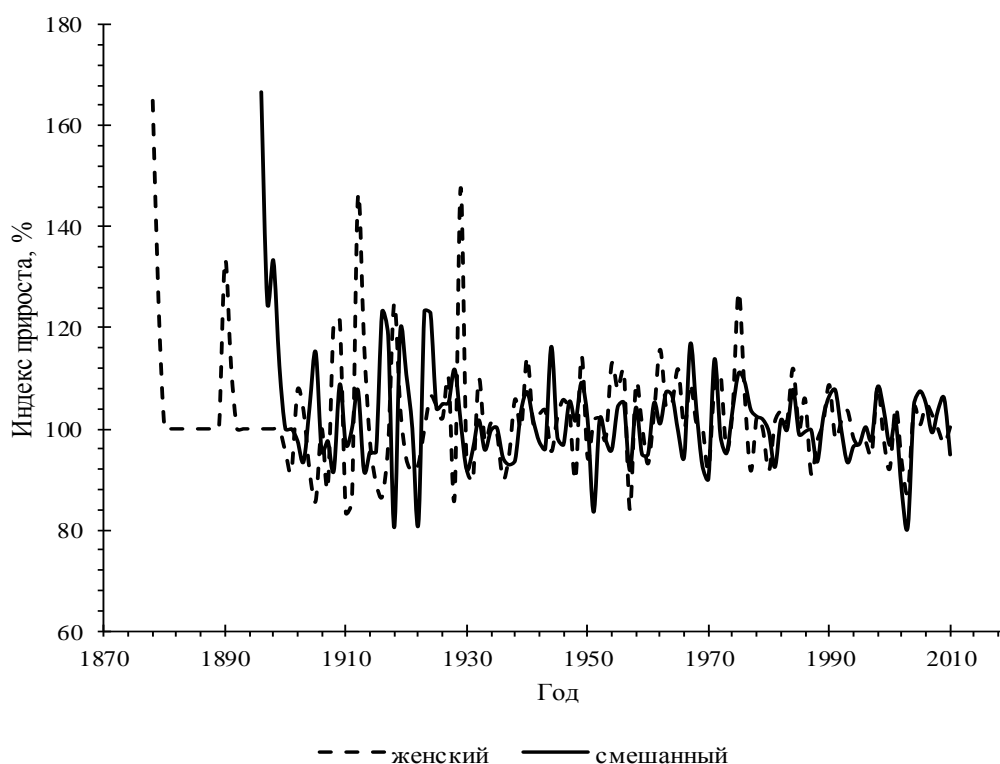


Рисунок 5.16. Динамика индекса прироста форм с разным половым типом в усть-двинской ценопопуляции сосны (140 – 150 лет)

Корреляций между радиальным приростом и морфоструктурными показателями у разных половых типов не установлено (смешанный:  $r = -0,11 - -0,28$ ; женский:  $r = -0,01 - -0,3$ ).

#### 5.4 Особенности камбиального роста «обычной» и «болотной» форм

В усть-двинской ценопопуляции по средней величине радиального прироста «болотная» форма имеет меньшие значения (в 2,6 раза), чем «обычная» сосна (таблица 5.5). Для сравнительного анализа выявлено, что в вычегодской ценопопуляции в условиях избыточного увлажнения почв «болотная» форма уступает по средним значениям радиального прироста «обычной» сосне в 1,9 раз (таблица 5.5). Разница между формами не такая сильная, но тенденция меньшего роста у «болотной» сосны сохраняется при смене географического района. Установлена достоверная разница между «обычной» и «болотной» формой ( $t > t_{0,001}$ ). Установлено, что «обычная» сосна усть-двинской ценопопуляции уступает по величине радиального прироста «обычной» сосне вычегодской популяции. Такая же закономерность установлена и для «болотной» формы в разных ценопопуляциях.

Критерий оценки надежности хронологий «обычной» и «болотной» сосны имеет высокие значения в усть-двинской и вычегодской ценопопуляциях.

Установлены заметные положительные корреляции радиального прироста с высотой и диаметром ствола и протяженностью кроны, а умеренная – с диаметром кроны у «обычной» формы в усть-двинской ценопопуляции (таблица 5.6). У «болотной» сосны корреляции этих параметров выражены гораздо слабее. По-видимому, в онтогенезе деревьев «болотной» формы это вызвано «выпадением» радиального прироста (годового слоя) в отдельные годы в связи с воздействием различных абиотических (обмерзания, ожоги и др.) и биотических (повреждения насекомыми, болезни и др.) факторов. Вследствие этого происходит смена или полная потеря осевого побега («лидера»), что приводит к

искривлениям, многовершинности, многоствольности и развитию уродливости кроны.

Таблица 5.5. Изменчивость радиального прироста «обычной» и «болотной» форм в разных ценопопуляциях сосны (150 – 160 лет)

Показатели		«Обычная»	«Болотная»
усть-двинская ценопопуляция ( $n = 110$ )			
Абсолютная величина радиального прироста, мм	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	0,23±0,01	0,09±0,01
	min – max	0,07 – 0,63	0,03 – 0,26
	$C_v, \%$	49	51
Индекс радиального прироста ( $I$ ), %	$\bar{x}$	102	102
	min – max	71 – 200	85 – 167
	$C_v, \%$	13	10
<i>EPS</i>	радиальный прирост	0,97	0,91
вычегодская ценопопуляция ( $n = 30$ )			
Абсолютная величина радиального прироста, мм	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	0,37±0,01	0,19±0,01
	min – max	0,28 – 0,59	0,10 – 0,33
	$C_v, \%$	22	36
Индекс радиального прироста ( $I$ ), %	$\bar{x}$	101	101
	min – max	73 – 143	83 – 167
	$C_v, \%$	10	10
<i>EPS</i>	радиальный прирост	0,92	0,61

Соответственно, диаметр ствола у таких деревьев меньше по сравнению с их «обычной» формой. В вычегодской ценопопуляции установлены умеренные положительные связи между радиальным приростом и высотой у «обычной» и «болотной» форм сосны. Заметная положительная корреляция установлена между приростом и диаметров ствола у «болотной» сосны. Умеренные связи у «обычной» сосны установлены между радиальным приростом и протяженностью, диаметров кроны (таблица 5.6).

Таблица 5.6. Коэффициент корреляции ( $r$ ) радиального прироста с морфоструктурными показателями ствола и кроны у «обычной» и «болотной» форм в разных ценопопуляциях сосны

Форма	H, м	d, см	Нж, м	Лк, м	Дк, м
усть-двинская ценопопуляция					
«Обычная»	0,63***	0,45***	0,15	0,63***	0,32***
«Болотная»	0,22*	0,24**	-0,23	0,35***	0,15
вычегодская ценопопуляция					
«Обычная»	0,46**	0,11	0,09	0,43*	0,35
«Болотная»	0,40*	0,58**	0,37*	0,24	0,28

Примечание. H – высота, d – диаметр дерева; Нж – высота до первой живой ветви; Лк – протяженность, Дк – диаметр кроны; \*  $p < 0,05$ ; \*\*  $p < 0,01$ ; \*\*\*  $p < 0,001$ .

Во временных рядах наблюдаются низкие средние значения радиального прироста у «болотной» формы как в усть-двинской, так и вычегодской ценопопуляциях (рисунок 5.17, 5.18). В усть-двинской ценопопуляции у «обычной» сосны отмечается во временном ряду три явных периода роста в возрасте 20 – 40 лет, 50 – 80 лет, 90 – 130 лет.

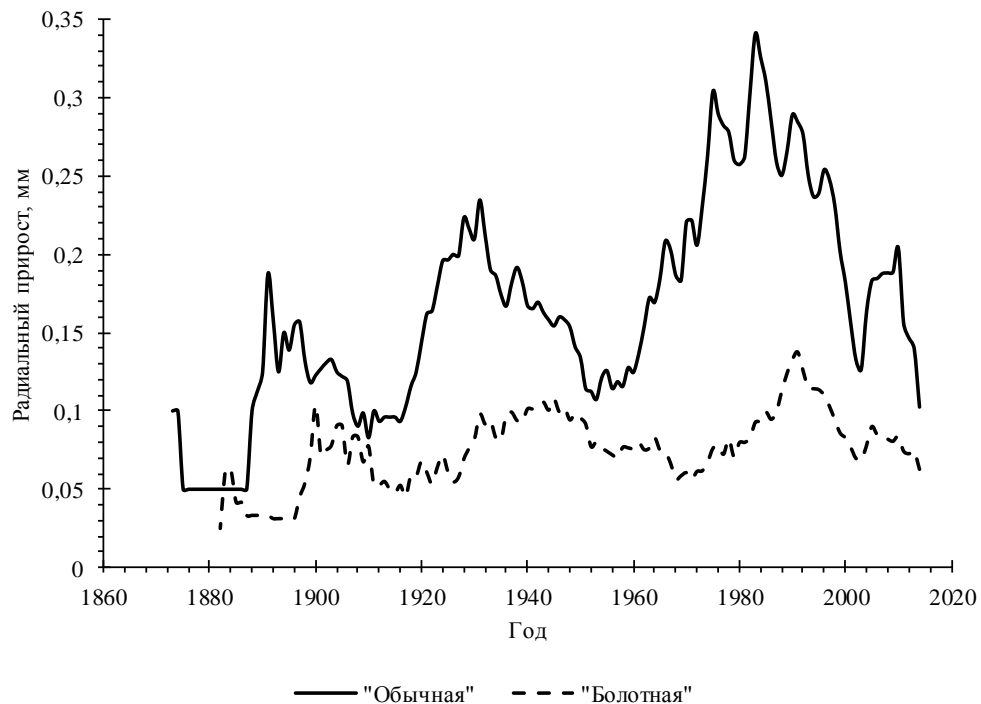


Рисунок 5.17. Хронологическая динамика радиального прироста у разных форм в усть-двинской ценопопуляции сосны (150 – 160 лет)

В данные периоды присутствуют пики максимального и минимального прироста. У «болотной» сосны отмечаются временные отрезки повышения или понижения значений радиального прироста, но без резких скачков. В возрасте 130 – 140 лет у обеих форм сосны наблюдается снижением радиального прироста с возрастом (рисунок 5.17). В усть-двинская ценопопуляции за весь временной период «болотная» форма имеет равномерный характер роста, что является проявление наследственных свойств, когда форма образует группу деревьев по морфологическим особенностям медленного роста, обеспечивающие выживаемость в стрессовых условиях.

В более южной вычегодской ценопопуляции отмечаются более резкие колебания радиального прироста у «обычной» сосны и более равномерный рост у «болотной» формы (рисунок 5.18).

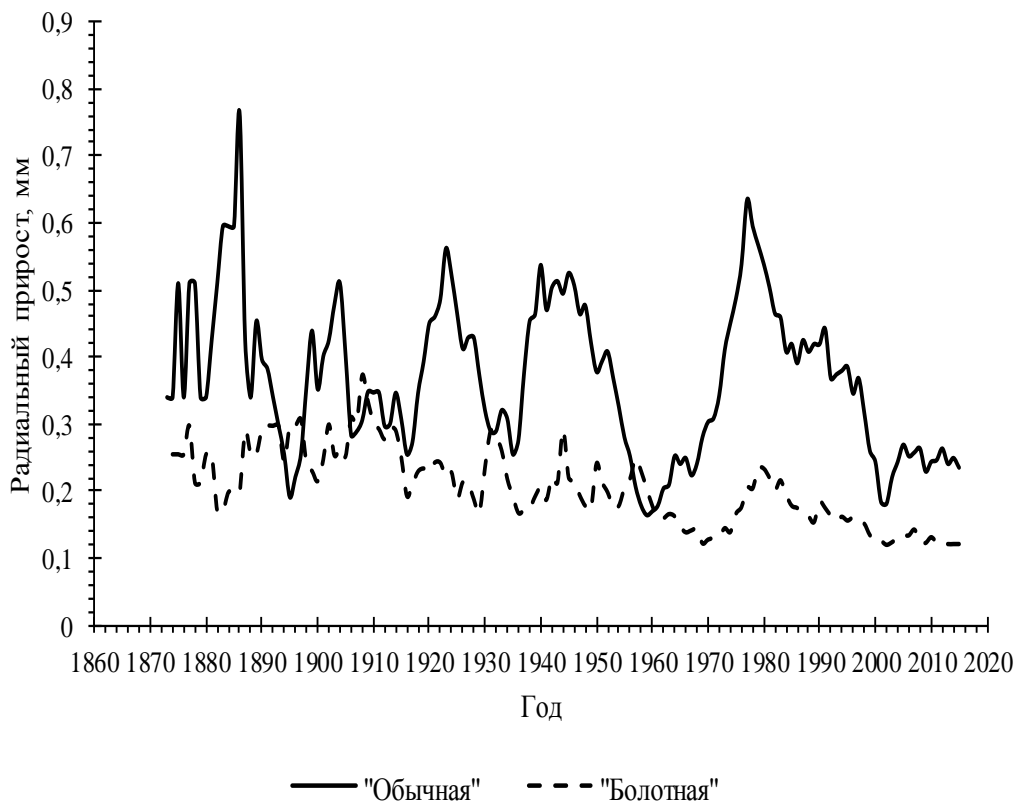


Рисунок 5.18. Хронологическая динамика радиального прироста у разных форм в вычегодской ценопопуляции сосны (150 – 160 лет)

У «обычной» формы наблюдаются периоды резкого повышения и понижения величины радиального прироста в возрасте 50 – 60 лет, 70 – 90 лет, 100 – 130 лет. В молодом возрасте у «обычной» сосны отмечается максимальное значение

прироста, для «болотной» сосны максимум отмечается в 40-летнем возрасте. В возрасте 100 – 110 лет у «обычной» и «болотной» форм наблюдается снижение величины радиального прироста.

Колебания прироста «обычной» и «болотной» форм определяются регрессионными уравнениями с высокой достоверностью в усть-двинской ценопопуляции сосны ( $R^2 = 0,51 - 0,69$ ) (приложение 4).

По моделям роста по диаметру установлено, что диаметр ствола (без коры) у «болотной» сосны ниже, чем «обычной» формы в усть-двинской и вычегодской ценопопуляциях (приложение 5, рисунок 4).

У «обычной» сосны проявляется больший размах колебаний относительной величины прироста по сравнению с «болотной» в разных ценопопуляциях (рисунок 5.19, 5.20). Установлены одинаковые средние значения индексов прироста и невысокие коэффициенты изменчивости по этому показателю у форм по габитусу кроны (таблица 5.5). Это указывает на сходство в реакциях на экологические условия у выделенных форм, но более высокая амплитуда колебаний индекса прироста «обычной» сосны говорит о проявлении большей экологической пластичности.

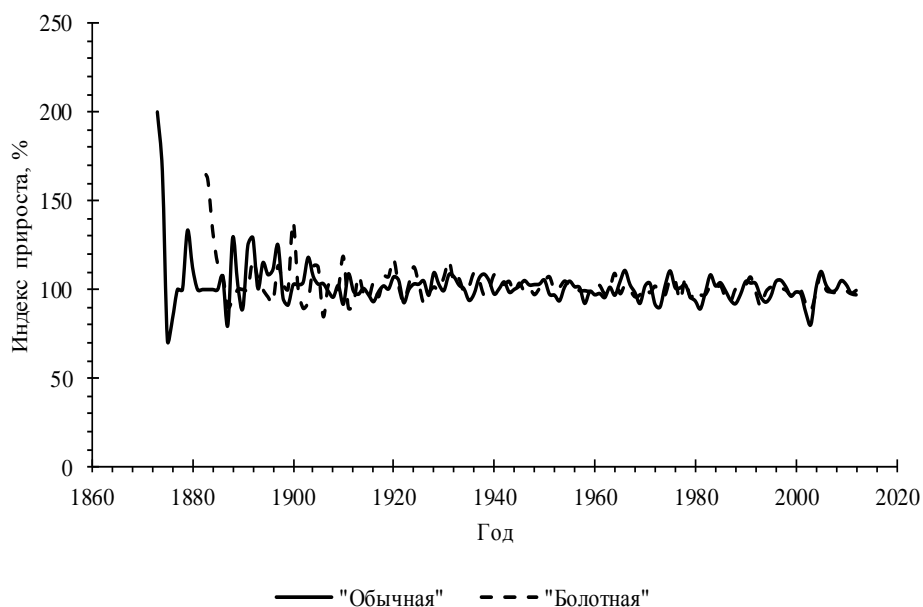


Рисунок 5.19. Динамика индекса прироста у разных форм в усть-двинской ценопопуляции сосны (150 – 160 лет)

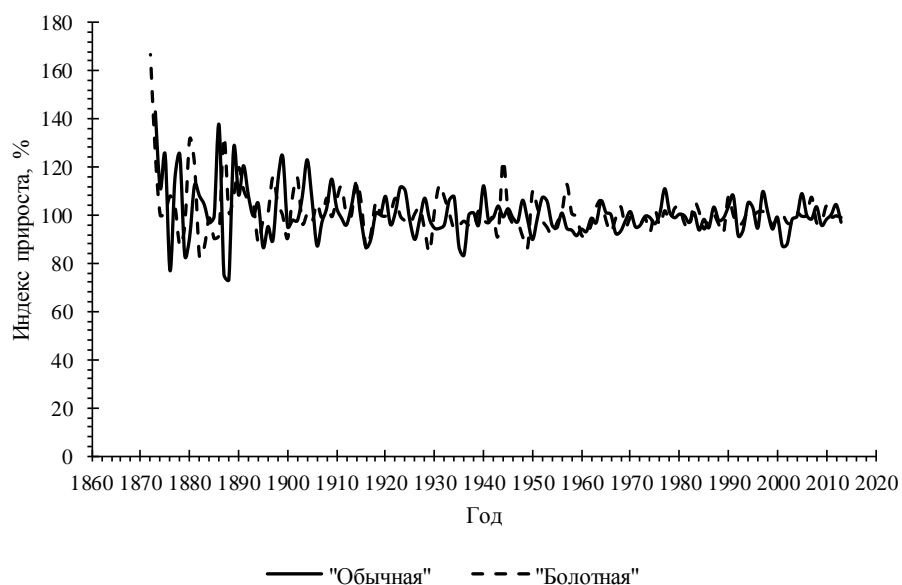
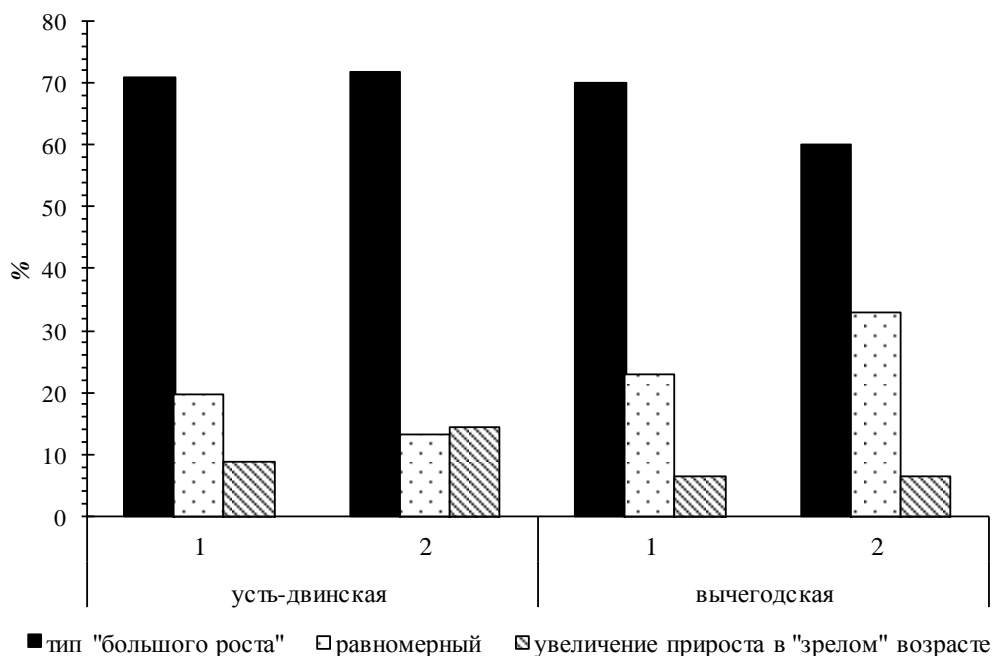


Рисунок 5.20. Динамика индекса прироста у разных форм в вычегодской ценопопуляции сосны (150 – 160 лет)

Анализ по оценке роста по каждому дереву, показал, что для «обычной» и «болотной» форм в усть-двинской (71 и 72 % соответственно) и вычегодской (70 и 60 % соответственно) ценопопуляциях характерны кривые «большого роста» (рисунок 5.21).



1 – «обычная»; 2 – «болотная»

Рисунок 5.21. Частота встречаемости типов кривых роста «обычной» и «болотной» форм в разных ценопопуляциях сосны

В меньшем соотношении представлены равномерная кривая (усть-двинская: «обычная» – 20 %, «болотная» – 14 %; вычегодская: «обычная» – 23 %, «болотная» – 33 %) и кривая увеличения прироста в более старшем возрасте (усть-двинская: «обычная» – 9 %, «болотная» – 15 %; вычегодская: «обычная» – 7 %, «болотная» – 7 %).

Во временных рядах у «обычной» и «болотной» форм сосны прослеживается увеличение величины радиального прироста с улучшением условий (рисунок 5.22).

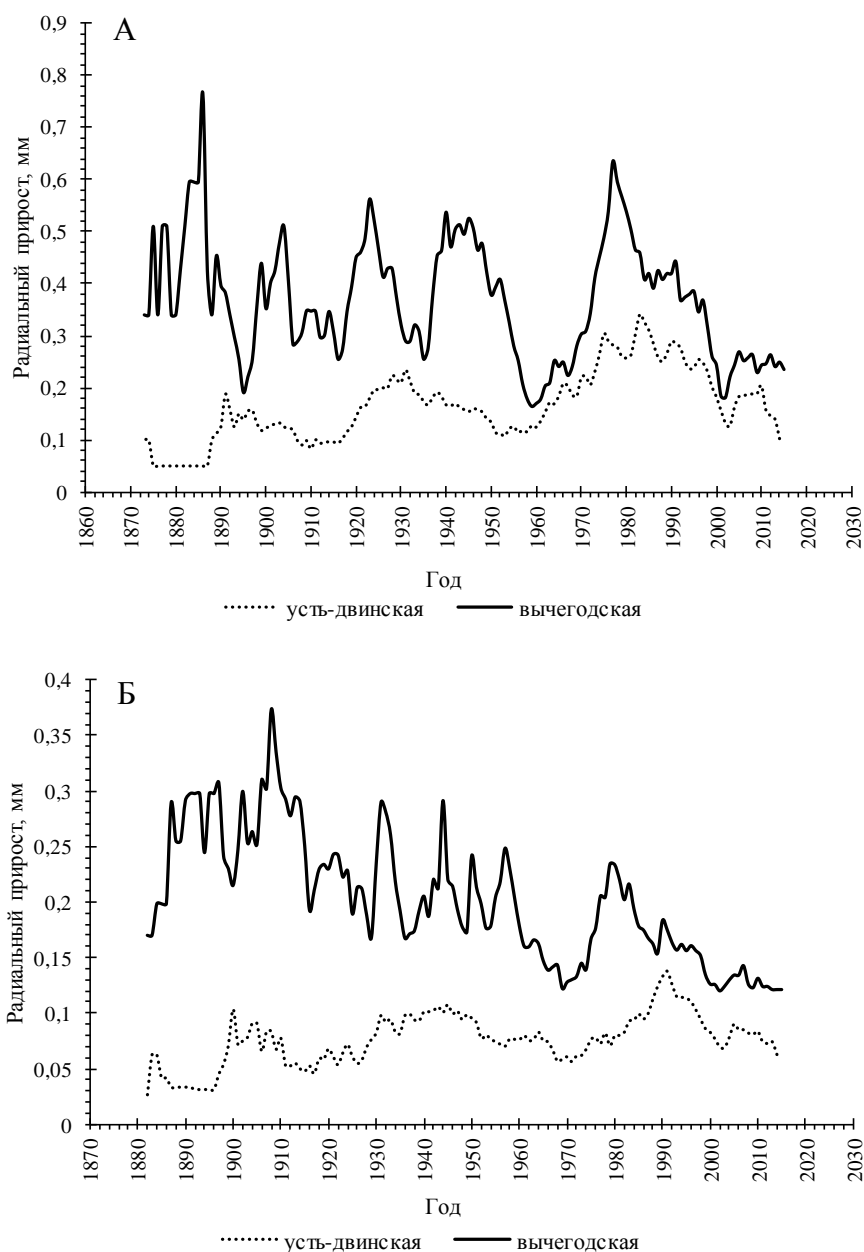


Рисунок 5.22. Временные ряды радиального прироста «обычной» (А) и «болотной» (Б) форм в разных ценопопуляциях сосны

Величина радиального прироста имеет меньшие значения радиального прироста в усть-двинской ценопопуляции по сравнению с деревьями вычегодской ценопопуляции. Установлены достоверные различия по средним значениям на всем временном промежутке по критерию Стьюдента на 1-ом % уровне значимости.

Таким образом, сосна с «выпуклой» формой апофиза превосходит форму с «плоской» по годовичному радиальному приросту в 1,3 – 2 раза в разных ценопопуляциях сосны. В древесно-кольцевых рядах в отдельные временные периоды сосна с «выпуклой» формой преобладает над «плоской», но для выделенных форм установлен общий характер роста, когда величина прироста уменьшается с возрастом (72 – 77 % деревьев). Установлены большие значения по годовичному приросту у формы с желтым цветом мужских стробилов по сравнению с красным. В характере роста у форм по цвету микростробилов проявляется кривая максимального прироста с увеличением возраста (40 – 52 % деревьев). Во временных рядах роста установлено доминирование сосны с красным цветом микростробилов в возрасте 40 – 60 лет. По средним значения радиального прироста не установлено достоверных различий между формами сосны по типу сексуализации, но отмечено преимущество сосны смешанного полового типа в древесно-кольцевых рядах в возрасте 30 – 40 лет и различия в типах роста. У форм по габитусу кроны установлены существенные различия по средней величине прироста между формами (в 1,9 – 2,6 раза) и отмечена разница во временных рядах в разных ценопопуляциях сосны. Изменчивость прироста по абсолютным значениям у разных форм сосны характеризуется повышенным – очень высоким уровнем ( $C_v = 22 - 55 \%$ ).

## 6. СВЯЗЬ РАДИАЛЬНОГО ПРИРОСТА РАЗНЫХ ФОРМ СОСНЫ С ФАКТОРАМИ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ

За последние десятилетия отмечается ускорение роста глобального потепления. Так, осредненная по всему Земному шару приземная температура воздуха с начало XX в. увеличилась на 0,74 °С. Сейчас средняя скорость глобального потепления составляет 0,166 °С за десятилетие (Манов, 2014). По данным Ю.П. Переведенцева и К.М. Шанталинского (2008), в приполярной зоне потепление – 2,36, в умеренных широтах – 0,81, в тропиках – 0,50 °С.

Потепление климата на территории России оказалось более значительным, чем глобальное: за последние 35 лет среднее изменение температуры приземного слоя воздуха составило (1,35±0,40) °С, средняя скорость роста температуры по России – 0,29 °С за 10 лет с максимумом зимой 0,40 °С (Изменения климата..., 2005).

Важно уделять внимание региональным особенностям климатических изменений, поскольку эти изменения могут быть разнонаправлены, а многие из характеристик продуктивности наземных биоценозов определяются именно региональными климатическими изменениями (Ваганов, Шиятов, 2005). Сочетание и взаимодействие весьма неблагоприятных условий, например, избыточное увлажнение почв, также отрицательно сказываются на приросте (Роль влаги..., 1988). Радиальный прирост деревьев является биоиндикатором, а характеристики древесных колец показывают изменения, происходящие в окружающей среде (Бабушкина и др., 2010).

### 6.1 Анализ изменения климатических параметров в районах исследований

В анализе использовались следующие ежемесячные данные по метеостанциям:

1. «Архангельск» (64° 30' с.ш., 40° 44' в.д.; высота над уровнем моря – 8 м): температура воздуха за 200 лет (1813 – 2015 гг.) (приложение 6, таблица 1);

количество осадков за 50 лет (1966 – 2015 гг.) (приложение 6, таблица 2); облачность, оцениваемая в баллах от 1 до 4 (1 – ясно, 2 – малооблачно, 3 – облачно, 4 – пасмурно) за 15 лет (2000 – 2015 гг.).

2. «Мезень» (65° 52′ с.ш., 44° 13′ в.д.; высота над уровнем моря – 14 м): температура воздуха (1961 – 2014 гг.) и количество осадков (1966 – 2014 гг.) примерно за 50 лет.
3. «Пинега» (64° 70′ с.ш., 43° 39′ в.д.; высота над уровнем моря – 23 м): температура воздуха за 15 лет (2010 – 2015 гг.).
4. «Шенкурск» (62° 10′ с.ш., 42° 90′ в.д.; высота над уровнем моря – 47 м): температура воздуха за 10 лет (2004 – 2014 гг.).
5. «Сольвычегодск» (61° 33′ с.ш., 46° 92′ в.д.; высота над уровнем моря – 52 м): температура воздуха за 10 лет (2005 – 2015 гг.).

По данным метеостанции «Архангельск» за 200 лет установлена тенденция увеличения среднегодовой температуры воздуха, которая более выражена во второй половине 20 и начале 21 века. Отмечается повышение среднегодовой температуры воздуха на 1,1 °С за последние три десятилетия. Среднее значение за весь период составляет 0,81 °С, абсолютный минимум температуры – -2,45 °С (1902 г.), абсолютный максимум – 4,25 °С (2013 г.) (рисунок 6.1). За данный период выявлены годы с максимальными и минимальными значениями температуры воздуха. Увеличение температуры приходится на 1822, 1826, 1830, 1833, 1841, 1848, 1851, 1854, 1859, 1863, 1869, 1874, 1878, 1883, 1890, 1894, 1905, 1910, 1920, 1932, 1934, 1938, 1944, 1949, 1954, 1961, 1967, 1974, 1981, 1989, 1995, 2000, 2005, 2007, 2011, 2013. Минимальная температура отмечалась в следующие годы: 1817, 1819, 1824, 1828, 1835, 1838, 1840, 1845, 1852, 1856, 1862, 1867, 1873, 1875, 1879, 1884, 1888, 1893, 1899, 1902, 1907, 1912, 1915, 1918, 1929, 1933, 1941, 1945, 1952, 1956, 1958, 1963, 1966, 1969, 1971, 1978, 1985, 1993, 1998, 2002, 2006, 2010, 2012, 2014.

Рассмотрен сезонный ход температуры воздуха за 2010 – 2015 гг. (рисунок 6.2). За этот период среднемноголетняя температура для января составила -12,9 °С, июля – 18,0 °С.

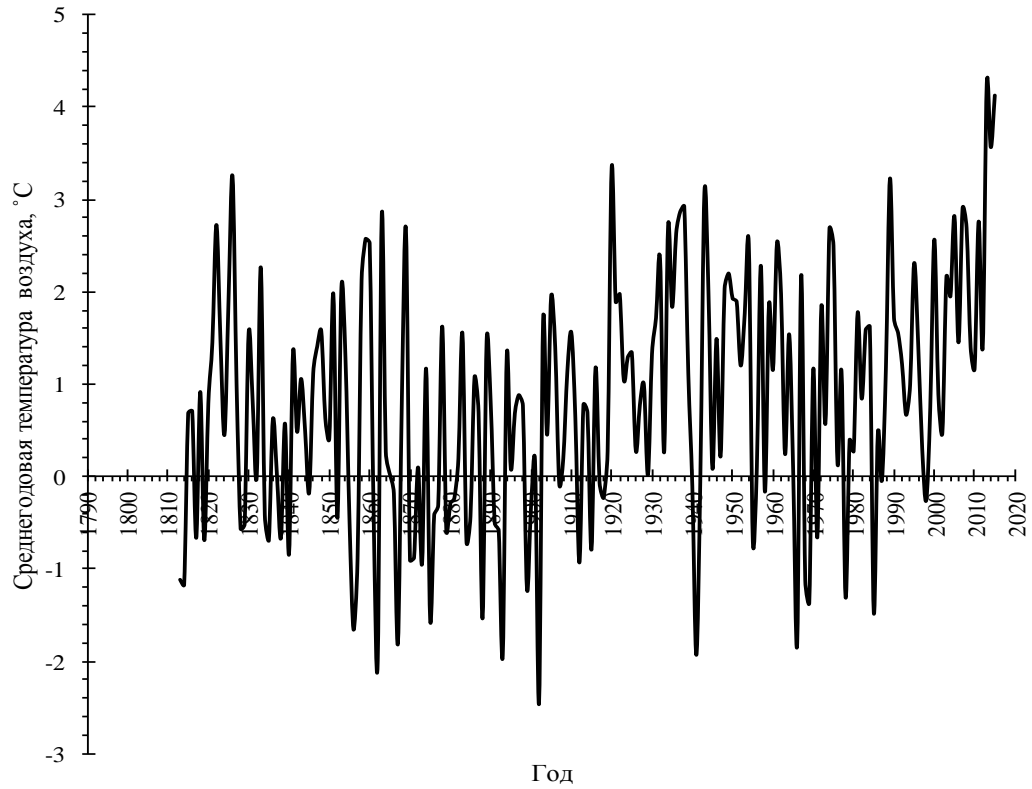


Рисунок 6.1. Изменение среднегодовых значений температуры воздуха (по данным метеостанции «Архангельск»)

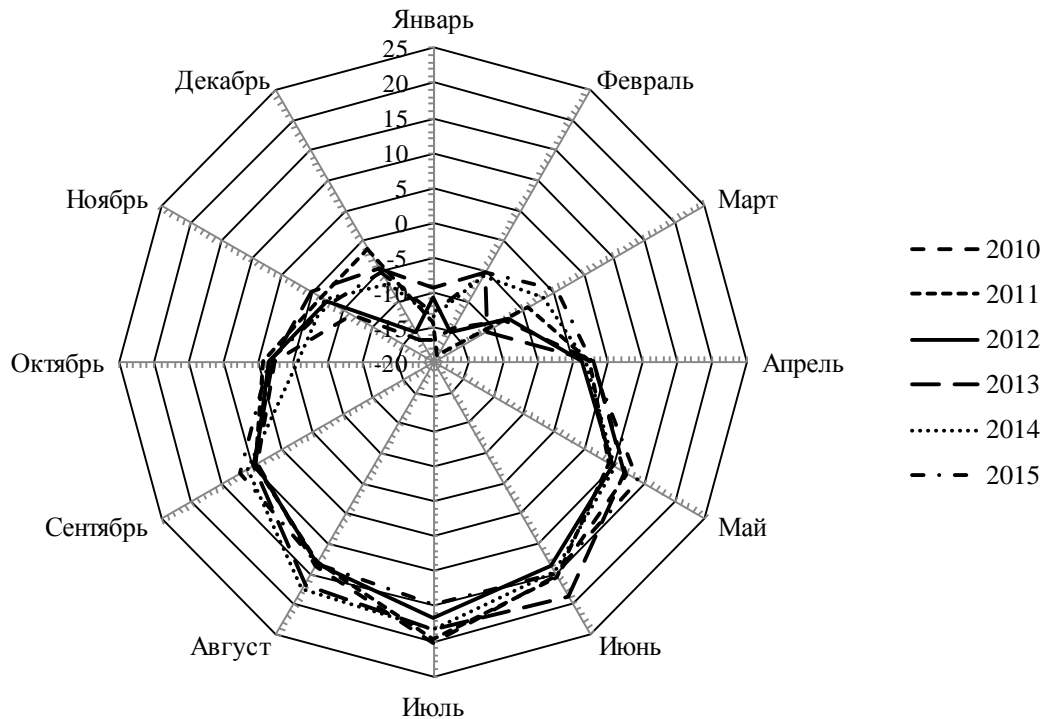


Рисунок 6.2. Сезонный ход температуры воздуха за 2010 – 2015 гг. (по данным метеостанции «Архангельск»)

Данные по количеству осадков за период 1966 – 2015 гг. показывают увеличение осадков в начале 21 века в сравнении с периодом второй половины 20 века (рисунок 6.3). Среднее значение суммы осадков за этот период составило 581 мм, минимальное – 349 мм (1980 г.), максимальное – 805 мм (1995 г.). За последние 50 лет минимум осадков отмечался в 1974, 1978, 1980, 1982, 1987, 1990, 1992, 1997, 1999, 2001, 2005, 2011, 2013 гг., а максимум – 1971, 1981, 1983, 1991, 1995, 1998, 2000, 2003, 2008, 2010, 2012 гг..

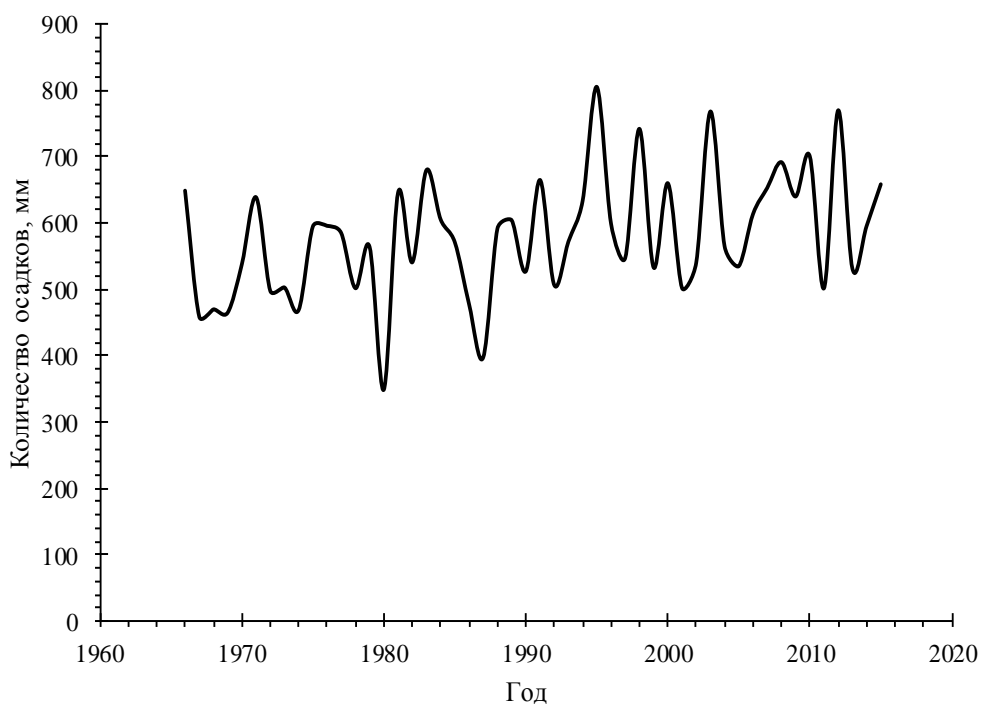


Рисунок 6.3. Сумма осадков за год (по данным метеостанции «Архангельск»)

Показатели по облачности оценивались за период 2000 – 2015 гг. и не показали достоверных различий в рассматриваемый период (рисунок 6.4), среднегодовые значения облачности изменялись в пределах 2,8 – 3,5 баллов. Анализ данных по сезонам показывает максимальную облачность в осенний период (3,4 балла) и минимальную летом (2,9 балла) (рисунок 6.5).



Рисунок 6.4. Среднегодовая облачность (по данным метеостанции «Архангельск»)

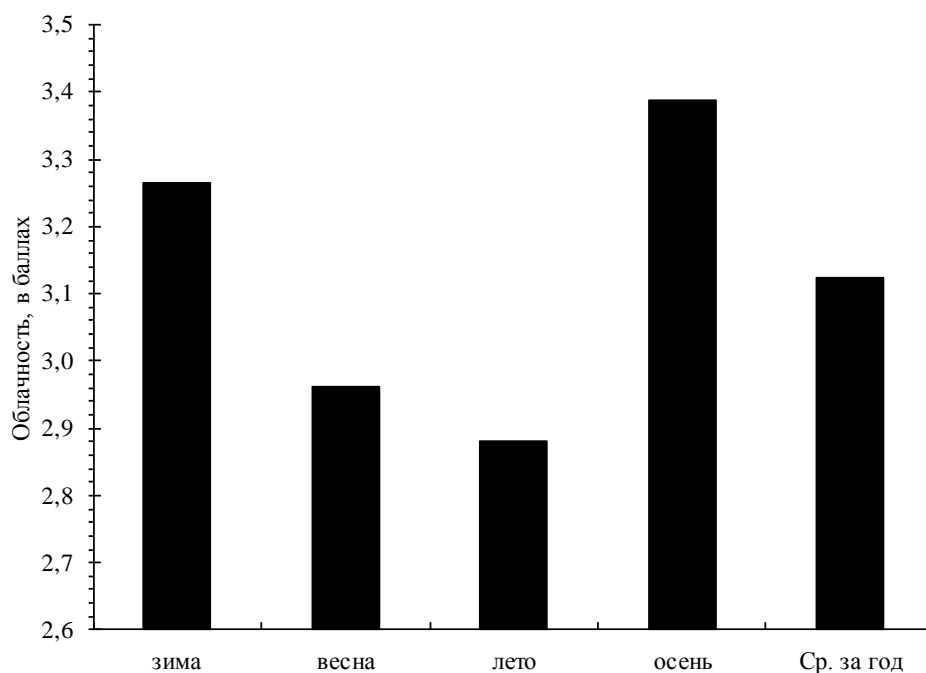


Рисунок 6.5. Среднегодовая облачность и распределение по сезонам за период 2000 – 2015 гг. (по данным метеостанции «Архангельск»)

Тенденция увеличения температуры воздуха и осадков отмечается и в более северном районе исследования (по данным метеостанции «Мезень») (рисунок 6.6,

6.8). По данным 1961 – 2014 гг. среднегодовая температура воздуха составила - 0,28 °С, абсолютный минимум температуры: -3,48 °С (1966 г.), абсолютный максимум: 2,45 °С (2013 г.). За данный период выявлены годы с максимальными и минимальными значениями температуры воздуха. Увеличение температуры приходится на 1967, 1974, 1983, 1989, 1995, 2000, 2005, 2007, 2011, 2013. Минимальная температура отмечалась в следующие годы: 1966, 1969, 1971, 1973, 1976, 1978, 1980, 1985, 1987, 1998, 2002, 2006, 2012.

