

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
«Федеральный исследовательский центр
«Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук»
(ФИЦ КНЦ СО РАН)

Институт леса им. В.Н. Сукачева
Сибирского отделения Российской академии наук –
обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН
(ИЛ СО РАН)

На правах рукописи



Кузьмин Сергей Рудольфович

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В ГЕОГРАФИЧЕСКИХ КУЛЬТУРАХ В СИБИРИ

Специальность 4.1.6. – Лесоведение, лесоводство, лесные культуры,
агролесомелиорация, озеленение, лесная пирология и таксация
(биологические науки)

Диссертация на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Научный консультант:
доктор биологических наук, профессор, академик РАН
Ваганов Евгений Александрович

Красноярск – 2024

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	6
Глава 1. ВНУТРИВИДОВАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)	12
1.1. Внутривидовая изменчивость	13
1.2. Результаты испытаний географических культур	18
1.3. Изменчивость показателей хвои и генеративных органов	29
1.4. Изменчивость структуры годичного кольца	43
1.5. Распространение грибных патогенов в ареале сосны обыкновенной	52
Глава 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	62
2.1. Характеристика района исследований	62
2.2. Характеристика объектов исследований	65
2.3. Сбор и обработка материала	69
2.4. Сравнение структуры древесины у сосны в географических культурах в южной тайге и лесостепи	81
2.5. Подходы к анализу данных, статистические методы	84
Глава 3. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ТАКСАЦИОННО-ЛЕСОВОДСТВЕННЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В ГЕОГРАФИЧЕСКИХ КУЛЬТУРАХ	86
3.1. Сохранность в условиях дерново-подзолистой песчаной почвы	86
3.2. Сохранность в условиях темно-серой лесной суглинистой почвы	100
3.3. Рост в высоту и отбор лучших климатипов сосны в условиях дерново-подзолистой песчаной почвы	114
3.4. Средний диаметр, форма ствола и стволовая продуктивность у климатипов сосны в условиях песчаной почвы	125

3.5. Рост в высоту и отбор лучших климатипов сосны в условиях темно-серой лесной суглинистой почвы	137
3.6. Средний диаметр, форма ствола и стволовая продуктивность климатипов сосны в условиях темно-серой лесной суглинистой почвы	150
3.7. Выводы	165
Глава 4. ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ ДРЕВЕСИНЫ У КЛИМАТИПОВ СОСНЫ В ГЕОГРАФИЧЕСКИХ КУЛЬТУРАХ	169
4.1. Особенности годичных колец в условиях песчаной почвы	170
4.2. Анатомическая структура древесины в условиях темно-серой лесной суглинистой почвы	177
4.3. Влияние погодных условий на анатомические характеристики	195
4.4. Структура древесины в разных пунктах географических культур	205
4.5. Выводы	221
Глава 5. ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ КЛИМАТИПОВ СОСНЫ ПО ПОКАЗАТЕЛЯМ АССИМИЛЯЦИОННОГО АППАРАТА И ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ	223
5.1. Длина хвои в географических культурах	223
5.2. Эндогенная изменчивость плотности устьиц и размеров хвои	229
5.3. Продолжительность жизни хвои и охвоенность побегов	241
5.4. Особенности фенологии у контрастных по месту происхождения климатипов сосны	249
5.5. Состав и относительные концентрации летучих веществ в хвое	251
5.6. Дифференциация климатипов сосны по морфологии шишек и массе семян	263
5.7. Выводы	276

Глава 6. УСТОЙЧИВОСТЬ КЛИМАТИПОВ СОСНЫ К ГРИБНЫМ ПАТОГЕНАМ В ГЕОГРАФИЧЕСКИХ КУЛЬТУРАХ	279
6.1. Обыкновенное шютте в географических посевах	279
6.2. Снежное шютте в географических культурах	282
6.3. Ценангиевый некроз в географических культурах	287
6.4. Заболевание сосны обыкновенной раком раком-серянкой (смоляным раком) в географических культурах	291
6.5. Кластерный анализ климатипов сосны по устойчивости к заболеваниям, вызванным грибными патогенами	296
6.6. Выводы	303
Глава 7. ВЫДЕЛЕНИЕ ЛЕСОСЕМЕННЫХ РАЙОНОВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В СИБИРИ НА ОСНОВЕ ОЦЕНКИ РОСТА ГЕОГРАФИЧЕСКИХ КУЛЬТУР	306
7.1. Кластерный анализ по комплексу показателей	306
7.2. Итоговая оценка роста климатипов сосны в географических культурах	311
7.3. Выводы	325
ВЫВОДЫ	326
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	329
ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ	330
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ	331
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	332
ПРИЛОЖЕНИЕ 1. Характеристики климатических экотипов	392

ПРИЛОЖЕНИЕ 2. Данные к Главе 3 по сохранности географических культур	400
ПРИЛОЖЕНИЕ 3. Данные к Главе 3 по показателям стволовой продуктивности	405
ПРИЛОЖЕНИЕ 4. Данные к Главе 5	422
ПРИЛОЖЕНИЕ 5. Данные к Главе 6	433
ПРИЛОЖЕНИЕ 6. Фотоиллюстрации к Главе 6	441

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность

Проблема восстановления лесов является одной из главных для всего мирового лесоводства. Многочисленные лесные пожары, массовые поражения грибными патогенами и вредителями приводят к значительному сокращению лесопокрытой площади, снижению биоразнообразия. По прогнозу в ближайшие 50 лет в Средней Сибири предполагается уменьшение площади сосновых лесов на 33 % (Соколов и др., 2017). Одной из форм компенсации утерянных лесных площадей является лесовосстановление на основе селекционно-лесокультурных работ, в том числе исследования географических культур. Оценка внутривидовой дифференциации сосны обыкновенной в географических культурах является эффективным методом изучения эколого-географической изменчивости вида и отбора наиболее подходящих для лесного хозяйства происхождений (Правдин, 1964; Райт, 1978; Патлай, 1984; Giertych, 1991; Matyas, 1996). Изучение первых серий географических культур в России показало надежность метода в исследовании внутривидовых категорий, формового разнообразия и установлении генетической ценности селекционного материала. Прямой отбор перспективных климатических экотипов (климатипов) на устойчивость, быстроту роста и стволовую продуктивность является эффективным методом в лесной селекции (Правдин, Вакуров, 1968; Патлай, 1974; Ирошников, 1977а; Нарышкин и др., 1983; Проказин, Куракин, 1983; Черепнин, 1999).

В настоящее время особую актуальность в решении современных задач в лесовосстановлении приобретают географические культуры последней государственной серии, созданные в 1976–1977 гг. (Шутяев, Вересин, 1990; Редько, 1994; Мерзленко, Мельник, 1995; Тараканов и др., 2001; Черnodубов и др., 2005). Корректировка лесосеменных районов и обоснованный выбор географических происхождений являются научной основой рационального использования семенного материала при лесовосстановлении и создании

устойчивых, продуктивных плантаций и лесных культур (Родин, Проказин, 1997; Rehfeldt et al., 2002; Наквасина и др., 2008; Раевский, 2015).

Цель работы: оценка внутривидовой изменчивости и дифференциации климатипов сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в географических культурах как научной основы для отбора перспективных климатипов и уточнения лесосеменного районирования в Средней и частично Восточной Сибири.

Задачи:

1. Изучить динамику сохранности, роста в высоту и показатели стволовой продуктивности у климатипов сосны в разных лесорастительных условиях в географических культурах.

2. Оценить динамику годовых радиальных приростов и структуру древесины у контрастных по месту происхождения климатипов сосны в разных пунктах испытания и оценить степень их дифференциации.

3. Изучить изменчивость климатипов по морфолого-анатомическим и биохимическим показателям хвои, параметрам шишек и массе семян.