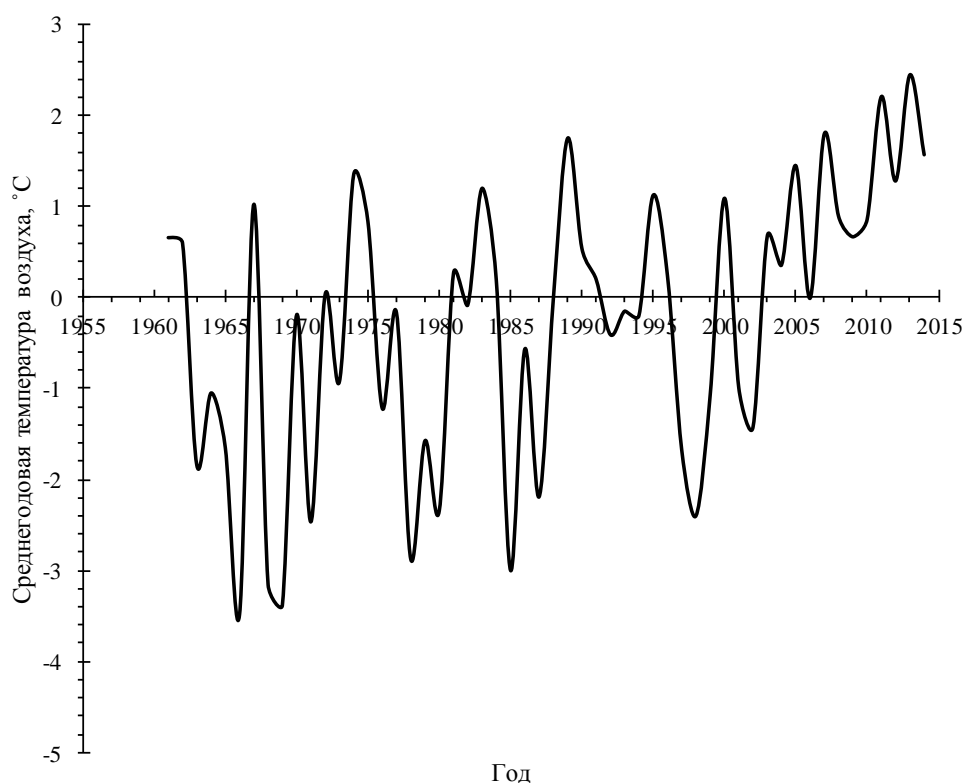


Рисунок 6.6. Изменение среднегодовых значений температуры воздуха (по данным метеостанции «Мезень»)

Среднее значение суммы осадков за длительный период составило 563 мм, минимальное – 364 мм (1969 г.), максимальное – 1207 мм (2013 г.) (рисунок 6.7). За последние  $\approx 50$  лет минимум осадков отмечалось в 1969, 1978, 1980, 1982, 1987, 1990, 1992, 1994, 1997, 1999, 2002, 2004, 2007, 2011 гг., а максимум – 1971, 1977, 1981, 1983, 1989, 1991, 1993, 1995, 1998, 2000, 2003, 2006, 2010, 2013 гг.

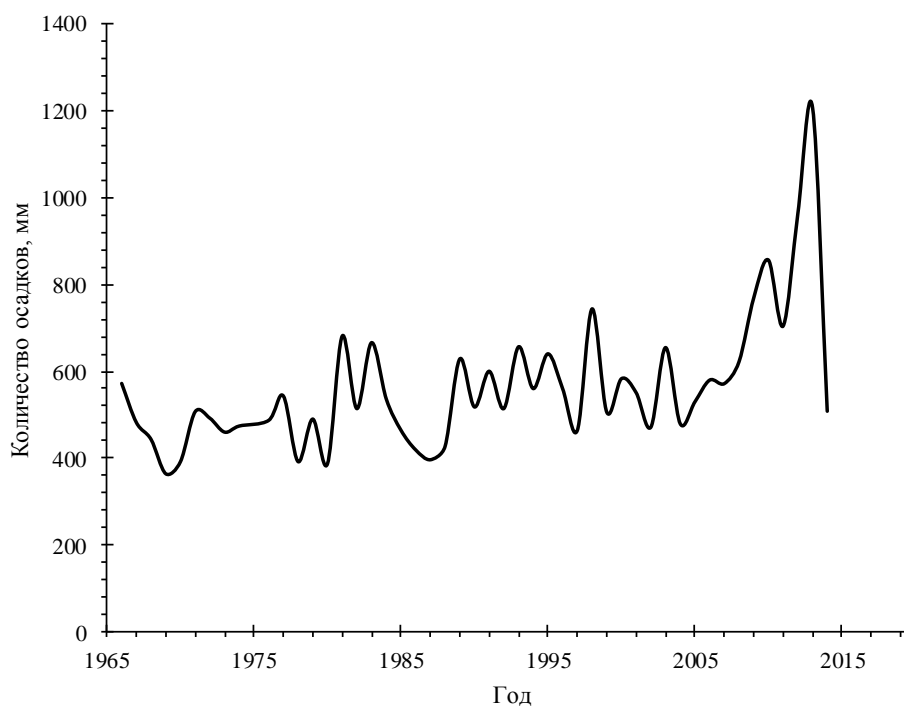


Рисунок 6.7. Сумма осадков за год (по данным метеостанции «Мезень»)

Рассмотрен сезонный ход температуры воздуха за последние 5 лет (рисунок 6.8). За этот период среднемноголетняя температура для января составила  $-14,1$  °С, июля –  $17,5$  °С.

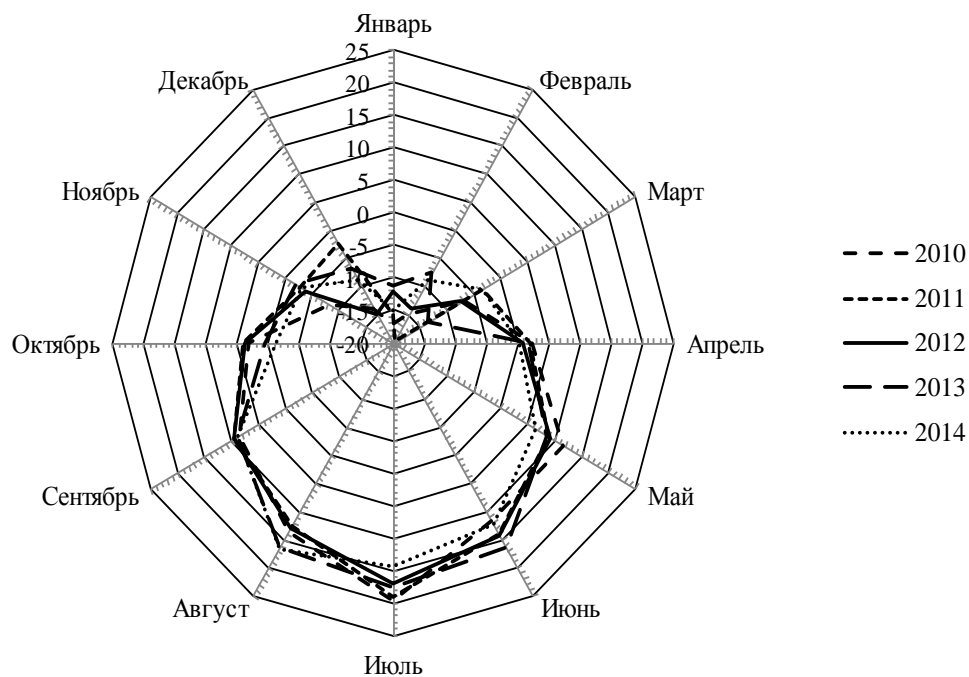


Рисунок 6.8. Сезонный ход температуры воздуха за 2010 – 2014 гг. (по данным метеостанции «Мезень»)

По метеостанции «Пинега» был проанализирован температурный ход за 2006 – 2015 гг. Среднегодовая температура воздуха в данном районе колеблется от 1,54 до 3,52 °С (рисунок 6.9). Увеличение температуры отмечается в 2007, 2011, 2013 гг., уменьшение – 2010, 2012, 2014.

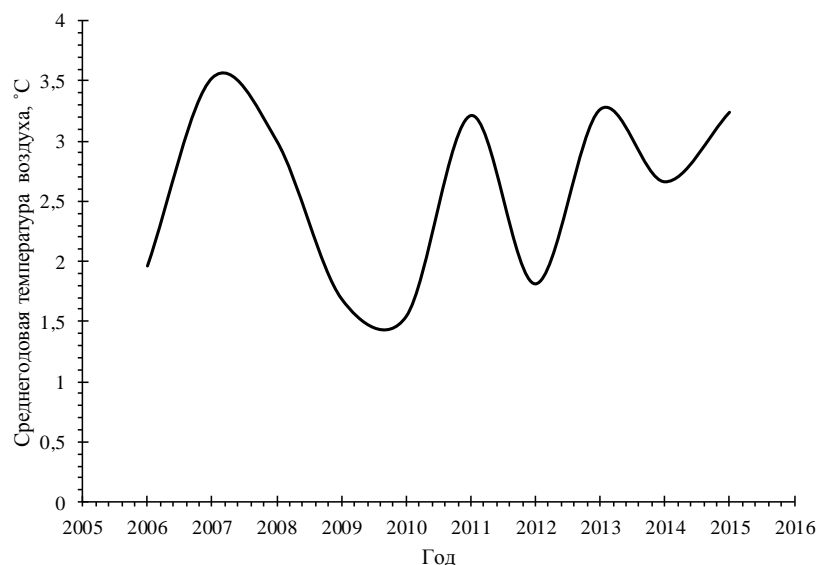


Рисунок 6.9. Изменение среднегодовых значений температуры воздуха (по данным метеостанции «Пинега»)

Рассмотрен сезонный ход температуры воздуха за 2010 – 2015 гг. (рисунок 6.10). За этот период средняя температура января составила -14,5 °С, июля – 18,6 °С.

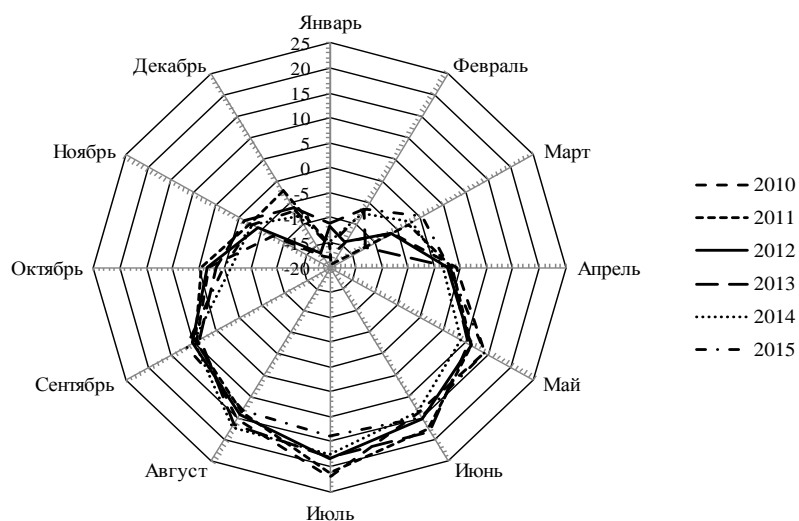


Рисунок 6.10. Сезонный ход температуры воздуха за 2010 – 2015 гг. (по данным метеостанции «Пинега»)

Для двух, более южных районов получены температурные данные с 2004 по 2015 год (рисунок 6.11).

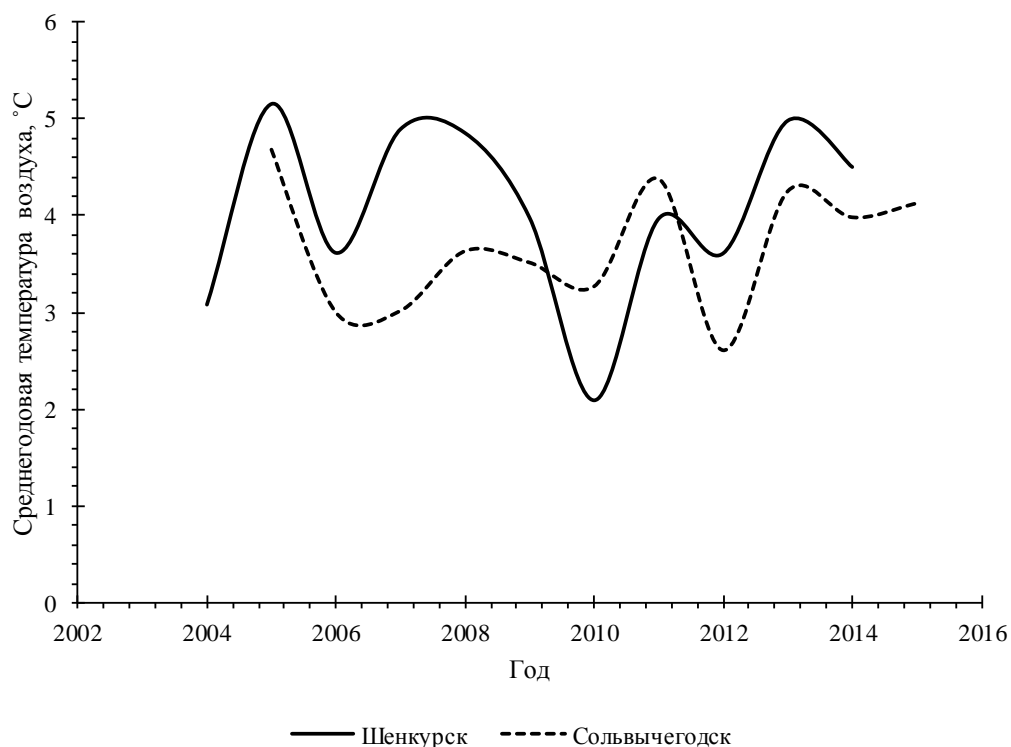


Рисунок 6.11. Изменение среднегодовых значений температуры воздуха (по данным метеостанций «Шенкурск» и «Сольвычегодск»)

По данным метеостанции «Шенкурск» среднегодовая температура воздуха за период 2004 – 2014 гг. составила 4,07 °С, абсолютный минимум температуры – 2,09 °С (2010 г.), абсолютный максимум – 5,15 °С (2005 г.). По данным метеостанции «Сольвычегодск» среднегодовая температура воздуха за период 2005 – 2015 гг. составила 3,68 °С, абсолютный минимум температуры – 2,61 °С (2012 г.), абсолютный максимум – 4,68 °С (2011 г.). В сезонном ходе температуры воздуха за 2010 – 2015 гг. (рисунок 6.12) средняя температура января составляет -13,4 °С (Шенкурск) и -12,9 °С (Сольвычегодск), июля – 21 °С (Шенкурск) и 19,6 °С (Сольвычегодск).

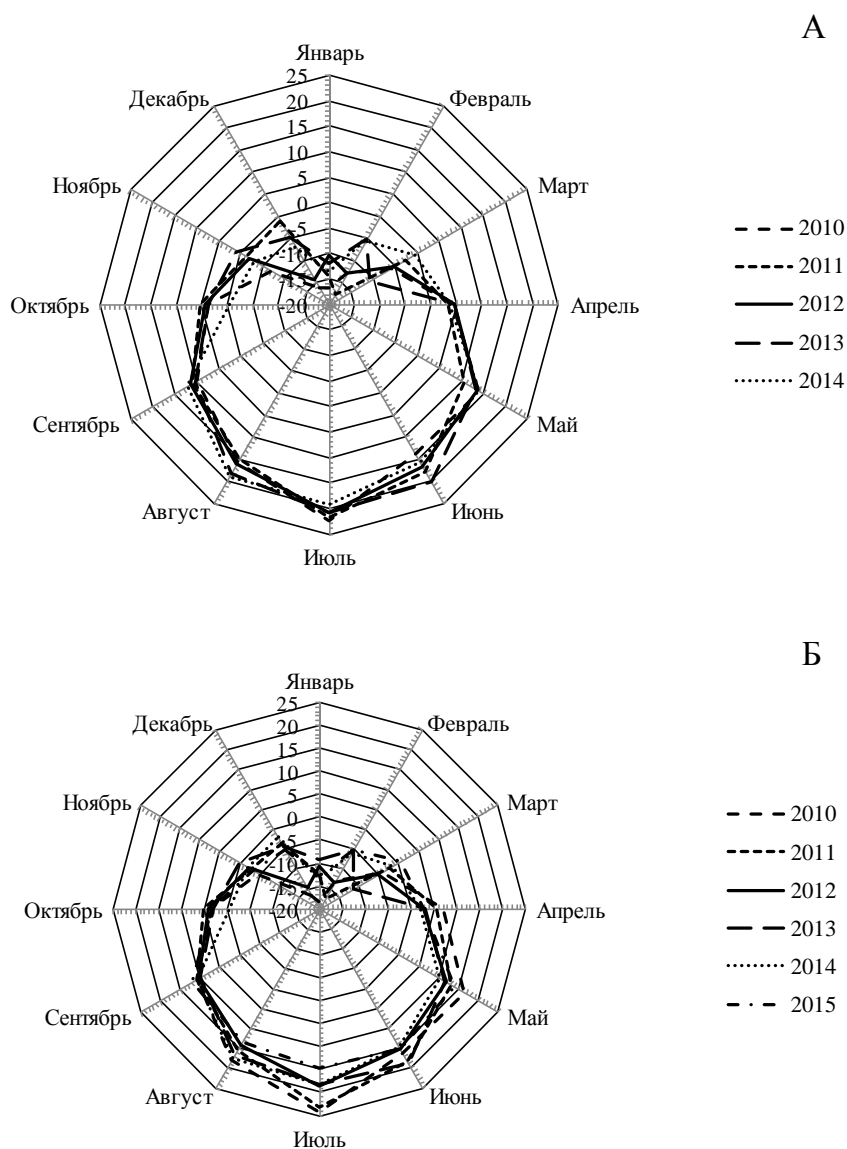


Рисунок 6.12. Сезонный ход температуры воздуха за 2010 – 2015 гг. (по данным метеостанций: А – «Шенкурск», Б – «Сольвычегодск»)

Кластерный анализ по данным среднегодовых значений температуры воздуха для разных метеостанций показал объединение по географическим районам, находящиеся на близком расстоянии друг от друга. Метеостанции «Мезень», «Архангельск» и «Пинега», «Шенкурск» и «Сольвычегодск». Кластер «Мезень» близок по метеоусловиям к кластеру «Архангельск» и «Пинега», поэтому при увеличении расстояния происходит объединение в общую группу. На последнем этапе происходит объединение по среднегодовой температуре воздуха всех метеостанций в общий кластер. Это указывает на то, что все исследуемые районы относятся к Архангельской области (рисунок 6.13).

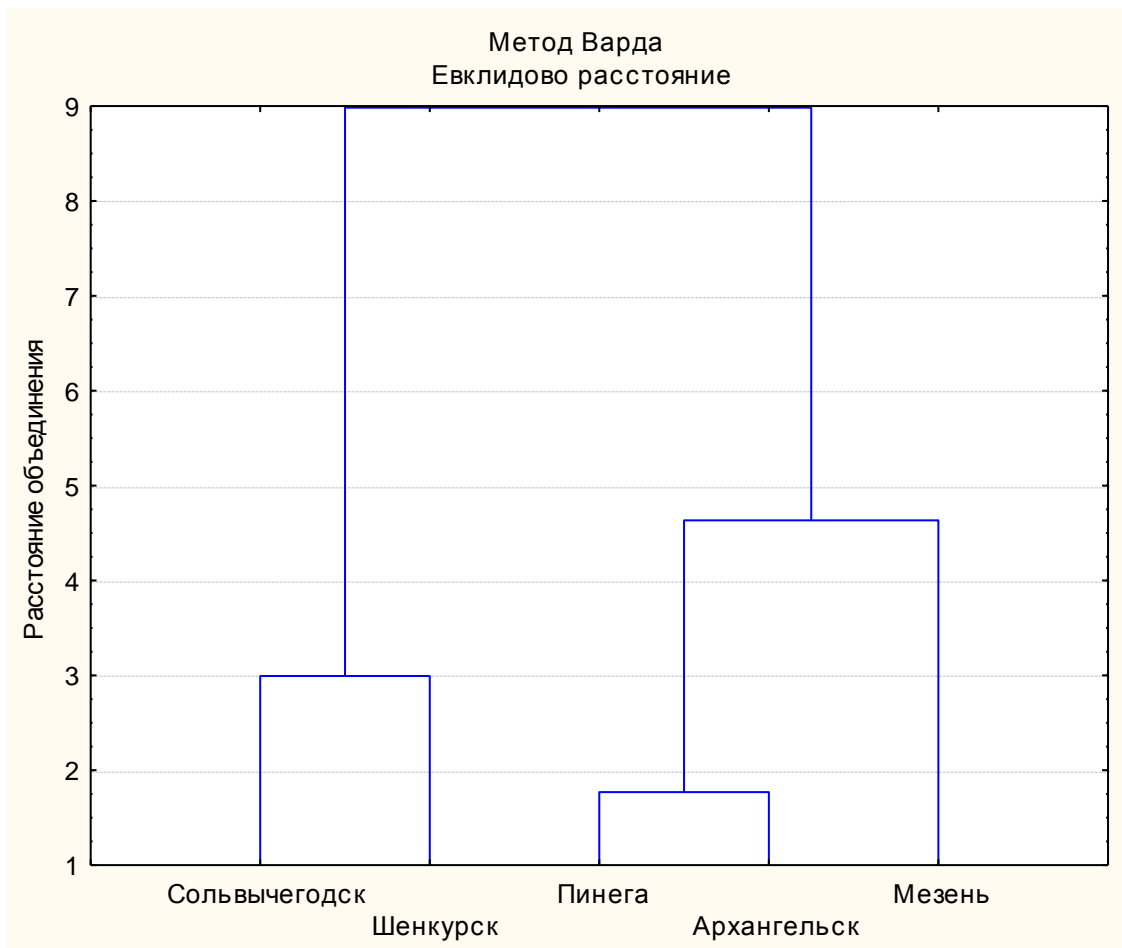


Рисунок 6.13. Дендрограмма среднегодовой температуры воздуха за последние 10 лет (по метеостанциям Архангельской области)

## 6.2 Влияние климатических параметров на радиальный прирост разных форм сосны в стрессовых условиях

В развитии лесных экосистем наряду с биологическими свойствами растений важную роль играют экологические факторы. При изучении древесно-кольцевых хронологий сосны, произрастающей в стрессовых условиях можно изучить естественную изменчивость климата в прошлом и предсказать глобальные изменения природной среды в будущем (рисунок 6.14). Растения обладают относительно высокой чувствительностью к различным факторам окружающей среды, что позволяет использовать их в качестве биоиндикаторов.

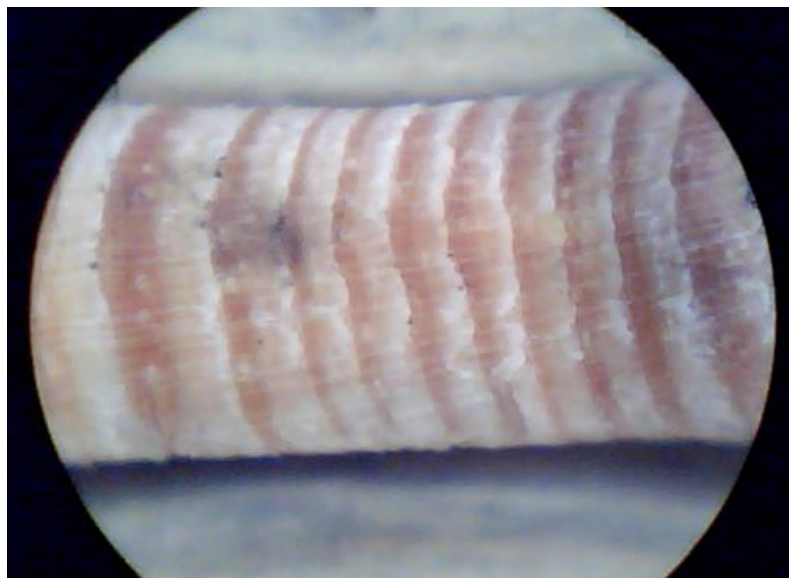


Рисунок 6.14. Керн древесины сосны обыкновенной  
(увеличение окуляра  $\times 8$ , объектива  $\times 2$ )

Проведен анализ по показателю чувствительности форм сосны разных ценопопуляций. Показатель чувствительности индивидуальных серий к факторам внешней среды у форм сосны с разным типом апофиза крайне северотаежной усть-мезенской ценопопуляции имеет одинаковые значения (24 %). По показателю чувствительности у сосны с разной формой апофиза в усть-двинской и пинежской ценопопуляциях установлены близкие значения (таблица 6.1). В важской и вычегодской ценопопуляциях показатель чувствительности у формы с «выпуклым» типом имеет значение 22 – 27 %, а «плоским» типом 24 %. Средние показатели чувствительности для форм с разным цветом микростробилов имеют одинаковые значения. Близкие значения по этому показателю установлены у сосны женского и смешанного типа сексуализации. У «обычной» и «болотной» сосны в усть-двинской и вычегодской ценопопуляциях установлены схожие значения по показателю чувствительности деревьев (23 – 24 %) (таблица 6.1). У отдельных деревьев показатель чувствительности может достигать высоких значений – 39 % у форм по типу апофиза в разных ценопопуляциях сосны, 60 % – по габитусу кроны, 41 % – по цвету микростробилов, 34 % – с разным половым типом.

Изменчивость показателя чувствительности в выборках усть-мезенской и усть-двинской ценопопуляциях у сосны с разной формой апофиза характеризуется средним уровнем ( $C_v = 16 - 19 \%$ ). Изменчивость коэффициента чувствительности в других ценопопуляциях сосны характеризуются средним – повышенным уровнем ( $C_v = 16 - 25 \%$ ). У форм с разным цветом микростробилов и типом сексуализации коэффициент вариации показателя чувствительности по формам имеет близкие значения и соответствует повышенному уровню ( $C_v = 22 - 30 \%$ ). В усть-двинской и вычегодской ценопопуляциях «болотная» форма ( $C_v = 30 - 33 \%$ , повышенный и высокий уровень) имеет большие значения коэффициента вариации по сравнению с «обычной» сосной ( $C_v = 13 - 22 \%$ , средний и повышенный уровень).

В условиях постоянного избыточного увлажнения почвы «коэффициент чувствительности» разных форм сосны имеет относительно низкие ( $K_s < 0,3$ ) и близкие значения. Руководствуясь общепринятыми придержками (Битвинскас, 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. В литературе имеются сведения о зависимости климатического сигнала древесно-кольцевых хронологий от режима увлажнения (Магда и др., 2011). В засушливых условиях деревья имеют «смешанный и неустойчивый климатический отклик». На севере в стрессовых условиях деревья обладают «стрессовым метаболизмом» и могут быть менее чувствительными к условиям окружающей среды.

Таблица 6.1. Показатель чувствительности у разных форм сосны

Форма		Коэффициент чувствительности, %		
		среднее значение ( $\bar{x}$ )	диапазон варьирования признака	коэффициент вариации ( $C_v$ , %)
усть-мезенская ценопопуляция				
Тип апофиза	«выпуклый»	24	14 – 36	19
	«плоский»	24	14 – 31	16
усть-двинская ценопопуляция				
Тип апофиза	«выпуклый»	21	8 – 32	18
	«плоский»	25	16 – 35	18
Цвет микростробиллов	желтопыльниковая	25	6 – 41	30
	краснопыльниковая	25	5 – 40	28
Половой тип	женский	23	8 – 31	27
	смешанный	25	11 – 34	22
Габитус кроны	«обычная»	24	14 – 53	22
	«болотная»	24	10 – 60	33
пинежская ценопопуляция				
Тип апофиза	«выпуклый»	19	9 – 27	21
	«плоский»	22	13 – 30	20
важская ценопопуляция				
Тип апофиза	«выпуклый»	27	16 – 39	21
	«плоский»	24	14 – 39	23
вычегодская ценопопуляция				
Тип апофиза	«выпуклый»	22	16 – 30	16
	«плоский»	24	8 – 36	25
Габитус кроны	«обычная»	23	16 – 30	13
	«болотная»	23	8 – 36	30

При незначительных величинах показателя чувствительности дополнительно был рассчитан «индекс стресса» у разных форм сосны (последние 30 лет) (таблица 6.2). Данный показатель фиксирует аномальные флуктуации. При значении близкое к нулю расчетное значение «индекса стресса» указывает на устойчивое состояние, а при больших значениях (по модулю) – на неустойчивое (Арефьев, 1997). Отрицательные и положительные величины «индекса стресса» характеризуют этапы снижения и увеличения прироста деревьев (Полоскова и др.,

2013). Анализ временной динамики «индекса стресса», свидетельствует о сходстве в устойчивости деревьев разных форм сосны на воздействие стрессовых факторов в условиях длительного избыточного увлажнения. У форм с разной формой апофиза 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 «выпуклой» формой (средний уровень) ниже, чем с «плоской» (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 (приложение 7, рисунок 1). По-видимому, в более благоприятных условиях сосна с «плоской» формой более устойчива, по сравнению с «выпуклой», 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) (приложение 7, рисунок 2 – 3). 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 (приложение 7, рисунок 4). Это может быть связано с тем, что «обычная» сосна 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. В более благоприятных условиях «индекс стресса» близок к нулю, что соответствует устойчивому состоянию дерева.

Таблица 6.2. Пределы колебаний и средние значения «индекса стресса» у разных форм сосны (последние 30 лет)

Форма		«Индекс стресса»		
		диапазон колебаний индекса	величина интервала колебаний	среднее по модулю значение с ошибкой
усть-мезенская ценопопуляция				
Тип апофиза	«выпуклый»	-0,34...+0,21	0,13	0,257±0,018
	«плоский»	-0,43...+0,27	0,16	0,243±0,020
усть-двинская ценопопуляция				
Тип апофиза	«выпуклый»	-0,29...+0,25	0,04	0,228±0,012
	«плоский»	-0,18...+0,21	0,03	0,302±0,016
Цвет микростробиллов	желтопыльниковая	-0,28...+0,33	0,05	0,315±0,022
	краснопыльниковая	-0,24...+0,38	0,14	0,317±0,018
Половой тип	женский	-0,39...+0,23	0,16	0,246±0,017
	смешанный	-0,33...+0,20	0,13	0,294±0,019
Габитус кроны	«обычная»	-0,29...+0,36	0,07	0,309±0,012
	«болотная»	-0,15...0,18	0,03	0,278±0,021
пинежская ценопопуляция				
Тип апофиза	«выпуклый»	-0,25...+0,15	0,10	0,139±0,017
	«плоский»	-0,25...+0,23	0,02	0,168±0,021
важская ценопопуляция				
Тип апофиза	«выпуклый»	-0,34...+0,23	0,11	0,307±0,016
	«плоский»	-0,33...+0,27	0,06	0,233±0,017
вычегодская ценопопуляция				
Тип апофиза	«выпуклый»	-0,17...+0,19	0,02	0,204±0,023
	«плоский»	-0,14...+0,17	0,03	0,146±0,021
Габитус кроны	«обычная»	-0,22...+0,32	0,10	0,236±0,026
	«болотная»	-0,19...+0,13	0,06	0,121±0,021

В целом, 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 к условиям постоянного избыточного увлажнения почв.

Проведен визуальный анализ графиков радиального прироста форм и половых типов сосны разных ценопопуляций для получения общего представления об интервале его изменчивости (приложение 8, таблица 1). Для форм по типу апофиза усть-мезенской ценопопуляции сосны максимумы

радиального прироста приходится на 1924, 1934, 1949, 1954, 1965, 1983 гг., а минимумы – на 1905, 1918, 1968, 2001, 2008 гг. В усть-двинской ценопопуляции совпадение максимумов и минимумов по формам приходится на 1850, 1860, 1882, 1857, 1980, 1988, 1995, 2002, 2012 по минимальным значениям; 1924, 1960, 1984, 2005, 2014 по максимальным, а в пинежской – 1919, 1932, 2002, 2009 по минимумам, 1935, 1945, 1999, 2010 по максимумам. В усть-двинской и пинежской ценопопуляциях установлено совпадение по минимальному значению в 2002 году. В важской ценопопуляции установлены совпадения у форм по минимальным значениям в 1959, 1971, 1992, 2002, а максимальным в 1915 и 1994. В вычегодской ценопопуляции установлены совпадения у сосны с разной формой апофиза по минимумам в 1992, 2009, 2014 и максимума в 1886, 1893, 199, 2012. В важской и вычегодской ценопопуляциях установлено совпадение по минимальному значению в 1992 году. Выявлено, что совпадение «экстремальных» значений прироста усть-двинской ценопопуляции для желтопыльниковой и краснопыльниковой форм сосны приходится на 1964 год (минимум) и 1984, 1991, 1996, 2009 гг. (максимум). Для сосны женского и смешанного полового типа совпадения минимума прироста наблюдается в 1922, 1948, 1977, 2003 гг., а максимум – в 1909, 1918, 1949, 1958, 1967, 1975, 1998, 2006 гг. (усть-двинская ценопопуляция). Совпадения форм по габитусу кроны приходится на 2003 год (минимум) и 1938, 1991, 2010 гг. (максимум) (усть-двинская ценопопуляция). В вычегодской ценопопуляции для «обычной» и «болотной» форм сосны совпадения минимальных значений прироста приходится на 1900, 1941, 1967, 2009, максимальных на 1940 год. Сходство в по максимальным и минимальным значениям роста указывает на близость реакций разных форм на состояние окружающей среды.

Похолодание и потепление отражаются на абсолютном приросте деревьев уменьшением или ускорением роста (Наурзбаев, Ваганов, 1999). Выявлены совпадения «экстремумов» радиального прироста и среднегодовой температуры воздуха для форм сосны с разным типом апофиза в усть-двинской ценопопуляции сосны (последние 50 лет) (рисунок 6.15). За рассматриваемый период отмечаются

низкие значения по температуре воздуха и уменьшение радиального прироста разных форм в 1969, 1993, 2002, 2010, 2012 гг., максимальные температуры воздуха способствуют увеличению радиального прироста в 1984, 2005 гг.

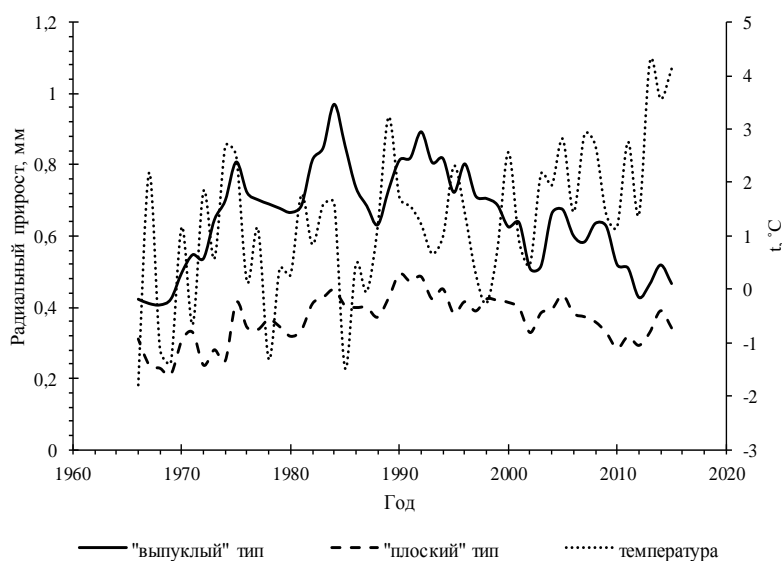


Рисунок 6.15. Закономерности изменения прироста сосны с разной формой апофиза (усть-двинская ценопопуляция) и среднегодовых значений температуры воздуха (по данным метеостанции «Архангельск»)

У сосны с разной формой апофиза в усть-мезенской ценопопуляции сосны за последние 50 лет отмечается синхронное понижение (1985 г.) и повышение (1983, 1989 гг.) как температуры, так и прироста (рисунок 6.16).

У желтопыльниковой и краснопыльниковой сосны в усть-двинской ценопопуляции уменьшение прироста и температуры отмечается в 1980, 2002, 2010 гг., а повышение этих показателей в 1984 году (за последний 50 лет) (рисунок 6.17).

У сосны с разным половым типом в усть-двинской ценопопуляции уменьшение прироста и температуры отмечается в 1985, 2002, 2010 гг., а повышение этих показателей в 1967 году (рисунок 6.18).

За последние 50 лет у «обычной» и «болотной» сосны в усть-двинской ценопопуляции отмечается синхронное понижение прироста и температуры в 1969, 1987, 2002, 2012 гг., а повышение – 1970, 2005 гг. (рисунок 6.19).

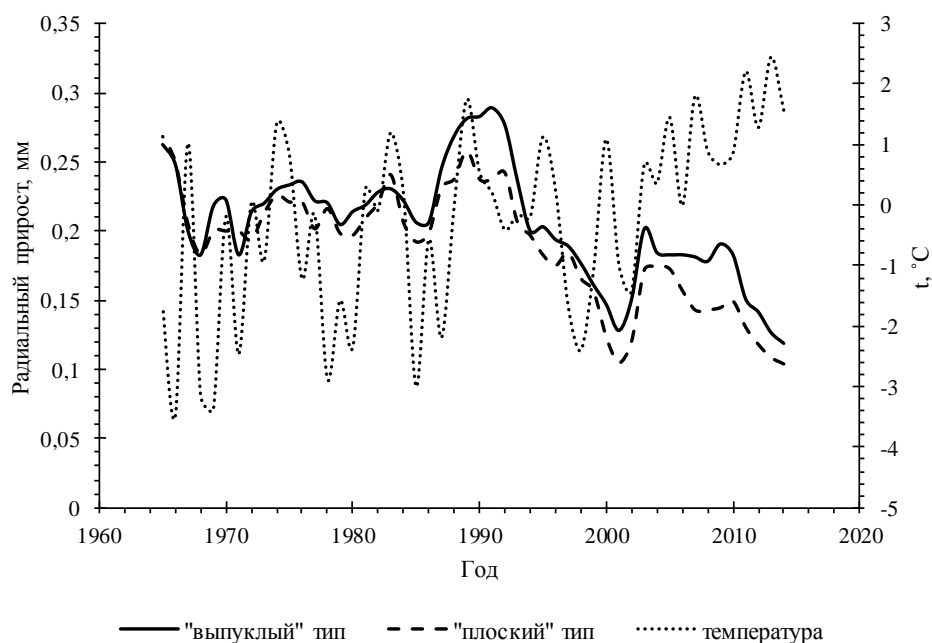


Рисунок 6.16. Закономерности изменения прироста сосны с разной формой апофиза (усть-мезенская ценопопуляция) и среднегодовых значений температуры воздуха (по данным метеостанции «Мезень»)

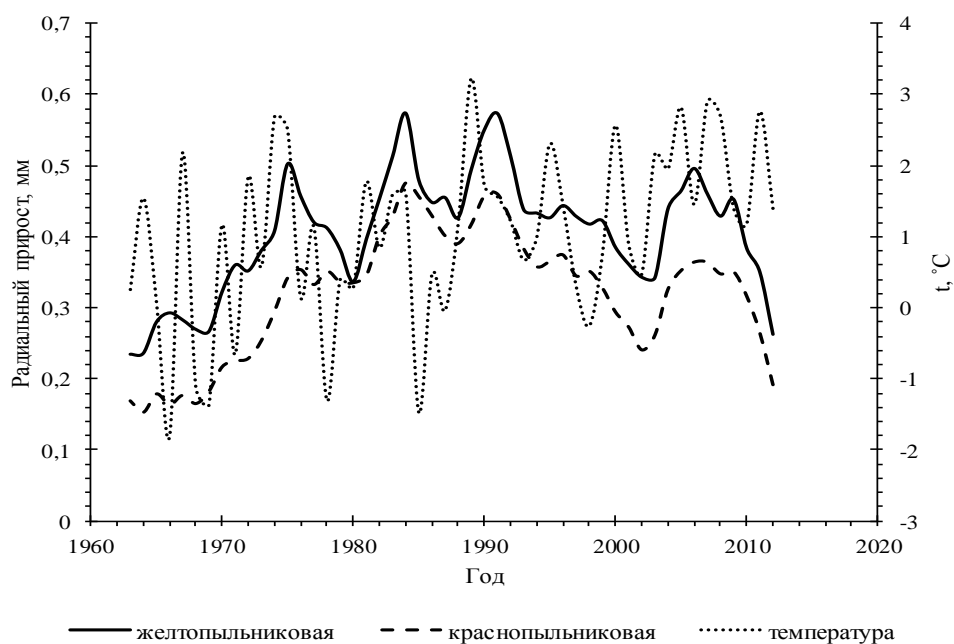


Рисунок 6.17. Закономерности изменения прироста сосны с разным цветом микростробилов (усть-двинская ценопопуляция) и среднегодовых значений температуры воздуха (по данным метеостанции «Архангельск»)

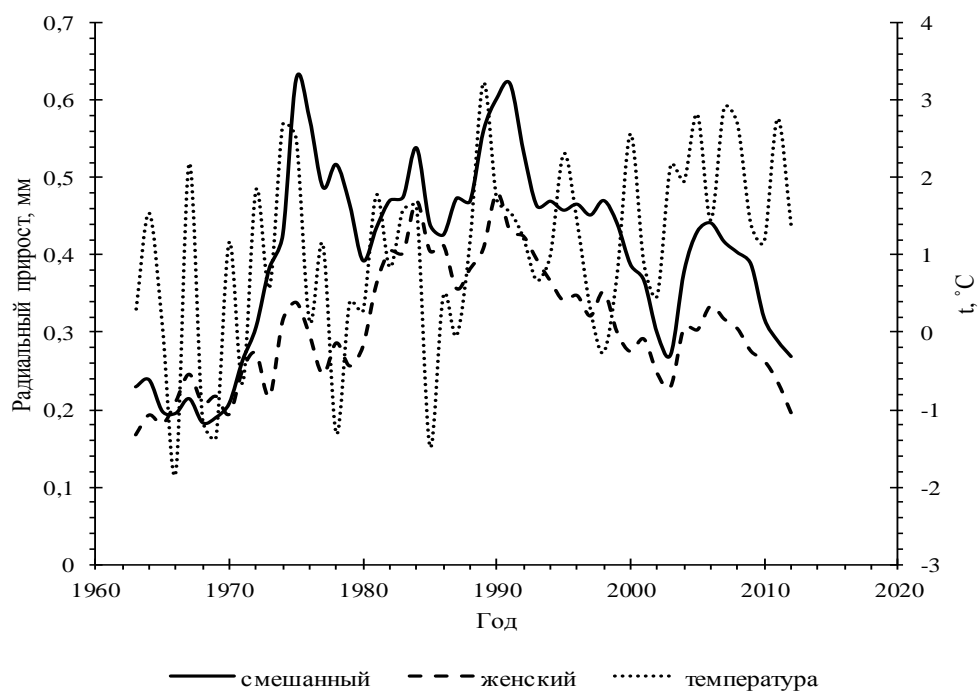


Рисунок 6.18. Закономерности изменения прироста сосны с разным половым типом (усть-двинская ценопопуляция) и среднегодовых значений температуры воздуха (по данным метеостанции «Архангельск»)

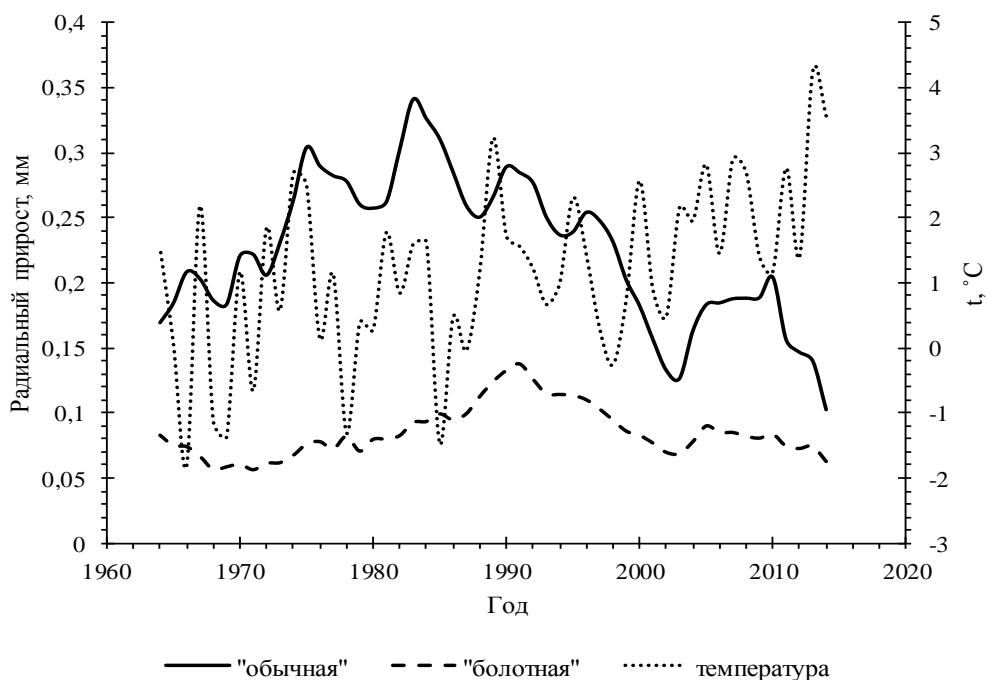


Рисунок 6.19. Закономерности изменения прироста форм по габитусу кроны (усть-двинская ценопопуляция) и среднегодовых значений температуры воздуха (по данным метеостанции «Архангельск»)

Для выделенных форм в разных географических районах наблюдаются и сдвиги во временных рядах радиального прироста и 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. Возможно, это связано с действием регуляторов роста. Ряд работ указывают на роль ауксина в инициации камбиальной активности и образовании древесины у хвойных пород (Odani, 1974; Uggla et al., 1998). 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.

В лесной зоне линейный рост вегетативных органов хвойных зависит от метеорологических условий текущего года, а абсолютная величина прироста определяется климатическими факторами вегетационного периода предшествующего года и типологической принадлежностью произрастания древостоев (Ваганов и др., 1996; Gavrikov, Karlin, 1993). Температура воздуха периода вегетации является определяющим фактором, влияющая на ростовые процессы деревьев (Hustich, 1948). Начало и интенсивность формирования побегов зависят от температурных показателей.

Корреляционный анализ по установлению взаимосвязей между радиальным приростом (по абсолютным и относительным величинам) и температурой воздуха показал слабую – умеренную тесноту связи у разных форм сосны (последние 50 лет) (таблица 6.3).

Проведен корреляционный анализ для выявления связей между радиальным приростом и метеопараметрами (среднегодовые значения, средние значения за весенние месяцы, среднее значение за вегетационный период) за последние 5 лет у разных форм сосны.

Таблица 6.3. Коэффициенты корреляции радиального прироста разных форм сосны и температуры воздуха (последние 50 лет)

Форма		Коэффициент корреляции					
		среднегодовая температура воздуха		температура воздуха текущего года за вегетационный период (май – сентябрь)		температура воздуха предыдущего года (сентябрь – декабрь)	
		абсолютная величина радиального прироста	относительный индекс прироста	абсолютная величина радиального прироста	относительный индекс прироста	абсолютная величина радиального прироста	относительный индекс прироста
усть-мезенская ценопопуляция							
Тип апофиза	«выпуклый»	-0,18	0,16	-0,26	0,26	-0,25	-0,004
	«плоский»	-0,30*	0,12	-0,38**	0,21	-0,30*	0,07
усть-двинская ценопопуляция							
Тип апофиза	«выпуклый»	-0,04	-0,03	-0,22	-0,07	-0,08	0,26
	«плоский»	0,16	0,09	-0,01	-0,05	0,08	0,20
Цвет микро-стробиллов	желтопыль-никовая	0,31*	-0,08	0,05	0,02	0,09	0,20
	краснопыль-никовая	0,22	-0,01	0,02	-0,02	0,02	-0,02
Половой тип	женский	0,21	0,07	-0,02	-0,05	-0,07	0,17
	смешанный	0,26	0,09	0,01	-0,05	0,04	0,31*
Габитус кроны	«обычная»	-0,25	-0,03	-0,35**	0,04	-0,16	0,39**
	«болотная»	0,11	0,09	-0,03	0,13	-0,08	0,28

Примечание. \*  $p < 0,05$ ; \*\*  $p < 0,01$ .

Установлены значимые корреляции между приростом (в относительных индексах) и температурой воздуха вегетационного периода (май – сентябрь) у форм сосны с разным типом апофиза в усть-мезенской ценопопуляции. У сосны с «плоским» типом выявлена более тесная связь между приростом и температурой по сравнению с «выпуклым» типом. В усть-двинской ценопопуляции сосны установлены положительные корреляции между приростом и среднегодовой температурой воздуха. В пинежской ценопопуляции выявлены высокие связи между приростом и среднегодовой температурой, температурой начала вегетации у сосны с «плоским» типом апофиза. В важской ценопопуляции установлена очень высокая, значимая связь между приростом и среднегодовой температурой воздуха у сосны с «выпуклым» и «плоским» типом. У сосны с «выпуклым» типом (важская ценопопуляция) установлены высокие значимые связи между приростом и температурой воздуха начала и периода вегетации. В вычегодской ценопопуляции выявлена отрицательная, очень высокая связь между приростом и среднегодовой температурой и температурой начала вегетации у сосны с «плоским» типом апофиза. У форм по цвету пыльников установлена отрицательная, высокая связь между приростом и среднегодовой температурой, положительная, умеренная и заметная связь у краснопыльниковой и желтопыльниковой форм выявлена между приростом и температурой воздуха начала и периода вегетации. У сосны со смешанным половым типом установлена отрицательная, высокая корреляция между приростом и температурой начала и периода вегетации. У «болотной» формы установлены высокие связи между приростом и температурой начала, периода вегетации и отрицательная, достоверная связь со среднегодовой температурой воздуха в усть-двинской ценопопуляции сосны. В вычегодской ценопопуляции установлены высокие корреляции у форм по габитусу кроны между приростом и среднегодовыми значениями температуры воздуха, приростом и значениями температуры воздуха начала вегетации (таблица 6.4).

Таблица 6.4. Коэффициент корреляции температуры воздуха и относительных значений радиального прироста в среднем за год, весенний и вегетационный период разных форм сосны (последние 5 лет)

Ценопопуляция	Коэффициент корреляции					
	относительный индекс прироста и среднегодовая температура воздуха		относительный индекс прироста и температура воздуха начала вегетации (май – июнь)		относительный индекс прироста и температура воздуха вегетационного периода (май – сентябрь)	
форма апофиза						
	«выпуклая»	«плоская»	«выпуклая»	«плоская»	«выпуклая»	«плоская»
Усть-мезенская	-0,83**	-0,55	0,37	-0,02	0,73*	0,93***
Усть-двинская	0,55	0,46	0,24	0,15	0,38	0,29
Пинежская	0,64	0,86***	0,56	0,80**	0,34	0,63
Важская	0,99***	0,98***	0,82**	0,61	0,70*	0,46
Вычегодская	-0,50	-0,94***	-0,33	-0,85***	-0,02	-0,65
цвет микростробилов						
	желтый	красный	желтый	красный	желтый	красный
Усть-двинская	-0,88***	-0,84***	0,52	0,45	0,63	0,57
тип сексуализации						
	женский	смешанный	женский	смешанный	женский	смешанный
Усть-двинская	0,27	0,45	0,26	-0,84**	0,12	-0,76*
габитус кроны						
	«обычная»	«болотная»	«обычная»	«болотная»	«обычная»	«болотная»
Усть-двинская	-0,49	-0,95***	-0,48	0,77**	-0,34	0,85***
Вычегодская	-0,87***	-0,88***	-0,76*	-0,78*	-0,52	-0,54

Примечание. \*  $p < 0,05$ ; \*\*  $p < 0,01$ ; \*\*\*  $p < 0,001$ .

У форм сосны по типу апофиза установлены отрицательные корреляции между приростом и годовой суммой осадкой, количеством осадков начала и периода вегетации в усть-двинской ценопопуляции. У форм сосны с разным цветом микростробилов установлена отрицательная связь между приростом и годовым количеством осадков и количества осадком начала вегетации. Отрицательная связь между приростом и количеством осадком выявлена у сосны со смешанным половым типом. У «болотной» сосны установлена очень высокая, значимая корреляция между приростом – годовым количеством осадков, приростом – количеством осадков начала вегетации, приростом – количеством

осадков вегетационного периода (таблица 6.5). Обилие, так и недостаток осадков в стрессовых условиях отрицательно влияет на ростовые процессы сосны.

Таблица 6.5. Коэффициент корреляции количества осадков и относительных значений радиального прироста в среднем за год, весенний и вегетационный период разных форм сосны (последние 5 лет)

Ценопопуляция	Коэффициент корреляции					
	относительный индекс прироста и годовое количество осадков		относительный индекс прироста и количество осадков начала вегетации (май – июнь)		относительный индекс прироста и количество осадков вегетационного периода (май – сентябрь)	
форма апофиза						
	«выпуклая»	«плоская»	«выпуклая»	«плоская»	«выпуклая»	«плоская»
Усть-мезенская	0,24	-0,15	0,53	0,17	0,15	-0,24
Усть-двинская	-0,94***	-0,90***	-0,99***	-0,98***	-0,80**	-0,73**
цвет микростробилов						
	желтый	красный	желтый	красный	желтый	красный
Усть-двинская	-0,67	-0,73*	-0,92***	-0,94***	0,05	-0,03
тип сексуализации						
	женский	смешанный	женский	смешанный	женский	смешанный
Усть-двинская	0,99***	-0,76*	0,92***	-0,42	0,69*	-0,99***
габитус кроны						
	«обычная»	«болотная»	«обычная»	«болотная»	«обычная»	«болотная»
Усть-двинская	0,13	0,99***	0,38	0,98***	0,21	0,99***

Примечание. \*  $p < 0,05$ ; \*\*  $p < 0,01$ ; \*\*\*  $p < 0,001$ .

В усть-двинской ценопопуляции установлены значимые корреляции между приростом и среднегодовой облачностью (в баллах) у сосны со смешанным половым типом и «обычной» формы. Положительная связь выявлена между приростом и облачностью начала вегетации у сосны смешанного полового типа и «болотной» формы, а отрицательная – у сосны с «выпуклым» и «плоским» типом. Положительная, значимая корреляция установлена между приростом и облачностью вегетационного периода у сосны со смешанным половым типом и «болотной» формы (таблица 6.6).

Таблица 6.6. Коэффициент корреляции **облачности (в баллах)** и относительных значений радиального прироста в среднем за год, весенний и вегетационный период разных форм в усть-двинской ценопопуляции сосны (последние 5 лет)

Коэффициент корреляции	Форма апофиза		Цвет микростробилов		Половой тип		Габитус кроны	
	«выпуклая»	«плоская»	желтопыльниковая	краснопыльниковая	женский	смешанный	«обычная»	«болотная»
Индекс прироста и облачность за год	0,004	-0,09	-0,46	-0,39	-0,32	0,88***	0,97***	0,42
Индекс прироста и облачность начала вегетационного периода (май – июнь)	-0,79**	-0,73*	-0,49	-0,41	-0,30	0,86***	0,55	0,93***
Индекс прироста и облачность периода вегетации (май – сентябрь)	-0,67	-0,59	-0,46	-0,39	-0,32	0,88***	0,45	0,96***

Примечание. \*  $p < 0,05$ ; \*\*  $p < 0,01$ ; \*\*\*  $p < 0,001$ .

Были рассчитаны коэффициенты корреляции радиального прироста с метеопараметрами (среднемесячные значения текущего и предыдущего года) разных форм сосны. В усть-мезенской ценопопуляции установлена положительная корреляция между радиальным приростом и температурой ноября предыдущего и января текущего года у сосны с «плоским» типом, отрицательная связь между приростом и количеством осадков ноября предыдущего года у сосны с «выпуклым» и «плоским» типом, осадками августа – у формы с «выпуклым» типом. В усть-двинской ценопопуляции установлены значимые корреляции у форм по типу апофиза между приростом и количеством осадков февраля («выпуклый» тип) и апреля («плоский» тип) текущего года; у сосны с разным половым типом – между приростом и температурой декабря (смешанный половой тип) и сентября (женский половой тип) предыдущего года; приростом и облачностью августа (смешанный половой тип) и июня (женский половой тип)

текущего года. В важской ценопопуляции установлена положительная значимая корреляция между приростом и температурой воздуха июня у сосны с «выпуклым» типом и температурой марта – апреля у сосны с «плоским» типом. В вычегодской ценопопуляции положительные корреляции установлены между приростом и температурой воздуха ноября предыдущего, марта текущего года («выпуклый» тип) и между приростом и температурой воздуха февраля и мая текущего года («плоский» тип; «болотная» форма) (приложение 9, таблица 1). Для сосны, растущей в условиях избыточного увлажнения почв характерна небольшая величина погодичной изменчивости радиального прироста. Такая закономерность может объясняться экологической приспособляемостью сосны к стрессовым условиям (избыточное увлажнение почв) (Судачкова, 1977).

Для выявления основных климатических факторов, определяющих прирост сосны в условиях избыточного увлажнения почв проведен корреляционный анализ относительных значений камбиального роста со среднемесячными метеопараметрами (температура, количество осадков) за разные временные периоды у разных форм сосны усть-мезенской и усть-двинской ценопопуляций (приложение 9, рисунок 1 – 10). Выявлены положительные связи с температурой воздуха сентября за предыдущий год (период 1953 – 1983 гг.) у сосны с «выпуклым» ( $r = 0,36 \pm 0,16, p < 0,05$ ) и «плоским» ( $r = 0,55 \pm 0,13, p < 0,05$ ) типом апофиза в усть-двинской ценопопуляции (приложение 9, рисунок 1). За другие временные периоды и у других форм сосны корреляций не выявлено ( $r < 0,3$ ). В усть-мезенской ценопопуляции установлены связи со среднемесячной температурой воздуха февраля текущего года (период 1972 – 1992 гг.) у сосны с «выпуклым» ( $r = 0,50 \pm 0,17, p < 0,05$ ) и «плоским» ( $r = 0,44 \pm 0,18, p < 0,05$ ) типом (приложение 9, рисунок 2). Выявлены положительные корреляции со среднемесячным количеством осадков сентября предыдущего года (период 1993 – 2013 гг.) у сосны с «выпуклым» ( $r = 0,39 \pm 0,19, p < 0,05$ ) и «плоским» ( $r = 0,54 \pm 0,16, p < 0,05$ ) типом апофиза в усть-двинской ценопопуляции (приложение 9, рисунок 6). Корреляции со среднемесячным количеством осадков сентября предыдущего года (период 1970 – 1990 гг.) установлены у сосны с желтым ( $r =$

0,52±0,16,  $p < 0,05$ ) и красным ( $r = 0,36±0,20$ ,  $p < 0,05$ ) цветом микростробилов в усть-двинской ценопопуляции (приложение 9, рисунок 8). В усть-мезенской ценопопуляции (1992 – 2012 гг.) установлена положительная связь со среднемесячным количеством осадков марта у сосны с «выпуклым» ( $r = 0,66±0,12$ ,  $p < 0,05$ ) и «плоским» ( $r = 0,47±0,17$ ,  $p < 0,05$ ) типом. Отрицательная связь прироста с количеством осадков октября предыдущего года установлена у сосны с «выпуклым» типом ( $r = -0,50±0,17$ ,  $p < 0,05$ ) (приложение 9, рисунок 7). Деление рядов данных на периоды указывает на то, что климатический отклик прироста разных форм сосны на температуру изменчив во времени. Колебания метеопараметров и локальные условия произрастания вносят свою специфику в характер изменчивости радиального прироста от года к году (Румянцев, Черакшев, 2015). Более сильный климатический сигнал проявляется, если учитывать влияние метеофакторов начала вегетации и вегетационного периода, где температура летних месяцев оказывает прямое положительное влияние, стимулируя фотосинтез и процессы роста (Бабушкина, Белокопытова, 2014).

Метод кластеризации широко используется в естественных научных направлениях, в том числе и в дендрохронологическом анализе (Магда, 2003; Магда и др., 2004; Cook, Kairiukstis, 1990; Garcia-Gonzalez, 2008; Koesse et al., 2012). Кластеризация показывает пространственную изменчивость климатического сигнала в древесных рядах и позволяет выявить однородные связи (Мандель, 1988).

Для установления связей между относительными значениями прироста у форм с разным типом апофиза и габитусом кроны разных популяций сосны были взяты хронологические ряды с 1983 по 2012 гг. Сосна разных форм объединяется в группы по географическим районам с локальным влиянием экологических факторов (приложение 10, рисунок 1 – 2). В усть-двинской ценопопуляции разные формы сосны обладают сходством реакций на климатические условия (приложение 10, рисунок 3). Древесные ряды радиального прироста объединились в группы, когда разные формы испытывают влияние сходных условий.

Относительные значения прироста учитывают климат-составляющую и объединение по группам указывает на общность реакций у разных форм сосны.

### 6.3 Циклическая динамика роста у разных форм сосны

Солнечная активность вносит свой вклад в современные изменения климата (Эйгенсон, 1963). С изменением высоты стояния солнца над горизонтом меняется и спектральный состав прямой солнечной радиации. Большая часть циклических изменений прироста деревьев связана с солнечной активностью (совокупностью физических явлений, происходящих на Солнце), проявляющийся на Земле через изменения циркуляции атмосферы, что в свою очередь, изменяет тепловой режим и условия увлажнения (Матвеев, 1999). При изучении динамики годичных колец можно дать комплексную оценку изменениям климата.

Отмечается, что рост деревьев по диаметру ствола имеет упорядоченный характер и обусловлен колебаниями активности Солнца с различной длительности (Комин, 1978; Мазепа, 1998; Матвеев, 1999; Вернодубенко, 2014). В динамике годичного прироста деревьев выявлены разные циклы солнечной активности (от 5 – 6 лет до 100 – 103 лет) (Douglas, 1941).

*Циклическость прироста у форм с разным типом апофиза семенных чешуй в различных ценопопуляциях сосны.* В усть-мезенской ценопопуляции сосны у форм с разным типом апофиза установлены близкие значения циклов по минимумам («выпуклый» – 9,1 лет; «плоский» – 10,1 лет) и максимум («выпуклый» – 11,1 лет; «плоский» – 10,3 лет) прироста (рисунок 6.20). В усть-двинской ценопопуляции циклическость у сосны с «выпуклой» формой апофиза составили 8,8 и 9,3 лет по минимумам и максимумам роста. У сосны с «плоской» формой средние значения циклом несколько выше (10,9 и 11 лет) (рисунок 6.21). В пинежской ценопопуляции отмечаются более низкие значения циклов у сосны с «выпуклой» формой (минимум – 5,8 лет; максимум – 6,3 лет), но более высокие значения у «плоской» (минимум – 12,6 лет; максимум – 13,6 лет) по сравнению с усть-мезенской и усть-двинской ценопопуляциями (рисунок 6.22).

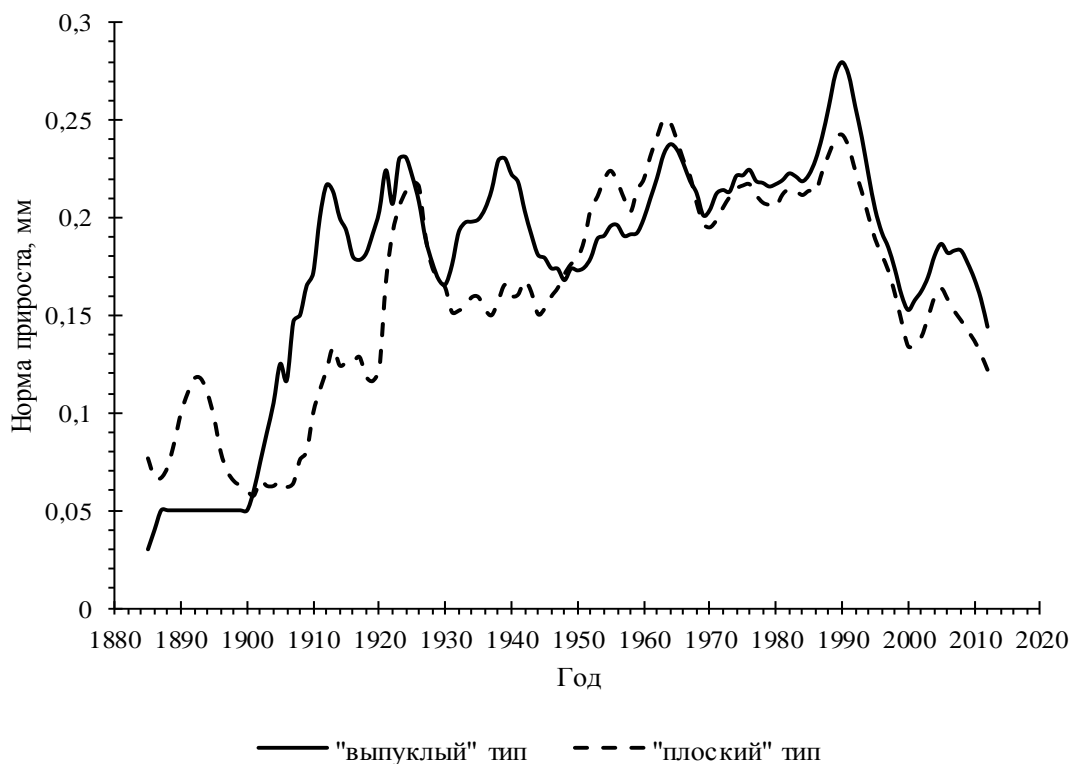


Рисунок 6.20. Циклические колебания в годичном приросте у форм с разным типом апофиза в усть-мезенской ценопопуляции сосны

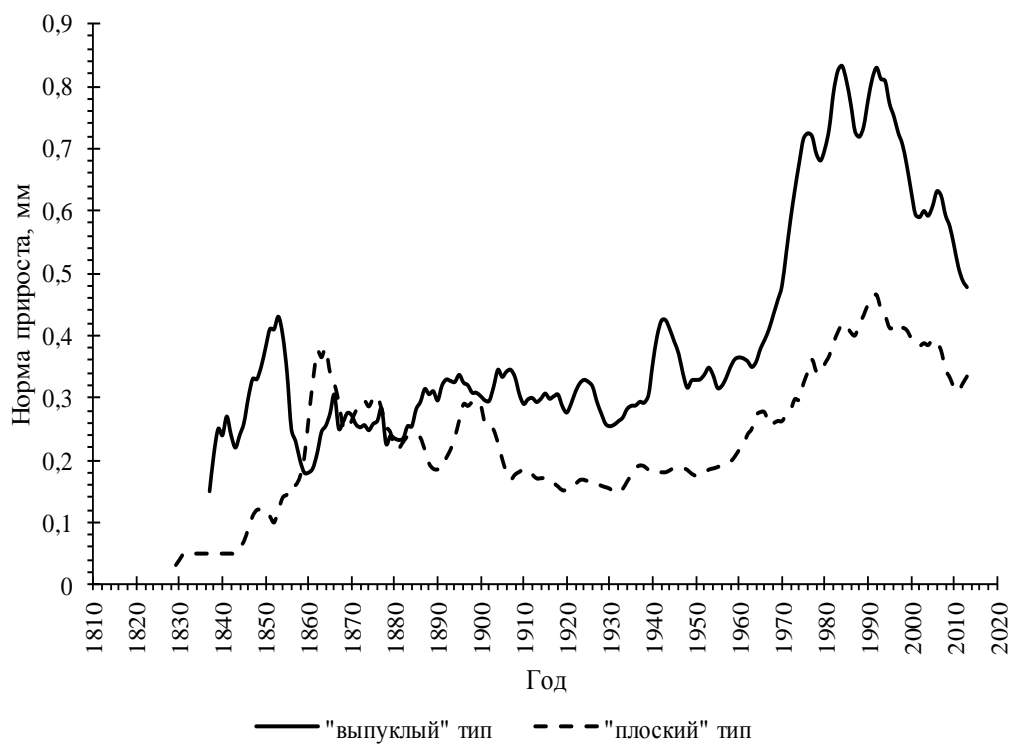


Рисунок 6.21. Циклические колебания в годичном приросте у форм с разным типом апофиза в усть-двинской ценопопуляции сосны

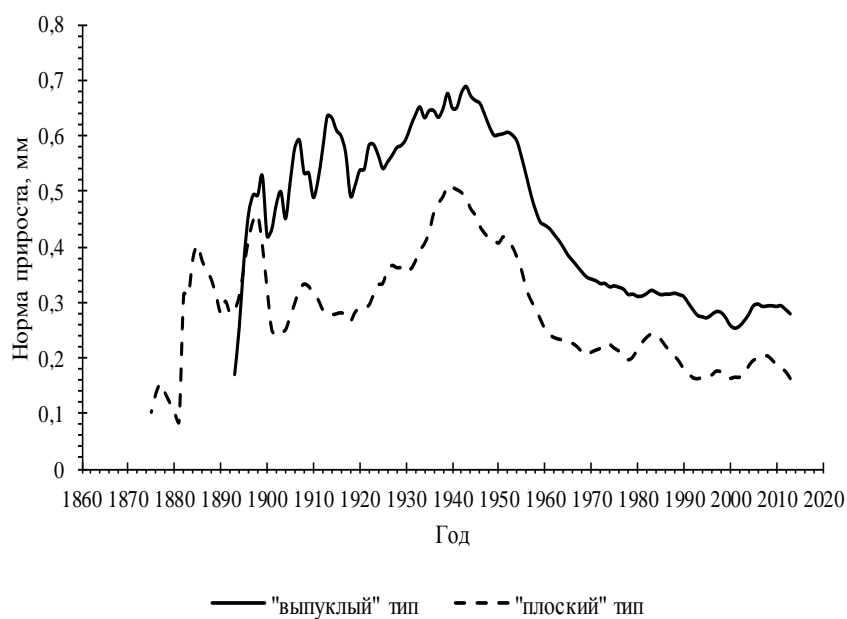


Рисунок 6.22. Циклические колебания в годичном приросте у форм с разным типом апофиза в пинежской ценопопуляции сосны

В более южных ценопопуляциях (важская и вычегодская) установлены циклы 12,8 и 11,3 лет по минимумам, 17,8 и 8,8 лет по максимумам прироста у сосны с «выпуклой» формой. У сосны с «плоской» формой в разных ценопопуляциях выявлена цикличность по минимумам роста 9,9 и 9,7 лет, а максимум – 11,9 и 10,9 лет (рисунок 6.23, 6.24).

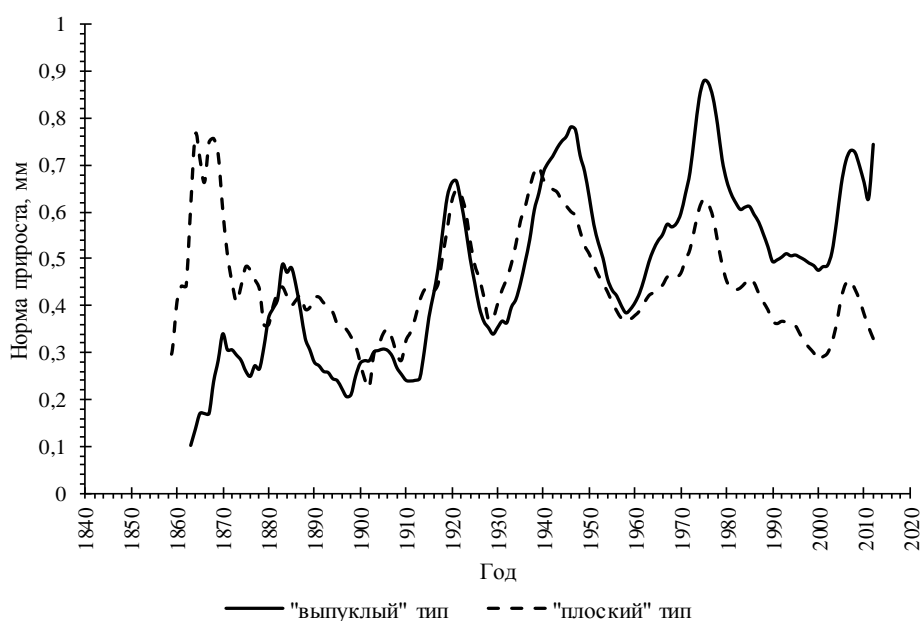


Рисунок 6.23. Циклические колебания в годичном приросте у форм с разным типом апофиза в важской ценопопуляции сосны

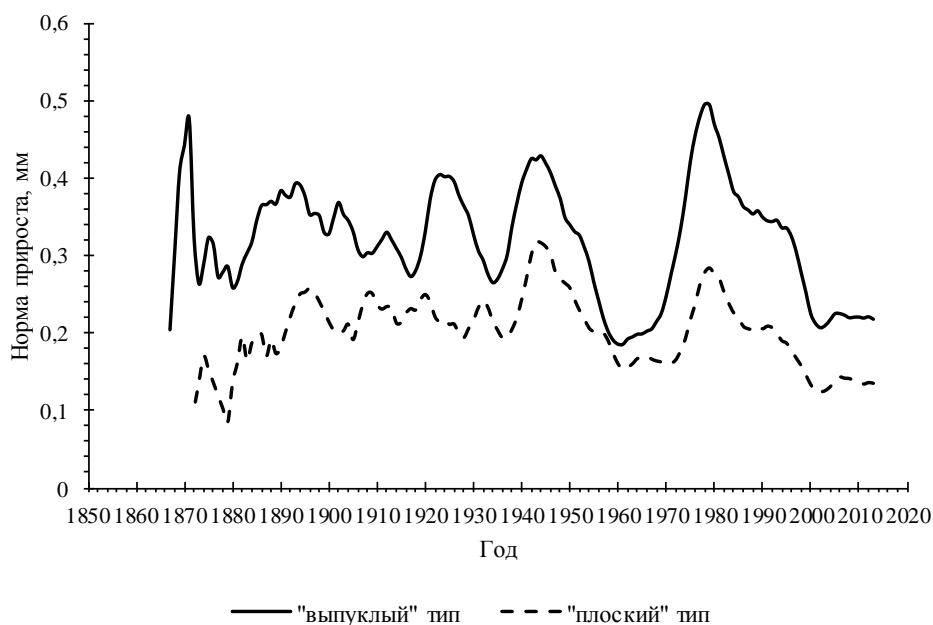


Рисунок 6.24. Циклические колебания в годичном приросте у форм с разным типом апофиза в вычегодской ценопопуляции сосны

*Циклическость прироста у форм с разным цветом микростробиллов в усть-двинской ценопопуляции сосны.* Циклическость у форм с разным цветом мужских стробиллов имеет небольшие различия. Циклы минимального и максимального годичного прироста у сосны с желтым цветом микростробиллов несколько больше (13,9 и 13,7 лет) по сравнению с краснопыльничковой сосной (8,5 и 8,7 лет) (рисунок 6.25).

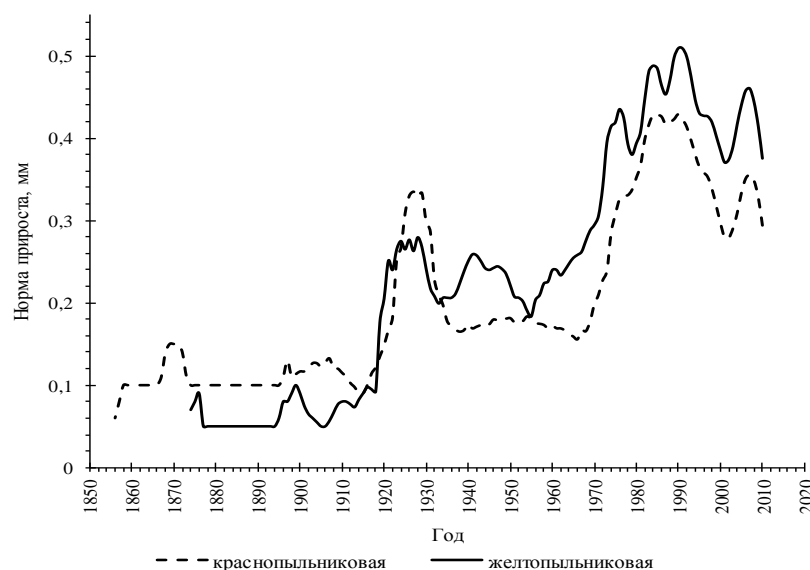


Рисунок 6.25. Циклические колебания в годичном приросте у форм с разным цветом микростробиллов в усть-двинской ценопопуляции сосны

*Цикличность прироста у форм с разным половым типом в усть-двинской ценопопуляции сосны.* Динамика годовичного прироста сосна с разной сексуализацией имеет близкие значения циклов. У сосны со смешанной сексуализацией цикличность составляет 8,9 (минимум) и 11,4 (максимум) лет. Сосна женского типа сексуализации имеет большие средние значения по циклам как по минимальным (12,1 лет), так и максимальным (9,1 лет) значениям радиального прироста (рисунок 6.26).

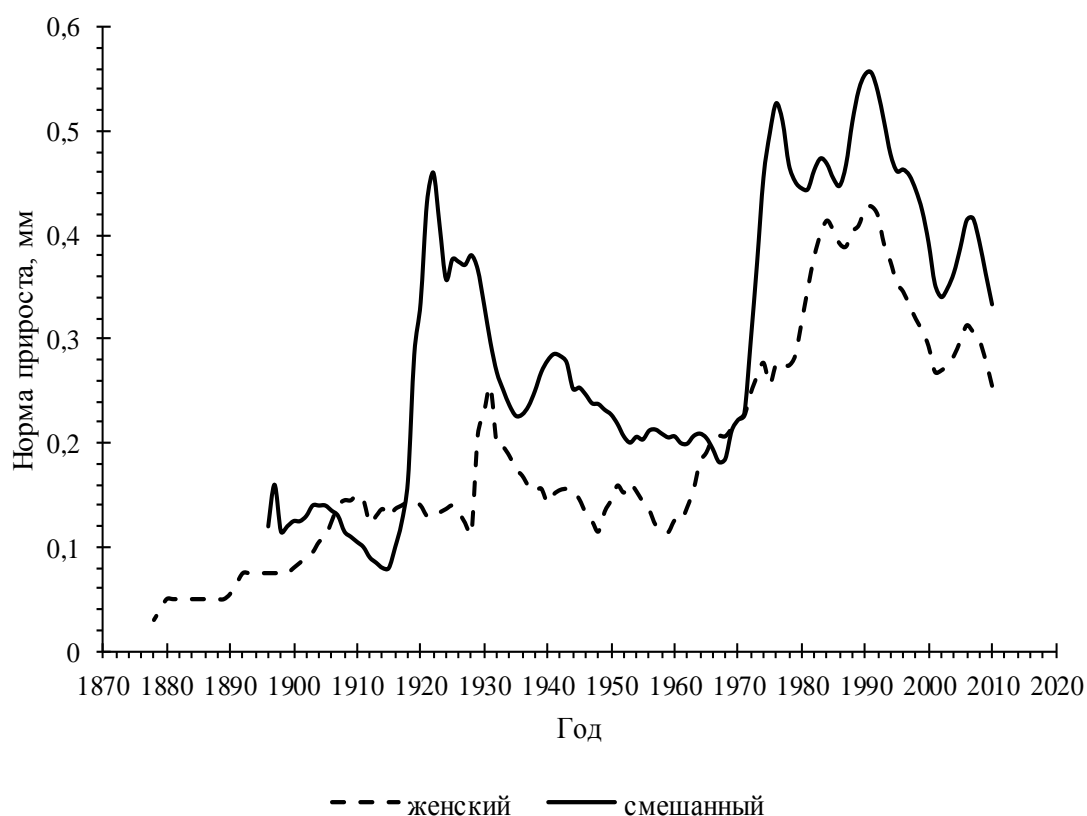


Рисунок 6.26. Циклические колебания в годовичном приросте у форм с разным половым типом в усть-двинской ценопопуляции сосны

*Цикличность прироста «обычной» и «болотной» форм сосны в разных ценопопуляциях.* В усть-двинской ценопопуляции у форм по габитусу кроны по кривым нормы прироста установлены циклы 8,8 и 13,5 лет (по минимальному приросту), 10 и 12,2 лет (по максимальному приросту) (рисунок 6.27).

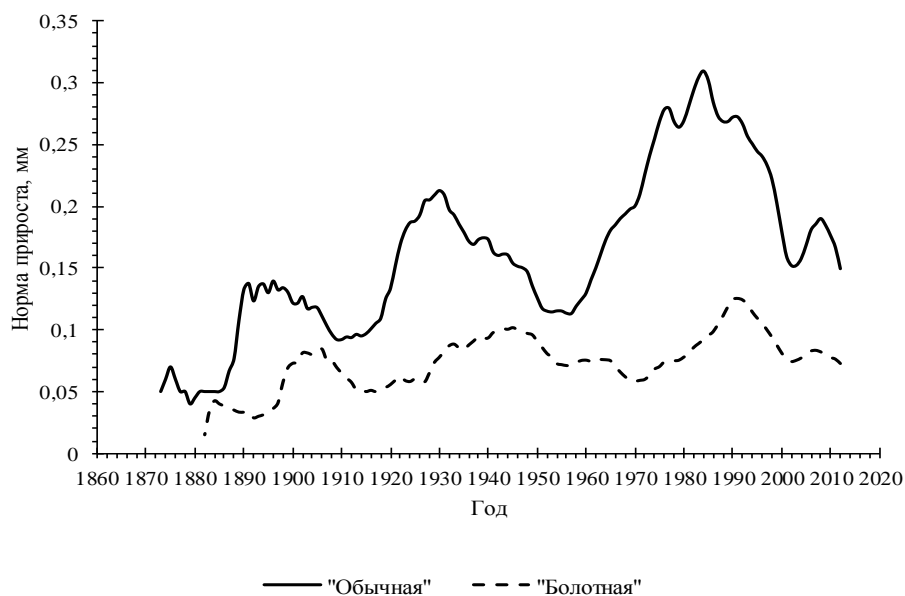


Рисунок 6.27. Циклические колебания в годичном приросте у разных форм в усть-  
двинской ценопопуляции сосны

В более благоприятных условиях (вычегодская ценопопуляция) установлены более высокие значения по цикличности у «обычной» формы (12 лет по минимумам и 18,4 лет – максимумам). «Болотная» сосна имеет близкие значения по циклам (8,9 лет по минимумам и 8,3 лет по максимум прироста) (рисунок 6.28).

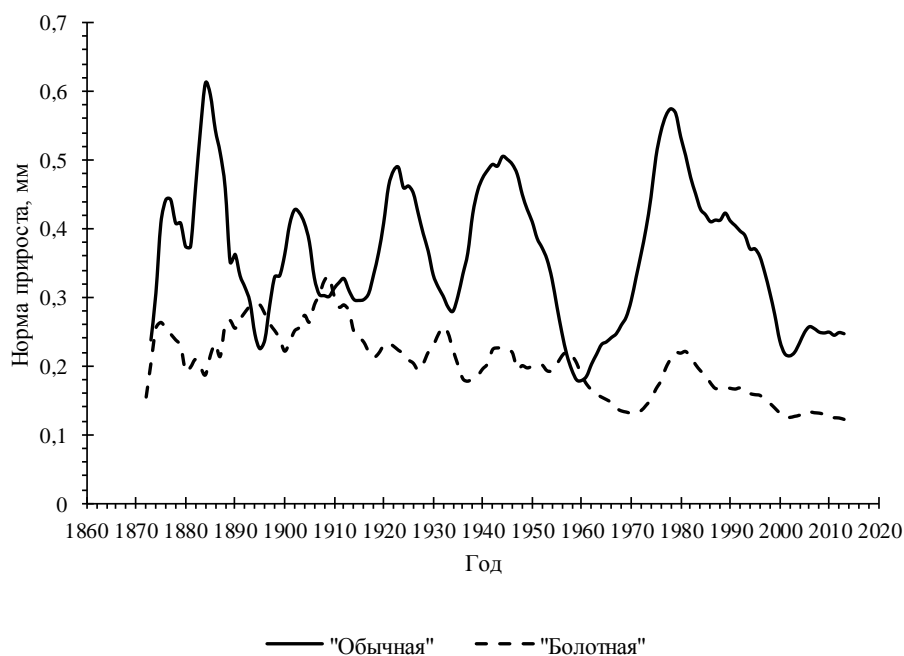


Рисунок 6.28. Циклические колебания в годичном приросте у разных форм в  
вычегодской ценопопуляции сосны

В целом цикличность колебаний радиального прироста разных форм сосны близка к солнечному циклу (цикл Швабе-Вольфа), но отмечена и встречаемость малых (от  $< 2$  до 6 лет) циклов во всех ценопопуляциях, 22-летнего и цикла Брикнера в южных ценопопуляциях сосны (Ловелиус, 1979; Jacoby et al., 1996). Цикличность близкая к циклу активности Солнца у разных форм сосны подтверждается ранее полученными данными (Тарханов, Пинаевская, 2015, 2016). Наличие циклических колебаний разных порядков является существенным фактором сохранения биологической устойчивости древостоя (Матвеев и др., 2012).

Построены кривые индексов прироста и чисел Вольфа разных форм сосны (приложение 10, рисунок 1 – 4). В стрессовых условиях зависимость между приростом и фазами солнечной активности наблюдается более четкая. При визуальном анализе графиков прироста (в относительных индексах) разных форм сосны и чисел Вольфа выявлены совпадения уменьшения и увеличения данных показателей (последние 30 лет). У форм с «выпуклым» типом отмечается близкое количество совпадений по годам между приростом и индексами солнечной активности ( $n = 11 - 19$ ) по сравнению с «плоским» типом ( $n = 10 - 18$ ) в разных ценопопуляциях. У форм по цвету микростробилов и половому типу установлено одинаковое количество совпадений по годам ( $n = 12 - 14$ ), а у «обычной» и «болотной» сосны разных ценопопуляций близкое количество совпадений ( $n = 12 - 18$ ).

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 на пробных площадях Архангельской области ( $r = -0,01 - -0,20$ ) (приложение 10, таблица 1).

Таким образом, «коэффициента чувствительности» у форм, выделенных по типу апофиза семенных чешуй (19 – 27 %), цвету микростробилов (25 %), половому типу (23 – 25 %) и 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. 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.

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 к условиям постоянного избыточного увлажнения почв. Установлено, что устойчивость форм по типу апофиза семенных чешуй в разных географических районах проявляется неодинаково. На севере ареала (усть-мезенская и пинежская ценопопуляция) сосна с разным типом апофиза реагирует одинаково на стресс-фактор, а в более благоприятных условиях (усть-двинская, важская и вычегодская ценопопуляции) реакции форм на воздействие дезадаптирующего фактора различаются. Сосна с разным цветом микростробилов и типом сексуализации одинаково реагируют на стрессовые условия, а «обычная» и «болотная» сосна различаются по устойчивости.

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 достоверные связи между приростом и облачностью у сосны со смешанным половым типом и форм по габитусу кроны ( $r > 0,5; p < 0,05$ ).

Установлена цикличность активности Солнца в колебаниях камбиального роста у разных форм сосны, которая в среднем составила 11,2 лет.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования позволяют получить целостное представление о динамике роста разных морфологических форм сосны (*Pinus sylvestris* L.) в стрессовых условиях, вызванных постоянным избыточным увлажнением почв Северо-Двинского бассейна. Изучена индивидуальная изменчивость морфоструктурных показателей у разных форм. Хронологическая изменчивость радиального прироста у форм и половых типов сосны характеризуется повышенным – очень высоким уровнем. Выявлены основные закономерности радиального роста во временных рядах и установлены типы роста деревьев разных форм сосны в стрессовых условиях. В разных ценопопуляциях у форм с «выпуклым» и «плоским» типом апофиза более характерна кривая «большого роста» (частота встречаемости деревьев этого типа – 74 %). Для большинства деревьев (40 – 52 %) форм с разным цветом микростробилов характерны кривые, когда величина радиального прироста увеличивается с возрастом. Для сосны разного типа сексуализации характерны кривые равномерного роста и повышения прироста в «зрелом» возрасте (41 – 47 %). Для «обычной» и «болотной» сосны разных ценопопуляций более характерна кривая «большого роста» (около 70 % деревьев). Наиболее продуктивными на верховых торфяных почвах являются сосна с «выпуклым» типом апофиза семенных чешуй шишек, желтопыльниковая форма, сосна смешанного полового типа и «обычная» форма.