4. Оценить дифференциацию климатипов сосны по восприимчивости к грибным болезням.

5. Выявить степень влияния климатических и географических характеристик материнских насаждений на рост, ассимиляционный аппарат и древесину у потомств сосны обыкновенной в пункте испытания.

6. Оценить успешность роста сосны разного происхождения и провести отбор перспективных климатипов по комплексу показателей в разных лесорастительных условиях в географических культурах.

7. Разработать практические рекомендации по перемещению семян сосны обыкновенной и использованию перспективных климатипов в регионе.

Положения, выносимые на защиту:

1. Дифференциация климатипов сосны обыкновенной по комплексу лесоводственно-таксационных показателей обусловлена наследственными особенностями климатипов и разной адаптивной реакцией на экологические факторы в пункте испытания.

2. Морфолого-анатомические, физиологические и биохимические показатели хвои, размеры шишек, масса семян, толщина и площадь клеточной стенки трахеид древесины являются дополнительными диагностическими признаками при оценке дифференциации климатипов сосны.

3. Сходство климатических и почвенных условий места происхождения климатипов и пункта их испытания и особенности морфолого-анатомических, физиологических и биохимических показателей хвои (плотность устьиц, продолжительность жизни хвои, охвоенность, содержание летучих веществ) являются критериями устойчивости климатипов сосны к грибным патогенам в географических культурах.

4. Оценка роста и состояния сосны разного происхождения в географических культурах по комплексу лесоводственно-таксационных показателей позволяет выделить группы климатипов со сходными значениями усредненного показателя (критерия успешности роста), являющегося основой выделения лесосеменных районов и объективного отбора перспективных климатипов.

Научная новизна и теоретическая значимость

Впервые в географических культурах сосны обыкновенной последней государственной серии, достигших 40-летнего возраста, выявлены закономерности изменчивости ростовых показателей, сохранности и устойчивости к экологическим факторам.

Продемонстрировано влияние лесорастительных условий, в частности почвенных, на сохранность, рост в высоту и ствольную продуктивность климатипов сосны обыкновенной в пункте испытания географических культур.

Использован комплекс морфолого-анатомических и биохимических показателей хвои, структуры древесины, параметров шишек и массы семян для оценки дифференциации сосны обыкновенной в географических культурах. Показана дифференциация климатипов сосны по устойчивости к грибным патогенам в условиях географических культур в Сибири. Разработаны критерии отбора перспективных климатипов кандидатами в сорта-популяции в разных лесорастительных условиях в географических культурах на основе комплекса показателей. Уточнены лесосеменные районы на территории Сибири на основе оценки дифференциации и успешности роста климатипов сосны обыкновенной в географических культурах.

Практическая значимость работы

На основе выполненных автором исследований или при его участии разработаны практические рекомендации по уточнению лесосеменного районирования в регионе. Материалы по уточнению «Лесосеменного районирования...» (1982) переданы в координационный совет при ВНИИЛМ в 2011 г. и были включены в разработку действующего лесосеменного районирования (Приказы Рослесхоза 2015–2016 гг.). Материалы с уточнением действующего лесосеменного районирования (2015 г.) переданы в 2021 г. в Министерство природных ресурсов и экологии Российской Федерации. Разработаны рекомендации по использованию перспективных климатипов – кандидатов в сорта-популяции. В порядке практического внедрения рекомендаций созданы испытательные культуры из шести климатипов – кандидатов в сорта-популяции в условиях Красноярской лесостепи на территории э/х «Погорельский бор» Института леса им. В.Н. Сукачева (ИЛ СО РАН). Разработанные рекомендации могут использоваться при лесовосстановлении и создании продуктивных устойчивых плантаций и лесных культур сосны обыкновенной в регионе.

Апробация результатов

Результаты исследований и основные положения, выносимые на защиту, доложены на 30 отечественных и международных совещаниях и конференциях **в России**: Международная конференция молодых ученых «Леса Евразии – Белые ночи» (Санкт-Петербург, 2003), конференции молодых ученых «Исследования компонентов лесных экосистем Сибири» (Красноярск, 2003–2009, 2017), Международная конференция «Влияние изменений климата на бореальные и умеренные леса» (Екатеринбург, 2006), Международные совещания по сохранению лесных генетических ресурсов (Барнаул, 2007, 2015; Новосибирск, 2009; Красноярск, 2011; Пушкино, 2022), Всероссийская конференция «Дендрэкология и лесоведение» (Красноярск, 2007), Всероссийская конференция «Эколого-географические аспекты лесообразовательного процесса» (Красноярск, 2009), Международный семинар, посвященный влиянию изменения климата на лес и сельскохозяйственные экосистемы (Красноярск, 2012), Всероссийская научно-практическая конференция «Интенсификация лесного хозяйства России: проблемы и инновационные пути решения» (Красноярск, 2016), Международные научные конференции «Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений» (Красноярск, 2018, 2019, 2022), VI Международный симпозиум им. Б.Н. Уголева «Строение, свойства и качество древесины – 2018» (Красноярск, 2018), Всероссийская конференция «Лесные экосистемы бореальной зоны: биоразнообразие, биоэкономика, экологические риски» (Красноярск, 2019) и **за рубежом**: международные конференции, совещания (IUFRO – Венгрия, 2007; «Факторы экспериментальной эволюции организмов» – Украина, 2009, 2010; EGU – Австрия, 2013; IUFRO – Чехия, 2014; «Сохранение лесных генетических ресурсов» – Беларусь, 2017).

Публикации

По теме диссертации опубликована 31 научная статья в изданиях, рекомендованных ВАК (или приравненных к ним) для докторских диссертаций. Общее количество опубликованных научных работ: 105.

Личный вклад автора

Экспериментальные данные, использованные в диссертации, получены при личном непосредственном участии автора на всех этапах работы (формулировка задач, постановка экспериментов, инвентаризация географических культур, камеральная и статистическая обработка материалов, анализ результатов, подготовка публикаций). Материалы 1976–1999 гг. для анализа динамики роста, состояния и сохранности климатипов сосны получены из фондов лаборатории лесной генетики и селекции ИЛ СО РАН.

Структура и объем диссертации

Диссертационная работа изложена на 443 страницах и включает 125 рисунков и 39 таблиц. Работа состоит из введения, 7 глав, выводов, заключения, практических рекомендаций, списка сокращений, списка литературы (включающего 571 источник, в том числе 164 источника на иностранных языках) и 6 приложений на 52 страницах.

Благодарности

Автор выражает благодарность научному консультанту – д.б.н., проф., академику РАН Е.А. Ваганову, научному наставнику – д.б.н., проф. Л.И. Милютину за ценные советы и поддержку. Особую признательность автор выражает соавторам и коллективам лабораторий лесной генетики и селекции и структуры древесных колец ИЛ СО РАН за сотрудничество, помощь и поддержку на разных этапах работы.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке проектов РФФИ (08-04-90001; 11-04-00246; 11-04-00033; 11-04-00063; 11-04-92226; 14-04-31366; 15-44-04132; 16-05-00496; 20-05-00540), в том числе совместно с Красноярским краевым фондом поддержки научной и научно-технической деятельности (16-44-243031), Министерства образования и науки РФ (проекты СФУ: 1.7.09; 4.4290.2011), базовых проектов ИЛ СО РАН (0356-2016-0708; 0356-2019-0024).

Глава 1. ВНУТРИВИДОВАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)

Основу успешного существования любого вида составляет его изменчивость, благодаря которой он способен приспосабливаться к резко или постепенно меняющимся условиям окружающей среды. Понятие изменчивости многогранное, что приводит к сложной классификации этого явления, дискуссиям, пересмотру концепций изменчивости (Инге-Вечтомов, 2010), различным трактовкам самого понятия, выделению новых форм изменчивости в современных исследованиях (Тиходеев, 2012, 2013, 2018). Одной из лаконичных трактовок понятия *изменчивость* можно считать *способность живых существ претерпевать изменения*. Изменчивость реализуется в конкретных изменениях (метаморфозах, мутациях, модификациях и т.п.), которые приводят к биологическому разнообразию (Тиходеев, 2018). Важность сохранения биологического разнообразия и существование серьезных проблем, связанных с этим вопросом, подчеркивалась многими учеными в области лесной селекции (Правдин, 1964; Ирошников, 1975; Черепнин, 1980; Мамаев, Махнев, 1996; Царев и др., 2000, 2002; Шутяев, 2007; Милютин и др., 2010). Исследование изменчивости древесных растений является вкладом в сохранение лесных генетических ресурсов и поддержание биологического разнообразия на Земле.

Род сосна (*Pinus* L.) насчитывает более 100 видов и является самым крупным среди хвойных (Molotkov, Patlaj, 1991; Price et al., 1998; Farjon, 2001). Благодаря своей способности к изменению, его представители на протяжении миллионов лет ведут свою историю, имея большие по площади ареалы распространения в настоящее время. Один из наиболее крупных ареалов распространения принадлежит виду сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). Сокращение сосняков в зонах лесостепи и степи связано с деятельностью человека (Бобров, 1978). Интенсивное освоение лесов на протяжении двух последних столетий привело к тому, что некоторые регионы, которые раньше по лесному хозяйству относились к хвойным, в новом веке уже относятся к

лиственным, например Пермский край (Рогозин, 2013). Антропогенный фактор быстро стал влиять на лес сильнее, чем глобальный климат, если рассматривать скорость, с которой происходят современные изменения лесного покрова. В то же время, исправить ситуацию, сохранить и улучшить генетическое разнообразие лесов может только сам человек, проводя научные исследования, как в естественных насаждениях, так и в испытательных и географических культурах, создавая объекты единого генетико-селекционного комплекса (ЕГСК), выделяя особо охраняемые природные территории (ООПТ) и совершенствуя лесное законодательство на основе многолетних исследований.

1.1. Внутривидовая изменчивость

Понятие изменчивости тесно связано с разнообразием, в справочных изданиях встречается следующая трактовка: *«Изменчивость – свойство живых организмов существовать в различных формах и вариантах – одномоментное разнообразие генотипов и фенотипов (всех признаков и свойств) у особей и их групп любой степени родства»* (Реймерс, 1991). Группа особей обычно рассматривается с позиций внутривидового или внутривидового подхода. Подразделение изменчивости на наследственную и ненаследственную представляется искусственным, поскольку вариации в пределах любого типа изменчивости обычно в той или иной степени определяются наследственными факторами, это же касается и разделения на фенотипическую и генотипическую изменчивости, так как причиной изменения фенотипа могут быть изменения генотипа (Левонтин, 1978). Важность исследований изменчивости не на уровне особи, а на уровне групповых образований подчеркивалась многими учеными (Коржинский, 1893; Четвериков, 1926; Яблоков, 1987; и др.).

Исследование форм внутривидовой изменчивости неотделимо от изучения структуры вида. Об этом свидетельствует рассмотрение проблемы изменчивости в крупнейших сводках по теории вида (Розанова, 1946; Синская, 1948, 1963; Завадский, 1961, 1968; Вавилов, 1967; Грант, 1984, 1991; и др.).

Для современных исследований внутривидовой изменчивости древесных растений характерно изучение вида на популяционном уровне. При этом особое внимание уделяется генетической структуре популяции, ее объему и границам (Правдин, 1964, 1975; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Ирошников, 1973, 1977а, 1977б; Майр, 1974; Глотов, 1976; Круклис, Милютин, 1977; Райт, 1978; Яблоков, 1980, 1987; Любавская, 1982; Мамаев, Махнев, 1982, 1988; Милютин, 1982; Айала, 1984; Семериков, 1992; Попов, 1999, 2003; Путенихин, 2000а, 2000б; Санников, Петрова, 2003; Путенихин и др., 2004; Филиппова и др., 2006).

На основе фенотипического анализа лесообразующих видов древесных растений С.А. Мамаев (Мамаев, 1969, 1973, 1974) выделяет несколько иерархических форм внутривидовой изменчивости: эндогенную, индивидуальную, экологическую, географическую, гибридогенную и другие. Географическая (эколого-географическая) изменчивость отражает хорологическую дифференциацию вида на географические расы и популяции, поэтому определяется как межпопуляционная.

При изучении географической изменчивости сосны обыкновенной, обусловленной в основном климатическими факторами, по мнению Е.К. Моргенштерна (Morgenstern, 1996) существует два подхода. Первый подход представляет экотипическую концепцию Туресона, предполагающую, что виды могут быть разделены на дискретные генетически однородные регионы. В качестве примера этого подхода Е.К. Моргенштерн приводит классификацию внутривидовых таксонов Л.Ф. Правдина. Второй подход представляет клинальную концепцию Джулиана Хаксли (Huxley, 1938) о непрерывных характеристиках видов в пределах экологического градиента. В середине XX века отмечалось, что внутренняя генетическая изменчивость сосны обыкновенной может быть рассмотрена согласно клинальной концепции (Langlet, 1959), позднее эти идеи были описаны более широко в литературе разными авторами (Carlisle, 1958; Przybylski et al., 1976; Молотков и др., 1982). Е.К. Моргенштерн (Morgenstern, 1996) выделяет три основных закономерности эколого-географической изменчивости:

1. С севера на юг происходит увеличение веса семян, позже закладывается зимующая почка, уменьшается содержания сухого вещества в хвое молодых сеянцев и сопротивляемость камбия к ранним заморозкам.

2. С запада на восток происходит изменение в окраске осенней хвои с голубовато-зеленого на желтый, смещение смоляных каналов от периферии листа внутрь.

3. С увеличением высоты места произрастания над уровнем моря происходит увеличение сопротивляемости семян к рентгеновским лучам, уменьшение содержания хлорофилла и каротиноидов и изменение в адаптации к фотопериоду.

Вопросы внутривидовой дифференциации имели длительное обсуждение в литературе, но и до настоящего времени остаются дискуссионными. Одни авторы (Langlet, 1963; Ригер, Михаэлис, 1967; Roche, 1968, 1969; Скворцов, 1974; и др.) полагают, что в пределах вида могут выделяться только популяции. Другие допускают использование категорий подвида (расы) для географически отдаленных популяций видов с обширным ареалом и изолированных популяций (Mergen, 1963; Fowler, Heimbürger, 1969; и др.). Многие авторы считают возможным при характеристике внутривидовой изменчивости использовать наряду с подвидом (географическая раса) такие категории как климатические и эдафические экотипы, понимая их как совокупность популяций, адаптированных к определенным условиям среды (Wright et al., 1958; Правдин, 1964). Такая трактовка, по мнению А.И. Ирошникова (1977а), не противоречит популяционной структуре вида и одновременно подчеркивает специфику факторов отбора и генетический состав популяций определенного региона.

Согласно Л.Ф. Правдину и А.Д. Вакурову (Правдин, Вакуров, 1968) границы между климатическими экотипами принимаются условно, а сами климатические экотипы надо рассматривать как результат клинальной (постепенной) изменчивости.

Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) в пределах своего обширного ареала очень неоднородна и разделяется на внутривидовые таксоны: подвиды

(географические расы), климатические экотипы, популяции, формы. Наиболее полную внутривидовую классификацию сосны обыкновенной предложил Л.Ф. Правдин (1964), который на основании собственных исследований, обобщения зарубежных и отечественных работ выделил пять подвидов (географических рас) сосны обыкновенной:

1. *Pinus sylvestris* L. subsp. *sylvestris* L. – обыкновенная лесная, произрастает в европейской части страны и в Западной Европе, южнее 62° с. ш., кроме Крыма и Кавказа. Хвоя зимой желтеет, весной восстанавливает зеленую окраску. В Западной Европе выделено 20 климатических экотипов, в европейской части бывшего СССР – около 16 климатических экотипов, в азиатской части этой территории – не менее 7 (Молотков и др., 1982).

2. *P. s.* subsp. *hamata* (Steven) Fomin – крючковатая, растет в Крыму и на Кавказе. Включает три климатических экотипа – среднегорный, высокогорный и субальпийский. Хвоя зимой не желтеет.

3. *P. s.* subsp. *sibirica* Ledebour – сибирская, произрастает в основном в Азии между 52° и 62° с. ш. Один из отличительных признаков – продолжительный срок жизни хвои, 6-7 (9) лет, выделено 5 климатических экотипов (1. Район Среднего Урала с выходом в Европейскую часть СССР, до западной границы подвида сибирской сосны и на севере до границы с подвидом лапландской (восточной) сосны; 2. Бассейн Оби между широтами 52 – 62° с. ш.; 3. Бассейн Енисея в тех же широтах; 4. Бассейн Лены в тех же широтах; 5. Алтайские горы).

4. *P. s.* subsp. *lapponica* Fries – северная лапландская, произрастает севернее 62° с. ш. Шишки мелкие, хвоя короткая, 3.5 мм длины, толстая и широкая, сильно желтеет зимой. Подвид условно разделен на две географические разновидности – западную и восточную по границе вечной мерзлоты (примерно по 60° в. д.).

5. *P. s.* subsp. *kulundensis* Sukaczew – кулундинская или южная степная. Произрастает в изолированных степных борах азиатской части России и Казахстана, южнее 52° с. ш. Отличительные признаки – крупные шишки и семена, значительная продолжительность жизни хвои, большое число смоляных каналов в хвое.

В Сибири А.И. Ирошниковым (1977а) выделены дополнительно два подвида сосны обыкновенной – в Якутии и в Забайкалье, а также 17 климатипов этого вида. Всего же на территории бывшего СССР выделено 85 лесосеменных района и 139 подрайонов сосны, а также 3 интродукционных района.

Изучение пространственной популяционной структуры сосны обыкновенной на территории ленточных боров Алтайского края (Зацепина и др., 2016) показало, что применение морфофенотипических маркеров генеративных органов по сравнению с аллозимными, в лучшей степени способствует выявлению дифференциации между популяциями. Авторами на территории ленточных боров отмечен пространственный тренд, обусловленный изменением гидротермических условий, а между лесосеменными районами 69б и 82 (северная и южная часть ленточных боров) обнаружены статистически значимые различия в средних индексах популяционного ранга и массы 1000 семян. Отмечается и дифференциация популяций внутри лесосеменных районов, что свидетельствует о целесообразности уточнения популяционных границ.

Генетические исследования внутривидового разнообразия сосны обыкновенной в Карелии с помощью четырех ядерных микросателлитных локусов (Ильинов, Раевский, 2016) показали, что в целом выявленная популяционная структура вида свидетельствует о генетической близости большинства исследованных популяций и высокой степени однородности генофонда *P. sylvestris* в регионе. Авторы делают заключение, что в результате исследований не выявлено оснований для выделения сосны лапландской в самостоятельный подвид.

По данным Т.С. Седельниковой (2008), группа популяций *Pinus sylvestris*, произрастающих на территории Западно-Сибирской равнины на олиготрофных болотах, по сравнению с популяциями евтрофных болот и суходолов характеризуется уменьшением размеров макростробилов, семян, семенных крылаток, микростробилов, и может рассматриваться в качестве болотного экотипа *Pinus sylvestris* subsp. *sibirica* f. *nana*.

Большинство работ по внутривидовой изменчивости видов древесных растений касаются, прежде всего, морфологических признаков и количественных показателей изменчивости в пределах природных популяций, изучение же лесоводственных особенностей внутривидовых таксонов более объективно оценивать в опытных культурах. В связи с этим, многие исследователи отмечали, что создание опытных культур из семян разного географического происхождения и изучение их в условиях одинакового произрастания – достоверный и надежный метод изучения внутривидовых категорий или формового разнообразия древесных пород (Правдин, Вакуров, 1968; Молотков и др., 1982).

1.2. Результаты испытаний географических культур

Основным методом изучения географической изменчивости наследственных свойств лесных пород является создание географических культур, т.е. выращивание и сравнительная оценка семенного потомства деревьев разного географического происхождения. По результатам этих культур можно выбрать климатипы, пригодные для лесоразведения в районе испытания, и разработать придержки по перемещению семян в регионе. Разнообразие потомства климатипов по росту и устойчивости в одинаковых лесорастительных условиях позволяет характеризовать географическую обусловленность лесоводственных признаков и свойств. Проведя анализ зависимости этих признаков и свойств от физико-географических и климатических условий района заготовки семян и от особенностей материнских насаждений, можно выявить основные факторы среды, определяющие географическую изменчивость генетической структуры популяций и в известной мере проследить наследование признаков и свойств климатипов при семенном размножении. Термин «климатип» здесь и далее употребляется для обозначения популяций разного географического происхождения, следовательно, сформировавшихся в различных физико-географических и климатических условиях (почвенно-грунтовые условия, количества тепла и влаги, длина дня и другие) (Изучение имеющихся ..., 1972).

Географические культуры сосны обыкновенной созданы на различных континентах. Были выявлены географические отличия различных происхождений и выделено большое число разновидностей вида, генетически различающихся по различным признакам. Результаты географических испытаний сосны содержатся в работах отечественных и зарубежных исследователей (Ромедер, Шенбах, 1962; Вересин, 1963; Правдин, 1964; Войчаль, 1970; Тимофеев, 1973, 1974, 1975; Патлай, 1974; Пихельгас, 1975, 1982; Ирошников, 1977а; Коновалов, Пугач, 1978; Барнишкис, 1978; Райт, 1978; Черепнин, 1980; Giertych, Oleksyn, 1981; Шольц, 1982; Сидорова, 1982; Нарышкин, 1983; и др.).

Первые посадки сосны из семян разного происхождения проведены в конце XVIII, начале XIX веков во Франции Дюгамелем де Монса и Луи де Вильмореном в 1820 г. Анализ результатов исследований этих культур, приводится М. Гертыхом (Giertych, 1991). Им отмечается, что результаты, полученные Вильмореном о ценности сосны из стран Балтики, не были опровергнуты в настоящее время.

В нашей стране первые географические культуры были заложены в 1883 – 1892 гг. М.К. Турским под Москвой. Позднее (1910 – 1915 гг.) эти опыты были значительно расширены В.Д. Огиевским. В 30–40 годах XX века была создана целая сеть географических культур в лесхозах западных и центральных районов бывшего СССР. Широкие обобщения экспериментов с географическими культурами были сделаны А. Калелой, О. Лангле, В.М. Обновленским, Ф.И. Фоминым, О.Г. Каппером, М.М. Вересиным, А.О. Кенигом (König, 2005). В работе Кёнига приводятся результаты экспериментов, созданных с 1952–1955 гг. в Швеции. В ней отмечается, что в экспериментах, проводимых в северных широтах ($> 67^\circ$ с.ш.), наблюдается большой отпад происхождений, привезенных с юга (до 100 %), в то время как местные и более северные происхождения имели хорошую сохранность.