На основании оригинальных результатов 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 ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абдуллина, Д.С. Дифференциация популяций сосны обыкновенной по фенотипическим признакам на северо-восточном пределе ареала / Д.С. Абдуллина, И.В. Петрова // Аграрный вестник Урала. – 2012. – № 9. – С. 34 – 36.
2. Аболин, Р.И. Болотные формы *Pinus sylvestris* L. / Р.И. Аболин // Труды Ботанического музея АН. – 1915. – Вып. 14. – С. 62 – 84.
3. Азниева, Ю.Н. О влиянии условий местопроизрастания на формовое разнообразие сосны обыкновенной / Ю.Н. Азниева // Лесоведение и лесное хозяйство. – 1976. – Вып. 11. – С. 29 – 35.
4. Алексеев, А.С. Колебание радиального прироста в древостоях при атмосферном загрязнении / А.С. Алексеев // Лесоведение. – 1990. – № 2. – С. 82 – 87.
5. Андреев, С.Г. Региональные закономерности изменчивости прироста сосны в степной зоне Бурятии / С.Г. Андреев // География и природные ресурсы. – 2001. – № 1. – С. 73 – 78.
6. Аникеев, Д.Р. Сопряженная изменчивость и наследуемость признаков женской генеративной сферы сосны обыкновенной в условиях промышленного загрязнения / Д.Р. Аникеев // Лесоведение. – 2000. – № 4. – С. 56 – 62.
7. Анучин, Н.П. Лесная таксация. 5-е изд / Н.П. Анучин. – М.: Лесная промышленность, 1982. – 552 с.
8. Арефьев, С.П. Климатические факторы в древесно-кольцевых хронологиях города Тюмени / С.П. Арефьев // Вестник Тюменского государственного университета. – 2013. – № 12. – С. 34 – 41.
9. Арефьев, С.П. Оценка устойчивости кедровых лесов Западно-Сибирской равнины / С.П. Арефьев // Экология. – 1997. – № 3. – С. 175 – 183.
10. Арсеньева, Т.В. Эколого-анатомические аспекты изменчивости древесины сосновых из промышленных районов европейского севера / Т.В. Арсеньева, Е.С. Чавчавадзе. – СПб.: Наука, 2001. – 109 с.

11. Артемьев, А.И. Типы заболоченных лесов Европейского Севера и эффективность их гидромелиорации / А.И. Артемьев, В.Г. Чертовской, Г.А. Мочалова // Мелиорация лесов Европейского Севера. – Архангельск: АИЛиЛХ, 1982. – С. 9 – 28.

12. Аушев, С.В. Экологические зависимости влияния факторов внешней среды на интенсивность прироста сосны обыкновенной: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Аушев Сергей Викторович. – Томск, 2006. – 22 с.

13. Бабушкина, Е.А. Влияние локальных условий произрастания на климатический сигнал в изменчивости радиального прироста различных древесных видов / Е.А. Бабушкина // В мире научных открытий. – 2011. – № 9.1. – С. 295 – 306.

14. Бабушкина, Е.А. Климатический сигнал в радиальном приросте хвойных в лесостепи юга Сибири и его зависимость от локальных условий местопроизрастания / Е.А. Бабушкина, Л.В. Белокопытова // Экология. – 2014. – № 5. – С. 323 – 331.

15. Бабушкина, Е.А. Зависимость ширины годичных колец сосны обыкновенной от температур воздуха и почвы лесостепной зоне юга Сибири / Е.А. Бабушкина, Л.В. Белокопытова, А.В. Демина, Г.Н. Шibaева // В мире научных открытий. – 2014. – № 6 (54). – С. 22 – 31.

16. Бабушкина, Е.А. Влияние климатических факторов на клеточную структуру годичных колец хвойных, произрастающих в различных топоэкологических условиях лесостепной зоны Хакасии / Е.А. Бабушкина, Е.А. Ваганов, П.П. Силкин // Journal of Siberian Federal University. Biology. – 2010. – Vol. 3, No. 2. – P. 159 – 176.

17. Бабушкина, Е.А. Трансформация климатического отклика в радиальном приросте деревьев в зависимости от топоэкологических условий их произрастания / Е.А. Бабушкина, А.А. Кнорре, Е.А. Ваганов, М.В. Брюханова // География и природные ресурсы. – 2011. – № 1. – С. 159 – 166.

18. Бабушкина, Л.Г. Изменчивость окраски микростробилов сосны обыкновенной в условиях промышленного загрязнения / Л.Г. Бабушкина, Г.В. Зуева, Д.Р. Аникеев // Лесоведение. – 1997. – № 4. – С. 80 – 85.

19. Барзут, В.М. Анализ многолетней и погодичной динамики прироста хвойных в Беломорье: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Барзут Владимир Михайлович. – Тарту, 1985. 27 с.

20. Баринова, В.В. Экстремальные климатические события в Республике Тыва по дендрохронологическим данным / В.В. Баринова, В.С. Мыглан, А.В. Тайника, О.В. Оудцпа, Е.А. Ваганов // Сибирский экологический журнал. – 2015. – Т. 22, № 4. – С. 507 – 517.

21. Белецкий, Е.Н. Связь, взаимодействие и синхронизация солнечных, климатических, трофических и популяционных циклов: циклы солнечной активности [Электронный ресурс] / Е.Н. Белецкий. – Режим доступа: [http://www.agromage.com/stat\\_id.php?id=97](http://www.agromage.com/stat_id.php?id=97).

22. Белокопытова, Л.В. Климатический отклик радиального прироста хвойных лесостепи юга Сибири: сравнение трех подходов / Л.В. Белокопытова, Е.А. Бабшкина, Д.Ф. Жирнова, И.П. Панюшкина, Е.А. Ваганов // Сибирский экологический журнал. – 2018. – Т. 25, № 4. – С. 411 – 424.

23. Битвинскас, Т.Т. Дендроклиматические исследования / Т.Т. Битвинскас. – Л.: Гидрометеиздат, 1974. – 172 с.

24. Божок, А.А. Внутривидовая изменчивость сосны обыкновенной в различных экологических условиях Львовской области: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.01 / Божок Александр Афанасьевич. – Рига, 1979. – 16 с.

25. Ботыгин, И.А. Математические модели в задачах обработки дендрэкологических данных. Ч. II / И.А. Ботыгин, В.Н. Попов, В.А. Тартаковский // Известия Томского политехнического университета. – 2011. – Т. 319, № 5. – С. 123 – 125.

26. Бочаров, А.Ю. Структура лесов и климатический отклик деревьев в зоне контакта «лес-степь» (Горный Алтай) / А.Ю. Бочаров, Д.А. Савчук // Journal of Siberian Federal University. Biology. – 2015. – Vol. 8, No. 4. – P. 426 – 440.

27. Брукс, К. Применение статистических методов в метеорологии / К. Брукс, Н. Краузерс. – Л.: Гидромеоиздат, 1963. – 416 с.
28. Ваганов, Е.А. Сезонный рост и структура на северном пределе леса / Е.А. Ваганов, Л.Г. Высотская, А.В. Шашкин // Лесоведение. – 1994. – № 5. – С. 3 – 15.
29. Ваганов, Е.А. Дендроклиматический анализ роста сосны в лесоболотных фитоценозах Томской области / Е.А. Ваганов, А.В. Качаев // Лесоведение. – 1992. – № 6. – С. 3 – 10.
30. Ваганов, Е.А. Влияние климатических факторов на прирост и плотность древесины годовых колец ели и сосны в горах Северной Италии / Е.А. Ваганов, М.В. Скомаркова, Э.-Д. Шульце, П. Линке // Лесоведение. – 2007. – № 2. – С. 37 – 44.
31. Ваганов, Е.А. Анализ роста дерева по структуре годовых колец / Е.А. Ваганов, И.А. Терсков. – Новосибирск: Наука, 1977. – 150 с.
32. Ваганов, Е.А. Рост и структура годовых колец хвойных / Е.А. Ваганов, А.В. Шашкин. – Новосибирск: Наука, 2000. – 214 с.
33. Ваганов, Е.А. Дендроклиматические и дендрэкологические исследования в северной Евразии / Е.А. Ваганов, С.Г. Шиятов // Лесоведение. – 2005. – № 4. – С. 18 – 27.
34. Ваганов, Е.А. Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике / Е.А. Ваганов, С.Г. Шиятов, В.С. Мазепа. – Новосибирск: Наука, 1996. – 246 с.
35. Вахнина, И.Л. Анализ динамики ширины годовых колец сосны обыкновенной в условиях Восточного Забайкалья / И.Л. Вахнина // Известия Иркутского государственного университета. Серия «Биология. Экология». – 2011. – Т. 4, № 3. – С. 13 – 17.
36. Вахнина, И.Л. Древесно-кольцевой анализ сосны обыкновенной в восточной Забайкалье с конца 19-го столетия / И.Л. Вахнина // Вестник Бурятского государственного университета. – 2011. – № 14а. – С. 108 – 112.

37. Вахнина, И.Л. Применение дендрохронологического метода исследований при проведении экспертизы по незаконным рубкам / И.Л. Вахнина // Успехи современного естествознания. – 2014. – № 5-2. – С. 73 – 75.
38. Введение в систему Statistica: Мет. указ. / Сост.: Т.Я. Лазарева, Р.Н. Абалуев. – Тамбов: Изд-во Тамб. гос. техн. ун-та, 2002. – 32 с.
39. Велисевич, С.Н. Влияние климатических факторов на радиальный рост кедра и лиственницы в экотопах с различной влажностью почвы на юге Западной Сибири / С.Н. Велисевич, О.В. Хуторной // Journal of Siberian Federal University. Biology. – 2009. Vol. 2, No. 1. – P. 117 – 132.
40. Вернодубенко, В.С. Особенности формирования ранней и поздней древесины сосны на торфяных почвах / В.С. Вернодубенко, Н.А. Дружинин // ИВУЗ. Лесной журнал. – 2014. – № 1. – С. 54 – 61.
41. Вернодубенко, В.С. Результаты исследования древесно-кольцевых хронологий сосняков, произрастающих на торфяных почвах / В.С. Вернодубенко // Вестник МГУЛ – Лесной Вестник. – 2014. – № 5. – С. 26 – 30.
42. Видякин, А.И. Изменчивость формы апофизов шишек в популяциях сосны обыкновенной на востоке Европейской части России / А.И. Видякин // Экология. – 1995. – № 5. – С. 356 – 362.
43. Видякин, А.И. Изменчивость формы шишек в популяциях сосны обыкновенной на востоке Европейской части СССР / А.И. Видякин // Лесоведение. – 1991. – № 3. – С. 45 – 52.
44. Видякин, А.И. Популяционная структура сосны обыкновенной – основа генетико-селекционного улучшения вида / А.И. Видякин // Генетико-селекционные основаны улучшения лесов. – Воронеж: НИИЛГиС, 1999. – С. 219 – 224.
45. Видякин, А.И. Фены лесных древесных растений: выделение, масштабирование и использование в популяционных исследованиях (на примере *Pinus sylvestris* L.) / А.И. Видякин // Экология. – 2001. – № 3. – С. 197 – 202.

46. Волков, Ю.В. Алгоритм анализа площадей годичных слоев деревьев / Ю.В. Волков, В.А. Тартаковский // Известия Томского политехнического университета. – 2011. – Т. 319, № 5. – С. 112 – 117.
47. Вомперский, С.Э. Биологические основы эффективности лесосошения / С.Э. Вомперский. – М.: Наука, 1968. – 312 с.
48. Вомперский, С.Э. Оценка площади болотных и заболоченных лесов России / С.Э. Вомперский, А.А. Сиринов, А.А. Сальников, О.П. Цыганова, Н.А. Валяева // Лесоведение. – 2011. – № 5. – С. 3 – 11.
49. Ворон, В.П. Воздействие загрязнения атмосферы на сосновые леса Восточного Донбасса / В.П. Ворон, Т.Ф. Стельмахова, И.М. Коваль // Лесоведение. – 2000. – № 1. – С. 46 – 50.
50. География Архангельской области / Под ред. Н.М. Бызовой. – Архангельск: ПМПУ, 1995. – 237 с.
51. Гертих, М. Генетическая ценность местной сосны обыкновенной / М. Гертих // Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений: Материалы Международного симпозиума (25 – 30 сентября 1989 г.). – М., 1989. – С. 24 – 28.
52. Глебов, Ф.З. Динамика ширины годичных колец в связи с метеорологическими показателями в различных типах болотных лесов / Ф.З. Глебов, В.И. Литвиненко // Лесоведение. – 1976. – № 4. – С. 56 – 62.
53. Горячев, В.М. Сезонный рост и развитие древесных растений в первобытных пихтово-еловых лесах / В.М. Горячев // Экологические особенности и восстановительная динамика темнохвойных лесов Среднего Урала. – Свердловск: УрО АН СССР, 1991. – С. 78 – 100.
54. ГОСТ 16128 – 70. Пробные площади лесоустойчивые. – М., 1970. – 23 с.
55. Громадин, А.В. Влияние климатических факторов на радиальный прирост пихты кавказской / А.В. Громадин // Докл. ТСХА. – 2000. – № 272. – С. 152 – 153.

56. Гусев, И.И. Таксация древостоя: Учеб. пособие / И.И. Гусев. – Архангельск: АГТУ, 2000. – 71 с.
57. Дворецкий, Н.И. Изменчивость морфологических признаков сосны обыкновенной в Восточном Забайкалье / Н.И. Дворецкий // Лесоведение. – 1993. – № 4. – С. 77 – 80.
58. Динамика и перспективы лесопользования в Архангельской области / Д.В. Трубин, С.В. Третьяков, С.В. Коптев и др. – Архангельск: АГТУ, 2000. – 96 с.
59. Долголиков, В.И. Встречаемость и продуктивность различных форм сосны и ели в Ленинградской области / В.И. Долголиков, Р.Ф. Осьминина // Восстановление леса на Северо-западе РСФСР. Сборник научных трудов. – Л.: ЛенНИИЛХ, 1978. – С. 111–116.
60. Драгавцев, В.А. Методы популяционного эксперимента с растениями / В.А. Драгавцев // Успехи современной генетики. – 1974. – Вып. 5. – С. 221 – 228.
61. Егоров, М.Н. Введение в фенетику древесных растений / М.Н. Егоров. – Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 2004. – 120 с.
62. Егоров, М.Н. Фенотипическая структура естественного древостоя сосны обыкновенной в Центральном Черноземье (Усманский бор) / М.Н. Егоров // ИВУЗ. Лесной журнал. – 2006. – № 4. – С. 30 – 36.
63. Ефремов, С.П. Морфология и жизнеспособность пыльцы желто- и краснопыльниковой форм сосны обыкновенной на болотах и суходолах Западной Сибири / С.П. Ефремов, Т.С. Пименов, Т.С. Седельникова, И.В. Петрова, С.Н. Санников // Хвойные бореальной зоны. – 2010. – № 1-2. – С. 126 – 129.
64. Жаворонков, Ю.М. Судебная дендрохронология на службе криминалистики XXI века / Ю.М. Жаворонков // Вестник МГУЛ – Лесной Вестник. – 2014. – № 5 (18). – С. 53 – 58.
65. Засухи Восточно-Европейской равнины по гидрометеорологическим и дендрохронологическим данным / О.Н. Соломина, И.С. Бушуева, Е.А. Долгова, А.Н. Золотокрылин, В.В. Кузнецова, Т.О. Кузнецова [и др.]. – М.; СПб.: Нестор-История, 2017. – 360 с.

66. Иванов, А.М. Изучение морфологической изменчивости шишек сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в Костромской области / А.М. Иванов // Вестник МГУЛ – Лесной Вестник. – 2011. – № 4. – С. 192 – 195.

67. Ивантер, Э.В. Введение в количественную биологию / Э.В. Ивантер, А.В. Коросов. – Петрозаводск: Петрозаводский государственный университет, 2011. – 302 с.

68. Изменение климата. Обзор состояния и тенденций изменения климата России. – М.: Институт глобального климата и экологии, 2005. – 20 с.

69. Ирошников, А.И. О генотипическом составе популяций сосны обыкновенной в юго-восточной части ее ареала / А.И. Ирошников // Селекция хвойных пород Сибири. – Красноярск: ИЛиД СО АН СССР, 1978. – С. 76 – 95.

70. Катютин, П.Н. Некоторые особенности роста *Pinus sylvestris* на минеральных островах болотного массива Большой мох (Дарвинский заповедник) / П.Н. Катютин, О.В. Галанина, Д.О. Садоков, Г.А. Тюсов // VIII Галкинские Чтения: Материалы докладов конференции (2 – 3 февраля 2017 г.) / Под ред. д.б.н. Т.К. Юрковской. – СПб.: Издательство СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2017. – С. 46 – 49.

71. Катютин, П.Н. Особенности роста сосны обыкновенной при естественном восстановлении / П.Н. Катютин, В.В. Горшков, Н.И. Ставрова, Е.А. Волкова // Повышение эффективности использования и воспроизводства природных ресурсов: Материалы докладов научно-практической конференции (24 – 25 ноября 2016 г.). – Великий Новгород, 2016 – С. 196 – 200.

72. Кирдянов, А.В. Разделение климатического сигнала, содержащегося в изменчивости ширины и плотности годовых колец древесины / А.В. Кирдянов, Е.А. Ваганов // Лесоведение. – 2006. – № 6. – С. 71 – 75.

73. Кирдянов, А.В. Региональные особенности климатической реакции радиального прироста лиственницы на севере Средней Сибири и на Урале / А.В. Кирдянов, П.П. Силкин, А.А. Кнорее, В.Б. Круглов // Вестник КрасГУ. – 2005. – № 5. С. 79 – 84.

74. Козубов, Г.М. Внутривидовое разнообразие сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в Карелии и на Кольском полуострове: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук / Козубов Геннадий Михайлович. Л., 1962. – 16 с.

75. Козубов, Г.М. О краснопыльниковой форме сосны обыкновенной / Г.М. Козубов // Ботанический журнал. – 1962. – Т. 47, № 2. – С. 276 – 283.

76. Комин, Г.Е. Дендрохронологическая оценка динамики продуктивности лесов Северо-Западного Кавказа / Г.Е. Комин // Journal of Siberian Federal University. Biology. – 2012. – No. 5. – P. 4 – 12.

77. Комин, Г.Е. Динамика прироста сосны в Казахстане в связи с солнечной активностью / Г.Е. Комин // Бюл. Солнечные данные. – 1969. – № 8. – С. 113 – 117.

78. Комин, Г.Е. Применение дендрохронологических методов в экологическом мониторинге лесов / Г.Е. Комин // Лесоведение. – 1990. – № 2. – С. 3 – 11.

79. Комин, Г.Е. Цикличность в динамике лесов Зауралья: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.16 / Комин Гавриил Егорович. – Свердловск, 1978. – 39 с.

80. Комин, Г.Е. Цикличность в динамике прироста деревьев // Проблемы экспертизы растительных объектов / Г.Е. Комин. – М., 1972. – С. 54 – 64.

81. Костин, С.И. Циклы солнечной активности и влияние их на прирост деревьев / С.И. Костин // Журнал общей биологии. – 1974. – Вып. 35, № 2. – С. 270 – 275.

82. Кострикин, В.А. Возможности использования дендрохронологических методов при изучении внутривидовой изменчивости древесных растений / В.А. Кострикин, В.Т. Рыжкова // Лесная генетика и селекция на рубеже тысячелетий: Материалы научно-практической конференции. – В.: НИИЛГиС, 2002. – С. 99 – 107.

83. Котляров, А.Е. О половом диморфизме у сосны обыкновенной / А.Е. Котляров // Возобновление в лесах Сибири. – Красноярск: ИЛиД СО АН СССР, 1965. – С. 88.

84. Котов, М.М. Изменчивость сосны обыкновенной по адаптивным признакам в связи с условиями произрастания / М.М. Котов // Лесоведение. – 1997. – № 3. – С.51 – 60.

85. Кузьменко, Е.И. Лесные экосистемы средней и южной тайги Западно-Сибирской равнины (Структура и пространственно-временная динамика) / Е.И. Кузьменко, Е.П. Смолоногов / Отв. ред.: В.С. Михеев, В.А. Усольцев. – Новосибирск: СО РАН, 2000. – 216 с.

86. Кузьмин, А.В. Определение временных интервалов влияния температурных факторов на формирование радиального прироста в сосновых древостоях Кольского региона / А.В. Кузьмин, Е.Ю. Полоскова, О.А. Гончарова // Вестник МГТУ. – 2011. – Т. 14, № 3. – С. 565 – 576.

87. Кузьмина, Н.А. Изменчивость генеративных органов сосны обыкновенной в Приангарье / Н.А. Кузьмина // Селекция хвойных пород Сибири. – Красноярск: ИЛИД СО АН СССР, 1978. – С. 96 – 120.

88. Кузьмина, Н.А. Изменчивость шишек и семян сосны обыкновенной в Приангарье / Н.А. Кузьмина // Селекция, генетика и семеноводство древесных пород как основа создания высокопродуктивных лесов: Тез. докл. и сообщ. на Всесоюз. науч.-техн. совещ. Ч. 1. – М., 1980. – С. 135 – 138.

89. Курдиани, С.З. Деление *Pinus sylvestris* на расы / С.З. Курдиани // Лесопромышленный вестник. – 1908. – № 26. – С. 237 – 240.

90. Кухта, А.Е. Влияние температуры и осадков на годичный линейный прирост сосны обыкновенной на берегах Кандалакшского залива / А.Е. Кухта // Вестник МГУЛ – Лесной Вестник. – 2009. – № 1. – С. 61 – 66.

91. Кухта, А.Е. Климатические и локальные факторы изменчивости параметров приростов сосны обыкновенной трех особо охраняемых территорий Севера России / А.Е. Кухта // Вестник МГУЛ – Лесной Вестник. – 2011. – № 4. – С. 221 – 226.

92. Кухта, А.Е. Линейный и радиальный приросты сосны обыкновенной в Волжско-Камском и Центрально-Лесном государственных природных

заповедниках / А.Е. Кухта, Д.Е. Румянцев // Вестник МГУЛ – Лесной Вестник. – 2010. – № 3. – С. 88 – 93.

93. Кучеров, И.Б. Кустарничковые сфагново-зеленомошные и сфагновые сосняки средней и северной тайги Европейской России / И.Б. Кучеров, С.А. Кутенков // Труды Карельского научного центра РАН. – 2012. – № 1. – С. 16 – 32.

94. Кучеров, С.Е. Влияние непарного шелкопряда на радиальный прирост дуба черешчатого / С.Е. Кучеров // Лесоведение. – 1990. – № 2. – С. 20 – 29.

95. Кучеров, С.Е. Радиальный прирост сосны обыкновенной в районе Карабашского медеплавильного комбината / С.Е. Кучеров, А.А. Мулдашев // Лесоведение. – 2003. – № 2. – С. 43 – 49.

96. Лазуренко, Л.Б. Дендроклиматология сосны обыкновенной в условиях центральной лесостепи: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Лазуренко Любовь Борисовна. – Воронеж, 2002. – 22 с.

97. Леса республики Коми / Под ред. Г.М. Козубова, А.И. Таскаева. – М.: Дизайн. Информация. Картография, 1999. – 332 с.

98. Лесной план Архангельской области. Книга 1. – СПб. 2008. – 437 с.

99. Лесотаксационный справочник для северо-востока европейской части СССР (нормативные материалы для Архангельской, Вологодской областей и Коми АССР). – Архангельск: Архангельский институт леса и лесохимии, 1986. – 358 с.

100. Лигачев, И.Н. Изменчивость морфологических признаков и биоэкологических свойств сосны обыкновенной в Бурятской АССР / И.Н. Лигачев // Леса и лесное хозяйство Бурятской АССР. Труды Института леса и древесины. Т. 54. – М.: Изд-во АН СССР, 1962. – С. 187 – 222.

101. Липаткин, В.А. Перекрестная датировка дендрохронологических рядов с помощью ПЭВМ / В.А. Липаткин, С.Ю. Мазитов // Экология. Мониторинг и рациональное природопользование. Науч. тр., Вып. 288 (1). – М.: МГУЛ, 1997. – С. 103 – 110.

102. Липаткин, В.А. Возможности использования метода перекрестной датировки древесно-кольцевых хронологий при расследовании дел, связанных с

незаконной заготовкой древесины / В.А. Липаткин, С.Б. Пальчиков, Д.Е. Румянцев, Ю.М. Жаворонков // Теория и практика судебной экспертизы. Научно-практический журнал. – 2010. – № 3 (19). – С. 244 – 254.

103. Липаткин, В.А. Влияние климатических факторов на прирост ели европейской в разных частях ареала / В.А. Липаткин, Д.Е. Румянцев // Дендрохронологическая информация в лесоводственных исследованиях. – М.: МГУЛ. 2007. – С. 101 – 113.

104. Листов, А.А. Семяношение сосны в лишайниковых борах Севера / А.А. Листов // Селекция и семеноводство хвойных пород на Европейском Севере. – Архангельск, 1990. – С. 51 – 60.

105. Ловелиус, Н.В. Дендроиндикация состояния лесных экосистем и природных условий (о. Ряжков, Кандалакшский залив) / Н.В. Ловелиус // Геология и эволюционная география. – СПб.: Изд-во «Эпиграф», 2005. – С. 188 – 196.

106. Ловелиус, Н.В. Дендроиндикация. Dendroindication (на русском и английском языке) / Н.В. Ловелиус. – СПб: ПАНИ, 2000. – 313 с.

107. Ловелиус, Н.В. Изменчивость прироста деревьев / Н.В. Ловелиус. – Л.: Наука, 1979. – 232 с.

108. Ловелиус, Н.В. Колебания прироста древесных растений в 11-летнем цикле солнечной активности / Н.В. Ловелиус // Ботанический журнал. – 1972. – Т. 57, № 1. – С. 64 – 68.

109. Ловелиус, Н.В. Радиальный прирост сосны в сфагновых сосняках лесной зоны России и глобальные факторы среды / Н.В. Ловелиус, К.Н. Дьяконов, С.Б. Пальчиков, А.Ю. Ретеюм, Д.Е. Румянцев, В.А. Липаткин, А.В. Черакшев // Общество. Среда. Развитие (Тerra Humana). – 2013. – Вып. 4 (29). – С. 251 – 259.

110. Ловелиус, Н.В. Влияние факторов среды на изменчивость прироста древесных растений (на примере ели и сосны в долине р. Луги) / Н.В. Ловелиус, А.П. Колесникова // Общество. Среда. Развитие (Тerra Humana). – 2010. – Вып. 2. – С. 231 – 238.

111. Ловелиус, Н.В. Прирост годичных колец хвойных в Южном Сихотэ-Алине в связи с изменениями региональных и глобальных факторов среды / Н.В. Ловелиус, А.Д. Трофимова // Вестник МГУЛ – Лесной Вестник. – 2010. – № 3. – С. 51 – 58.

112. Лопатин, Е.В. Анализ динамики радиального прироста основных лесообразующих пород Республики Коми: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.02 / Лопит Евгений Валерьевич. – Санкт-Петербург, 2010. – 20 с.

113. Львов, П.Н. Лесная типология на географической основе / П.Н. Львов, Л.В. Ипатов. – Архангельск: Северо-западное книжное издательство, 1976. – 196 с.

114. Любавская, А.Я. Методы селекции древесных пород / А.Я. Любавская. – М., 1979. – 108 с.

115. Лянгузов, А.Ю. Новый метод оценки годичного прироста стволов древесных растений / А.Ю. Лянгузов, В.Т. Ярмишко, И.В. Лянгузова // Растительные ресурсы. – 2017. – Т. 53, № 4. – С. 580 – 593.

116. Магда, В.Н. Радиальный прирост древесных растений как показатель увлажнения на юге Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Магда Валерий Николаевич. – Красноярск, 2003. – 18 с.

117. Магда, В.Н. Радиальный прирост сосны как индикатор атмосферного увлажнения в Минусинской котловине / В.Н. Магда // Известия Русского географического общества. – 2002. – № 134 (1). – С. 73 – 79.

118. Магда, В.Н. Выделение климатического сигнала на увлажнение из древесно-кольцевых хронологий в горных лесостепях Алтае-Саянского региона / В.Н.Магда, Й. Блок, О.Ч. Ойдупаа, Е.А. Ваганов // Лесоведение. – 2011. – № 1. – С. 28 – 37.

119. Магда, В.Н. Исследование географических особенностей климатического сигнала древесно-кольцевых хронологий методами кластерного анализа / В.Н. Магда, О.Ч. Ойдупаа, Й. Блок // Известия Русского географического общества. – 2004. – № 136 (6). – С. 46 – 53.

120. Мазепа, В.С. Погодичная реконструкция средней летней температуры воздуха на севере Западной Сибири с 1690 года на основе данных о радиальном приросте деревьев / В.С.Мазепа // Сибирский экологический журнал. – 1999. – № 4. – С. 36 – 43.

121. Мазепа, В.С. Пространственно-временная изменчивость радиального прироста хвойных видов деревьев в субарктических районах Евразии: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.16 / Мазепа Валерий Семенович. – Екатеринбург, 1998. – 38 с.

122. Мамаев, С.А. Уровни изменчивости анатомо-морфологических признаков сосны / С.А. Мамаев // Ботанические исследования на Урале // Зап. Свердловск. отд-я Всес. бот. общ-ва. Вып. 5. – Свердловск, 1970. – С. 58 – 67.

123. Мамаев, С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале) / С.А. Мамаев. – М.: Наука, 1972. – 284 с.

124. Мандель, И.Д. Кластерный анализ / И.Д. Мандель. – М.: Финансы и статистика, 1988. – 176 с.

125. Манов, А.В. Радиальный прирост сосны обыкновенной в островном массиве бора лишайникового Печорского Заполярья / А.В. Манов // Известия Коми научного центра УрО РАН. – 2014. – Вып. 4 (20). – С. 43 – 49.

126. Матвеев, С.М. Дендроиндикация динамики состояния сосновых насаждений Центральной лесостепи / С.М. Матвеев. – Воронеж: ВГУ, 2003. – 269 с.

127. Матвеев, С.М. Дендрохронология: учебное пособие / С.М. Матвеев. – Воронеж: ВГЛТА, 2001. – 88 с.

128. Матвеев, С.М. Методика дендрохронологического анализа / С.М. Матвеев. – Воронеж: ВГЛТА, 1999. – 31 с.

129. Матвеев, С.М. Цикличность в динамике радиального прироста естественных и искусственных сосновых древостоев в борах Центральной Лесостепи / С.М. Матвеев // Вестник МГУЛ – Лесной вестник. – 2014. – № 5. – С. 110 – 116.

130. Матвеев, С.М. Цикличность прироста сосновых древостоев центральной лесостепи в 11-летнем цикле солнечной активности / С.М. Матвеев // ИВУЗ. Лесной журнал. – 2005. – № 1 – 2. – С. 15 – 22.

131. Матвеев, С.М. Лесоводственный и дендроклиматический анализ искусственных сосновых фитоценозов подверженных рекреационной дигрессии в пригородной зоне г. Воронежа / С.М. Матвеев, А.В. Мироненко, Д.А. Тимащук // Journal of Siberian Federal University. Biology. – 2015. Vol. 8, No. 4. – P. 410 – 425.

132. Матвеев, С.М. Дендроклиматический анализ естественных и искусственных древостоев сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. в свежих лесорастительных условиях Хреновского бора / С.М. Матвеев, В.И. Таранков, Ю.Н. Шурыгин // Научный журнал КубГАУ. – 2012. – № 75 (1). – С. 1 – 11.

133. Матвеев, С.М. Дендроклиматические исследование сосняков Усманского бора и моделирование пожароопасных сезонов / С.М. Матвеев, В.В. Чеботарев // ИВУЗ. Лесной журнал. – 2002. – № 2. – С. 37 – 41.

134. Милютин, Л.И. Сосна степных и лесостепных боров Сибири / Л.И. Милютин, Т.Н. Новикова, В.В.Тараканов, И.В. Тихонова. – Новосибирск: Академическое издательство «Гео», 2013. – 127 с.

135. Мишуков, Н.П. Изменчивость сосны обыкновенной в Приобских борах Новосибирской области и ее значение для лесного семеноводства: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 06.03.01 / Н.П. Мишуков. Свердловск, 1966. – 26 с.

136. Молотков, П.И. Селекция лесных пород / П.И. Молотков, И.Н. Патлай, Н.И. Давыдова, Ф.Л. Щепотьев, А.И. Ирошников, В.И. Мосин, Д.М. Пирагс, Л.И. Милютин. – М.: Лесная промышленность, 1982. – 224 с.

137. Наурзбаев, М.М. 1957-летняя древесно-кольцевая хронология по востоку Таймыра / М.М. Наурзбаев, Е.А. Ваганов // Сибирский экологический журнал. – 1999. – № 2. – С. 159 – 165.

138. Наурзбаев, М.М. Изменчивость приземной температуры воздуха на севере Евразии по данным тысячелетних древесно-кольцевых хронологий / М.М. Наурзбаев, Е.А. Ваганов, О.В. Сидорова // Криосфера Земли. – 2003. – № 7 (2). – С. 84 – 91.

139. Некрасова, Т.П. О значении желтой и розовой окраски мужских шишек у видов *Pinus* / Т.П. Некрасова // Ботанический журнал. – 1959. – Т. 44, № 7. – С. 975 – 978.

140. Новикова, Т.Н. Сибирские климатипы сосны в географических культурах Западного Забайкалья: дифференциация по росту и цвету микростробиллов / Т.Н. Новикова // Хвойные бореальной зоны. – 2012. – № 1 – 2. – С. 140 – 144.

141. Новикова, Т.Н. Формовое разнообразие сосны обыкновенной на юге Сибири (на примере популяций из трех разных лесорастительных зон) / Т.Н. Новикова, Д.И. Назимова // Хвойные бореальной зоны. – 2007. – № 2 – 3. – С. 260 – 266.

142. Общая характеристика климата Архангельской области и Ненецкого автономного округа [Электронный ресурс] / Режим доступа: <http://www.sevmeteo.ru/files/arh-nao.pdf>.

143. Овчинников, Д.В. Длительные циклические изменения радиального прироста хвойных Алтае-Саянской горной страны в позднем голоцене / Д.В. Овчинников, В.С. Мыглан // Международный научно-исследовательский журнал. – 2015. – № 11 (42), Ч. 3. – С. 79 – 82.

144. Осколков, В.А. Экологические факторы, определяющие радиальный прирост сосны и лиственница в различных местообитаниях Приольхонья / В.А. Осколков, В.И. Воронин // Сибирский экологический журнал. – 2005. – № 4. – С. 717 – 730.

145. ОСТ 56–69–83. Площади пробные лесоустроительные. Методы закладки. – ЦБНТИ Гослесхоза СССР, 1983. – 14 с.

146. Отчет по НИР (заключ.). Изучение состояния и биоиндикация загрязнений наземных и водных экосистем устьевой области Северной Двины. Руков. С.Н. Тарханов. Кн. 1. № ГР 01.9.50.004396. Инв. № 02.200.1 07101. – Архангельск, ИЭПС УрО РАН, 2000. – 237 с.

147. Переведенцев, Ю.П. Особенности проявления современного глобального потепления климата в различных регионах Северного полушария в

последние десятилетия / Ю.П. Переведенцев, К.М. Шанталинский // Вестник Удмуртского университета. – 2008. – Вып. 2. – С. 3 – 14.

148. Петров, И.А. Реакция хвойных экотона альпийской лесотундры Кузнецкого Алатау на изменение климата / И.А. Петров, В.И. Харук, М.Л. Двинская, С.Т. Им // Сибирский экологический журнал. – 2015. – Т. 22, № 4. – С. 548 – 527.

149. Петров, С.А. Изменчивость древесных пород в островных борах Казахского мелкосопочника / С.А. Петров // Ботанический журнал. – 1964. – Т. 49, № 12. – С. 1789 – 1792.

150. Пименов, А.В. Биоразнообразие сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в контрастных экотопах юга Сибири: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.02.01 / Пименов Александр Владимирович. – Томск, 2016. – 41 с.

151. Пименов, А.В. Качественная оценка формового разнообразия сосны обыкновенной в лесоболотных комплексах Западной Сибири / А.В. Пименов, Т.С. Седельникова // Хвойные бореальной зоны. – 2012. – № 1 – 2. – С. 157 – 161.

152. 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 РАН. – 2016. – Т. 18, № 2 (2). – С. 483 – 487.

153. Пинаевская, Е.А. Изменчивость радиального прироста форм сосны (*Pinus sylvestris* L.) с разным типом апофиза семенных чешуй / Е.А. Пинаевская, С.Н. Тарханов // Вестник МГУЛ – Лесной вестник. – 2016. – № 2. – С. 53 – 59.

154. 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.

155. Погода и климат [Электронный ресурс] / Режим доступа: <http://www.pogodaiklimat.ru>.

156. Полевая геоботаника. Т. 3. – М.-Л.: Наука, 1964. – 531 с.

157. Полоскова, Е.Ю. Возрастные особенности и динамика радиального роста сосны обыкновенной на Кольском полуострове / Е.Ю. Полоскова, О.А. Гончарова, А.В. Кузьмин // Вестник МГТУ. – 2013. – Т. 16, № 3. – С. 519 – 525.

158. Попов, П.П. Географическая изменчивость формы семенных чешуй ели в Восточной Европе и Западной Сибири / П.П. Попов // Лесоведение. – 1999. – № 1. – С. 68 – 73.

159. Правдин, Л.Ф. Половой диморфизм сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) / Л.Ф. Правдин // Тр. Ин-та леса АН СССР. – 1950. – Т. 3. – С. 190 – 201.

160. Правдин, Л.Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция / Л.Ф. Правдин. – М.: Наука, 1964. – 172 с.

161. Программа «Statistica»: методические указания к выполнению лабораторных работ / Сост.: Н.И. Тебайкина. – Екатеринбург: ГОУ ВПО УГТУ–УПИ, 2006. – 44 с.

162. Программные статистические комплексы. Часть 1. Stadia и Statgraphics: Лабораторный практикум / Самар. гос. аэрокосм. ун-т; Сост. А.С. Кучеров. – Самара, 2005. – 32 с.

163. Пугачев, П.Г. Динамика годового прироста *Pinus sylvestris* L. в Тургайской впадине в связи с климатическими факторами / П.Г. Пугачев // Ботанический журнал. – 1975. – № 3. – С. 401 – 412.

164. Пузаченко, Ю.Г. Математические методы в экологических и географических исследованиях / Ю.Г. Пузаченко. – М.: Издательский центр «Академия», 2004. – 416 с.

165. Путенихин, В.П. Популяционная структура и сохранение генофонда хвойных видов на Урале: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 06.03.01 / Путенихин Валерий Петрович. – Красноярск, 2000. – 48 с.

166. Раевский, Б.В. Селекционно-генетическая оценка клонов сосны обыкновенной на лесосеменных плантациях первого порядка / Б.В. Раевский, А.А. Мордась. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2006. – 91 с.

167. Расписание погоды [Электронный ресурс] / Режим доступа: <https://rp5.ru/archive.php>.
168. Ретеюм, А.Ю. Дендрохронология больших циклов солнечной системы / А.Ю. Ретеюм // Вестник МГУЛ – Лесной вестник. 2014. – № 5. – С. 125 – 134.
169. Розанов, М.И. Исследование корреляции ширины годовых колец деревьев с климатическими изменениями и солнечной активностью / М.И. Розанов, В.С. Прокудина // Биофизика. – 2002. – Т. 47, №1. – С. 135 – 138.
170. Роль влаги в продукционном процессе хвойных фитоценозов Севера. Серия предпринтов «Научные доклады» / К.С. Бобкова, Э.П. Галенок, С.Н. Сенькина, В.В. Тужилкина, А.И. Патов. – Коми научный центр УрРАН СССР, 198. – Вып. 188. – 28 с.
171. Романова, Л.И. Формирование годового кольца древесины *Pinus sylvestris* различных болотных местообитаний / Л.И. Романова // Материалы XI Съезда Русского ботанического общества (17 – 27 августа 2003 г.). – Новосибирск, 2003. – С. 92 – 93.
172. Романовский, М.Г. Лес и климат Центральной полосы России / М.Г. Романовский, Р.В. Щекалев. – М., 2009. – 68 с.
173. Рудаков, В.Е. Сосны Бузулукского бора как определители хода колебаний осадков в этом бору / В.Е. Рудаков // Известия ВГО. – 1961. – № 93. – С. 527 – 531.
174. Румянцев, Д.Е. Влияние климатических факторов на рост сосны в южной Карелии / Д.Е. Румянцев // Лесоведение. – 2004. – № 5. – С. 73 – 75.
175. Румянцев, Д.Е. История и методология лесоводственной дендрологии / Д.Е. Румянцев. – М.: ГОУ ВПО МГУЛ, 2010. – 109 с.
176. Румянцев, Д.Е. Очерк истории дендрохронологии с лесоводственной точки зрения / Д.Е. Румянцев // Дендрохронологическая информация в лесоводственных исследованиях. – М.: МГУЛ, 2007. – С. 9 – 18.
177. Румянцев, Д.Е. Анализ распределения климатического сигнала в хронологиях сосен секции *strobi* из разных географических точек / Д.Е. Румянцев,

А.В. Черакшев // Актуальные направления научных исследования XXI: теория и практика. – 2015. – Т. 3, № 6 (17). – С. 148 – 153.

178. Румянцев, Д.Е. Сопряженность в кратковременной изменчивости ширины ранней и поздней древесины в годичных кольцах лиственниц в условиях Подмосковья / Д.Е. Румянцев, М.С. Александрова, Д.К. Николаев // Вестник МГУЛ – Лесной Вестник. – 2009. – № 1. – С. 56 – 61.

179. Румянцев, Д.Е. Климатический сигнал засух в хронологии ели из кисличного типа леса Центрально-Лесного Заповедника / Д.Е. Румянцев, А.Е. Кухта, Д.В. Пучинская // Вестник МГУЛ – Лесной Вестник. – 2016. – № 2. – С. 36 – 43.

180. Румянцев, Д.Е. Возможности перекрестного датирования хронологий сосны обыкновенной и ели европейской в центральной части Восточно-Европейской равнины / Д.Е. Румянцев, О.Н. Соломина, В.А. Липаткин, В.В. Мацковский, А.Е. Кухта, Д.К. Николаев // Вестник МГУЛ – Лесной Вестник. – 2010. – № 3. – С. 67 – 75.

181. Рунова, Е.М., Некоторые особенности использования дендрохронологической оценки прироста *Pinus sylvestris* L. при проведении биоиндикационных исследований в урбанизированной среде северных территорий / Е.М. Рунова, Л.В. Аношкина, И.И. Гаврилин // Вестник МГУЛ – Лесной вестник. – 2014. – № 5. – С. 146 – 150.

182. Рыгалова, Н.В. Пространственно-временная изменчивость климатического сигнала древесно-кольцевых хронологий ленточных и Приобских боров / Н.В. Рыгалова, Н.И. Быков // Journal of Siberian Federal University. Biology. – 2015. – Vol. 8, No. 4. – P. 394 – 409.