В послевоенные годы географические культуры были созданы под руководством Л.Ф. Правдина под Москвой; А.С. Яблокова в Краснодарском, Ставропольском краях, Воронежской и Московской областях; П.И. Войчала в

Архангельской области; Б.Д. Жилкина и Е.Д. Манцевича в Белоруссии; Э.И. Пихельгаса, А.А. Звиедре и С. Барнишкиса в Прибалтике; М.М. Вересина, Р.И. Дерюжкина, В.И. Носкова в Воронежской области. В 60-х годах XX века они были созданы в Поволжье, Сибири, на Дальнем Востоке и в Казахстане (Уварова, 1964; Черепнин, 1965, 1970; Ирошников, 1967; Дворецкий, Сидорова, 1967; Сидорова, 1969, 1974; Мосин и др., 1976; Бастаева и др., 2012).

В Сибири один из первых опытов по испытанию климатипов сосны обыкновенной был заложен в 1961 г. в Минусинском лесхозе Красноярского края (Черепнин и др., 2006). Сравнительный анализ селекционных показателей у трех происхождений сосны, проведенный авторами работы, показал, что надежные выводы о перспективности культур можно сделать не раньше 35–40 лет. Данные 44-летних наблюдений показали, что во влажных условиях выращивания отмечается преимущество культур, выращенных из семян влажных типов леса, а в условиях сухого бора лучше растут сосны из засушливого бора.

В многочисленных экспериментах с географическими культурами основное внимание уделяется сохранности, стволовой продуктивности и отбору перспективных климатипов. Например, в географических культурах, созданных в лесостепи Красноярского края, преимущество в росте по сравнению с контролем в 12-летнем возрасте отмечается у сосны из Верхнеобской провинции и отдельных популяций предгорий Саян (Ирошников, 1977а). Особенно низкие показатели роста выявлены у популяций сосны из северо-восточной части ареала (Центрально-Якутская и Лено-Амгинская провинции).

В условиях Северного Казахстана Н.С. Сидоровой (1982) установлено, что по запасу стволовой массы преимущество принадлежит сосне из Казахстана (бывшие Кустанайская и Целиноградская области), примерно такие же показатели запаса у сосны из Оренбургской и Тюменской областей, Красноярского края, Хакасии и Тувы.

В географических культурах под Москвой, созданных под руководством Л.Ф. Правдина в 1948–1950 гг., выявлены низкие показатели роста и сохранности подвидов сосны лапландской, крючковатой и сибирской по сравнению с

подвидом сосна обыкновенная (Нарышкин и др., 1983). По среднему запасу (212 м³/га) сосна северного происхождения (в возрасте 35 лет) уступает сосне из Центрального района на 24 %, а запасы древостоев из Центральной лесостепи, Центрально-Восточного и Саянского физико-географических районов не различаются между собой. Максимальным запасом (102–106 %) характеризуются древостои из Прибалтийско-Полесского, и Камско-Вятского физико-географических районов, причем последние за счет большой густоты. Минимальный запас (46 % от запаса местных сосен) имеет сосна из Бурятии.

Данные исследования географических культур, заложенных в Эстонии в начале 60-х годов и изученных Э.И. Пихельгасом (1982), продемонстрировали полную непригодность для выращивания в местных условиях подвидов сосны обыкновенной – *Pinus sylvestris* subsp. *hamata* и subsp. *sibirica*. Культуры сильно страдают от болезни шютте, вследствие чего большинство из них к настоящему времени уже погибло. В связи с этим автор утверждает, что в областях с более континентальным и сухим климатом у сосны не сформировалась резистентность к грибным заболеваниям (Пихельгас, 1982). Отмечено, что ни одна из инорайонных популяций по своим показателям не превосходит местную сосну.

Анализ результатов исследования географических культурах ТСХА, показал, что в условно разделенных климатипах на северные, южные и местные климатипы, наблюдаются существенные различия в их сохранности лишь до 40-летнего возраста (Михальченко, 1989). Основная элиминация деревьев происходит до 30-летнего возраста, так у южного климатипа она составляет 80.6 %, местного – 69.6 %, северного – 61.4 %. По диаметру и высоте прослеживается некоторое преимущество насаждений южного климатипа, северные значительно отстают от них в росте. Сравнительный анализ продуктивности трех климатипов показал преимущество насаждений местного климатипа.

В географических культурах Архангельской области выявлены высокие показатели по росту и устойчивости у местных среднетаежных и близких к ним популяций (Наквасина, Бедрицкая, 1999, Наквасина и др., 2001). Выживаемость потомства северных популяций, выращиваемых в более благоприятных для них

условиях, выше, чем у местных и более южных происхождений. В 15-летних культурах приживаемость северных сосен составляет в среднем около 82 %. Наиболее высокая выживаемость (до 90 %) имеет самый северный климатип из Мончегорского лесхоза Мурманской области. По росту в высоту сосна северного происхождения в культурах средней подзоны тайги отстает в росте от более южных происхождений.

В лесостепных условиях Воронежской области на песчаной почве наибольшей сохранностью (64–67 %) характеризуется потомство северных и северо-западных групп экотипов (карельского, архангельского, вологодского, ленинградского, псковского, эстонского). Сохранность центральных экотипов (московский, костромской, тверской) и северо-восточного (кировский, пермский, удмуртский, марийский) составила по 51 % (Шутяев, Вересин, 1990). Среди сибирских экотипов наилучшей сохранностью (59 %) характеризуются прибайкальские. Низкая сохранность (22–28 %) отмечена у центрально-черноземной, южно-украинской и западно-сибирской групп экотипов. Сохранность деревьев контрольного варианта составила 43 %. В 27-летнем возрасте северные популяции, несмотря на высокую сохранность, являются наименее продуктивными (178 м³/га). Наиболее продуктивным (302 м³/га) оказалось потомство львовско-дрогобычской популяции. Запас потомства местной популяции из Усманского бора Воронежской области составил 242 м³/га. По мнению А.М. Шутяева и М.М. Вересина (1990), для условий Центрального Черноземья непригодными являются кавказский, казахстанский, уральский, дальневосточный, восточно-сибирский, западно-сибирский и северный экотипы сосны обыкновенной из ареала вида.

Результатом исследований географических культур сосны обыкновенной в Северной Дакоте, США (Cunningham, Van Haverbeke, 1991) явилось определение диапазона географических координат (50°–58° с. ш., 20°–57° в. д.), в пределах которого можно найти наиболее подходящее потомство семян для интродукции в условия Северной Дакоты. Основанием для выделения такого диапазона являются большая высота, большой диаметр, более плотная крона, насыщенный зеленый

цвет хвои у потомства семян, взятых из регионов, находящихся в определенном диапазоне. Авторы выделяют потомства семян из Башкирии (55° с. ш., 57° в. д.), Пермской области (58° с. ш., 57° в. д.), Эстонии (58° с. ш., 26° в. д.), Киевской области (50° с. ш., 30° в. д.), Смоленской области (54° с. ш., 32° в. д.).

В Сибири, в условиях лесостепной зоны Верхнего Приобья (Сузунский лесхоз Новосибирской области), по продуктивности стволовой древесины сузунская (местная) сосна стабильно занимает лидирующее место. Из инорайонных популяций лучше растут и сохраняются сосны из регионов с большой суммой активных температур и сухости воздуха (из остепненных местообитаний), хуже – из таежных и предгорных (Тараканов и др., 2001). Потомство местной популяции характеризуется самой сильной степенью искривленности и вильчатости стволов (наследственно закреплённый признак у сосны в Сузунских борах). Предполагается, что при целевом отборе семенных деревьев закреплённый эффект вильчатости будет в значительной мере подавлен.

Географические испытания сосны в условиях Западного Забайкалья (Черепнин, 1999) показали, что в 7-летнем возрасте наибольшей устойчивостью характеризуются посадки из происхождений Дальнего Востока, лесостепных и северных регионов Средней Сибири, а также севера Европейской части России. Культуры с наибольшей элиминацией (81–100 %) характерны для происхождений сосны из южной части ее ареала. В 24-летнем возрасте исследования этих же географических культур Т.Н. Новиковой (2002) выявили, что высокой продуктивностью (35–49 м³) характеризуются девять климатипов из Сибири и два из европейской части России. Низкая продуктивность (3–18 м³) отмечается у климатипов из европейской части России, в основном ее северных и центральных районов.

Т.Н. Новикова (2010) приводит показатель индекса прироста климатипов в географических культурах, как критерий эффективности реакции на неблагоприятные периоды вегетации в условиях географических культур в Западном Забайкалье (республика Бурятия). По этому показателю наилучшей эффективностью обладает потомство подвидов сосны сибирской и кулундинской

(балгазынского, баргузинского, местного заудинского, вихоревского, богучанского, минусинского и других климатипов).

Таким образом, исследования географических культур в разных частях ареала сосны подтверждают, что рост сеянцев сосны и их фенологическое развитие зависят от географического происхождения семян (Мосин, Сидорова, 1980; О соотношении ..., 1980; Черепнин, 1980; Поджарова, Орленко, 1981; Пихельгас, 1982; Журова, Лесовский, 1984; Щербакова, 1987; и др.). Преимущество в росте культур отмечается у местного происхождения и происхождений сосны, климатические условия которых сходны с условиями выращивания. Многолетние эксперименты показали, что сосны из семян северных климатипов растут медленнее и накапливают меньшие запасы стволовой и общей массы, но более устойчивы к неблагоприятным климатическим факторам по сравнению с южными климатипами. Насаждения из семян южных климатипов сосны растут и изреживаются быстрее, менее устойчивы к неблагоприятным климатическим условиям, имеют худшую форму ствола (кривоствольность) и качество древесины, чем насаждения из местных семян. Сосна из районов с мягким и влажным климатом при перемещении в другие районы оказывается менее устойчивой против повреждения обыкновенным и снежным шютте.

Результаты популяционного анализа посевных качеств семян сосны обыкновенной, представленных потомством с разных экотопов, высеянных на суходоле показывают, что потомство с суходола демонстрирует меньшие показатели сохранности 1–3-летних сеянцев по сравнению с потомствами из болот (олиготрофных, мезотрофных и евтрофных). Поэтому, семена из экстремальных экотопов могут рассматриваться в качестве подстраховывающего (в неурожанные на суходолах годы) посадочного материала, для техногенно-нарушенных территорий и населенных пунктов (Ефремов, Пименов, 2004).

Рекомендации исследователей по перемещению семян. Исследования географических культур древесных растений распространены в мире в связи с поиском наиболее подходящих для использования в лесном хозяйстве

происхождений. В условиях географических культур можно изучать реакцию происхождений на изменение экологических условий, проводить отбор перспективных климатипов и уточнять лесосеменное районирование в регионах. За рубежом известны исследования, проведенные на объектах, созданных в пределах одной страны, например, в Канаде (Morgenstern, 1996), США (Cunningham, Van Haverbeke, 1991), Венгрии (Matyas, Yeatman, 1992), Швеции (Eriksson et al., 1976; Persson, Beuker, 1997), Германии (Taeger et al., 2013). Совместные исследования ученых проведены на территориях разных стран: Финляндии и Эстонии (Manninen et al., 2002), Швеции и России (Andersson et al., 2018), Финляндии и Швеции (Berlin et al., 2016), а также проведены исследования ученых, охватывающие большое количество пунктов испытания и происхождений сосны обыкновенной (Giertych, 1979, 1981; Persson, 1998; Shutyaev, Giertych, 1998, 2000; Rehfeldt et al., 2002). В целом, на территории Северной Европы исследователи рекомендуют ограничивать перемещение семян на север в пределах $2-3^{\circ}$, на юг – до 4° .

В России первые рекомендации по перемещению семян сосны обыкновенной были опубликованы в первой половине XX века. По мнению Ф.И. Фомина (1940), переброска семян с севера на юг возможна до 5° , с юга на север – в пределах $2-3^{\circ}$, с востока на запад – до 20° , с запада на восток – до 10° . Более широкие границы перемещения семян предлагал В.М. Обновленский (1950): с севера на юг – в пределах $6-8^{\circ}$, с юга на север – до 4° . В 1970–1980 гг., рекомендации по перемещению семян сосны были предложены для северных, западных и центральных регионов России, Украины и Республики Беларусь. В центральных районах европейской части ареала сосны были определены физико-географические районы и области для использования с их территориями семян для конкретных регионов (Правдин, Вакуров, 1968). Другие исследователи рекомендовали ограничивать переброску семян в пределах административных районов, особенно на северо-западе и северо-востоке центрального района в зоне смешанных лесов (Проказин, Куракин, 1980). В южно-таежной и хвойно-широколиственной подзонах предложено перемещать семена с севера на юг на 4° ,

с юга на север – на 2–2.5°, с востока на запад – на 10–11° и с запада на восток – на 5–6° (Вересин, 1963). На территории Республики Беларусь перемещение семян сосны допускалось до 3° на юг, и до 5° на север, до 5° на запад и до 20° на восток (Поджарова, 1980). Исследования географических культур сосны обыкновенной на Урале (Шавнин и др., 2002) показали, что перемещение представителей экотипов из западных районов России на Урал имеет преимущество перед соответствующим перемещением из восточных районов. В географических культурах в Западной Сибири, наряду с местным сузунским климатическим экотипом, хороший рост и перспективность показывают климатипы из лесостепной зоны западнее пункта испытания (вплоть до ЦЧО) (Тараканов, 2003). Сравнительный анализ опытов с климатипами сосны из степных и лесостепных боров Сибири в целом показал, что для географических культур сосны прослеживается общая закономерность – лучший рост и устойчивость характерны для климатипов выращиваемых в условиях, близких к районам их происхождения (Милютин и др., 2013).

Таким образом, предлагаемые исследователями границы перебросок семян сосны на разных территориях различаются и варьируют в пределах 3–8° с севера на юг, 2–5° с юга на север, 5–20° с запада на восток и 10–20° с востока на запад. Варьирование расстояний перемещения семян объясняется географическими особенностями природных территорий и трудностью определения границ климатических экотипов, для точного выявления которых необходимы более длительные наблюдения за географическими культурами.

Первое официальное лесосеменное районирование основных лесобразующих видов разработано по заданию Государственного комитета СССР по лесному хозяйству и введено в действие в 1982 г. (Лесосеменное районирование ..., 1982). Лесосеменное районирование являлось важнейшей составной частью государственной программы генетического улучшения лесов страны в 80–90-х гг. XX века, и обязательным для государственных и других предприятий, занимающихся лесной деятельностью. В пределах ареала сосны обыкновенной было выделено 85 лесосеменных районов, на территориях

Красноярского края, Хакасии, Тывы и Иркутской области – 12 лесосеменных районов с подрайонами. В основу районирования положены результаты исследования внутривидовой изменчивости, все виды природного районирования (климатическое, лесорастительное, геоморфологическое), а также результаты исследований географических культур, созданных в 40–70 гг. XX века.

Для уточнения лесосеменного районирования основных древесных видов и решения фундаментальных и прикладных задач в 1976–1977 гг. на территории СССР и ближнего к нему зарубежья по единой программе и методике ВНИИЛМ (Изучение имеющихся..., 1972) была организована государственная сеть географических культур основных хвойных видов. Одним из 34 испытательных пунктов сосны обыкновенной в этой созданной сети, являются географические культуры на территории Богучанского лесничества Красноярского края.