183. Рысин, Л.П. Сосновые леса европейской части СССР / Л.П. Рысин. – М.: Наука, 1975. – 212 с.

184. Рысин, Л.П. Сосновые леса России / Л.П. Рысин, Л.И. Савельева. – М.: КМК, 2008. – 289 с.

185. Савва, Ю.В. Особенности реакции различных климатипов *Pinus sylvestris* на изменение климатических факторов / Ю.В. Савва, Е.А. Ваганов, Л.И. Милютин // Ботанический журнал. – 2003. – Т. 88, № 10. – С. 68 – 82.

186. Сапунов, В.Б. Количественная оценка пределов внутривидовой изменчивости / В.Б. Сапунов // Журнал общей биологии. – 1986. – Т. 46, № 6. – С. 790 – 798.

187. Северо-Евразийский климатический центр [Электронный ресурс] / Режим доступа: <http://seакс.meteoinfo.ru>.

188. Седельникова, Т.С. Особенности генеративной сферы сосны обыкновенной болотных и суходольных популяций / Т.С. Седельникова, А.В. Пименов, С.П. Ефремов, Е.Н. Муратова // Лесоведение. – 2007. – № 4. – С. 44 – 50.

189. Селье, Г. На уровне целого организма / Г. Селье. – М.: Наука, 1972. – 122 с.

190. Симанько, В.В. Применение метода «скользящих функций отклика» для выявления влияния климатических факторов на радиальный рост деревьев / В.В. Симанько, А.В. Бенькова, А.В. Шашкин // Вестник КрасГАУ. – 2013. – № 7. – С. 188 – 194.

191. Синкевич, С.М. Дендрохронология в судебной экспертизе: ограничения и перспективы / С.М. Синкевич // Вестник МГУЛ – Лесной Вестник. – 2014. – № 5 (18). – С. 166 – 171.

192. Статистические методы анализа в биологии. Учебное пособие для самостоятельной работы студентов по направлению подготовки бакалавров 020400 – Биология. – Ставрополь: СтГМУ, 2014. – 81с.

193. Судачкова, Н.Е. Метаболизм хвойных и формирование древесины / Н.Е. Судачкова. – Новосибирск: Наука, 1977. – 230 с.

194. Судачкова, Н.Е. Состояние и перспективы изучения влияния стрессов на древесные растения / Н.Е. Судачкова // Лесоведение. – 1998. – № 2. – С. 3 – 9.

195. Судацкова, Н.Е. Биохимическая адаптация хвойных к стрессовым условиям Сибири / Н.Е. Судацкова, И.Л. Милютина, Л.И. Романова. – Новосибирск: Академическое издательство «Гео», 2012. – 178 с.
196. Сукачев, В.Н. О болотной сосне / В.Н. Сукачев // Лесной журнал. – 1905. – Т. 35, Вып. 3. – С. 354 – 372.
197. Сукачев, В.Н. Методические указания к изучению типов леса / В.Н. Сукачев, С.В. Зонн. – М.: АН СССР, 1961. – 144 с.
198. Тараканов, В.В. Структура изменчивости, селекция и семеноводство сосны обыкновенной в Сибири: автореф. дисс. ... д-ра с.-х. наук: 06.03.01 / Тараканов Вячеслав Вениаминович. – Красноярск, 2003. – 44 с.
199. Таранков, В.И. Радиальный прирост древостоев сосны обыкновенной в зоне действия промышленного загрязнения / В.И. Таранков, С.М. Матвеев // ИВУЗ. Лесной журнал. – 1994. – № 4. – С. 47 – 51.
200. Тарханов, С.Н. Индивидуальная изменчивость биохимических признаков сосны обыкновенной в условиях аэротехногенного загрязнения / С.Н. Тарханов // Лесоведение. – 2011. – № 1. – С. 58 – 65.
201. Тарханов, С.Н. Формы внутривидовой изменчивости хвойных в условиях атмосферного загрязнения / С.Н. Тарханов. – Екатеринбург: УрО РАН, 2010. – 230 с.
202. Тарханов, С.Н. Морфоструктура и изменчивость биохимических признаков популяции сосны (*Pinus sylvestris* L.) в стрессовых условиях устья Северной Двины / С.Н. Тарханов, С.Ю. Бирюков // Сибирский экологический журнал. – 2014. – № 2. – С. 319 – 327.
203. Тарханов, С.Н. Поврежденность деревьев разных морфологических форм сосны в низовье Северной Двины при аэротехногенном загрязнении / С.Н. Тарханов, С.Ю. Бирюков // ИВУЗ. Лесной журнал. – 2011. – № 6. – С. 40 – 46.
204. Тарханов, С.Н. Формовое разнообразие *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в бассейне Северной Двины / С.Н. Тарханов, С.Ю. Бирюков // Растительные ресурсы. – 2013. – Вып. 4. – С. 481 – 489.

205. Тарханов, С.Н. Формовое разнообразие хвойных на европейском севере России / С.Н. Тарханов, В.В. Коровин, Р.В. Щекалев // Вестник МГУЛ – Лесной Вестник. – 2006. – № 5. – С. 89 – 95.

206. 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 РАН. – 2015. – Т. 17, № 6. – С. 253 – 257.

207. 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.

208. Тарханов, С.Н. Лесные экосистемы бассейна Северной Двины в условиях атмосферного загрязнения: диагностика состояния / С.Н. Тарханов, Н.А. Прожерина, В.Н. Коновалов. – Екатеринбург: УрО РАН, 2004. – 333 с.

209. Тихонова, И.В. Изменчивость годичных колец у разных половых типов деревьев сосны обыкновенной на юге средней Сибири / И.В. Тихонова // Лесоведение. – 2007. – № 3. – С. 40 – 45.

210. Тихонова, И.В. Оценка морфологического разнообразия и репродуктивного потенциала карликовых сосен в Ширинской лесостепи / И.В. Тихонова // Сибирский экологический журнал. – 2011. – № 6. – С. 895 – 902.

211. Тихонова, И.В. Популяционная изменчивость шишек и семян сосны обыкновенной по фенам окраски и признакам-индексам на юге Сибири / И.В. Тихонова, В.В. Тараканов, Н.А. Тихонова, А.П. Барченков, А.К. Экарт // Сибирский экологический журнал. – 2014. – Т. 21, № 1. – С. 79 – 86.

212. Тишин, Д.В. Влияние природно-климатических факторов на радиальный прирост основных видов деревьев Среднего Поволжья: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Тишин Денис Владимирович. – Казань, 2006. – 20 с.

213. Тишин, Д.В. Дендроклиматические исследования ели финской (*Picea x Fennica* (Regel) kom.) на южной границе ареала / Д.В. Тишин // Ученые записки Казанского государственного университета. – 2008. – Т. 150, кн. 4. – С. 1 – 7.

214. Тишин, Д.В. Дендроклиматические исследования сосны *Pinus sylvestris* L. островов Керетского архипелага Белого моря / Д.В. Тишин // Journal of Siberian Federal University. Biology. – 2011. – Vol. 4, No. 4. – P. 378 – 388.

215. Тишин, Д.В. Дендрэкология (методика древесно-кольцевого анализа) / Д.В. Тишин. – Казань: Казанский университет, 2011. – 33 с.

216. Тишин, Д.В. Оценка влияния климатических факторов на радиальный прирост сосны (*Pinus sylvestris* L.) сфагнового болота Волжско-Камского заповедника / Д.В. Тишин, Н.А. Чижикова, Р.Г. Чугунов // Дендро-2012: перспективы применения древесно-кольцевой информации для целей охраны, воспроизводства и рационального использования древесной растительности: Материалы докладов Международной конференции (7 – 10 ноября 2012 г.). – М.: МГУЛ, 2013. – С. 72.

217. Тишин, Д.В. Радиальный прирост сосны (*Pinus sylvestris* L.) верховых болот как индикатор локальных изменений климата / Д.В. Тишин, Н.А. Чижикова, Р.Г. Чугунов // Вестник МГУЛ – Лесной вестник. – 2014. – № 5. – С. 177 – 183.

218. Торлопова, Н.В. Динамика радиального прироста древесины хвойных пород под воздействием целлюлозно-бумажного производства / Н.В. Торлопова // Вестник ИБ. – 2005. – № 9. – С. 15 – 17.

219. Тренин, В.В. О лесоводственной ценности некоторых форм сосны обыкновенной / В.В. Тренин // Научные основы селекции древесных растений Севера. – Петрозаводск, 1998. – С. 51 – 57.

220. Тюкавина, О.Н. Изменение структуры годичных колец сосны под влиянием осушения / О.Н. Тюкавина // ИВУЗ. Лесной журнал. – 2014. – № 1. – С. 72 – 80.

221. Уткина, Е.С. Индикация состояния осиновых насаждений рекреационного назначения дендрохронологическими методами / Е.С. Уткина // Вестник МГУЛ – Лесной вестник. – 2014. – № 5. – С. 193 – 196.

222. Уфимцев, В.И. Влияние экологических условий на состояние насаждений сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на отвалах Кузбасс: автореф.

дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08 / Уфимцев Владимир Иванович. – Томск, 2011. – 16 с.

223. Феклистов, П.А. Биологические и экологические особенности роста сосны в северной подзоне европейской тайги / П.А. Феклистов, В.Н. Евдокимов, В.М. Барзут. – Архангельск: АГТУ, 1997. – 140 с.

224. Феклистов, П.А. Дендроклиматический анализ прироста по диаметру в сосняке мохово-лишайниковом северной тайги / П.А. Феклистов // Лесоведение. – 1978. – № 2. – С. 23 – 28.

225. Феклистов, П.А. Дендроклиматологический анализ прироста сосны и ели в северной подзоне тайги Архангельской области: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Феклистов Павел Александрович. – Тарту, 1978. – 19 с.

226. Феклистов, П.А. Экологические закономерности роста северотаежных сосняков, как теоретическая основа повышения их продуктивности и рационального использования: автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук: 06.03.03 / Феклистов Павел Александрович. – Екатеринбург, 1997. – 40 с.

227. Феклистов, П.А. Эколого-физиологические особенности деревьев ели разного жизненного состояния в северотаежных лесах / П.А. Феклистов, Н.В. Овсянникова. – Архангельск, САФУ, 2016. – 148 с.

228. Хамидуллина, Г.Г. Зависимости радиального прироста сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) от топоэкологических условий произрастания / Г.Г. Хамидуллина, Ф.Ф. Исхаков, А.А. Кулагин, Г.А. Зайцев, А.Н. Давыдычев // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2014. – Вып. 4. – С. 12 – 14.

229. Хантемиров, Р.М. Древесно-кольцевая реконструкция летних температур на севере Западной Сибири за последние 3248 лет / Р.М. Хантемиров // Сибирский экологический журнал. – 1999. – № 2. – С. 185 – 191.

230. Цветков, В.Ф. Сосняки Крайнего Севера / В.Ф. Цветков, Б.А. Семенов. – М.: Агропромиздат, 1985. – 116 с.

231. Цветков, В.Ф. Лес в условиях аэротехногенного загрязнения / В.Ф. Цветков, И.В. Цветков. – Архангельск: АГТУ, 2003. – 354 с.

232. Черепнин, В.Л. Географическая изменчивость качества семян сосны обыкновенной в Западной Сибири и Казахстане / В.Л. Черепнин // Селекция хвойных пород Сибири. – Красноярск, 1978. – С. 121 – 133.

233. Чернодубов, А.И. Наследование цвета семенной кожуры потомствами сосны обыкновенной / А.И. Чернодубов // ИВУЗ. Лесной журнал. – 2001. – № 3. – С. 134 – 137.

234. Шведов, Ф.Н. Дерево как летопись засух / Ф.Н. Шведов // Метеорологический вестник. – 1892. – № 5. – С. 163 – 178.

235. Шереметьев, С.Н. Вариации ширины колец прироста деревьев на широтном и палеоширотном градиентах / С.Н. Шереметьев, Ю.В. Гамалей, Н.Н. Слемнев, А.В. Степанова, К.Е. Чеботарева // Журнала общей биологии. – 2016. – Т. 77, № 5. – С. 359 – 378.

236. Шишов, В.В., Пространственная изменчивость радиального прироста деревьев на территории Сибири в последнем столетии / В.В. Шишов, Е.А. Ваганов, М.К. Хьюс, М.А. Корец // Доклады Академии наук. – 2002. – Т. 387, № 5. – С. 690 – 693.

237. Шиятов, С.Г. Дендрохронология верхней границы леса на Урале / С.Г. Шиятов. – М.: Наука, 1986. – 136 с.

238. Шиятов, С.Г. Дендрохронология, ее принципы и методы / С.Г. Шиятов // Проблемы ботаники на Урале / Записки Всесоюзного ботанического общества. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1973. – Вып. 6. – С. 53 – 91.

239. Шиятов, С.Г. Климатически обусловленные колебания радиального прироста древесных растений на Приобском Севере / С.Г. Шиятов // Структура и функционирование биогеоценозов Приобского Севера. – Свердловск, 1981. – С. 45 – 53.

240. Шиятов, С.Г. О некоторых особенностях роста древесных растений на верхнем и полярном пределах лесов / С.Г. Шиятов // Вопросы древесного прироста в лесоустройстве. – Каунас, 1967. – С. 107 – 111.

241. Шиятов, С.Г. Методические основы организации системы дендроклиматического мониторинга в лесах азиатской части России / Шиятов, Е.А. Ваганов // Сибирский экологический журнал. – 1998. – № 1. – С. 31 – 38.

242. Шиятов, С.Г. Методы дендрохронологии: Учебно-методическое пособие. Ч. 1 / С.Г. Шиятов, Е.А. Ваганов, А.В. Кирдянов, В.Б. Круглов, В.С. Мазепа, М.М. Наурзбаев, Р.М. Хантемиров. – Красноярск: Красн. гос. ун-т, 2000. – 80 с.

243. Шиятов, С.Г. Цикличность радиального прироста деревьев в высокогорье Урала / С.Г. Шиятов, В.С. Мазепа // Дендрохронология и дендроклиматология. – Новосибирск: Наука, Сиб. Отд-е, 1986. – С. 134 – 160.

244. Шульга, В.В. Внутривидовая изменчивость сосны обыкновенной на юге ее ареала (в Казахстане) / В.В. Шульга // Леса и древесные породы Северного Казахстана. – Л.: Наука, 1974. – С. 66 – 71.

245. Щекалев, Р.В. Радиальный прирост и качество древесины сосны обыкновенной в условиях атмосферного загрязнения / Р.В. Щекалев, С.Н.Тарханов. – Екатеринбург: УрО РАН, 2006. – 117 с.

246. Щекалев, Р.В. Радиальный прирост сосны обыкновенной при аэротехногенном загрязнении в бассейне Северной Двины / Р.В. Щекалев, С.Н. Тарханов // Лесоведение. – 2007. – № 2. – С. 45 – 50.

247. Эйгенсон, М.С. Солнце, погода и климат / М.С. Эйгенсон. – Л.: Гидрометеиздат, 1963. – 229 с.

248. Ярмишко, В.Т. Сосна обыкновенная и атмосферное загрязнение на Европейском Севера / В.Т. Ярмишко. – СПб.: НИИ химии СпбГУ, 1997. – 210 с.

249. Ярмишко, В.Т. Ход роста *Pinus sylvestris* L. на северном пределе распространения в условиях атмосферного загрязнения / В.Т. Ярмишко // Известия Самарского научного центра РАН. – 2012. – Т. 14, № 1 (6). – С. 1576 – 1580.

250. Ярмишко, В.Т. тзмменение годичного прироста стволов *Pinus sylvestris* (Pinaceae) при снижении аэротехногенного загрязнения / В.Т. Ярмишко, И.В.

Лянгузова, А.Ю. Лянгузов // Растительные ресурсы. – 2017. – Т. 53, № 4. – С. 527 – 542.

251. Adomas, V. Dendroclimatological research of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in the Baltic coastal zone of Lithuania / V. Adomas // Balt. Forest. – 2004. – No. 1. – P. 65 – 71.

252. Ahmed, M. The dendroclimatic potential of conifers from northern Pakistan / M. Ahmed, J. Palmer, N. Khan, M. Wahab, P. Fenwick, J. Esper, E. Cook // Dendrochronologia. – 2011. – Vol. 29. – P. 77 – 88.

253. Balybina, A.S. Climatic factors of radial growth dynamics of coniferous species in the Angara region / A.S. Balybina // Вычислительные технологии. – 2006. – Т. 11, Ч. 2. – С. 104 – 108.

254. Bayliss, A. Dendrochronology. Guidelines on producing and interpreting dendrochronological dates / A. Bayliss. England: English Heritage, 2004. – 40 p.

255. Breda, N., Forest tree responses to extreme drought and some biotic events: Towards a selection according to hazard tolerance? / N. Breda, V. Badeau // Comptes Rendus Geoscience. – 2008. – Vol. 340. – P. 651 – 662.

256. Briffa, K.R. Annual climate variability in the Holocene: interpreting the message of ancient trees / K.R. Briffa // Quaternary Science Reviews. – 2000. – Vol. 19. – P. 87 – 105.

257. Briffa, K.R. Measuring the statistical quality of a chronology // Methods of dendrochronology: applications in the environmental sciences (Ed. by E.R. Cook and L.A. Kairiukstis) / K.R. Briffa, P.D. Jones. – Boston, Mass., USA: Kluwer Academic Publishers, 1990. – P. 137 – 152.

258. Briffa, K.R. Large-scale temperature inferences from tree rings: a review / K.R. Briffa, T.J. Osborn, F.H. Schweingruber // Global and Planetary Change. – 2004. – Vol. 40, No. 1 – 2. – P. 11 – 26.

259. Briffa, K.R. Low frequency temperature variations from a northern tree-ring density network / K.R. Briffa, T.J. Osborn, F.H. Schweingruber, I.C. Harris, P.D. Jones, S.G. Shiyatov, E.A. Vaganov // Journal of Geophysical Research. – 2001. – Vol. 106. – P. 2929 – 2941.

260. Briffa, K.R. Tree tell of past climates: but are they speaking less clearly today? / K.R. Briffa, F.H. Schweingruber, P.D. Jones, T.J. Osborn, I.C. Harris, S.G. Shiyatov, E.A. Vaganov, H. Grudd // *Philosophical transactions of the royal society biological sciences.* – 1998. – Vol. 353. – P. 65 – 73.
261. Bunn, A.G. A dendrochronology program library in R (dplR) / A.G. Bunn // *Dendrochronologia.* – 2008. – P. 115 – 124.
262. Cedro, A. Dependence of radial growth of *Pinus sylvestris* L. from Western Pomerania on the rainfall and temperature conditions / A. Cedro // *Geochronometria.* – 2001. – Vol. 20. – P. 69 – 74.
263. Charlesworth, D. Plant sex determination and sex chromosomes / D. Charlesworth. – *Heredity* 88, 2002. – P. 94 – 101.
264. Cook, E.R. Methods of dendrochronology: applications in environmental sciences / E.R. Cook, L. Kairiukstis (Eds.). – Dordrecht, Boston, London: Kluwer Acad. Publ., 1990. – 394 p.
265. Cook, E.R. A time series analysis approach to tree-ring standardization / E.R. Cook. – Tucson: University of Arizona, 1985. – 171 p.
266. Correns, C. Bestimmung Verbung und Verteilung des Geschlechtes bei den hoheren Pflanzen / C. Correns // *Handb. D. Vererbungswissenschaft.* Berlin. – 1928. – Bd 11. – P. 1 – 129.
267. Dean, J.S. Tree rings, environment and humanity / J.S. Dean, D.M. Meko, T.W. Swetnam (Eds.) // *Proceedings of the International Conference.* Tucson, Arizona, 17 – 21 May. *Radiocarbon.* – 1994. – P. 637 – 645.
268. Dobbertin, M.K. Tree rings and people. International conference on the future of dendrochronology / M.K. Dobbertin, O.U. Braecker (Eds.). – Publ. by Swiss Federal Research Institute WSL. – 2001. – P. 252 – 253.
269. Douglass, A.E. Climatic cycles and tree-growth. A study of the annual rings of trees in relation to climate and solar activity / A.E. Douglass. – Washington: Carnegie Inst., 1919. – Vol. 1. – 127 p.
270. Douglass, A.E. Crossdating in dendrochronology / A.E. Douglass // *J. Forestry.* – 1941. – Vol. 132, No. 10. – P. 825 – 831.

271. Douglass, A.E. Tree rings and chronology / A.E. Douglass // Phys. Sci. Bull. Arizona. – 1937, No. 1. – P. 1 – 36.
272. Esper, J. Trends and uncertainties in Siberian indicators of 20th century warming / J. Esper, D.C. Frank, U. Buntgen et al. // Global Change Biology. – 2010. – Vol. 16. – P. 386 – 398.
273. Farjon, A. Conifers / A. Farjon . – Kew, UK: Royal Botanic Gardens, 2001. – 309 p.
274. Feliksik, E. The influence of thermal and pluvial conditions on the radial increment of the Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) from the area of Dolny Slavsk / E. Feliksik, S. Wilczvynski // Folia forest pol. A. – 2000. – Vol. 42. – P. 55 – 66.
275. Ferguson, C.W. A 7104-year annual tree-ring chronology for Bristlecone pine, *Pinus aristata*, from the White Mountains, California / C.W. Ferguson // Tree-Ring Bull. – 1969. – Vol. 29, No. 3 – 4. – P. 3 – 29.
276. Fritts, H.C. Reconstructing large-scale climatic patterns from tree-ring data / H.C. Fritts. – Tucson, Arizona: University of Arizona Press., 1991. – 286 p.
277. Fritts, H.C. Tree rings and climate / H.C. Fritts. – London, New York, San. Franc.: Academic Press., 1976. – 567 p.
278. Fritts, H.C. Tree-ring analysis: a tool for water resources research / H.C. Fritts // Transactions of the American Geophysical Union. – 1969. – Vol. 50 (1). – P. 22 – 29.
279. Garcia-Gonzalez, I. Comparison of different distance measures for cluster analysis of treering series / I. Garcia-Gonzalez // Tree-Ring Research. – 2008. – Vol. 64 (1). – P. 27 – 37.
280. Gavrikov, V.L. A dynamic model of tree terminal growth / V.L. Gavrikov, I.V. Karlin // Can. J. For. res. – 1993. – Vol. 23. – P. 326 – 329.
281. Givnish, T.J. Ecological constraints of the evolution of breeding system in seed plants: Dioecy and dispersal in gymnosperms / T.J. Givnish // Evolution 34. – 1980. – P. 959 – 972.

282. Havas, P. The effect of air pollution on the radial growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) / P. Havas, S. Huttunen // *Biological Conservation*. – 1972. – Vol. 4. – P. 361 – 368.
283. Holtmeier, F.-K. Mountain timberlines: ecology, patchiness, and dynamics / F.-K. Holtmeier. – Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2003. – 84 p.
284. Hughes, M.K. Twentieth-century summer warmth in northern Yakutia in a 600-year context / M.K. Hughes, E.A. Vaganov, S.G. Shiyatov, R. Touchan, G. Funkhouser // *Holocene*. – 1999. – Vol. 9 (5). – P. 629 – 634.
285. Hustish, J. The Scotch pine in northernmost Finland and its dependence on the climate in the last decades / J. Hustish // *Acta Bot. Fenn.* – 1948. – No. 42. – P. 1 – 75.
286. Jacoby, G.C. Tree Rings and 20th-Century Warming / G.C. Jacoby, R.D. D'Arrigo, T. Davaajamts // *Science*. – 1996. – Vol. 273 (5276), No. 9. – P. 771 – 773.
287. Jacoby, G.C. Long-term temperature trends and tree growth in the Taymir region of northern Siberia / G.C. Jacoby, N.V. Lovelius, O.I. Shumilov, O.M. Raspopov, Ju. Karbainov, D. Frank // *Quaternary Research*. – 2000. – Vol. 53. – P. 312 – 318.
288. Kempes, C.P. Comparing response of *Pinus sylvestris* tree-ring growth to five alternate moisture indices using historic meteorological data / C.P. Kempes, O.B. Myers, D.D. Breshears, J.J. Ebersole // *Journal of Arid Environments*. – 2008. – Vol. 72. – P. 350 – 357.
289. Kirdyanov, A.V. The importance of early summer temperature and data of snow melt for tree growth in the Siberian Subarctic / A.V. Kirdyanov, H. Hughes, E.A. Vaganov, F.H. Schweingruber, P. Silkin // *Trees*. – 2003. – No. 17. – P. 61 – 69.
290. Koese, N. Tree-ring growth of *Pinus nigra* Arn. subsp. *pallasiana* under different climate conditions throughout Western Anatolia / N. Koese, Ue. Akkemik, H.N. Dalfes, M.S. Oezeren, D. Tolunay // *Dendrochronology*. – 2012. – Vol. 30. – P. 295 – 301.
291. Kwak, J.H. Temperature and air pollution affected tree ring  $\delta^{13}\text{C}$  and water-use efficiency of pine and oak trees under rising CO<sub>2</sub> in a humid temperate forest

/ J.H. Kwak, S.S. Lim, K.S. Lee, H.D. Viet, M. Matsushima, K.H. Lee, K. Jung, H.Y. Kim, S.M. Lee, S.X. Chang, W.J. Choi // *Chemical Geology*. – 2016. – Vol. 420. – P. 127 – 138.

292. Lebourgeois, F. Climatic signals in earlywood, latewood and total ring widths of Corsican pine from western France / F. Lebourgeois // *Annals Forest Science*. – 2000. – Vol. 57. – P. 155 – 164.

293. Linderholm, H.M. Peatland pines as climate indicators? A regional comparison of the climatic influence on Scots pine growth in Sweden / H.M. Linderholm, A. Moberg, H. Grudd // *Canadian Journal of Forest research*. – 2002. – Vol. 32, No. 4. – P. 1400 – 1410.

294. Liu, Yu. Seasonal precipitation in the south-central Helan Mountain region, China, reconstructed from tree-ring width for the past 224 years / Yu. Liu // *Canadian Journal of Forest research*. – 2005. – No. 10. – P. 2403 – 2412.

295. Malcolm, K.H. Dendrochronology in climatology – the state of the art / K.H. Malcolm // *Dendrochronologia*. – 2002. – Vol. 20. – P. 95 – 116.

296. Mazepa, V.S. Stand density in the last millennium at the upper tree-line ecotone in the Polar Ural Mountains / V.S. Mazepa // *Canadian Journal of Forest research*. – 2005. – No. 35. – P. 2082 – 2091.

297. McClenahan, I.R. Tree ring response of white oak to climate and air pollution near the Ohio River valley / I.R. McClenahan, L.S. Dochinger // *Journal of Environmental Quality*. – 1985. – Vol. 14, No. 2. – P. 274 – 280.

298. Nojd, P. Growth variation of Scots pine across a pollution gradient on the Kola Peninsula, Russia / P. Nojd, G.A. Reams // *Environmental Pollution*. – 1996. – Vol. 93. – P. 313 – 325.

299. Odani, K. Indoleacetic acid oxidase in cambial zone of *Pinus densiflora* / K. Odani // *Mokuzai Gakkaishi*. – 1974. – Vol. 20, No. 10. – P. 512 – 515.

300. O'Neill Gregory, A. Growth response functions improved by accounting for nonclimatic site effects / A. O'Neill Gregory // *Canadian Journal of Forest research*. – 2007. – No. 12. – 2724 p.

301. Panyushkina, I.P. Spatial-temporal variation of radial tree-growth in relation to d-mate in the north of Middle Siberia / I.P. Panyushkina, E.A. Vaganov, V.V. Shishov // *Dendrochronologia*. – 1996. – Vol. 14. – P. 115 – 126.
302. Park, A. Carbon storage and stand conversion in a pine-dominated boreal forest landscape / A. Park // *Forest Ecology and Management*. – 2015. – Vol. 340. – P. 70 – 81.
303. Parmesan, C. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems / C. Parmesan, G. Yoho // *Nature*. – 2003. – Vol. 421. – P. 37 – 42.
304. Poulter, B. Recent trends in Inner Asian forest dynamics to temperature and precipitation indicate high sensitivity to climate change / B. Poulter, N. Pederson, H. Liu, Z. Zhu, R. D'Arrigo, R. Ciais, N. Davi, D. Frank, C. Leland, R. Myneni, S. Piao, T. Wang // *Agricultural and Forest Meteorology*. – 2013. – Vol. 178 – 179. – P. 31 – 45.
305. Raspopov, O.M. Periodicity of climate conditions and solar variability derived from dendrochronological and other palaeoclimatic data in high latitudes / O.M. Raspopov, V.A. Dergachev, T. Koström // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. – 2004. – Vol. 209. – P. 127 – 139.
306. Schulman, E. Dendroclimatic changes in semiarid America / E. Schulman. – Tucson, Arizona: University of Arizona Press., 1956. – 142 p.
307. Schweingruber, F.H. Tree Rings and environment. Dendrochronology / F.H. Schweingruber. – Berne; Stuttgart; Vienna: Paul Haupt: Birmensdorf, Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research, 1996. – 609 p.
308. Shiyatov, S.G. Rates of change in the upper treeline ecotone in the Polar Ural Mountains / S.G. Shiyatov // *Pages News*. – 2003. – Vol. 11, No. 1. – P. 8 – 10.
309. Tardif, J. Spatiotemporal variability in tree growth in the Central Pyrenees: climatic and site influences: ecological monographs / J. Tardif, J. J. Camarero, M. Ribas. – 2003. – P. 241 – 257.
310. Ugglå, C. Indole-3-acetic acid controls cambial growth in Scots pine by positional signaling / C. Ugglå, E.J. Mellerowicz, B. Sundberg // *Plant Pysiol*. – 1998. – Vol. 117, No. 1. – P. 113 – 121.

311. Wigley, T.M.L. On the average value of correlated time series, with applications in dendrochronology and hydrometeorology / T.M.L. Wigley, K.R. Briffa, P.D. Jones // *J. of Climate and Applied Meteorology*. – 1984. – Vol. 23. – P. 201 – 213.
312. Wilson, R. Temporal instabilities of tree-growth / climate response in the Lower Bavarian Forest Region: Implications for dendroclimatic reconstruction / R. Wilson, W. Elling // *Trees*. – 2003. – Vol. 18 (1). – P. 19 – 28.
313. Wimmer, R. Use of false rings in Austrian pine to reconstruct early growing season precipitation / R. Wimmer, G. Strumia, F. Holawe // *Canadian Journal of Forest research*. – 2000. – Vol. 11. – P. 1691 – 1697.
314. Wolodarsky-Franke, A. The role of «forensic» tree-ring analysis in the conservation of alerce (*Fitzroya cupressoides* ((Molina) Johnston) Forests in Chile / A. Wolodarsky-Franke, A. Lara // *Dendrochronology*. – 2005. – Vol. 22, No. 3. – P. 235 – 240.
315. Yarmishko, V.T. Radial growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in varied environment influenced by air pollution in the European North of Russia / V.T.Yarmishko // *Forestry ideas*. – 2015. – Vol. 21, No. 2. – P. 96 – 105.

## ПРИЛОЖЕНИЯ

## Приложение 1

Ценопопуляции сосны (*Pinus sylvestris* L.) разных географических районов



Рисунок 1. Усть-мезенская ценопопуляция сосны



Рисунок 2. Усть-двинская ценопопуляция сосны



Рисунок 3. Пинежская ценопопуляция сосны



Рисунок 4. Важская ценопопуляция сосны



Рисунок 5. Вычегодская ценопопуляция сосны

## Приложение 2

Морфологические формы *Pinus sylvestris* L.

Рисунок 1. Формы сосны с разным типом апофиза семенных чешуй шишек  
(а – «выпуклая» форма; б – «плоская» форма)



а



б

Рисунок 2. Формы сосны с разным цветом микростробиллов  
(а – желтопыльниковая; б – краснопыльниковая)



а



б

Рисунок 3. Сосна с разным половым типом  
(а – смешанный; б – женский)

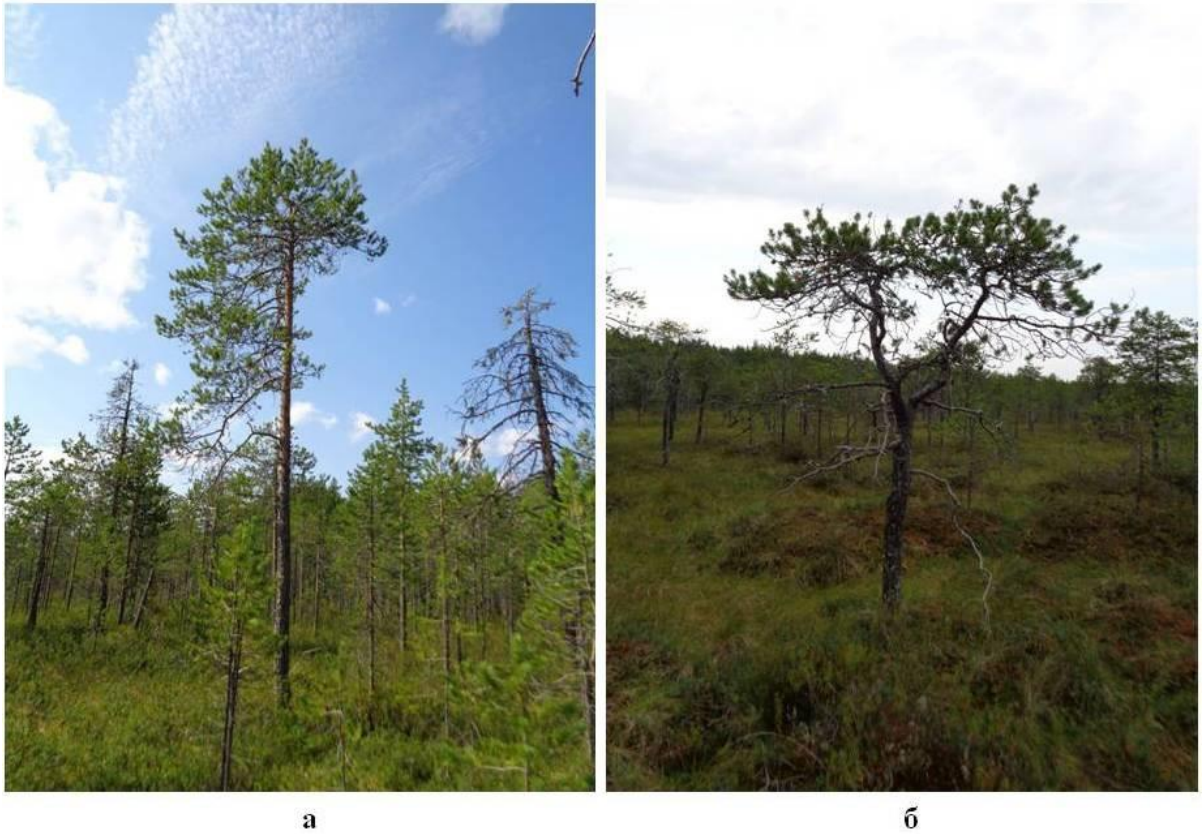


Рисунок 4. Формы сосны по габитусу кроны  
(а – «обычная» форма; б – «болотная» форма)

## Приложение 3

## Морфоструктурные показатели вегетативной и генеративной сфер разных форм сосны

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

Статистические показатели	«Выпуклая» форма					«Плоская» форма				
	усть-мезенская ценопопуляция ( $n = 32$ )									
	Н, м	d, см	Нж, м	Лк, м	Дк, м	Н, м	d, см	Нж, м	Лк, м	Дк, м
min	4,0	10,0	0,7	2,2	1,8	3,5	11,5	0,5	1,6	1,6
max	9,0	17,5	5,2	6,2	3,6	7,8	19,0	3,2	6,0	3,2
$\bar{x}$	6,2	14,4	2,2	4,0	2,5	5,6	14,1	2,1	3,5	2,4
$s$	1,2	1,7	1,0	0,9	0,4	1,0	1,6	0,6	1,2	0,4
$C_v, \%$	19,4	12,1	43,7	22,8	18,1	18,7	11,6	30,6	33,6	17,4
$s_{\bar{x}}$	0,21	0,31	0,17	0,16	0,08	0,18	0,29	0,11	0,21	0,07
$P, \%$	3,4	2,1	7,7	4,0	3,2	3,3	2,1	5,4	5,9	3,1
$Me$	6,1	14,0	2,1	4,1	2,5	5,2	14,0	2,1	3,2	2,5
$Mo$	6,0	14,0	2,2	4,3	2,5	5,2	14,0	2,0	3,0	2,6
$A$	0,1	-0,5	1,2	0,2	0,4	0,3	1,0	-0,3	0,4	-0,4
$E$	-0,4	0,5	2,1	0,1	-0,03	-0,3	1,4	0,1	-0,6	-0,6
	усть-двинская ценопопуляция ( $n = 52$ )									
min	2,6	7,0	0,2	0,7	1,8	2,1	6,0	1,0	0,5	1,9
max	9,6	15,0	3,2	6,7	3,9	8,0	13,0	2,8	5,5	3,6
$\bar{x}$	6,2	10,3	2,1	4,1	2,8	4,4	9,1	1,9	2,5	2,6
$s$	1,8	1,3	0,6	1,5	0,4	1,3	1,7	0,5	1,1	0,4
$C_v, \%$	28,6	12,5	31,0	36,4	14,6	29,5	18,6	26,8	42,3	15,9
$s_{\bar{x}}$	0,25	0,18	0,09	0,20	0,06	0,18	0,24	0,07	0,15	0,06
$P, \%$	4,0	1,7	4,3	5,1	2,0	4,1	2,6	3,7	5,9	2,2
$Me$	6,2	10,0	2,2	4,1	2,8	4,3	9,0	1,9	2,6	2,6
$Mo$	6,4	10,0	2,2	2,9	2,7	4,9	9,0	2,2	2,8	2,6
$A$	0,03	0,7	-0,5	0,1	-0,2	0,3	0,3	0,03	0,3	0,3
$E$	-0,9	2,6	0,2	-0,7	0,7	0,1	-0,02	-1,0	-0,1	-0,4
	пинежская ценопопуляция ( $n = 40$ )									
min	4,6	8,0	1,6	0,6	2,2	4,2	6,0	1,7	0,6	1,4
max	7,6	12,0	6,0	4,8	3,5	8,0	10,5	5,7	4,6	3,6
$\bar{x}$	6,0	9,2	3,2	2,8	2,8	5,7	8,9	3,0	2,7	2,7
$s$	0,8	1,0	0,9	0,8	0,3	0,8	0,9	0,9	0,8	0,4
$C_v, \%$	13,5	11,0	29,0	30,1	10,2	13,5	9,9	29,5	30,2	14,4
$s_{\bar{x}}$	0,13	0,16	0,15	0,13	0,05	0,12	0,14	0,14	0,13	0,06

<i>P</i> , %	2,1	1,7	4,6	4,8	1,6	2,1	1,6	4,7	4,8	2,3
<i>Me</i>	6,0	9,0	3,1	2,7	2,9	5,6	9,0	2,7	2,7	2,7
<i>Mo</i>	5,0	9,0	2,9	2,7	3,0	6,0	9,0	2,5	2,4	2,9
<i>A</i>	0,3	0,7	0,9	-0,4	0,1	0,5	-0,8	1,6	-0,1	-0,5
<i>E</i>	-0,9	0,1	0,9	1,8	-0,5	1,1	1,9	2,4	0,5	2,8
важская ценопопуляция ( <i>n</i> = 60)										
min	3,2	7,0	1,4	0,9	1,9	2,7	5,0	1,4	0,4	1,8
max	11,5	18,0	6,5	7,9	4,5	9,0	17,0	6,5	5,1	4,0
$\bar{x}$	6,4	12,3	3,2	3,1	2,7	5,7	11,6	3,0	2,6	2,6
<i>s</i>	1,9	3,2	1,1	1,5	0,6	1,7	3,2	1,2	1,1	0,5
<i>C<sub>v</sub></i> , %	30,3	25,7	35,5	47,3	21,0	29,3	27,4	40,7	42,3	17,5
$s_{\bar{x}}$	0,25	0,41	0,15	0,19	0,07	0,21	0,41	0,16	0,14	0,06
<i>P</i> , %	3,9	3,3	4,6	6,1	2,7	3,8	3,5	5,3	5,5	2,3
<i>Me</i>	6,0	12,8	3,0	3,1	2,7	5,7	11,0	2,7	2,4	2,7
<i>Mo</i>	6,0	15,5	2,5	3,1	2,0	3,8	15,0	2,6	2,2	2,8
<i>A</i>	0,5	- 0,02	1,0	0,8	0,7	0,4	-0,01	0,8	0,5	0,4
<i>E</i>	-0,7	-1,4	0,7	0,7	0,3	-0,8	-1,1	-0,1	-0,2	0,4
вычегодская ценопопуляция ( <i>n</i> = 36)										
min	3,5	8,0	1,2	1,4	2,4	2,5	6,0	1,4	0,4	1,6
max	8,2	11,0	5,0	5,0	4,0	7,5	11,0	4,8	5,1	3,7
$\bar{x}$	6,0	9,7	2,9	3,1	3,1	4,5	8,4	2,3	2,2	2,8
<i>s</i>	1,2	0,9	0,9	0,8	0,4	1,4	1,4	0,7	1,2	0,4
<i>C<sub>v</sub></i> , %	19,3	9,0	31,7	25,3	11,1	32,2	16,8	29,4	56,7	14,6
$s_{\bar{x}}$	0,19	0,15	0,15	0,13	0,06	0,24	0,23	0,11	0,20	0,07
<i>P</i> , %	3,2	1,5	5,3	4,2	1,9	5,4	2,8	4,9	9,4	2,4
<i>Me</i>	6,0	10,0	2,6	3,1	3,0	4,8	9,0	2,2	2,1	2,8
<i>Mo</i>	6,0	10,0	2,5	3,5	3,0	5,0	9,0	2,0	0,9	2,6
<i>A</i>	-0,2	-0,2	0,8	0,2	0,3	0,2	0,002	2,5	0,4	-0,2
<i>E</i>	-0,2	-0,5	-0,1	0,04	-0,1	-1,1	-1,0	8,1	-0,6	1,4

Примечание. В табл. 1, 3, 4, 5: Н – высота, d – диаметр ствола; Нж – высота до первой живой ветви; Lк – протяженность (длина), Dк – диаметр кроны; *n* – число деревьев в выборках каждой формы; max, min – максимальное и минимальное значения;  $\bar{x}$  – среднее значение; *s* – стандартное отклонение; *C<sub>v</sub>* – коэффициент вариации;  $s_{\bar{x}}$  – ошибка среднего значения; *P* – точность опыта; *Me* – медиана; *Mo* – мода; *A* – асимметрия; *E* – эксцесс; «–» – не определяли.