Результаты изучения роста сосны в разных пунктах испытания географических культур позволили исследователям в первые 20–35 лет после посадки сделать предварительные выводы о перемещении семян сосны и отбору перспективных климатипов на территориях европейского Севера, центральной части России, Западной и Средней Сибири, Бурятии (Тараканов и др., 2001; Наквасина, Гвоздухина, 2005; Чернодубов и др., 2005; Новикова, 2017). В частности, исследователями сосны обыкновенной в разных пунктах испытания на европейском Севере России рекомендовано сужение границ перемещения семян по сравнению с лесосеменным районированием 1982 г. и действующим районированием 2016 г. (Наквасина, Гвоздухина 2005; Демина и др., 2012). Результаты изучения роста сосны обыкновенной в географических культурах многих пунктов испытания использованы в работе А.М. Shutyaev и М. Giertych (1998). Усредненные показатели роста в высоту сосны разного происхождения на примере 5–12 пунктов испытания в 14-летнем возрасте позволили авторам показать успешность роста одних и тех же климатипов в разных экспериментах. В старшем возрасте географических культур подобного анализа не проводилось.

В последние годы в научной литературе предлагаются относительно новые методы и принципы семенного районирования сосны обыкновенной на основе

новых результатов изучения географических культур и генетико-географических исследований природных популяций (Видякин и др., 2012; Демина и др., 2012; Егоров, 2016; Санников и др., 2017). Значительно расширяют знания о дифференциации природных популяций сосны обыкновенной и могут использоваться при уточнении лесосеменного районирования методы биохимической генетики. Тем не менее, результаты изучения сосны обыкновенной в географических культурах, созданных одновременно более чем в 30 регионах в ареале вида по единой методике, являются более объективной основой для создания рекомендаций по перемещению семян в регионах.

В настоящее время в России с 2015 г. действует новое лесосеменное районирование сосны обыкновенной, разработанное на основе природных районирований (климатических, лесорастительных, геоморфологических), анализа климатических факторов пунктов происхождения и пунктов испытания климатических экотипов и частичных результатов исследований географических культур сосны последней серии. На территории России новым районированием выделено 22 лесосеменных районов, на территории Красноярского края и Иркутской области, Тывы и Хакасии – 10 районов (Приказ..., 2015). По мнению С.Н. Санникова с соавторами (2017) этот вариант, так же, как и предыдущий, сводится почти к административному подразделению ареалов видов, а какое-либо экогеографическое, а тем более экогенетическое обоснование в нем отсутствует. В нем к одному лесосеменному району, в пределах которого разрешен обмен семенами, отнесены целые области протяженностью с севера на юг до 450 км и горные леса с градиентами высот до 400 м, различающиеся по длине вегетационного периода на 18–20 дней, что может привести к крупным потерям устойчивости и продуктивности насаждений.

В тоже время, по действующему районированию отмечаются случаи выделения двух и больше лесосеменных районов на территории одного района или лесничества, например, Богучанский район Красноярского края, что представляет определенные трудности для лесного предприятия.

В связи с этим, более объективные рекомендации по уточнению лесосеменного районирования могут дать результаты исследования географических культур, созданных в различных регионах. В литературе в последние годы отмечается новая информация по уточнению действующего районирования в некоторых регионах. По мнению Т.Н. Новиковой (2017) в новом лесосеменном районировании на территории Красноярского края необходимо исключить Большемуртинское и Тасеевское (Усольское) предприятия (лесничества), а также Минусинск и Минусинское предприятие из 13 лесосеменного района. В этой схеме Минусинск и Минусинское предприятие следует включить в лесосеменной район № 17, а Большемуртинское и Усольское предприятия – включить в лесосеменной район № 11. На территории Карелии Б.В. Раевский (2015) предложил совершенствовать лесосеменное районирование сосны обыкновенной путем создания системы лесосеменных зон, ориентированных в субширотном направлении. Автор выделил три зоны, определил их границы и отмечает, что происхождение семян для посева и посадки леса в Карелии не должно отличаться более чем на 1.3° по широте от соответствующей координаты лесокультурной площади.

Таким образом, явление географической изменчивости определило важный вектор научных исследований, направленный на изучение наследственных свойств внутривидовой изменчивости сосны обыкновенной в специально созданных географических культурах. Проблема объективного уточнения лесосеменного районирования сосны обыкновенной в регионах может решаться на основе новой информации о результатах исследования географических культур с увеличением их возраста.

1.3. Изменчивость показателей хвои и генеративных органов

Размеры хвои. Результаты многочисленных экспериментов по созданию географических культур показывают, что часто основным предметом исследований являются показатели роста и стволовой продуктивности, в меньшей степени изучаются морфо-анатомические признаки хвои. В то же время,

исследования хвои в природных популяциях в пределах ареала свидетельствуют о ее большой изменчивости по размерам, продолжительности жизни и анатомическим показателям. Выделяются разновидности и популяции сосны, одними из основных отличий которых являются длина хвои и продолжительность ее жизни (Правдин, 1964; Молотков, 1979). Длиннохвойное потомство сосны, как правило, характеризуется большей энергией роста по сравнению с короткохвойными экземплярами (Орленко, 1971; Демиденко и др., 1984).

Из литературного обзора, проведенного Л.Ф. Правдиным (1964), известно, что изменчивость длины хвои отмечалась многими зарубежными учеными. Так, шведский ученый Сильвен обнаружил, что более короткая хвоя сосны была на севере Швеции. Горные формы сосны в Германии (*var. hercynica* Münch) имеют хвою более короткую, чем сосна на низменностях (*var. superrhenana* Schott. и *var. borussica* Schott). Бортвик выявил, что на осевом побеге и сильных ветвях хвоя длиннее, чем на ветвях слабого роста. Исследования Лиесе, показали, что теневая хвоя меньше световой. Позднее ученые А.П. Тольский и П.Ф. Вэарин отмечали варьирование длины хвои в зависимости от длины дня или фотопериода, что стоит в непосредственной связи с географической широтой.

В Шотландии изменчивость размеров хвои была подробно изучена Стевенем и Карлайлом. Их исследования показали, что длина хвои была величиной довольно постоянной в различных частях ареала в Шотландии и варьировала в зависимости от высоты над уровнем моря; на высоте 270 м над уровнем моря длина хвои была 40 мм; на высоте 420 м над уровнем моря – 32 мм. Авторы делают вывод, что условия местообитания, а не генетические факторы являются определяющими среднюю длину хвои в Шотландии, за исключением разновидностей с короткой хвоей.

Для *Pinus hamata* Sosn. в Болгарии П. Чернявский и др. объясняют широкую амплитуду варьирования хвои (от 15 до 80 мм) прежде всего разной высотой над уровнем моря местообитания сосны (от 500 до 2200 м). Средняя длина хвои сосны в Польше на массовом материале определялась Соколовским: она варьировала от 53 до 63 мм, с крайними вариантами – 31 и 110 мм (Правдин, 1964).

Согласно многим исследованиям (Правдин, 1964, Мамаев, 1973; Молотков и др., 1979) известно, что длина хвои сосны изменчива в пределах кроны одного дерева, меняется в связи с погодными условиями вегетационных периодов, зависит от сексуализации побега. Хиров А.А. (1975) указывает на положительную связь длины хвои с количеством смоляных каналов. Наибольшее количество последних находится в хвое женских побегов. Похожие результаты, где у выборки популяций сосны обыкновенной с самой длинной хвоей зафиксировано наибольшее среднее значение числа смоляных каналов, можно отметить в работе А.И. Видякина и А.Г. Лебедева (2014). Зависимости между морфологическими и анатомическими признаками хвои установлены в работе по изучению воздействия выбросов в г. Кемерово на параметры хвои (Легощина и др., 2013). С уменьшением длины хвои отмечается увеличение асимметрии центрального проводящего пучка, снижение толщины кутикулы и гиподермы, редукция количества смоляных каналов.