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

Статистические показатели	«Выпуклая» форма						«Плоская» форма					
	пинежская ценопопуляция ( $n = 40$ )											
	Лш, мм	Мш, г	La, мм	Ba, мм	Ha, мм	Ha/Ba	Лш, мм	Мш, г	La, мм	Ba, мм	Ha, мм	Ha/Ba
min	23,50	1,01	5,30	5,19	2,05	0,38	21,17	1,16	4,84	4,78	1,79	0,30
max	35,31	3,11	8,23	6,90	3,08	0,54	35,14	2,91	8,11	6,75	2,39	0,44
$\bar{x}$	28,74	1,93	6,94	5,85	2,50	0,43	26,99	1,68	6,60	5,92	2,10	0,36
$s$	3,10	0,43	0,75	0,42	0,26	0,04	2,90	0,38	0,71	0,39	0,15	0,03
$C_v$ , %	10,8	22,5	10,8	7,2	10,5	9,5	10,7	22,7	10,8	6,6	7,2	8,3
$s_{\bar{x}}$	0,49	0,07	0,12	0,07	0,04	0,01	0,46	0,06	0,11	0,06	0,02	0,01
$P$ , %	1,7	3,6	1,7	1,1	1,7	1,5	1,7	3,6	1,7	1,0	1,1	1,3
$Me$	28,45	1,91	7,10	5,87	2,45	0,42	27,46	1,60	6,68	5,98	2,11	0,36
$Mo$	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,97	-
$A$	0,23	0,38	-0,44	0,23	0,45	1,02	0,23	0,80	-0,16	-0,47	-0,3	0,39
$E$	-0,61	0,48	-0,53	-0,36	-0,56	0,70	0,26	1,16	-0,10	0,74	-0,4	0,57
	важская ценопопуляция ( $n = 60$ )											
min	21,01	1,00	6,83	4,96	1,90	0,30	20,80	1,05	5,51	5,01	1,74	0,29
max	45,89	6,68	9,94	7,54	3,30	0,53	35,79	3,45	9,71	6,97	2,44	0,44
$\bar{x}$	31,95	2,92	8,26	6,18	2,56	0,41	27,39	2,01	7,87	5,88	2,11	0,36
$s$	5,04	1,09	0,67	0,58	0,27	0,05	2,94	0,57	1,01	0,48	0,15	0,03
$C_v$ , %	15,8	37,5	8,2	9,4	10,6	11,9	10,7	28,6	12,9	8,2	7,3	8,9
$s_{\bar{x}}$	0,65	0,14	0,09	0,07	0,03	0,01	0,38	0,07	0,13	0,06	0,02	0,004
$P$ , %	2,0	4,8	1,1	1,2	1,4	1,5	1,4	3,7	1,7	1,1	0,9	1,2
$Me$	32,65	3,05	8,20	6,25	2,55	0,41	27,5	1,95	7,90	5,75	2,10	0,37
$Mo$	-	1,34	-	-	2,64	-	-	1,84	-	-	-	-
$A$	0,02	0,59	0,28	-0,18	0,41	0,02	0,39	0,60	-0,36	0,27	0,15	0,21
$E$	-0,12	0,99	-0,12	-0,41	0,97	-0,31	0,62	0,10	-0,48	-0,91	-0,4	0,04
	вычегодская ценопопуляция ( $n = 36$ )											
min	22,27	1,17	5,64	5,34	1,97	0,33	20,03	0,78	5,02	4,55	1,69	0,32
max	32,90	3,09	7,86	6,86	2,99	0,46	28,68	2,32	7,22	6,25	2,34	0,44
$\bar{x}$	27,20	1,97	6,60	6,00	2,33	0,39	23,70	1,40	6,01	5,59	2,03	0,37
$s$	2,69	0,49	0,57	0,36	0,23	0,04	2,15	0,38	0,60	0,43	0,15	0,03
$C_v$ , %	9,9	25,0	8,6	6,1	9,8	9,0	9,1	27,0	10,0	7,7	7,3	8,3
$s_{\bar{x}}$	0,45	0,08	0,09	0,06	0,04	0,01	0,36	0,06	0,10	0,07	0,02	0,01
$P$ , %	1,6	4,2	1,4	1,0	1,6	1,5	1,5	4,5	1,7	1,3	1,2	1,4
$Me$	27,05	1,85	6,57	6,07	2,27	0,39	23,72	1,34	6,02	5,62	2,02	0,36
$Mo$	-	-	-	-	-	-	-	1,52	-	-	-	-
$A$	0,28	0,67	0,12	0,35	0,89	0,20	0,24	0,64	0,26	-0,35	-0,30	0,83
$E$	-0,43	-0,26	-0,67	-0,25	0,61	-0,93	-0,59	0,04	-0,86	-0,64	0,15	0,24

Примечание. В табл. 2, 6: Лш – длина шишки; Мш – масса шишки; La, Ba, Ha – длина, ширина и высота апофиза соответственно; Ha/Ba – индекс формы апофиза шишки (ИФАШ);  $n$  – число деревьев в выборках каждой формы; max, min – максимальное и минимальное значения;  $\bar{x}$  – среднее значение;  $s$  – стандартное отклонение;  $C_v$  – коэффициент вариации;  $s_{\bar{x}}$  – ошибка среднего значения;  $P$  – точность опыта;  $Me$  – медиана;  $Mo$  – мода;  $A$  – асимметрия;  $E$  – эксцесс; «–» – не определяли.

Таблица 3. Морфоструктурные показатели ствола и кроны форм с разным цветом микростробиллов в усть-двинской ценопопуляции сосны (150 – 170 лет)

Статистические показатели	Желтопыльниковая				Краснопыльниковая			
	усть-двинская ценопопуляция ( $n = 68$ )							
	Н, м	d, см	Лк, м	Дк, м	Н, м	d, см	Лк, м	Дк, м
min	2,5	4,2	1,1	1,4	2,7	6,3	1,7	1,3
max	7,8	16,0	6,9	5,0	7,5	19,5	5,9	5,5
$\bar{x}$	5,0	10,4	3,6	2,5	4,9	11,1	3,6	2,6
$s$	1,2	2,4	1,3	0,7	1,1	3,0	1,0	0,8
$C_v, \%$	25,0	23,1	35,5	28,9	21,8	27,2	27,8	32,1
$s_{\bar{x}}$	0,15	0,29	0,16	0,09	0,13	0,37	0,12	0,10
$P, \%$	3,0	2,8	4,3	3,5	2,6	3,3	3,4	3,9
$Me$	4,6	10,5	3,3	2,4	4,8	11,0	3,5	2,5
$Mo$	6,2	12,0	3,0	2,2	5,4	8,0	3,5	1,8
$A$	0,4	0,2	0,4	0,9	0,3	0,6	0,5	1,0
$E$	-0,5	0,1	-0,4	1,0	-0,2	-0,4	-0,2	1,2

Таблица 4. Морфоструктурные показатели ствола и кроны форм с разным половым типом в усть-двинской ценопопуляции сосны (140 – 150 лет)

Статистические показатели	Смешанный				Женский			
	усть-двинская ценопопуляция ( $n = 32$ )							
	Н, м	d, см	Лк, м	Дк, м	Н, м	d, см	Лк, м	Дк, м
min	3,0	5,8	2,1	1,4	2,7	3,5	1,7	1,3
max	7,8	19,5	6,2	5,5	6,7	13,3	5,4	3,8
$\bar{x}$	5,0	10,8	3,9	2,5	4,9	9,4	3,7	2,2
$s$	1,3	3,1	1,3	0,9	1,1	2,5	1,0	0,6
$C_v, \%$	26,2	28,6	32,4	37,2	23,2	26,8	27,0	28,4
$s_{\bar{x}}$	0,23	0,54	0,22	0,16	0,20	0,44	0,18	0,11
$P, \%$	4,6	5,1	5,7	6,6	4,1	4,7	4,8	5,0
$Me$	4,7	10,5	3,6	2,2	4,8	9,0	3,9	2,1
$Mo$	6,2	8,0	5,8	1,8	4,3	8,5	4,15	1,9
$A$	0,5	1,0	0,4	1,5	-0,2	-0,6	-0,2	0,8
$E$	-0,8	0,9	-1,0	2,3	-0,8	0,1	-1,1	0,5

Таблица 5. Морфоструктурные показатели ствола и кроны «обычной» и «болотной» форм в разных ценопопуляциях сосны (150 – 160 лет)

Статистические показатели	«Обычная»					«Болотная»				
	усть-двинская ценопопуляция ( $n = 110$ )									
	Н, м	d, см	Нж, м	Лк, м	Дк, м	Н, м	d, см	Нж, м	Лк, м	Дк, м
min	3,8	8,0	0,8	1,4	1,7	1,6	3,0	0,3	0,2	0,4
max	11,8	18,0	3,0	10,0	5,4	3,5	14,0	2,5	3,3	3,1
$\bar{x}$	6,6	12,3	2,0	4,7	3,3	2,5	6,3	1,3	1,3	2,1
$s$	1,6	2,2	0,4	1,5	0,7	0,4	1,7	0,5	0,5	0,5
$C_v, \%$	24,1	17,9	21,6	32,4	20,4	14,5	27,6	35,6	39,3	22,4
$S_{\bar{x}}$	0,15	0,21	0,04	0,14	0,06	0,04	0,17	0,04	0,05	0,05
$P, \%$	2,3	1,7	2,1	3,1	1,9	1,4	2,6	3,4	3,7	2,1
$Me$	6,5	12,0	2,0	4,6	3,2	2,5	6,5	1,3	1,2	2,1
$Mo$	5,0	12,0	2,2	4,9	3,0	2,5	6,5	1,5	1,0	2,0
$A$	0,8	0,5	-0,3	0,7	0,7	-0,1	0,7	0,1	1,1	-0,3
$E$	0,7	-0,3	0,5	1,1	0,3	0,1	2,4	-0,4	3,0	0,6
	вычегодская ценопопуляция ( $n = 30$ )									
min	5,0	9,0	1,9	2,2	2,5	2,5	6,0	1,4	0,4	1,6
max	8,2	11,0	5,0	5,1	4,0	6,0	11,0	4,8	3,4	3,2
$\bar{x}$	6,3	9,9	2,9	3,4	3,2	3,9	7,9	2,2	1,7	2,7
$s$	0,9	0,7	0,9	0,8	0,3	1,0	1,2	0,6	0,9	0,6
$C_v, \%$	14,1	7,4	30,3	22,0	10,9	27,2	15,6	27,0	51,0	10,9
$S_{\bar{x}}$	0,16	0,14	0,16	0,14	0,06	0,19	0,23	0,11	0,16	0,05
$P, \%$	2,6	1,4	5,5	4,0	2,0	5,0	2,8	4,9	9,3	2,0
$Me$	6,1	10,0	2,5	3,5	3,2	3,8	8,0	2,1	1,7	2,7
$Mo$	6,0	10,0	2,5	3,5	3,5	4,0	7,0	2,0	2,9	2,6
$A$	0,4	0,1	1,1	0,5	0,1	0,4	0,5	3,1	0,3	-1,8
$E$	-0,6	-1,1	-	-0,1	-0,4	-1,0	0,0	13,5	-	5,9

Таблица 6. Морфоструктурные показатели шишек «обычной» и «болотной» форм в разных ценопопуляциях сосны (150 – 160 лет)

Статистические показатели	«Обычная»						«Болотная»					
	усть-двинская ценопопуляция (n = 110)											
	Лш, мм	Мш, г	La, мм	Ba, мм	Ha, мм	Ha/Ba	Лш, мм	Мш, г	La, мм	Ba, мм	Ha, мм	Ha/Ba
min	17,8	0,79	5,38	4,85	1,94	0,30	19,1	0,78	4,53	4,83	1,86	0,32
max	43,1	5,60	11,80	8,33	3,31	0,54	33,5	3,05	8,90	7,21	2,87	0,46
$\bar{x}$	29,8	2,5	8,8	6,5	2,5	0,38	25,0	1,7	6,5	5,9	2,3	0,39
s	4,9	0,9	1,5	0,7	0,3	0,04	3,3	0,5	0,9	0,5	0,2	0,03
$C_v, \%$	16,3	36,9	17,1	10,4	10,8	9,2	13,1	30,5	13,6	9,4	9,5	7,3
$S_{\bar{x}}$	0,46	0,09	0,14	0,06	0,03	0,003	0,31	0,05	0,08	0,05	0,02	0,003
P, %	1,6	3,5	1,6	1,0	1,0	0,9	1,3	2,9	1,3	0,9	0,9	0,7
Me	30,7	2,5	9,4	6,6	2,5	0,4	24,6	1,6	6,5	5,9	2,3	0,4
Mo	-	-	-	6,4	2,2	-	-	1,6	-	5,0	2,0	-
A	-0,1	0,4	-0,8	-0,1	0,7	0,8	0,6	0,6	0,4	0,2	0,3	0,05
E	-0,5	-0,01	-0,6	0,1	0,6	2,7	-0,2	-0,4	-0,1	-0,4	-0,3	-0,6
вычегодская ценопопуляция (n = 30)												
min	22,3	1,17	5,64	5,34	1,97	0,33	20,03	0,78	5,02	4,55	1,69	0,32
max	32,9	3,09	7,86	6,86	2,99	0,46	28,68	2,32	7,22	6,25	2,34	0,44
$\bar{x}$	27,2	1,97	6,60	6,00	2,33	0,39	23,70	1,40	6,01	5,59	2,03	0,37
s	2,7	0,49	0,57	0,36	0,23	0,04	2,15	0,38	0,60	0,43	0,15	0,03
$C_v, \%$	9,9	25,0	8,6	6,1	9,8	9,0	9,1	27,0	10,0	7,7	7,3	8,3
$S_{\bar{x}}$	0,45	0,08	0,09	0,06	0,04	0,01	0,36	0,06	0,10	0,07	0,02	0,01
P, %	1,6	4,2	1,4	1,0	1,6	1,5	1,5	4,5	1,7	1,3	1,2	1,4
Me	27,1	1,85	6,57	6,07	2,27	0,39	23,72	1,34	6,02	5,62	2,02	0,36
Mo	-	-	-	-	-	-	-	1,52	-	-	-	-
A	0,3	0,7	0,1	0,4	0,9	0,2	0,2	0,6	0,3	-0,4	-0,3	0,8
E	-0,4	-0,3	-0,7	-0,3	0,6	-0,9	-0,6	0,04	-0,9	-0,5	0,2	0,2

## Приложение 4

Уравнения регрессии камбиального роста у разных форм сосны

### 1. Формы сосны по типу апофиза семенных чешуй шишек

*Усть-мезенская ценопопуляция*

«Выпуклая» форма:

$$y = 1E-11x^6 - 1E-07x^5 + 0,0006x^4 - 1,6124x^3 + 2360,6x^2 - 2E+06x + 6E+08$$

$$R^2 = 0,8026$$

«Плоская» форма:

$$y = 4E-12x^6 - 5E-08x^5 + 0,0003x^4 - 0,6526x^3 + 955,63x^2 - 746206x + 2E+08$$

$$R^2 = 0,7292$$

*Усть-двинская ценопопуляция*

«Выпуклая» форма:

$$y = -2E-12x^6 + 2E-08x^5 - 0,0001x^4 + 0,2562x^3 - 365,46x^2 + 277958x - 9E+07$$

$$R^2 = 0,8143$$

«Плоская» форма:

$$y = 8E-13x^6 - 1E-08x^5 + 5E-05x^4 - 0,1241x^3 + 180,47x^2 - 139903x + 5E+07$$

$$R^2 = 0,8364$$

*Пинежская ценопопуляция*

«Выпуклая» форма:

$$y = -2E-11x^6 + 2E-07x^5 - 0,0012x^4 + 3,1451x^3 - 4600,7x^2 + 4E+06x - 1E+09$$

$$R^2 = 0,862$$

«Плоская» форма:

$$y = -2E-11x^6 + 2E-07x^5 - 0,001x^4 + 2,6911x^3 - 3928,2x^2 + 3E+06x - 1E+09$$

$$R^2 = 0,6912$$

*Важская ценопопуляция*

«Выпуклая» форма:

$$y = -5E-12x^6 + 5E-08x^5 - 0,0003x^4 + 0,682x^3 - 997,43x^2 + 777893x - 3E+08$$

$$R^2 = 0,5188$$

«Плоская» форма:

$$y = -8E-12x^6 + 9E-08x^5 - 0,0005x^4 + 1,1816x^3 - 1718x^2 + 1E+06x - 4E+08$$

$$R^2 = 0,3368$$

*Вычегодская ценопопуляция*

«Выпуклая» форма:

$$y = 3E-12x^6 - 3E-08x^5 + 0,0002x^4 - 0,4104x^3 + 600,38x^2 - 468292x + 2E+08$$

$$R^2 = 0,2383$$

«Плоская» форма:

$$y = 1E-12x^6 - 1E-08x^5 + 6E-05x^4 - 0,1675x^3 + 244,4x^2 - 190113x + 6E+07$$

$$R^2 = 0,3738$$

## 2. Формы сосны с разным цветом микростробилов

*Усть-двинская ценопопуляция*

Желтопыльниковая:

$$y = 2E-12x^6 - 2E-08x^5 + 9E-05x^4 - 0,2513x^3 + 376,17x^2 - 300000x + 1E+08$$

$$R^2 = 0,8664$$

Краснопыльниковая:

$$y = -5E-12x^6 + 5E-08x^5 - 0,0003x^4 + 0,6625x^3 - 956,46x^2 + 736358x - 2E+08$$

$$R^2 = 0,728$$

## 3. Сосна с разным половым типом

*Усть-двинская ценопопуляция*

Смешанный:

$$y = 7E-11x^6 - 8E-07x^5 + 0,0039x^4 - 10,181x^3 + 14940x^2 - 1E+07x + 4E+09$$

$$R^2 = 0,7461$$

Женский:

$$y = 5E-12x^6 - 6E-08x^5 + 0,0003x^4 - 0,7979x^3 + 1172,6x^2 - 918884x + 3E+08$$

$$R^2 = 0,824$$

#### 4. Формы сосны по габитусу кроны роста

*Усть-двинская ценопопуляция*

«Обычная»:

$$y = 4E-12x^6 - 4E-08x^5 + 0,0002x^4 - 0,5311x^3 + 776,9x^2 - 606008x + 2E+08$$

$$R^2 = 0,6857$$

«Болотная»:

$$y = -2E-12x^6 + 2E-08x^5 - 0,0001x^4 + 0,2863x^3 - 415,95x^2 + 322262x - 1E+08$$

$$R^2 = 0,5115$$

*Вычегодская ценопопуляция*

«Обычная»:

$$y = -1E-12x^6 + 1E-08x^5 - 7E-05x^4 + 0,1701x^3 - 245,57x^2 + 189061x - 6E+07$$

$$R^2 = 0,1571$$

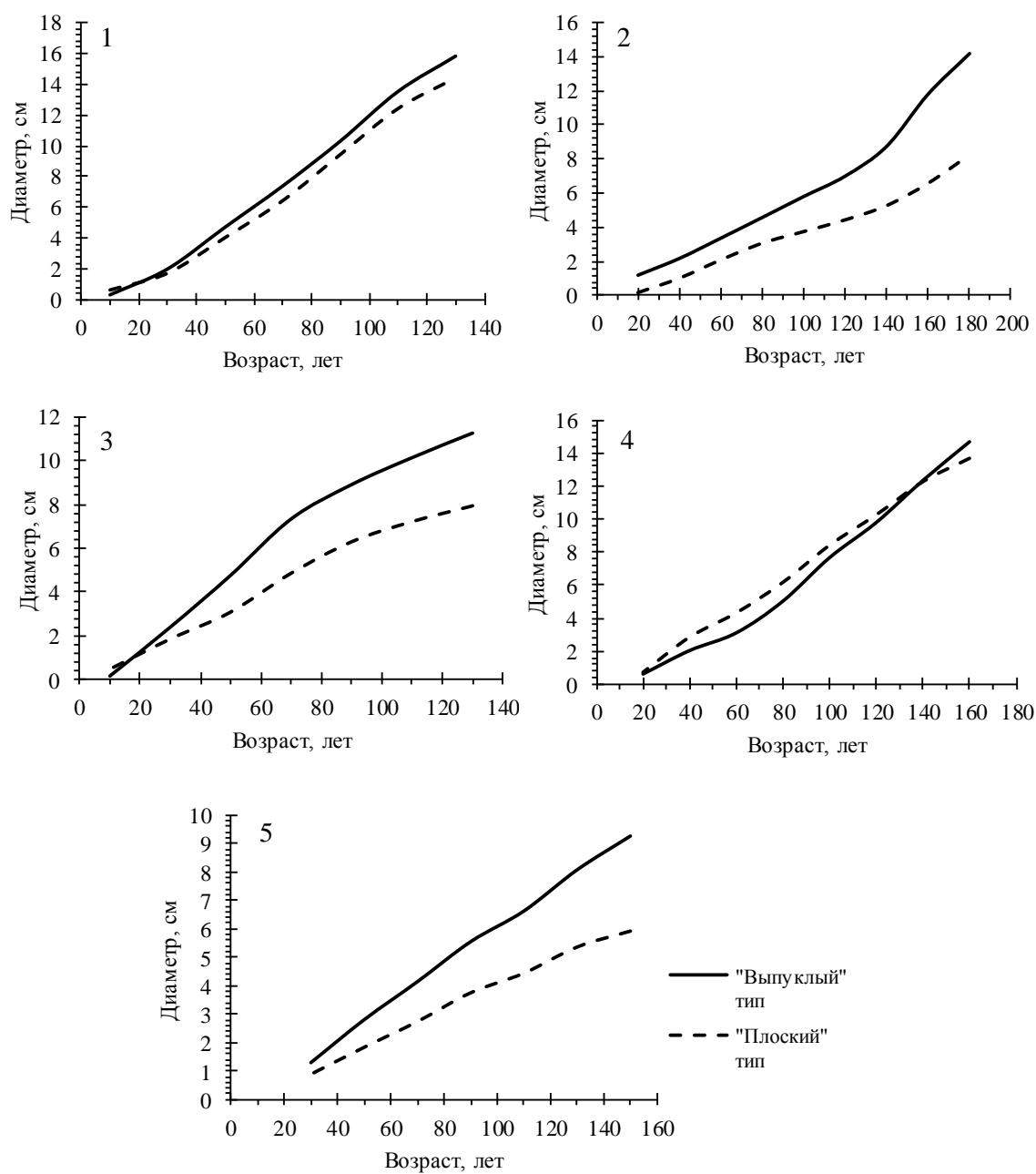
«Болотная»:

$$y = 3E-12x^6 - 4E-08x^5 + 0,0002x^4 - 0,4669x^3 + 681,19x^2 - 530007x + 2E+08$$

$$R^2 = 0,6631$$

## Приложение 5

## Динамика роста по диаметру у разных форм сосны



Ценопопуляции сосны: 1 – усть-мезенская; 2 – усть-двинская; 3 – пинежская; 4 – важская; 5 – вычегодская

Рисунок 1. Динамика роста по диаметру форм сосны по типу апофиза семенных чешуй шишек

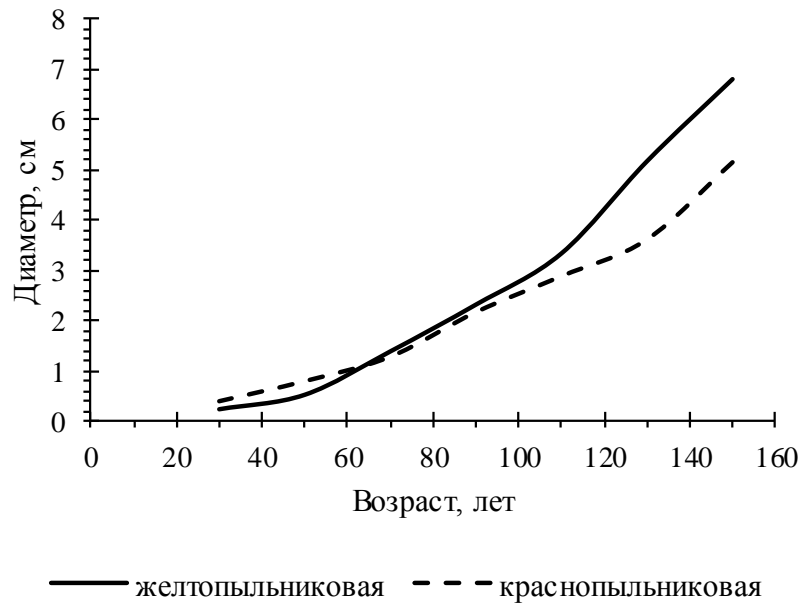


Рисунок 2. Динамика роста по диаметру форм с разным цветом микростробилов в усть-двинской ценопопуляции сосны

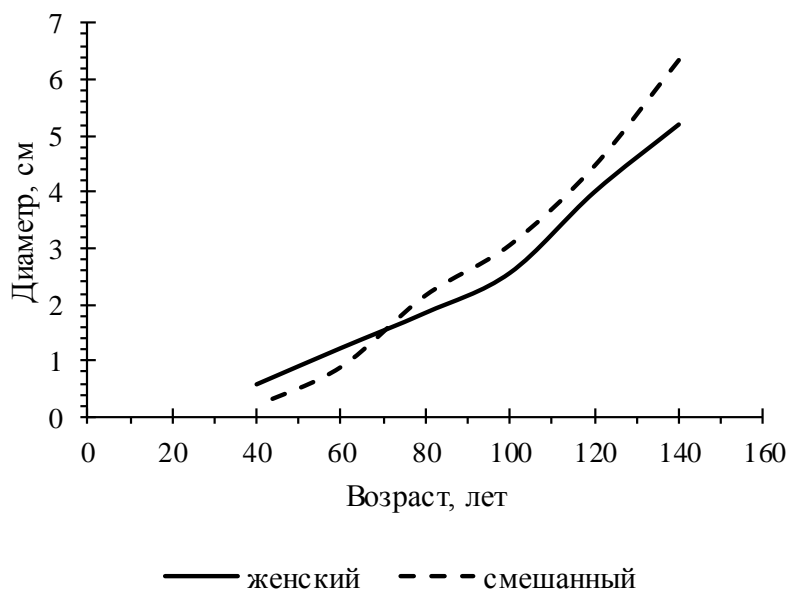
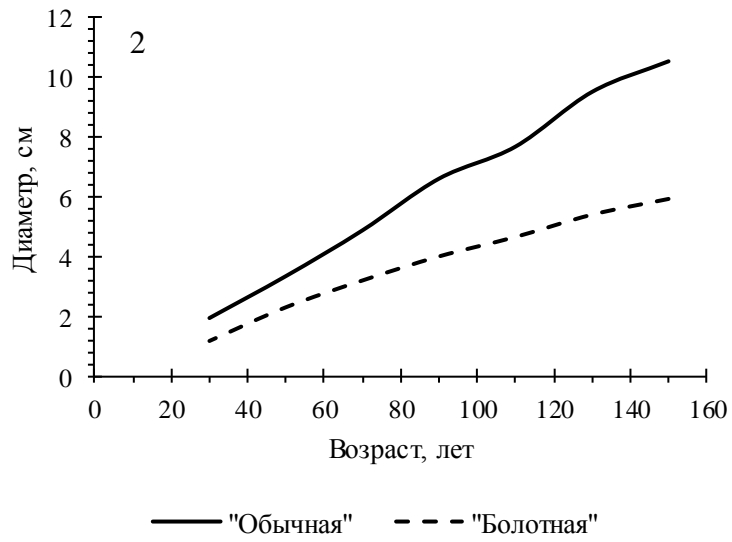
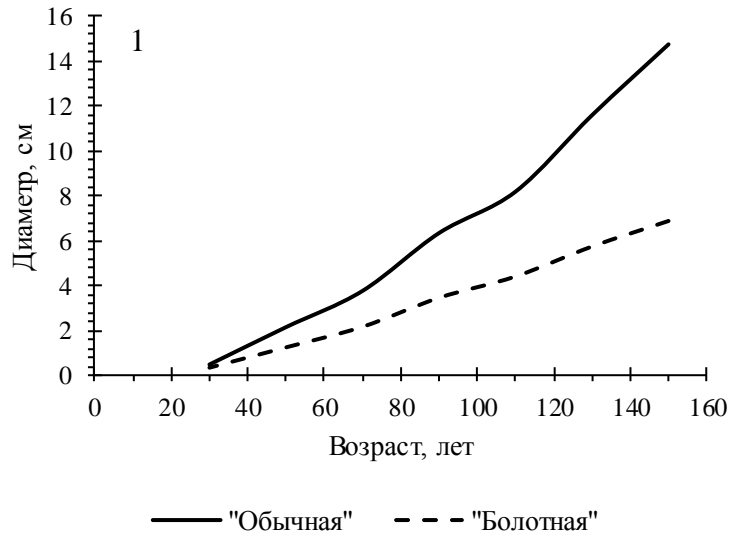


Рисунок 3. Динамика роста по диаметру форм с разным половым типом в усть-двинской ценопопуляции сосны



Ценопопуляции сосны: 1 – усть-двинская; 2 – вычегодская

Рисунок 4. Динамика роста по диаметру «обычной» и «болотной» форм сосны

## Приложение 6

## Изменение климатических параметров

Таблица 1. Среднемесячная температура воздуха (в °С) по данным метеостанции «Архангельск» (последние 50 лет)

Год / Месяц	январь	февраль	март	апрель	май	июнь	июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь	за год
Архангельск													
1965	-14,5	-17	-6,4	0,2	2,7	12,8	13,7	12,7	9,6	1,6	-8,6	-5,9	0,1
1966	-21,4	-24	-12,2	-2,6	7	12,1	16,4	13,2	5,9	-0,6	-0,7	-14,8	-1,8
1967	-16,9	-9,6	-0,5	3,4	6,4	11,7	15,5	17,4	9,3	4,6	0,1	-15,2	2,2
1968	-24	-9,7	-4,9	-2,5	4,5	12,8	11,4	12,8	5,3	-2	-7	-10,2	-1,1
1969	-19,9	-17,8	-9,6	-0,6	1,9	8,1	14,1	12,2	7,7	1,8	-2,3	-12	-1,4
1970	-12	-15,4	-4,3	-1	5,3	13	18,1	13,2	9	3,1	-6,8	-8,2	1,2
1971	-8,2	-16,1	-9	-2,7	3	9,8	14,1	12,9	7,4	-1,1	-6,2	-11,8	-0,7
1972	-15,8	-9,8	-6,3	0	4,5	13,9	19,4	17,1	6,5	2,5	-7,5	-2,4	1,8
1973	-13,1	-10,1	-6,5	1,8	8,6	14,4	15,6	12,9	4,3	-0,6	-7,1	-13,3	0,6
1974	-13,7	-7,5	-2,6	-1,7	3,3	15,3	20	14,7	11,2	2,2	-6,3	-2,7	2,7
1975	-9,9	-10,6	-1,5	1,9	9	11,5	15,9	11,3	10,7	0,5	-2,2	-6,6	2,5
1976	-17,9	-12,6	-6,8	0,8	6,8	10,2	14,3	12,3	6,7	-1,6	-4,6	-5,9	0,1
1977	-13,1	-13,1	-7,3	1,2	7,7	13,9	17,5	12,9	6,6	-1,4	-1,3	-10	1,1
1978	-12,6	-17,7	-5,9	-3,4	5,6	10,1	13,6	11,2	7,1	1,3	-3,6	-21,4	-1,3
1979	-16,3	-16,1	-5	-3,5	9,4	10,3	15,4	13,1	8,2	-1,5	-2	-7,3	0,4
1980	-15,1	-10,4	-8,5	0,2	5,3	16	12,9	11,1	8,1	2,1	-8,3	-10,1	0,3
1981	-8,5	-9,9	-9,9	-2,6	5,8	13,1	17,3	14,9	8	5,5	-2,3	-10,1	1,8
1982	-20,8	-8,7	-5,5	0,9	8,1	8,1	16	11,6	8	-1,3	-0,4	-5,9	0,8
1983	-8,9	-11,5	-6,5	3,6	7,5	11,8	16,2	11,5	9	2,5	-7,7	-8,4	1,6
1984	-9,3	-8	-6,2	-0,3	11,3	14	16,6	11,5	7,5	-0,3	-6,4	-10,9	1,6
1985	-25,3	-22,4	-4,4	-2,7	4	13,3	14,8	14,9	8,9	2,8	-4,4	-17,2	-1,5
1986	-15	-17	-2,4	0,9	5,9	14,1	14,6	11,1	4,9	2,7	0,2	-14,4	0,5
1987	-20,9	-13,6	-7,8	-1,4	7,1	13,3	13	11,4	7,2	4,8	0	-13,6	-0,04
1988	-12,8	-9,7	-3,6	-2,7	5,7	14,5	18,3	14	7,9	2,9	-9	-11,4	1,8
1989	-9,5	-6,8	-0,7	3	10,1	17,6	16,3	13,9	9,6	1,3	-4,5	-11,6	3,2
1990	-16,4	-1,5	-3,1	3,1	4,6	11,9	17,2	13,2	5,4	0,5	-7,9	-6,4	1,7
1991	-15	-9,9	-9,1	1,3	7,4	15	14,9	13,1	7,1	4,3	-0,5	-9,9	1,6
1992	-14,2	-7	-1,8	-1,8	8,4	11,3	14	11,9	11,7	-4,1	-10,3	-3,5	1,2
1993	-9,3	-7,9	-4,5	-0,9	7,1	12	16,3	13,1	4,2	0,4	-11,7	-10,8	0,7
1994	-10,7	-14,9	-4	3,1	3,8	13,3	14,2	12,7	7,7	2,5	-8,2	-7,6	0,99
1965	-14,5	-17,0	-6,4	0,2	2,7	12,8	13,7	12,7	9,6	1,6	-8,6	-5,9	0,1
1966	-21,4	-24,0	-12,2	-2,6	7,0	12,1	16,4	13,2	5,9	-0,6	-0,7	-14,8	-1,8
1967	-16,9	-9,6	-0,5	3,4	6,4	11,7	15,5	17,4	9,3	4,6	0,1	-15,2	2,2
1968	-24,0	-9,7	-4,9	-2,5	4,5	12,8	11,4	12,8	5,3	-2,0	-7,0	-10,2	-1,1
1969	-19,9	-17,8	-9,6	-0,6	1,9	8,1	14,1	12,2	7,7	1,8	-2,3	-12,0	-1,4
1970	-12,0	-15,4	-4,3	-1,0	5,3	13,0	18,1	13,2	9,0	3,1	-6,8	-8,2	1,2
1971	-8,2	-16,1	-9,0	-2,7	3,0	9,8	14,1	12,9	7,4	-1,1	-6,2	-11,8	-0,7
1972	-15,8	-9,8	-6,3	0,0	4,5	13,9	19,4	17,1	6,5	2,5	-7,5	-2,4	1,8
1973	-13,1	-10,1	-6,5	1,8	8,6	14,4	15,6	12,9	4,3	-0,6	-7,1	-13,3	0,6
1974	-13,7	-7,5	-2,6	-1,7	3,3	15,3	20,0	14,7	11,2	2,2	-6,3	-2,7	2,7
1975	-9,9	-10,6	-1,5	1,9	9,0	11,5	15,9	11,3	10,7	0,5	-2,2	-6,6	2,5

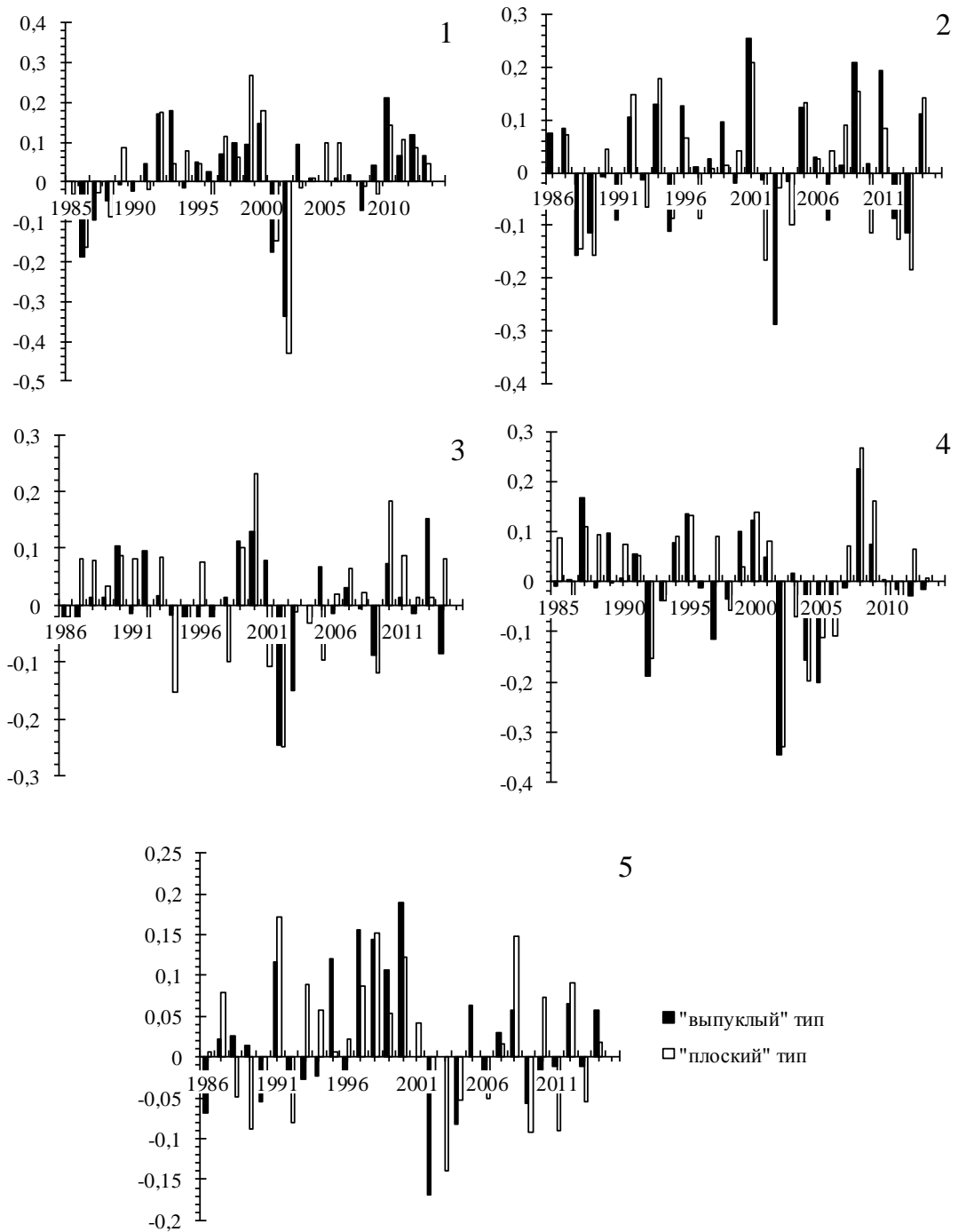
1976	-17,9	-12,6	-6,8	0,8	6,8	10,2	14,3	12,3	6,7	-1,6	-4,6	-5,9	0,1
1977	-13,1	-13,1	-7,3	1,2	7,7	13,9	17,5	12,9	6,6	-1,4	-1,3	-10,0	1,1
1978	-12,6	-17,7	-5,9	-3,4	5,6	10,1	13,6	11,2	7,1	1,3	-3,6	-21,4	-1,3
1979	-16,3	-16,1	-5,0	-3,5	9,4	10,3	15,4	13,1	8,2	-1,5	-2,0	-7,3	0,4
1980	-15,1	-10,4	-8,5	0,2	5,3	16,0	12,9	11,1	8,1	2,1	-8,3	-10,1	0,3
1981	-8,5	-9,9	-9,9	-2,6	5,8	13,1	17,3	14,9	8,0	5,5	-2,3	-10,1	1,8
1982	-20,8	-8,7	-5,5	0,9	8,1	8,1	16,0	11,6	8,0	-1,3	-0,4	-5,9	0,8
1983	-8,9	-11,5	-6,5	3,6	7,5	11,8	16,2	11,5	9,0	2,5	-7,7	-8,4	1,6
1984	-9,3	-8,0	-6,2	-0,3	11,3	14,0	16,6	11,5	7,5	-0,3	-6,4	-10,9	1,6
1985	-25,3	-22,4	-4,4	-2,7	4,0	13,3	14,8	14,9	8,9	2,8	-4,4	-17,2	-1,5
1986	-15,0	-17,0	-2,4	0,9	5,9	14,1	14,6	11,1	4,9	2,7	0,2	-14,4	0,5
1987	-20,9	-13,6	-7,8	-1,4	7,1	13,3	13,0	11,4	7,2	4,8	0,0	-13,6	0,0
1988	-12,8	-9,7	-3,6	-2,7	5,7	14,5	18,3	14,0	7,9	2,9	-9,0	-11,4	1,2
1989	-9,5	-6,8	-0,7	3,0	10,1	17,6	16,3	13,9	9,6	1,3	-4,5	-11,6	3,2
1990	-16,4	-1,5	-3,1	3,1	4,6	11,9	17,2	13,2	5,4	0,5	-7,9	-6,4	1,7
1991	-15,0	-9,9	-9,1	1,3	7,4	15,0	14,9	13,1	7,1	4,3	-0,5	-9,9	1,6
1992	-14,2	-7,0	-1,8	-1,8	8,4	11,3	14,0	11,9	11,7	-4,1	-10,3	-3,5	1,2
1993	-9,3	-7,9	-4,5	-0,9	7,1	12,0	16,3	13,1	4,2	0,4	-11,7	-10,8	0,7
1994	-10,7	-14,9	-4,0	3,1	3,8	13,3	14,2	12,7	7,7	2,5	-8,2	-7,6	1,0
1995	-7,3	-5,8	-2,7	2,8	8,1	14,3	13,9	13,3	8,9	3,2	-7,9	-13,1	2,3
1996	-8,9	-13,0	-5,3	-1,6	5,7	11,5	14,4	13,5	6,0	3,0	1,0	-9,1	1,4
1997	-14,8	-11,3	-5,2	-1,7	5,4	14,3	13,6	14,1	8,5	-0,2	-6,8	-12,3	0,3
1998	-10,5	-21,7	-7,7	-4,7	6,7	13,6	18,1	12,3	7,6	2,7	-7,4	-12,1	-0,3
1999	-18,3	-13,5	-6,2	1,9	1,2	15,9	17,0	11,8	9,0	5,0	-8,7	-6,1	0,8
2000	-12,8	-7,5	-3,8	2,6	6,9	14,7	18,7	12,8	8,4	5,7	-4,0	-10,9	2,6
2001	-7,2	-15,8	-9,7	4,1	5,5	13,7	17,9	12,6	10,4	0,0	-7,1	-13,7	0,9
2002	-13,0	-7,3	-5,1	2,0	5,7	12,5	16,8	11,0	6,6	-0,2	-9,9	-13,4	0,5
2003	-18,4	-9,2	-3,9	-0,3	9,8	8,3	19,7	15,6	8,9	3,5	-2,0	-6,1	2,2
2004	-10,5	-11,4	-5,1	-0,7	7,9	12,3	18,6	13,5	9,4	2,4	-4,9	-8,1	2,0
2005	-7,2	-10,9	-11,0	0,0	8,6	13,3	16,9	16,0	9,9	5,4	2,3	-9,5	2,8
2006	-14,6	-15,8	-9,7	2,4	8,5	15,6	14,0	13,3	9,5	1,2	-4,8	-2,2	1,5
2007	-7,0	-18,0	-0,1	1,4	7,9	10,2	17,5	16,3	9,0	5,0	-4,9	-2,5	2,9
2008	-7,0	-7,0	-6,4	0,2	4,4	12,0	15,7	11,6	7,0	4,8	-0,3	-2,7	2,7
2009	-12,4	-10,3	-5,0	-2,1	7,5	13,0	15,7	13,1	11,2	1,0	-2,3	-12,6	1,4
2010	-16,8	-14,3	-8,1	2,9	12,1	15,4	20,2	13,9	9,1	2,7	-6,7	-16,3	1,2
2011	-14,3	-18,8	-4,3	2,3	9,0	15,6	19,7	13,0	9,4	4,4	-1,5	-1,3	2,8
2012	-10,9	-15,1	-7,6	1,2	9,6	13,7	16,7	13,4	9,3	3,6	-2,4	-14,9	1,4
2013	-9,3	-5,2	-11,2	3,1	11,6	18,7	18,3	16,8	9,8	3,0	0,0	-4,5	4,3
2014	-13,5	-5,8	-1,6	1,9	10,2	14,6	18,4	17,5	10,7	-0,6	-2,0	-7,0	3,6
2015	-12,9	-5,1	0,5	2,6	14,0	15,2	14,6	13,5	12,0	3,5	-3,2	-5,1	4,1

Таблица 2. Количество осадков (в мм) по данным метеостанции «Архангельск» (последние 40 лет)

Год / Месяц	январь	февраль	март	апрель	май	июнь	июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь	за год
Архангельск													
1975	25	39	30	60	56	64	48	40	62	54	49	68	595
1976	27	24	17	38	16	99	71	116	91	28	37	32	596
1977	27	25	23	20	41	35	13	104	103	100	58	36	585
1978	31	6	57	16	14	45	71	16	78	85	63	20	502
1979	22	21	24	19	80	74	37	97	30	51	72	37	564
1980	32	30	11	13	10	46	33	4	40	34	50	46	349
1981	37	23	22	44	37	94	104	66	51	63	50	55	646
1982	26	16	22	44	35	31	68	53	60	43	91	52	541
1983	49	47	33	14	57	46	45	71	84	81	89	64	680
1984	44,3	6,6	22,8	12,8	56,3	21,7	168,5	84,9	46,5	72,5	45,7	23	605,6
1985	17,7	9,3	31,5	43,9	51,7	54,4	38,7	61,2	65,3	101,8	54,8	40,9	571,2
1986	35,6	15,4	18,5	30,2	44,1	31,2	12,7	89,1	63,4	60,8	41,8	35,3	478,1
1987	13,9	42,1	21	16,5	25,3	94,9	44,3	55,2	22,8	8,8	0	52,8	397,6
1988	30,2	41,7	23,4	62	30,5	49,7	48,1	86,6	65,7	61,7	45,4	46,8	591,8
1989	51,7	32,8	26,8	21,6	28,3	35	88,3	83,5	65,2	76,9	27,4	67	604,5
1990	43,3	63,9	49,1	11,6	44	60	50,2	32,2	31	50,6	58,8	32,7	527,4
1991	43,2	15	35,6	56	45,3	56,9	57,5	78,2	126,2	51,6	58,2	41,4	665,1
1992	25,3	20,9	42,3	25,1	42,6	73,1	46,8	70,8	29,1	36,5	33,8	60,5	506,8
1993	27,8	36,7	32,5	17,3	14,7	82,5	80,7	42,4	87,9	79,7	27,1	43	572,3
1994	36,4	24,2	32	68,2	51,8	88,4	6,7	41,5	56,6	105,3	86,6	35,8	633,5
1995	34,5	38,2	33,3	29,5	102	61	151,7	133,7	47,1	76,6	64,4	33,4	805,4
1996	28,2	20,1	8,8	31,9	14,9	115	141,3	41,9	29	51,4	62,8	54,2	599,5
1997	70,6	38,6	48	43,5	34,6	30,2	54,9	48,5	49,9	83,3	25	20,4	547,5
1998	58,5	32	28,2	16,6	49,5	86,2	129,5	103,4	60,7	81,9	43,4	52,3	742,2
1999	29,6	18,1	21,8	25	27,4	20,1	72,7	95,2	31,1	64,3	51,8	76,1	533,2
2000	41,4	33,4	34	40,2	94,2	66,6	54,8	36,1	104,5	76,2	46	32,8	660,2
2001	23	41,6	36,8	18,5	81,8	17,1	48,4	58,6	43,4	57,3	46,4	29,4	502,3
2002	70,3	30,1	32,1	1,4	38,5	81,5	49,4	57	47,8	46,4	56,7	29	540,2
2003	51,4	24,7	45,7	14,6	53,7	71,9	40,4	147,2	86,5	100,3	60,3	71,6	768,3
2004	38,5	59,4	20,7	2,9	49,9	52,2	46,6	49,5	98,5	53,4	57,4	36,1	565,1
2005	33,1	9,5	23,3	39	83,9	51,5	27,4	63,4	55,5	35,7	68,6	44,3	535,2
2006	35,4	12	32,3	27,6	61,8	49,4	86,4	21,8	67,8	96,7	44,1	78,4	613,7
2007	25,3	20,3	30	35,9	61	93,2	110	80,1	48,9	42,8	42,5	63,1	653,1
2008	47	45,2	22,7	22,7	59,4	82,6	67,2	102,5	40,2	98	68,4	36	691,9
2009	53,3	36,1	42,1	18,3	51,8	47,5	131,3	68,2	44,4	74,9	33,9	38,5	640,3
2010	12,4	25,9	31,7	73,2	41,6	88,1	103,2	66,1	109,3	57,8	63,1	28,5	700,9
2011	46,8	16,5	25,1	25,3	41,2	20,9	38,2	79,5	51,6	60,2	34,5	62,1	501,9
2012	27,9	10,6	26,8	39,3	46,4	83,3	140	136,8	40,3	133,3	63,6	21,8	770,1
2013	46,4	46,3	19,8	27,3	26,2	59,1	17,3	57	13,9	101,9	54	62,4	531,6
2014	40,7	53,6	41,9	27,4	48,1	72,3	15,5	97,3	59,8	27,3	52,5	59,1	595,5
2015	44,2	46,3	12,7	37,1	34,1	84	44,5	107,3	71,3	52,4	55,1	69,6	658,6

## Приложение 7

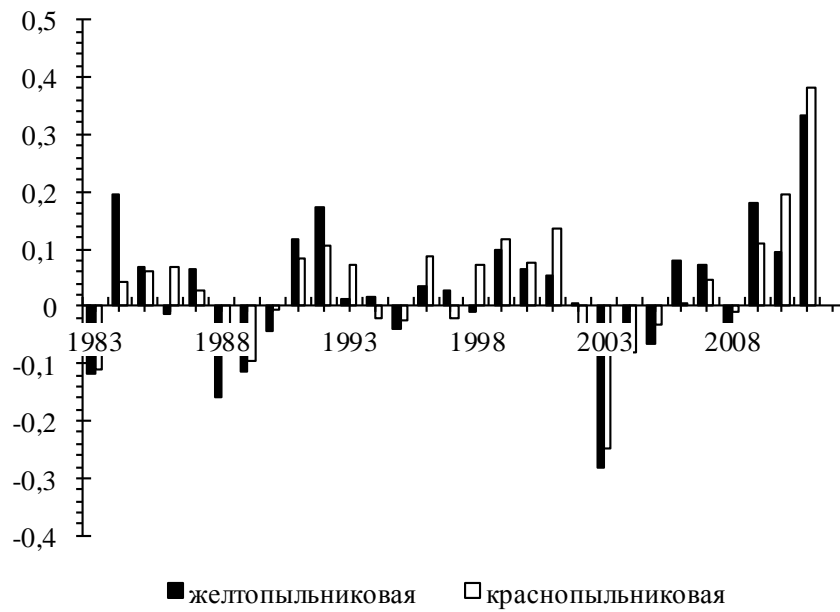
## «Индекс стресса» у разных форм сосны



Ось  $x$  – значение индекса, ось  $y$  – год, ценопопуляции сосны: 1 – усть-мезенская; 2 – усть-двинская; 3 – пинежская; 4 – важская; 5 – вычегодская

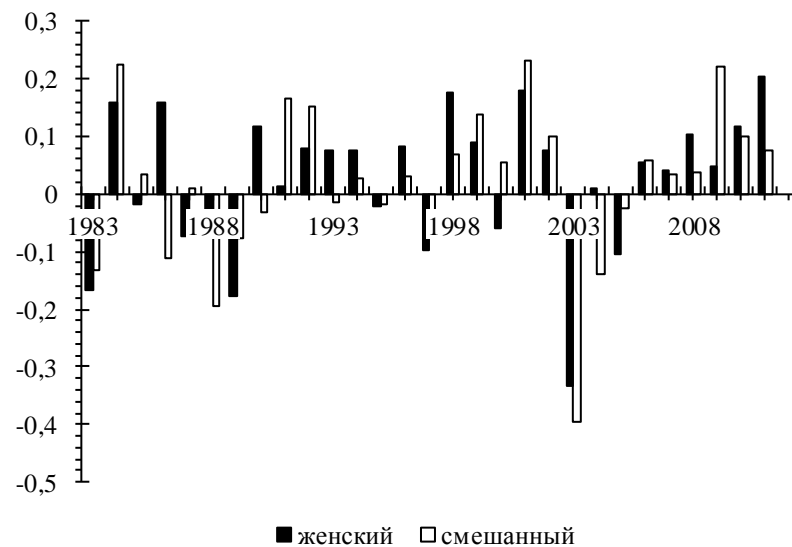
Рисунок 1. «Индекс стресса» форм сосны по типу апофиза семенных чешуй

шишек



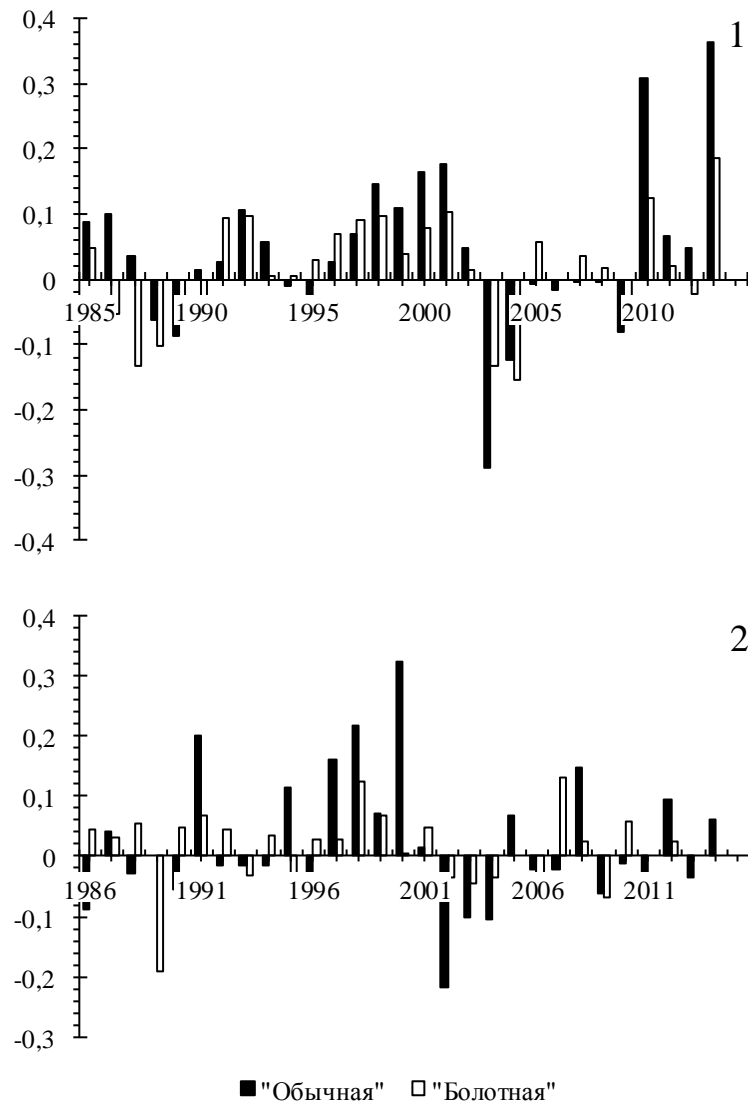
Ось  $x$  – значение индекса, ось  $y$  – год

Рисунок 2. «Индекс стресса» форм с разным цветом микростробиллов в усть-  
двинской ценопопуляции сосны



Ось  $x$  – значение индекса, ось  $y$  – год

Рисунок 3. «Индекс стресса» форм с разным половым типом в усть-двинской  
ценопопуляции сосны



Ось  $x$  – значение индекса, ось  $y$  – год, ценопопуляции сосны: 1 – усть-двинская; 2 – вычегодская

Рисунок 4. «Индекс стресса» «обычной» и «болотной» форм сосны

## Приложение 8

## Экстремумы прироста разных форм сосны

Таблица 1. Годы экстремумов прироста форм сосны и половых типов разных ценопопуляций сосны

Экстремум прироста	Морфологическая форма, половой тип	
<i>Тип апофиза</i>	<i>«выпуклый» тип</i>	<i>«плоский» тип</i>
<i>усть-мезенская ценопопуляция</i>		
min, год	1900, 1902, 1905, 1916, 1918, 1920, 1922, 1926, 1930, 1932, 1935, 1942, 1946, 1948, 1950, 1952, 1958, 1968, 1971, 1979, 1986, 1995, 2001, 2005, 2008	1889, 1898, 1903, 1905, 1911, 1914, 1918, 1927, 1933, 1936, 1939, 1943, 1945, 1951, 1956, 1959, 1968, 1972, 1977, 1980, 1985, 1996, 2001, 2008
max, год	1913, 1917, 1919, 1921, 1924, 1931, 1934, 1939, 1943, 1949, 1951, 1954, 1965, 1970, 1976, 1983, 1991, 2003, 2009	1888, 1893, 1904, 1910, 1912, 1915, 1924, 1928, 1934, 1937, 1941, 1944, 1949, 1954, 1965, 1974, 1983, 1989, 1992, 1997, 2005, 2010
<i>усть-двинская ценопопуляция</i>		
min, год	1838, 1841, 1844, 1850, 1857, 1860, 1870, 1875, 1882, 1892, 1896, 1901, 1915, 1921, 1930, 1952, 1957, 1962, 1980, 1988, 1995, 2002, 2007, 2012	1850, 1854, 1860, 1869, 1873, 1880, 1882, 1889, 1907, 1914, 1920, 1933, 1940, 1950, 1957, 1961, 1969, 1972, 1974, 1977, 1980, 1988, 1995, 2002, 2010, 2012
max, год	1839, 1843, 1848, 1853, 1868, 1877, 1887, 1893, 1900, 1906, 1913, 1924, 1933, 1941, 1960, 1966, 1975, 1984, 1992, 1996, 2005, 2008, 2014	1848, 1852, 1864, 1875, 1884, 1898, 1902, 1910, 1916, 1924, 1936, 1948, 1955, 1960, 1964, 1971, 1975, 1984, 1990, 1999, 2005, 2011, 2014
<i>пинежская ценопопуляция</i>		
min, год	1990, 1905, 1909, 1919, 1928, 1932, 1936, 1943, 1958, 1960, 1965, 1970, 1974, 1976, 1980, 1986, 1992, 2002, 2009, 2014	1880, 1888, 1892, 1894, 1902, 1914, 1919, 1923, 1927, 1932, 1940, 1949, 1963, 1968, 1979, 1994, 2002, 2009
max, год	1898, 1904, 1906, 1915, 1922, 1930, 1935, 1942, 1945, 1952, 1954, 1961, 1966, 1972, 1977, 1982, 1988, 1999, 2005, 2010, 2013	1884, 1889, 1893, 1897, 1909, 1916, 1921, 1926, 1928, 1935, 1939, 1941, 1945, 1947, 1951, 1953, 1965, 1975, 1983, 1987, 1996, 1999, 2006, 2010
<i>важская ценопопуляция</i>		

min, год	1867, 1877, 1880, 1891, 1898, 1903, 1908, 1912, 1916, 1928, 1934, 1943, 1959, 1967, 1971, 1982, 1992, 1997, 2002, 2011	1861, 1866, 1872, 1879, 1902, 1907, 1911, 1929, 1959, 1971, 1981, 1992, 2002, 2010
max, год	1868, 1883, 1894, 1905, 1915, 1920, 1942, 1947, 1966, 1969, 1976, 1987, 1994, 1999, 2008	1863, 1867, 1875, 1881, 1892, 1904, 1915, 1916, 1922, 1938, 1941, 1975, 1984, 1994, 2007
<b>вычегодская ценопопуляция</b>		
min, год	1876, 1880, 1888, 1890, 1900, 1906, 1917, 1926, 1934, 1958, 1963, 1967, 1982, 1986, 1990, 1992, 1996, 2002, 2004, 2007, 2009, 2014	1878, 1883, 1887, 1889, 1894, 1901, 1904, 1907, 1916, 1923, 1929, 1937, 1949, 1954, 1961, 1970, 1988, 1992, 2003, 2009, 2011, 2014
max, год	1871, 1877, 1886, 1889, 1893, 1904, 1914, 1923, 1928, 1942, 1945, 1950, 1952, 1964, 1977, 1983, 1987, 1991, 1995, 1997, 2005, 2012	1881, 1886, 1888, 1893, 1896, 1898, 1902, 1906, 1909, 1919, 1925, 1932, 1944, 1951, 1957, 1979, 1991, 1993, 2008, 2010, 2012
<i>Цвет микростробилов</i>	<i>желтопыльниковая</i>	<i>краснопыльниковая</i>
<b>усть-двинская ценопопуляция</b>		
min, год	1896, 1913, 1916, 1920, 1922, 1931, 1944, 1949, 1954, 1957, 1964, 1969, 1972, 1980, 1988, 1995, 1998, 2003, 2008	1873, 1895, 1899, 1903, 1908, 1910, 1914, 1918, 1936, 1943, 1947, 1952, 1958, 1964, 1966, 1968, 1977, 1980, 1988, 1995, 2002
max, год	1898, 1915, 1919, 1924, 1927, 1932, 1941, 1947, 1951, 1956, 1962, 1966, 1971, 1975, 1984, 1991, 1996, 2006, 2009	1870, 1897, 1905, 1917, 1929, 1940, 1949, 1956, 1962, 1965, 1976, 1978, 1984, 1991, 1996, 2007, 2009
<i>Половой тип</i>	<i>женский</i>	<i>смешанный</i>
<b>усть-двинская ценопопуляция</b>		
min, год	1901, 1905, 1911, 1916, 1922, 1928, 1931, 1937, 1941, 1945, 1948, 1950, 1957, 1960, 1965, 1970, 1973, 1977, 1979, 1987, 1998, 2001, 2003, 2005	1908, 1915, 1918, 1920, 1922, 1926, 1936, 1946, 1948, 1951, 1954, 1958, 1961, 1966, 1969, 1977, 1980, 1986, 1997, 2003
max, год	1909, 1912, 1918, 1929, 1932, 1943, 1949, 1958, 1965, 1967, 1972, 1975, 1984, 1990, 1998, 2006	1905, 1909, 1918, 1919, 1921, 1923, 1927, 1941, 1947, 1949, 1952, 1956, 1958, 1964, 1967, 1975, 1978, 1984, 1991, 1998, 2006
<i>Габитус кроны</i>	<i>«обычная»</i>	<i>«болотная»</i>
<b>усть-двинская ценопопуляция</b>		
min, год	1876, 1910, 1916, 1936, 1955, 1969, 1972, 1981, 1988, 1995, 2003	1890, 1896, 1903, 1906, 1913, 1917, 1923, 1927, 1935, 1940, 1949, 1954, 1958, 1970, 1979,

		1987, 2003
max, год	1891, 1897, 1928, 1931, 1938, 1967, 1975, 1983, 1991, 1997, 2010	1884, 1990, 1905, 1908, 1910, 1921, 1924, 1932, 1938, 1947, 1951, 1961, 1981, 1991, 2005, 2010
<b>вычегодская ценопопуляция</b>		
min, год	1876, 1880, 1888, 1895, 1900, 1905, 1913, 1915, 1927, 1932, 1935, 1941, 1944, 1947, 1950, 1959, 1967, 1984, 1988, 1992, 1996, 2002, 2007, 2009, 2013	1879, 1883, 1889, 1894, 1900, 1905, 1907, 1912, 1916, 1925, 1929, 1937, 1941, 1949, 1954, 1962, 1967, 1969, 1974, 1982, 1989, 2003, 2009
max, год	1875, 1878, 1886, 1889, 1904, 1914, 1923, 1928, 1933, 1940, 1943, 1945, 1948, 1952, 1964, 1977, 1987, 1991, 1995, 1997, 2005, 2008, 2012, 2014	1877, 1881, 1887, 1893, 1902, 1908, 1913, 1919, 1922, 1927, 1931, 1940, 1942, 1944, 1950, 1957, 1980, 1983, 1990, 2007, 2010

## Приложение 9

## Коэффициенты корреляции прироста разных форм сосны с климатическими показателями

Таблица 1. Коэффициенты корреляции между индексами прироста разных форм сосны и метеопараметрами

Метеопараметры	Формы сосны	предыдущий год роста				текущий год роста							
		сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь	январь	февраль	март	апрель	май	июнь	июль	август
усть-мезенская ценопопуляция													
Температура	«выпуклая» форма	0,04	0,01	0,14	0,03	-0,10	-0,03	0,18	-0,13	-0,20	-0,09	-0,14	0,24
	«плоская» форма	0,11	0,17	0,50**	-0,17	0,35*	-0,15	0,001	0,05	0,04	-0,19	0,06	0,18
Осадки	«выпуклая» форма	-0,32	0,05	-0,38*	-0,21	-0,36*	0,25	-0,35*	0,22	-0,06	0,16	0,10	-0,40*
	«плоская» форма	0,28	-0,03	-0,42**	0,07	-0,28	0,12	-0,10	-0,20	-0,01	0,27	0,13	0,23
усть-двинская ценопопуляция													
Температура	«выпуклая» форма	0,02	0,07	-0,03	-0,15	0,08	-0,02	0,20	0,003	0,04	-0,07	0,17	-0,07

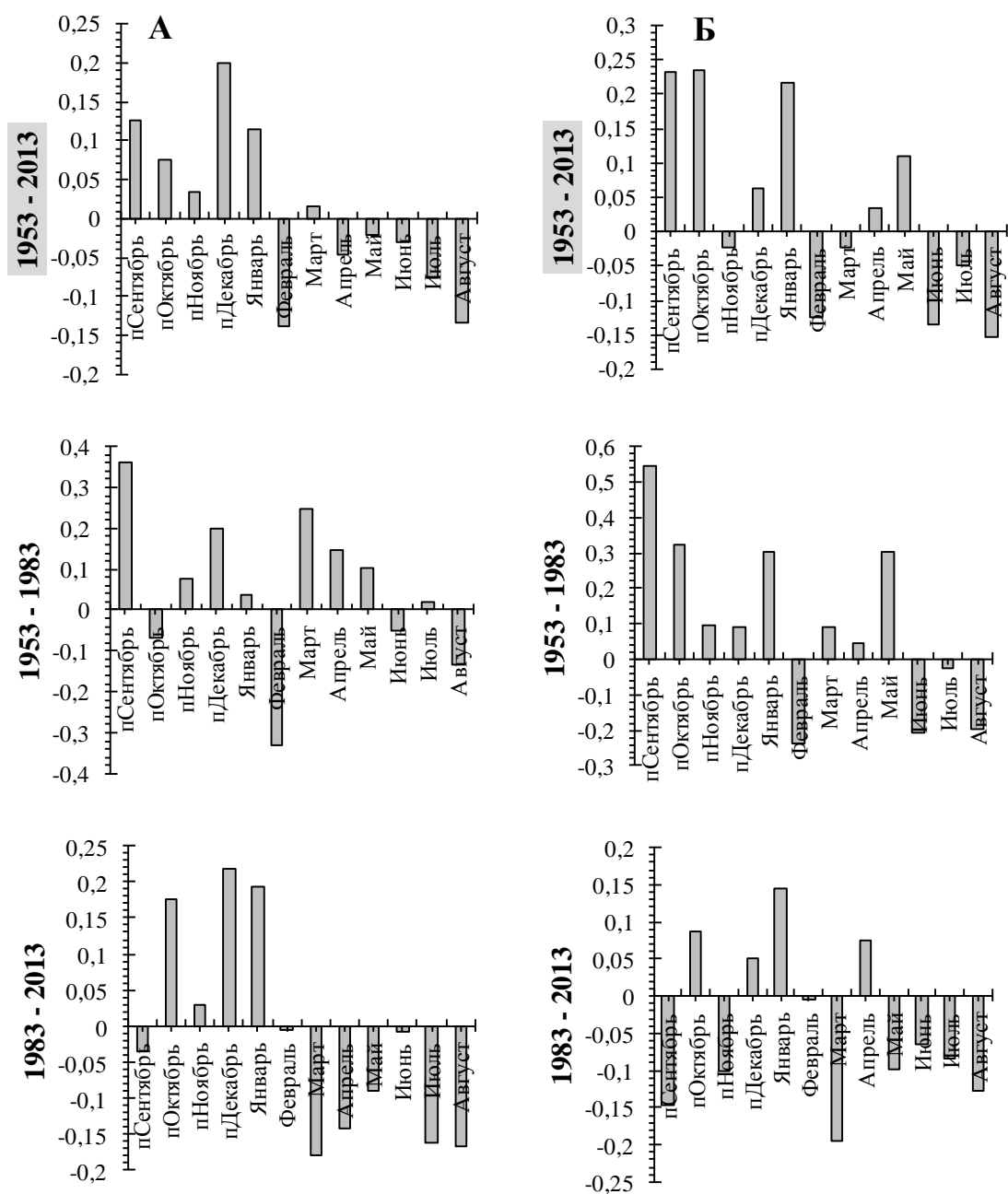


Облачность	желтопы- льниковая	-0,004	-0,08	-0,09	0,02	0,06	0,09	0,04	-0,03	0,24	0,07	-0,06	0,11
	краснопы- льниковая	-0,03	0,18	-0,12	-0,05	-0,003	-0,29	-0,09	-0,02	-0,07	0,01	0,07	0,12
Температура	смешанный половой тип	-0,02	0,29	-0,16	0,36*	0,11	0,02	-0,01	0,01	-0,24	0,20	0,25	0,22
	женский половой тип	0,40*	-0,04	0,28	0,15	0,16	-0,24	-0,13	-0,23	0,08	0,01	0,03	-0,03
Осадки	смешанный половой тип	0,07	0,14	-0,01	-0,02	0,02	0,23	0,17	-0,03	0,26	0,08	-0,38	0,14
	женский половой тип	0,05	0,06	0,35*	0,04	-0,14	-0,21	-0,07	0,08	-0,04	-0,13	0,01	0,23
Облачность	смешанный половой тип	-0,08	-0,21	0,09	0,25	0,09	-0,05	0,09	-0,09	-0,08	0,08	0,07	-0,49**
	женский половой тип	-0,24	0,14	0,15	0,17	0,15	-0,28	0,01	-0,19	-0,05	-0,36*	-0,11	0,20
Температура «обычная»		0,04	0,15	0,32	-0,13	0,13	0,20	0,53	-0,37	-0,25	0,30	-0,19	0,28

	«болотная»	0,17	0,18	0,02	-0,15	0,26	-0,48	0,14	-0,10	-0,30	0,20	0,22	0,31
Осадки	«обычная»	0,24	0,30	0,02	-0,18	0,38	0,11	0,001	-0,19	0,24	0,12	0,09	0,20
	«болотная»	-0,14	-0,21	-0,15	-0,45	0,07	-0,22	0,16	-0,15	-0,06	-0,49	-0,12	0,04
Облачность	«обычная»	0,08	-0,20	0,20	-0,14	0,15	0,44	0,33	-0,05	0,32	0,18	0,03	-0,15
	«болотная»	-0,18	-0,36	-0,28	-0,43	0,12	-0,37	0,23	0,0002	0,14	-0,10	-0,05	-0,02
пинежская ценопопуляция													
Температура	«выпуклая» форма	0,08	0,34*	-0,08	-0,25	-0,03	-0,37*	-0,13	0,19	-0,31	-0,05	-0,15	-0,15
	«плоская» форма	-0,30	-0,20	-0,26	-0,22	0,06	-0,37	0,08	0,26	-0,24	-0,17	-0,14	0,04
важская ценопопуляция													
Температура	«выпуклая» форма	0,05	-0,13	-0,05	-0,11	0,21	0,16	0,04	-0,07	-0,25	0,43**	0,17	-0,12
	«плоская» форма	0,22	0,02	0,004	-0,16	-0,28	-0,31	0,41*	0,38*	0,13	-0,28	-0,13	0,08
вычегодская ценопопуляция													

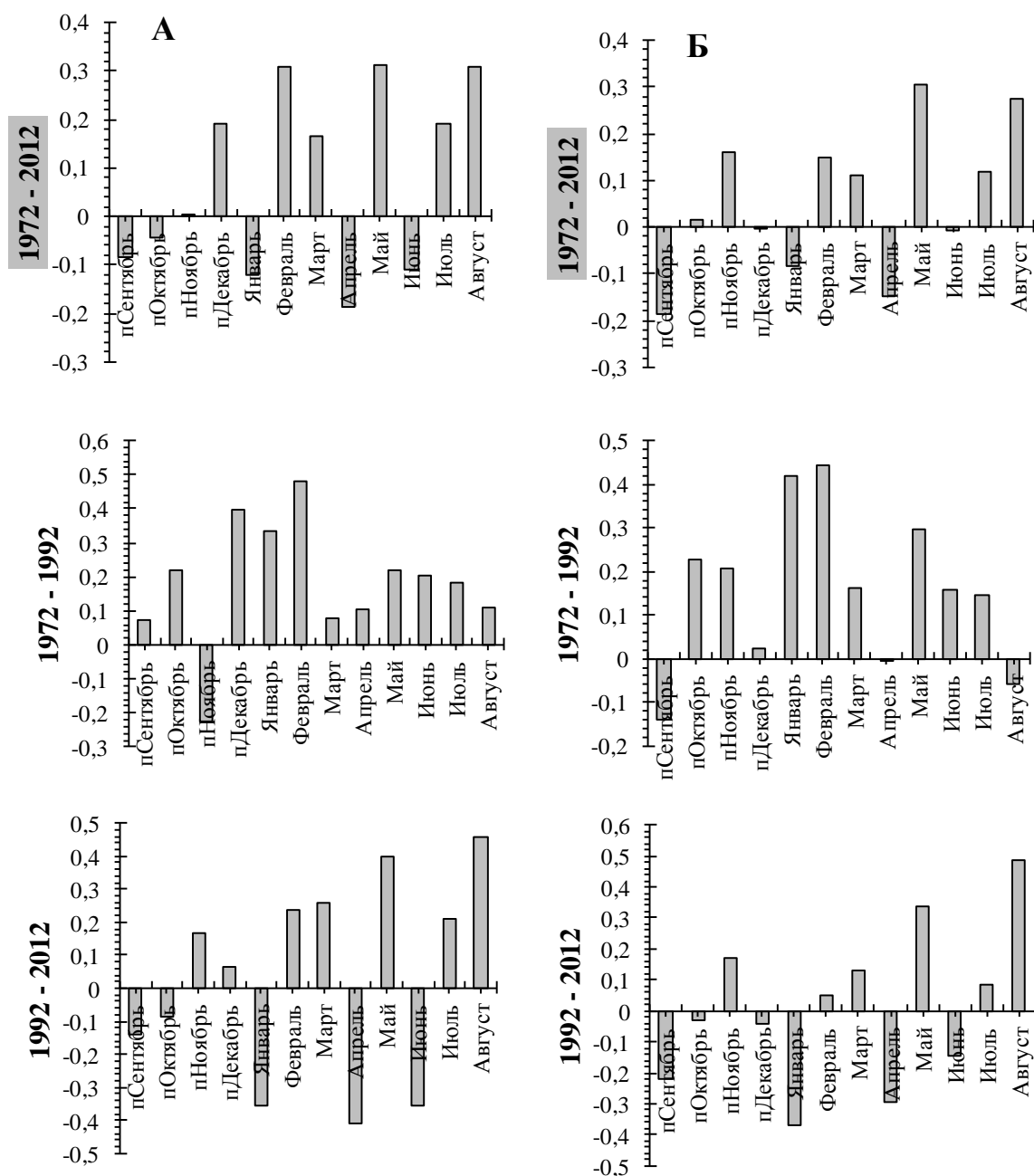
Температура	«выпуклая» форма	0,05	0,05	0,36*	0,04	0,14	0,03	0,36*	0,10	0,10	0,24	0,06	0,09
	«плоская» форма	-0,24	-0,05	-0,12	-0,18	0,13	0,49**	-0,18	-0,21	0,45**	0,31	0,18	-0,25
Температура	«обычная»	-0,004	-0,03	0,05	-0,08	0,29	0,03	0,05	-0,18	0,25	-0,09	0,19	-0,09
	«болотная»	-0,22	-0,19	-0,45**	0,24	0,13	0,52***	-0,004	-0,27	0,43**	0,10	0,14	-0,12

Примечание. \*  $p < 0,05$ ; \*\*  $p < 0,01$ ; \*\*\*  $p < 0,001$ .



«п» у месяца – предыдущий год

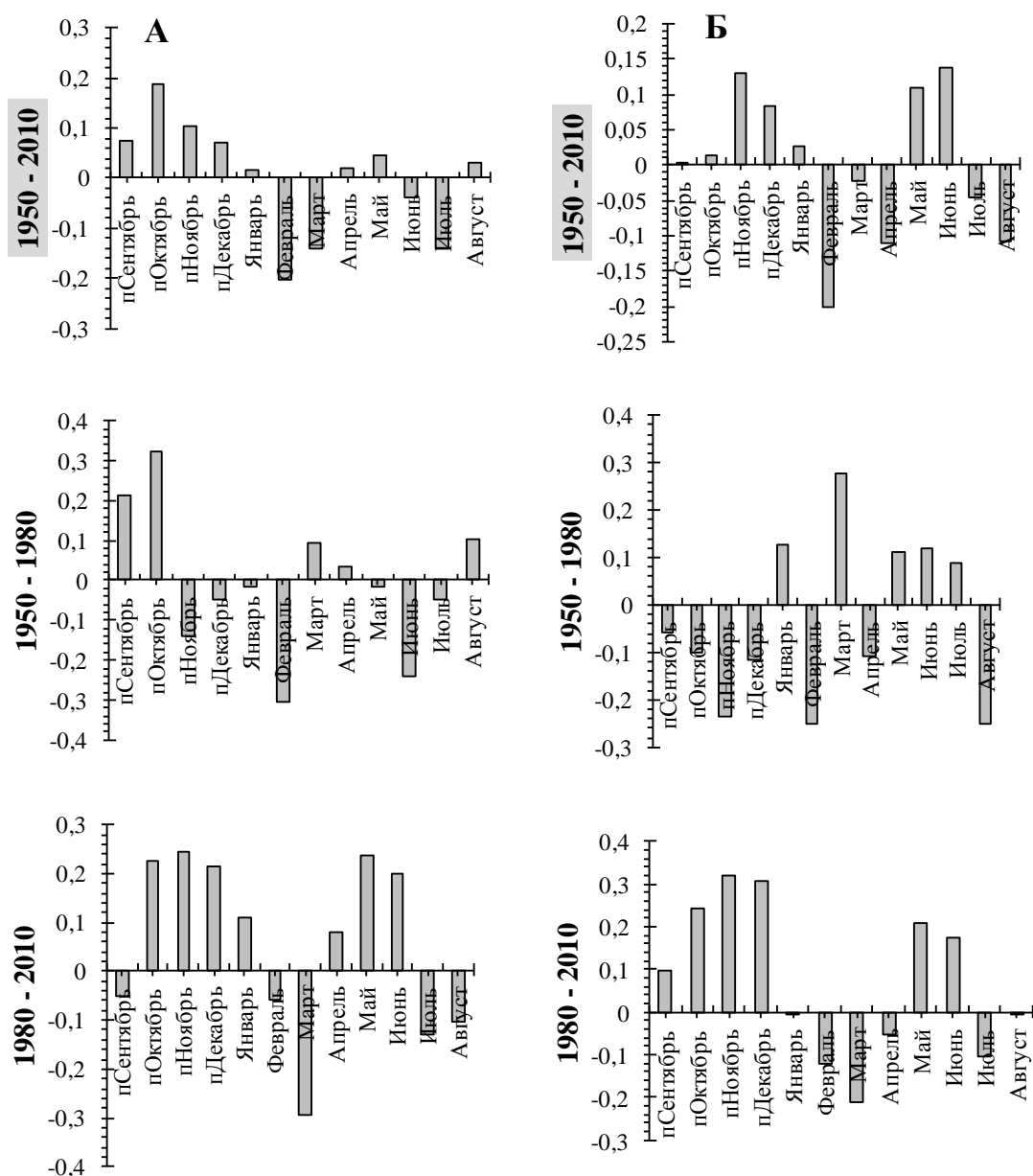
Рисунок 1. Корреляция относительных значений прироста с температурой воздуха за разные временные периоды форм по типу апофиза семенных чешуй в усть-  
двинской ценопопуляции сосны  
(А – «выпуклая» форма; Б – «плоская» форма)



«п» у месяца – предыдущий год

Рисунок 2. Корреляция относительных значений прироста с температурой воздуха за разные временные периоды форм по типу апофиза семенных чешуй в усть-мезенской ценопопуляции сосны

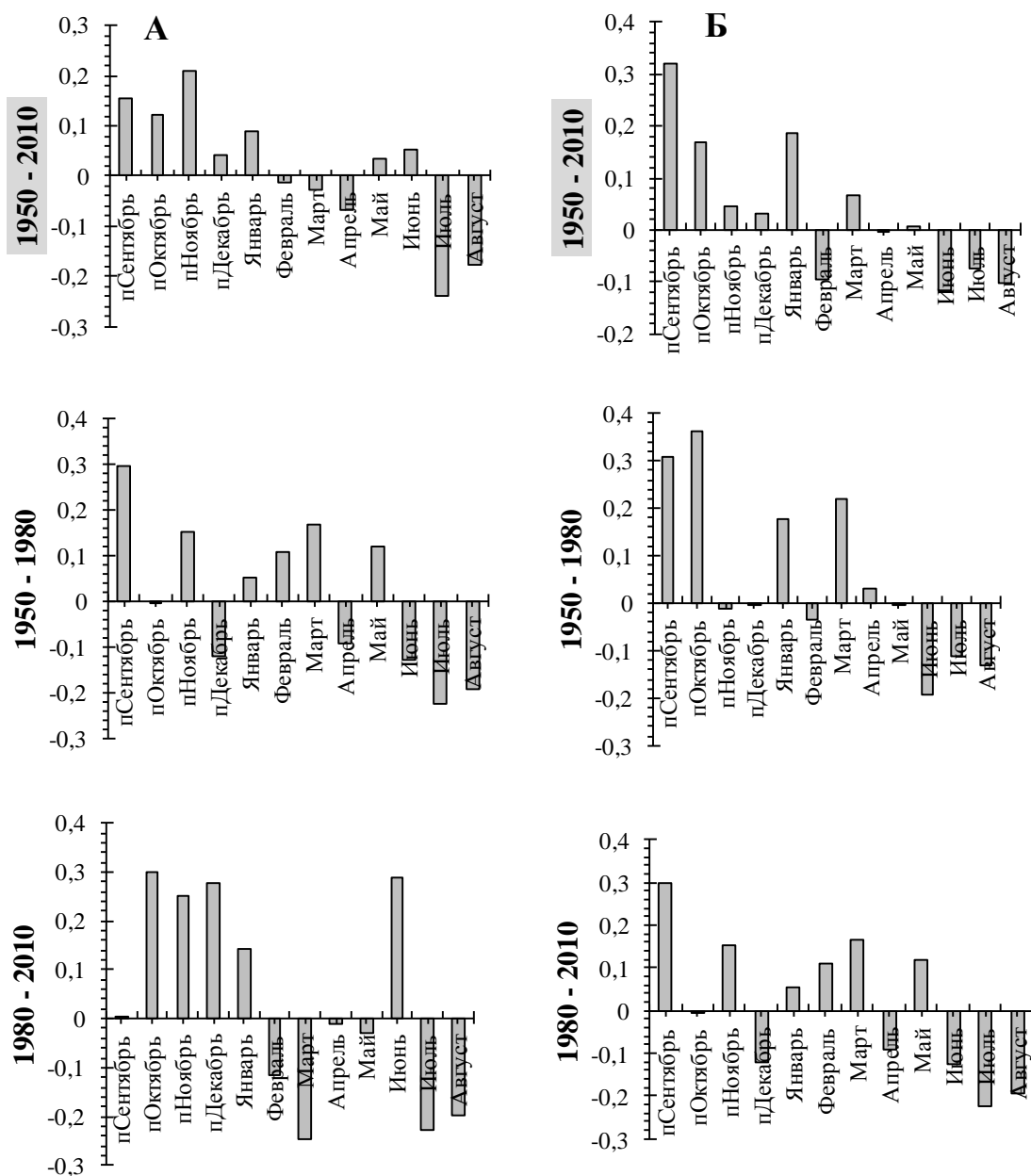
(А – «выпуклая» форма; Б – «плоская» форма)



«п» у месяца – предыдущий год

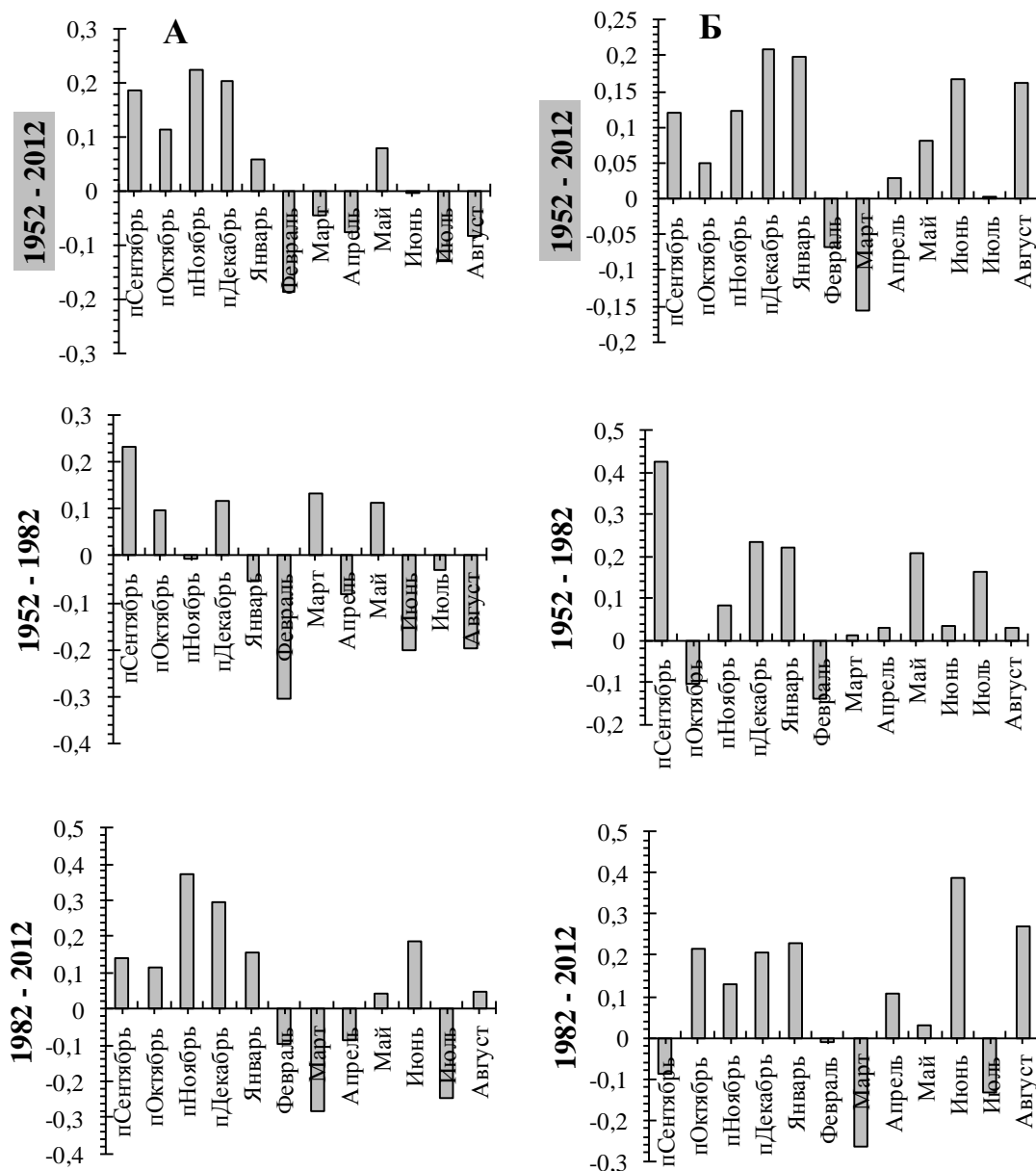
Рисунок 3. Корреляция относительных значений прироста с температурой воздуха за разные временные периоды форм с разным цветом микростробиллов в усть-  
двинской ценопопуляции сосны

(А – желтопыльниковая; Б – краснопыльниковая)



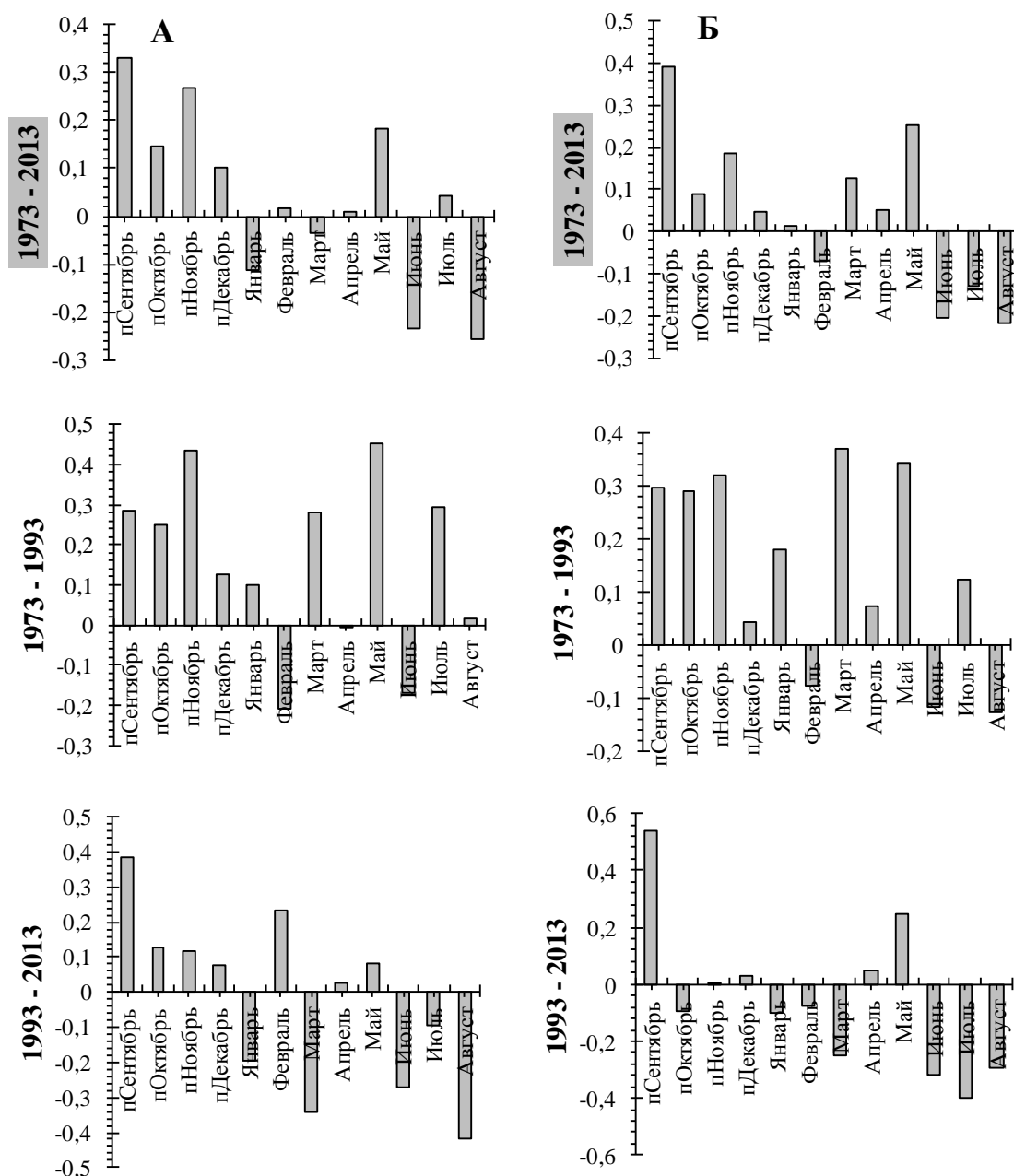
«п» у месяца – предыдущий год

Рисунок 4. Корреляция относительных значений прироста с температурой воздуха за разные временные периоды форм с разным половым типом в усть-двинской ценопопуляции сосны (А – смешанный; Б – женский)



«п» у месяца – предыдущий год

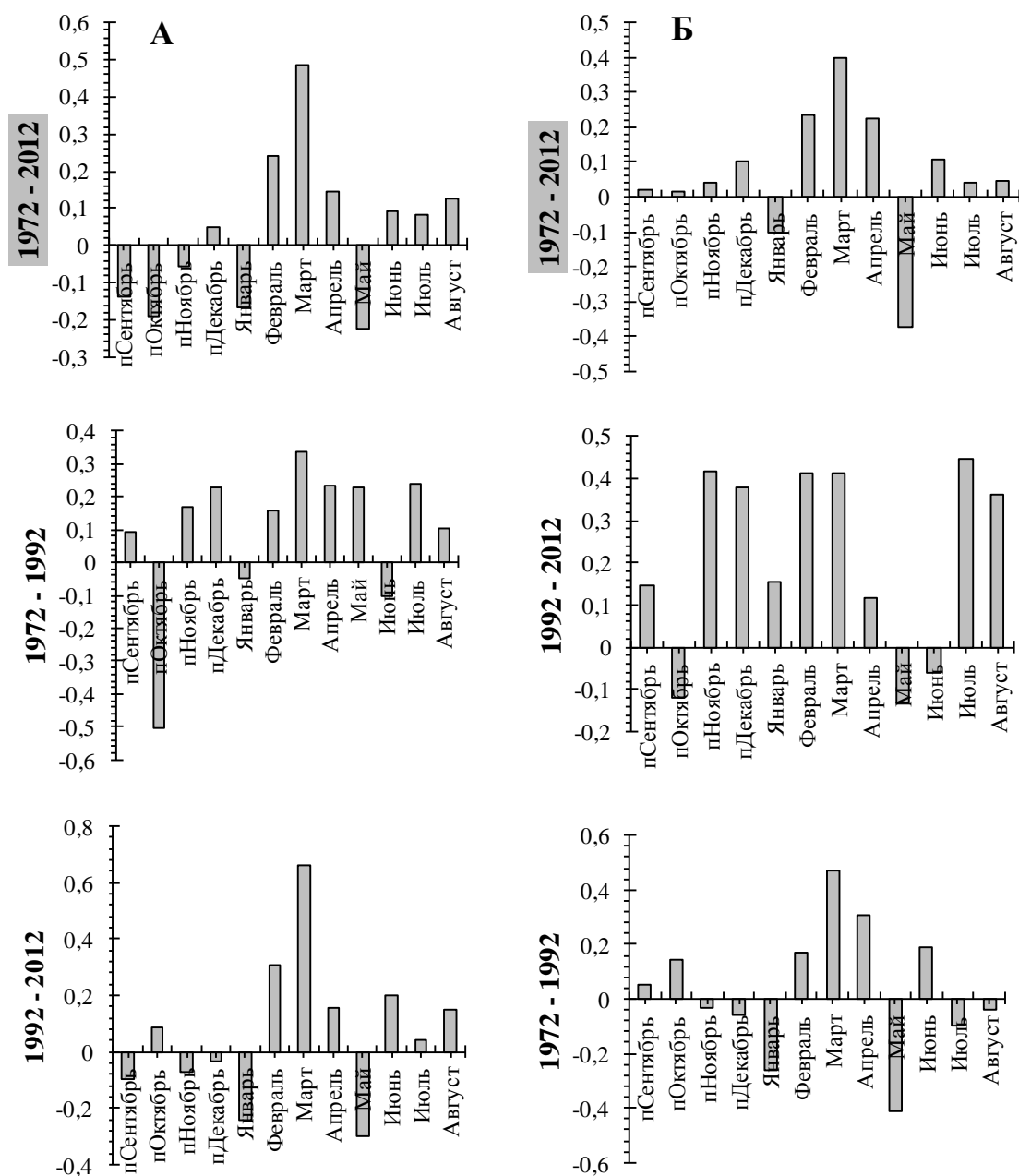
Рисунок 5. Корреляция относительных значений прироста с температурой воздуха за разные временные периоды «обычной» (А) и «болотной» (Б) форм в усть-двинской ценопопуляции сосны



«п» у месяца – предыдущий год

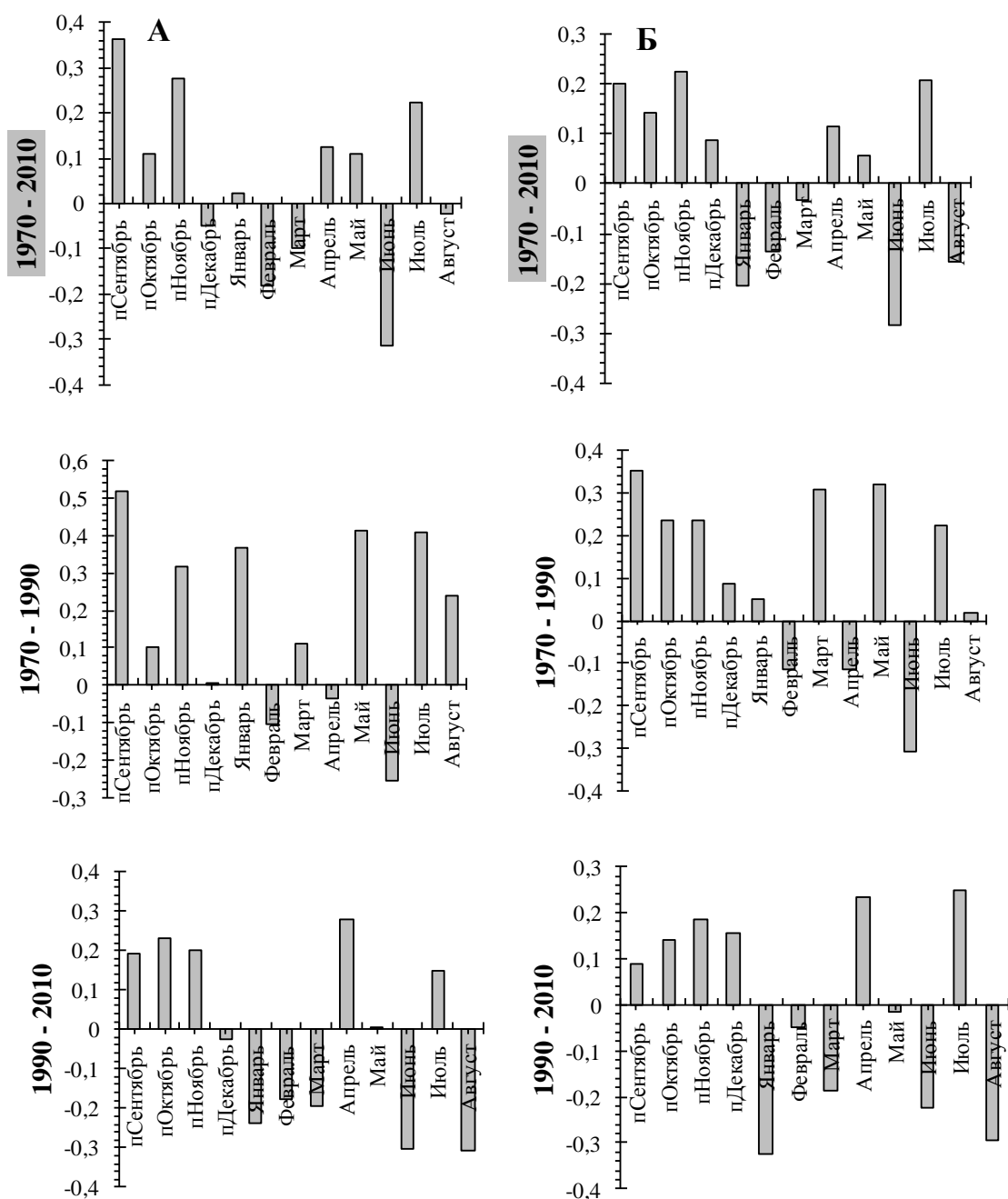
Рисунок 6. Корреляция относительных значений прироста с количеством осадков за разные временные периоды форм по типу апофиза семенных чешуй в усть-  
двинской ценопопуляции сосны

(А – «выпуклая» форма; Б – «плоская» форма)



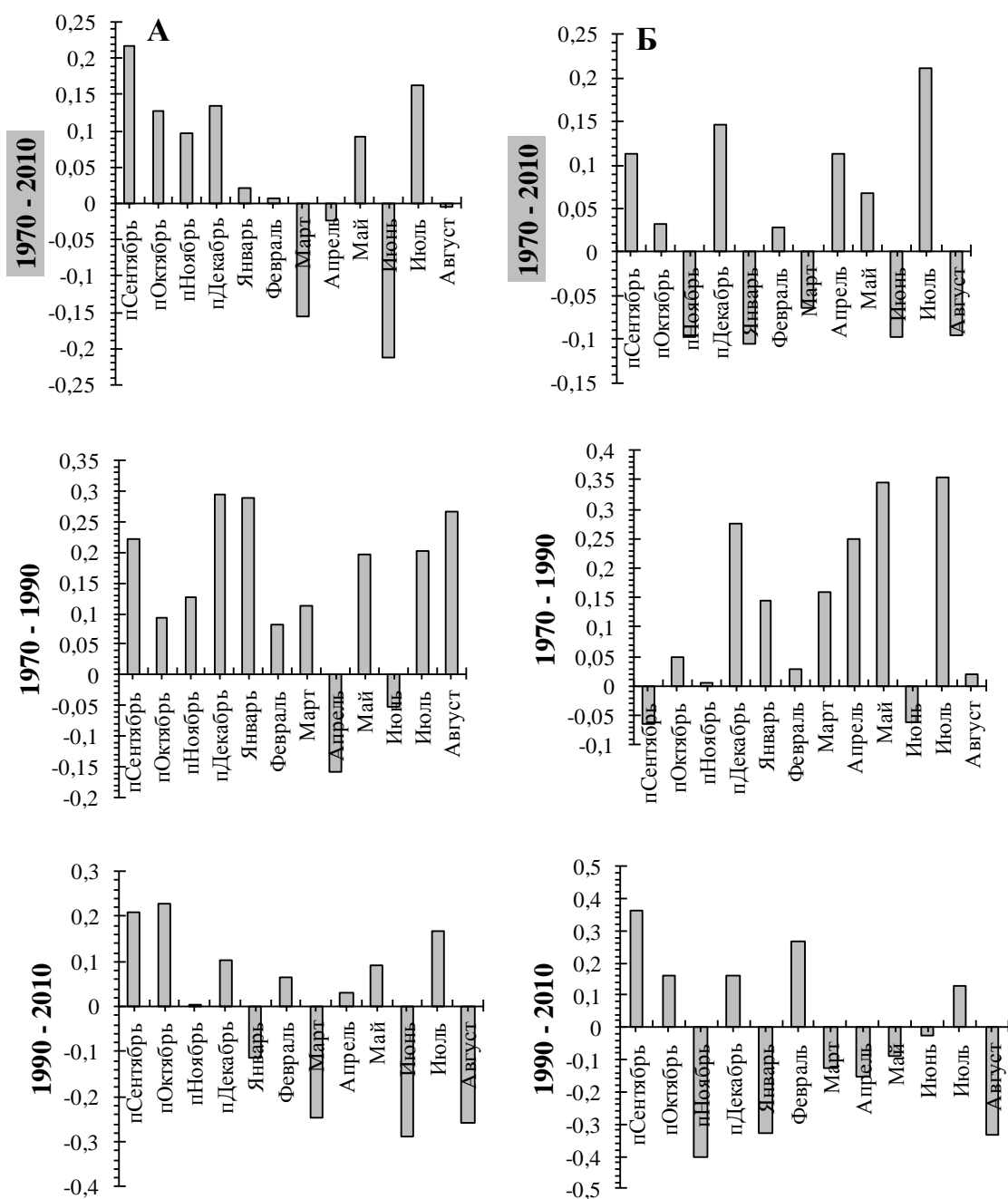
«п» у месяца – предыдущий год

Рисунок 7. Корреляция относительных значений прироста с количеством осадков за разные временные периоды форм по типу апофиза семенных чешуй в усть-мезенской ценопопуляции сосны (А – «выпуклая» форма; Б – «плоская» форма)



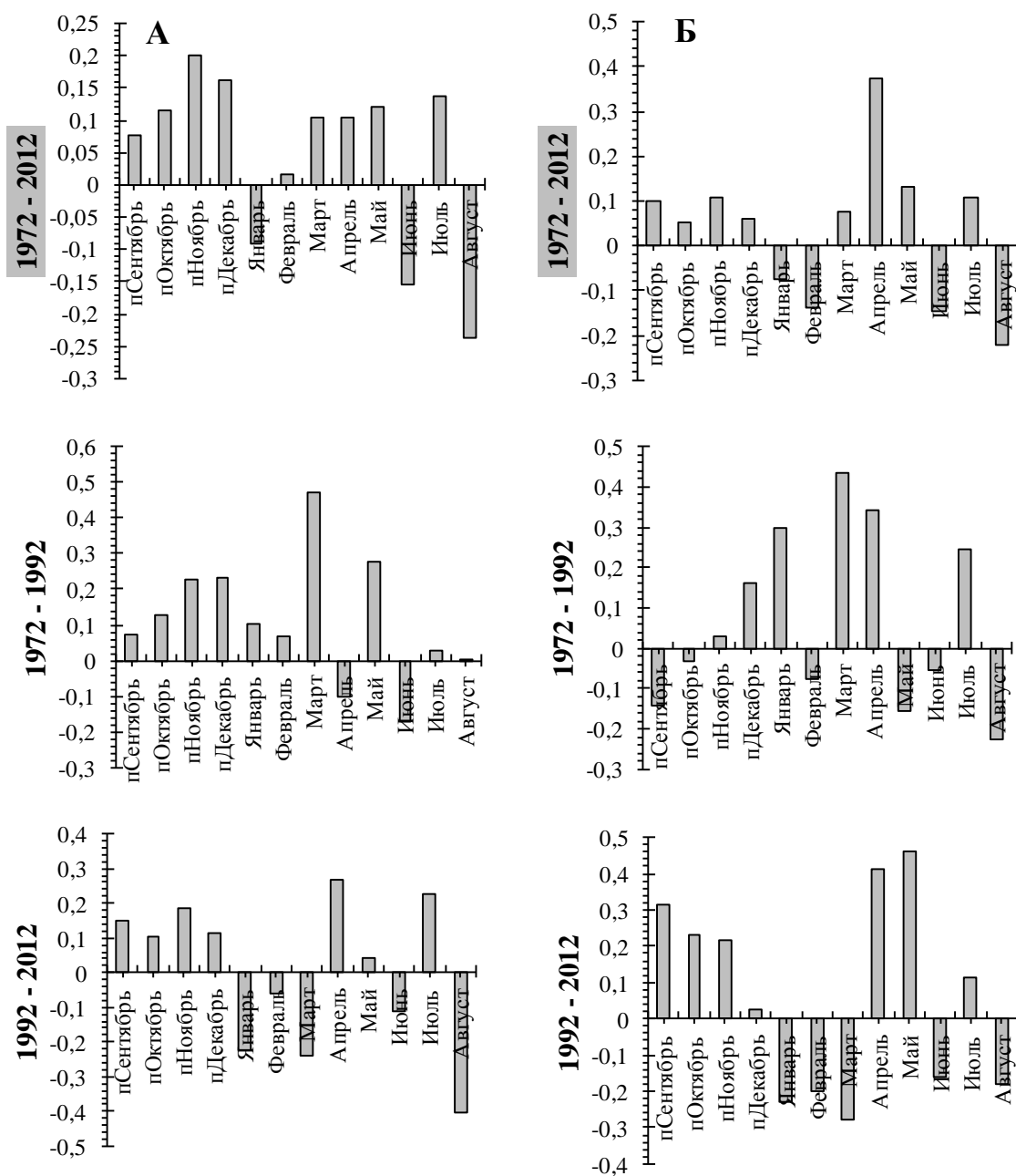
«п» у месяца – предыдущий год

Рисунок 8. Корреляция относительных значений прироста с количеством осадков за разные временные периоды форм с разным цветом микростробиллов в усть-  
двинской ценопопуляции сосны  
(А – желтопыльниковая; Б – краснопыльниковая)



«п» у месяца – предыдущий год

Рисунок 9. Корреляция относительных значений прироста с количеством осадков за разные временные периоды форм с разным половым типом в усть-двинской ценопопуляции сосны (А – смешанный; Б – женский)

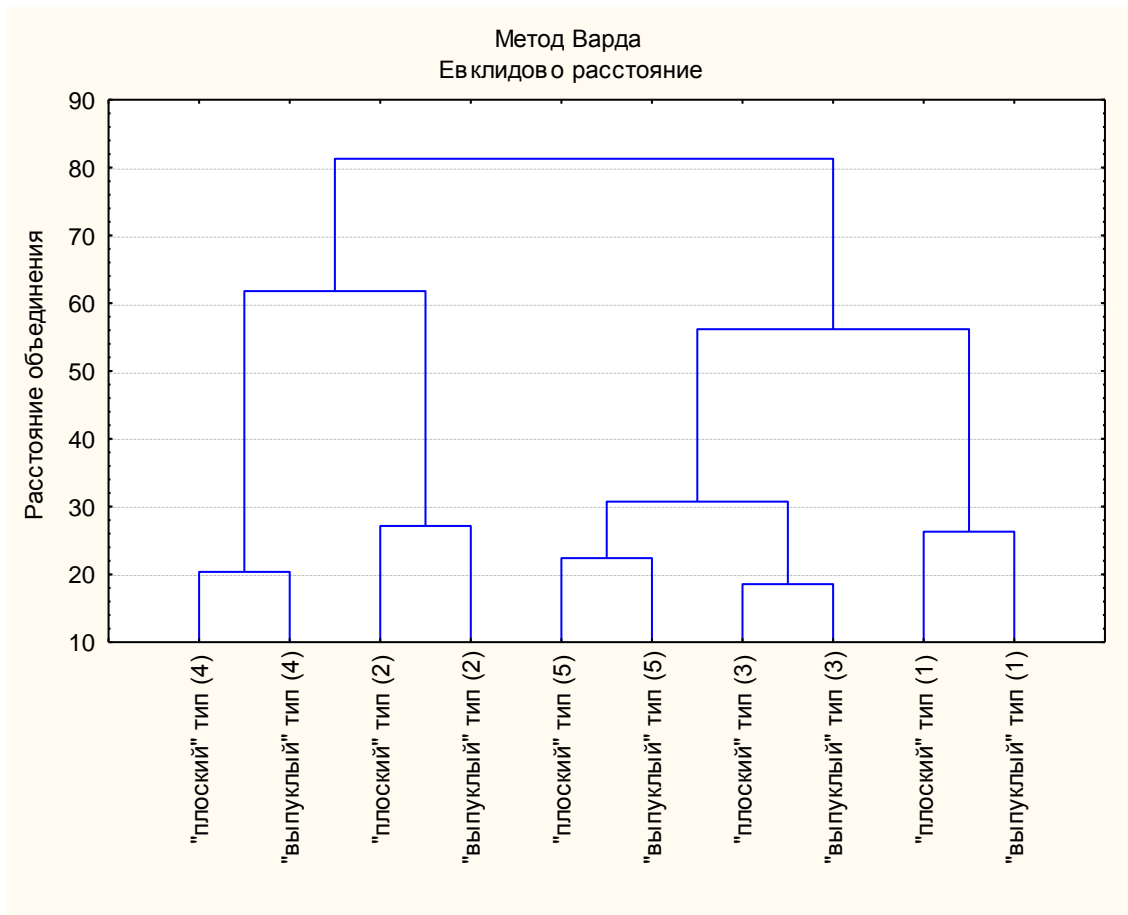


«п» у месяца – предыдущий год

Рисунок 10. Корреляция относительных значений прироста с количеством осадков за разные временные периоды «обычной» (А) и «болотной» (Б) форм в усть-двинской ценопопуляции сосны

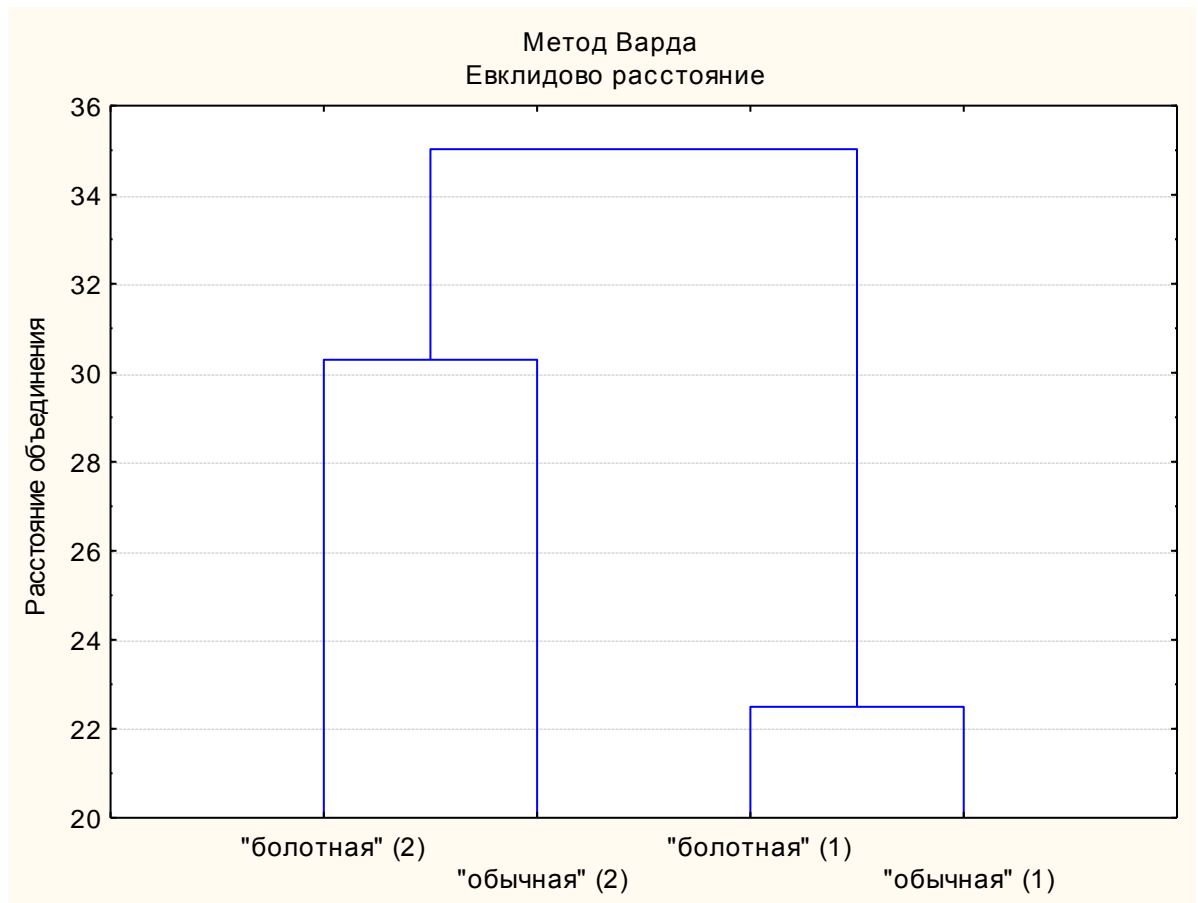
## Приложение 10

Кластерный анализ по древесно-кольцевым хронологиям разных форм сосны  
(последние 30 лет)



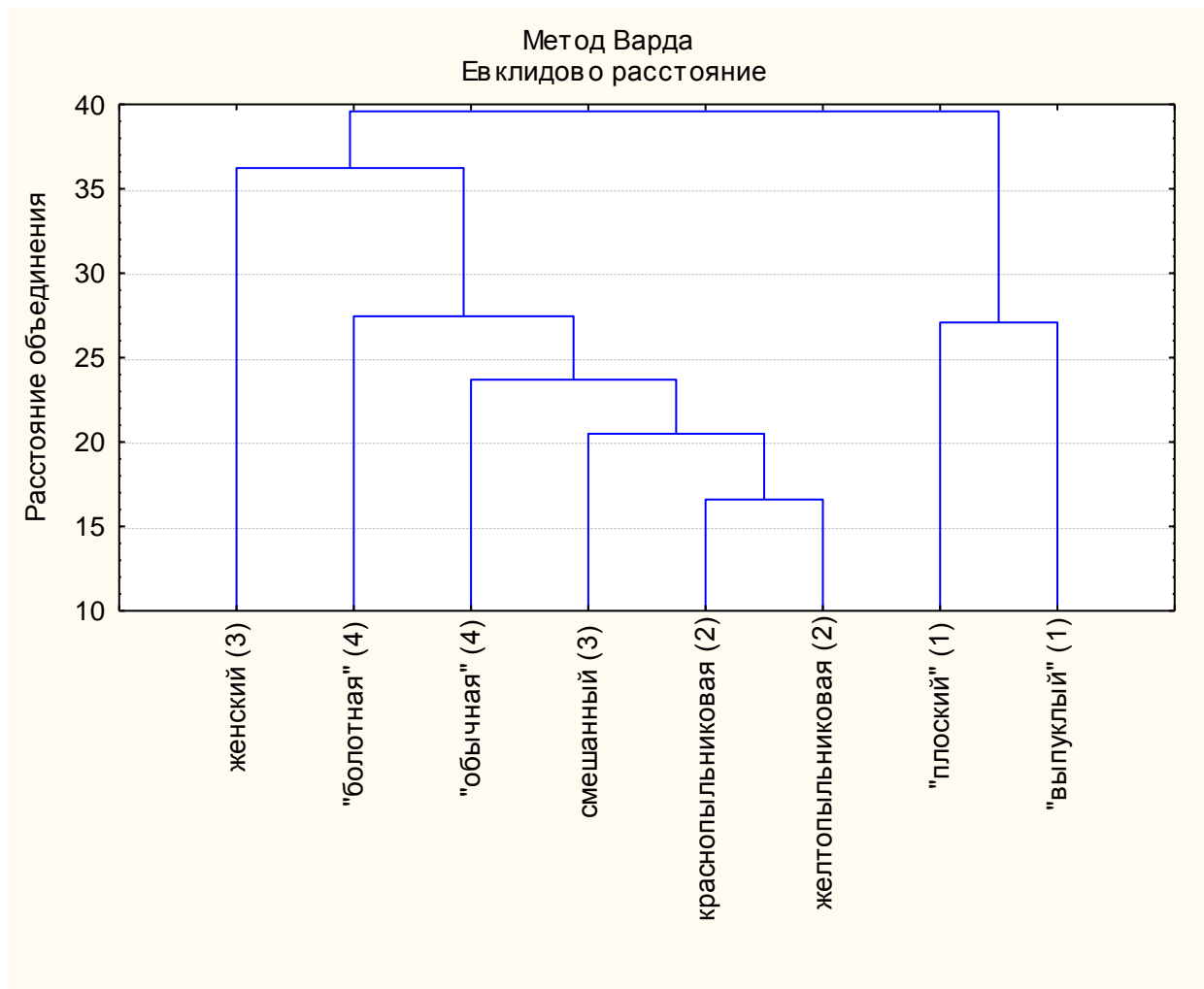
Ценопопуляции сосны: 1 – усть-мезенская; 2 – усть-двинская; 3 – пинежская; 4 – важская; 5 – вычегодская

Рисунок 1. Распределение индексов прироста сосны с разной формой апофиза семенных чешуй



Ценопопуляции сосны: 1 – усть-двинская; 2 – вычегодская

Рисунок 2. Распределение индексов прироста «болотной» и «обычной» форм в разных ценопопуляциях сосны

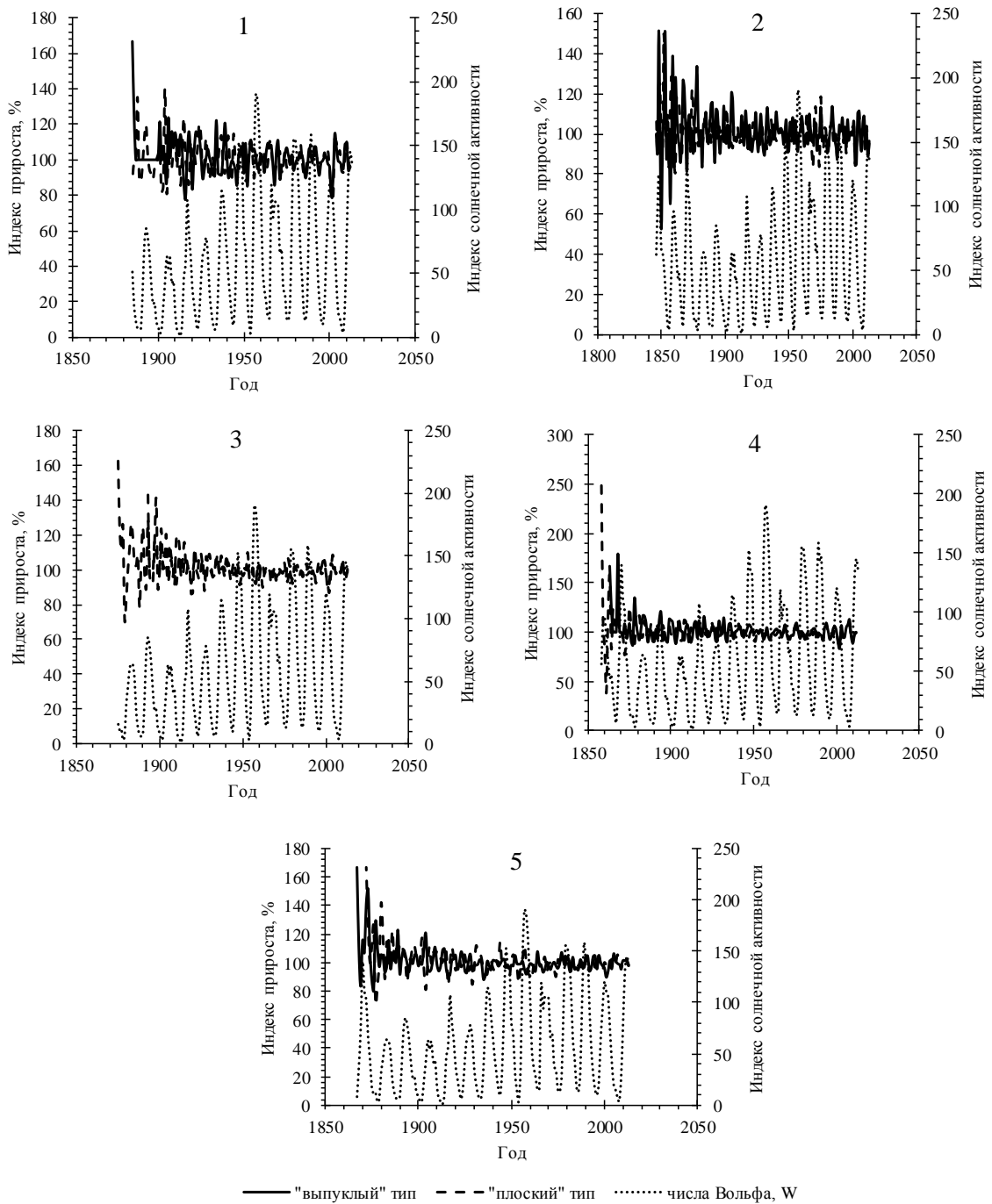


Формы сосны: 1 – тип апофиза; 2 – цвет микростробилов; 3 – половой тип; 4 – габитус кроны

Рисунок 3. Распределение индексов прироста разных форм в усть-двинской ценопопуляции сосны

## Приложение 11

## Цикличность индексов прироста разных форм сосны и чисел Вольфа



Ценопопуляции сосны: 1 – усть-мезенская; 2 – усть-двинская; 3 – пинежская; 4 – важская; 5 – вычегодская

Рисунок 1. Цикличность относительных значений прироста форм сосны по типу апофиза семенных чешуй шишек и чисел Вольфа

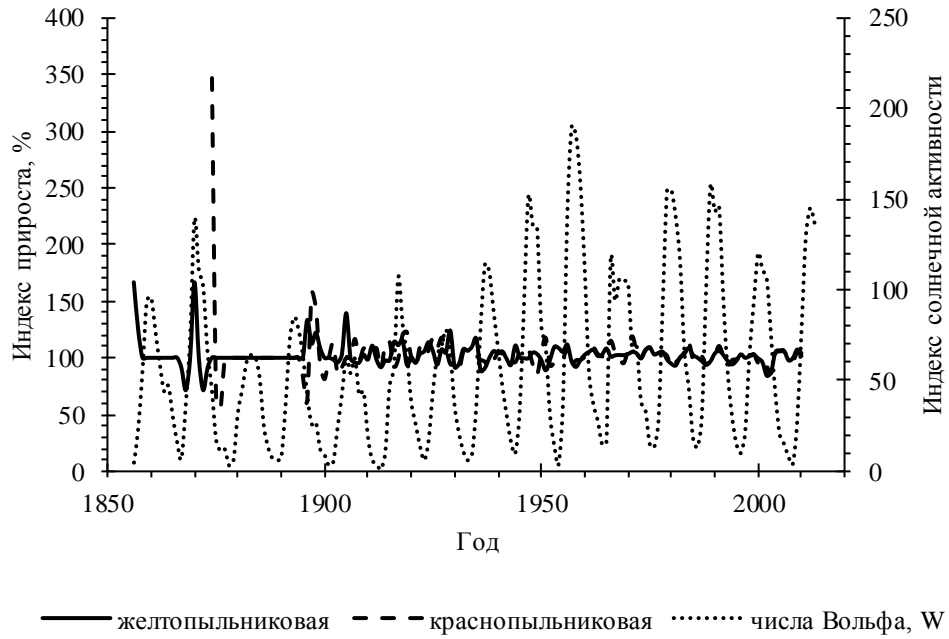


Рисунок 2. Цикличность относительных значений прироста форм с разным цветом микростробиллов в усть-двинской ценопопуляции сосны и чисел Вольфа

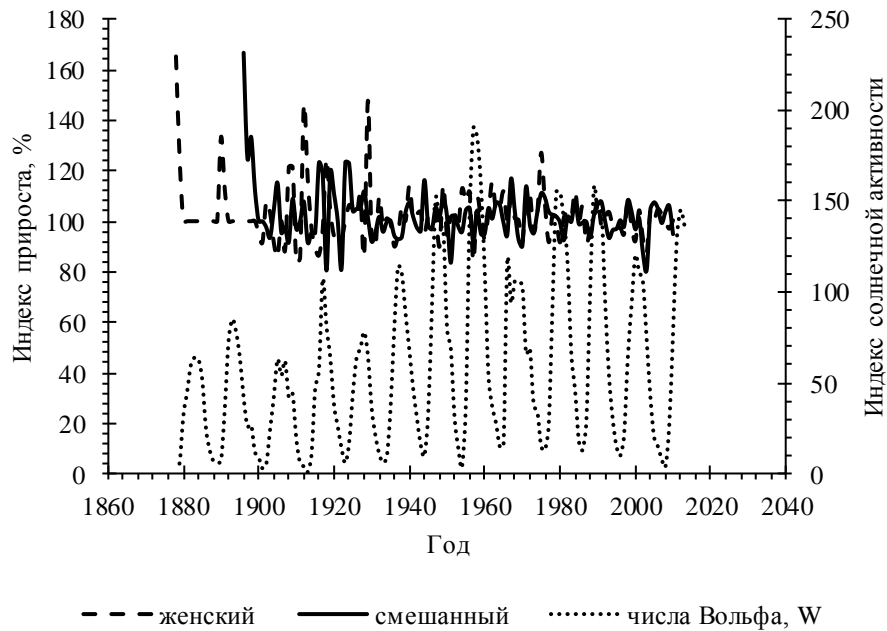
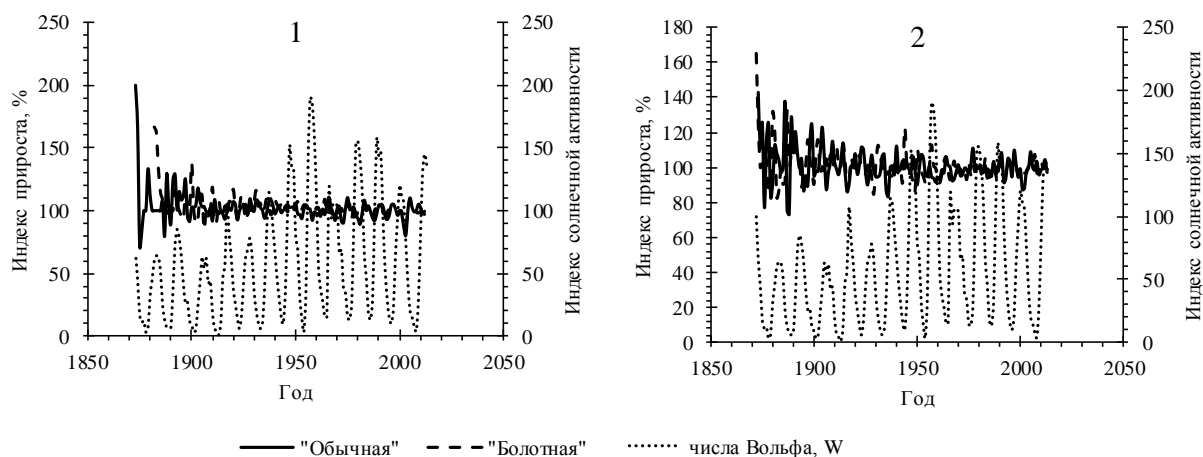


Рисунок 3. Цикличность относительных значений прироста форм с разным половым типом в усть-двинской ценопопуляции сосны и чисел Вольфа



Ценопопуляции сосны: 1 – усть-двинская; 2 – вычегодская

Рисунок 4. Цикличность относительных значений прироста «обычной» и «болотной» форм сосны и чисел Вольфа

Таблица 1. Коэффициенты корреляции радиального прироста (в относительных значениях) разных форм сосны и чисел Вольфа

Ценопопуляция	Коэффициент корреляции	
	форма апофиза	
	«выпуклая»	«плоская»
Усть-мезенская	-0,11	-0,06
Усть-двинская	-0,07	-0,01
Пинежская	-0,20	-0,17
Важская	-0,11	-0,13
Вычегодская	-0,13	-0,09
	цвет микростробилов	
	желтопыльниковая	краснопыльниковая
Усть-двинская	-0,08	-0,02
	половой тип	
	женский	смешанный
Усть-двинская	-0,11	-0,15
	габитус кроны	
	«обычная»	«болотная»
Усть-двинская	-0,06	-0,06
Вычегодская	-0,17	-0,11