Несмотря на значительную изменчивость длины хвои даже в пределах кроны одного дерева, особенно в различные годы, этот признак очень характерен для одного и того же географического района, но в более или менее одинаковых условиях местообитания (в близких классах бонитета или одинаковых типах леса) (Правдин, 1964). По данным Л.Ф. Правдина по изменчивости длины хвои в связи с изменением широты для Европейской и Азиатской частей бывшего СССР, можно выделить районы, в которых преобладает сосна с длинной хвоей (более 60 мм), с хвоей среднего размера (45–60 мм) и с короткой хвоей (45–31 мм и менее). На юге ареала преобладают популяции сосны с длинной хвоей; северную границу ее можно провести по 50° с. ш. В эту группу популяций вошли сосняки Кавказа, островные боры Западного Казахстана, ленточные боры Алтайского края до ст. Рубцовка (50° с. ш.), Минусинские боры, сосняки Прибайкалья и Забайкалья. Сосняки с хвоей среднего размера занимают примерно среднюю полосу ареала, между 50° и 62° с. ш. В этих границах встречаются популяции сосны с длинной и короткой хвоей. К группе сосняков со средней длиной хвои отнесен островной бор по р. Онон, в Агинских степях Читинской области. Популяции сосны с

короткой хвоей преобладают севернее 62° с. ш. В эту группу входят сосняки севера Скандинавии, Кольского полуострова и севера Сибири.

Изменчивость длины хвои в зависимости от возраста, расположения на побегах, семеношения, почвы отмечал О.Г. Каппер (1954). По его мнению, с возрастом дерева длина хвои вначале увеличивается, затем начинает уменьшаться. Результаты исследования изменчивости сосны на Урале (Мамаев, 1973) подтверждают связь длины хвои с географической широтой. Так, в предлесотундровых лесах он отмечает наименьшую длину хвои, в северной тайге она увеличивается до 39–45 мм. При переходе в подзону южной тайги наблюдается довольно резкий скачок до 49 мм. В лесостепной и степной зонах средняя длина хвои варьирует от 52 до 63 мм.

В Восточном Забайкалье, по данным Н.И. Дворецкого (1997), длина хвои постепенно уменьшается в направлении с юга на север. Так, в юго-восточной части региона (Ононская популяция) средняя длина хвои составляет 78.5 мм, с колебаниями от 20 до 126 мм. В центральных популяциях региона – варьирует от 44 до 57 мм. Наименьшую среднюю величину (39 мм) имеет хвоя в северо-восточной части региона.

Рассматривая различные факторы, влияющие на хвою, нельзя не отметить работу С.Г. Прокушкина (1982), в которой характеризуется различная реакция сеянцев сосны разного географического происхождения на пониженную температуру в зоне корней. Было показано, что у всех исследованных экотипов сосны при пониженной температуре почвы замедляется рост хвои, корней и снижается общая биомасса. При этом у сеянцев северных экотипов (якутского, богучанского, братского) отмечено меньшее изменение морфологических показателей, в то время как у южных экотипов (минусинского, камского, прибалтийского) наблюдается снижение прироста в высоту и веса хвои на 30 %, длины хвои – на 18 %.

Исследования морфологии и анатомии хвои проводились А.И. Чернодубовым и др. (2005) на юге русской равнины в географических культурах.

Авторы отмечают, что с севера на юг вместе с увеличением длины хвои происходит увеличение ее ширины и толщины.

Анализ литературных данных показывает, что длина хвои сосны обыкновенной в пределах ареала имеет широкую амплитуду изменчивости. На нее влияют многие факторы: тип побега и его размещение в кроне, возраст и условия обитания дерева, тип леса. Обобщая материалы по изменчивости хвои сосны, Л.Ф. Правдин отмечал, что этот признак сохраняется при выращивании ее в других физико-географических районах. Из выделенных им пяти подвидов сосны обыкновенной, наиболее короткой хвоей обладает подвид сосны «северная лапландская».

Плотность устьиц. Анатомические особенности листьев в связи с изменением климата недостаточно изучены. Тем не менее, в работах многих ученых показано, что анатомия листьев является очень гибким материалом, изменяющимся под влиянием таких факторов окружающей среды как: освещенность (Lambers et al., 1998), питательные вещества (Jokela et al., 2001), засуха (Bosabalidis, Kofidis, 2002), озон (Oksanen et al., 2001, 2004). Это касается и влияния атмосферной температуры и концентрации CO₂ на анатомию и морфологию листа (Pachepsky et al., 1995; Pritchard et al., 1998). Освещенность, по мнению ряда авторов (Цельникер, 1978; Ковалев, Антипова, 1983; Горышина, 1989), является одним из наиболее важных экологических факторов, влияющих на структуру ассимиляционного аппарата древесных растений. Разная освещенность является одной из причин наличия различий в хвое в разных частях кроны. Однако в литературе по этому поводу встречаются противоречивые мнения. Так, исследования В.Б. Скупченко и Н.В. Ладановой (1984) на примере ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) показывают возрастание размеров хвои, числа устьиц и размеров клеток мезофилла от основания к верхней части кроны. По данным С.В. Загировой (1999), хвоя сосны из верхней части кроны незначительно отличается от хвои из среднего и нижнего участков по размерам хвои и числу устьиц на единицу площади поверхности. В другой работе С.В. Загировой (2007) у ели сибирской выявлена связь толщины хвои с высотой кроны. Результаты

исследования И.Т. Кищенко (1983) показали, что сроки начала и окончания роста побегов и хвои, расположенной на разных сторонах света одинаковые, но интенсивность их роста на южной стороне заметно выше, чем на других сторонах. Плотность устьиц на выпуклой поверхности двухлетней хвои у сосны в Финляндии в среднем на 10 шт./мм², чем на вогнутой (Luomala et al., 2005).

Листья растений способны реагировать на свет и концентрацию углекислого газа путем изменения плотности устьиц или устьичного индекса в течение развития листа (Brownlee, 2001). В работе с псевдотсугой (*Pseudotsuga* Carr.) показано, что длина хвои находится в большей зависимости от температуры, чем плотность устьиц, но достоверного влияния увеличения концентрации CO₂ на признаки не было установлено (Apple et al., 2000). В исследовании других авторов (Luomala et al., 2005), при сравнении влияния концентрации CO₂ и температуры на плотность устьиц у сосны обыкновенной, отмечается снижение плотности устьиц с повышением температуры. Влияние повышения температуры воздуха было отмечено на увеличение толщины хвои у сосны обыкновенной (Shavnin et al., 2006).

Противоречивая информация встречается в литературе по влиянию осадков на плотность устьиц. Анализ многолетних хронологий изменения количества осадков и плотности устьиц у тсуги западной (*Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg.) (Kouwenberg et al., 2004) не выявил связи между осадками и изменением плотности устьиц. В горах у ели толстолистной (*Picea crassifolia* Kom.) на высоте 3000 м над уровнем моря (Qiang et al., 2003) отмечается увеличение плотности устьиц, размеров и сухой массы хвои. С уменьшением концентрации CO₂ и увеличением δ¹³C на этой высоте температура, свет и осадки начинают оказывать существенное влияние на исследуемые признаки.

Исследованием ассимиляционного аппарата тсуги западной (Kouwenberg et al., 2004) установлено, что число устьичных рядов в хвое не меняется в течение онтогенеза, но плотность устьиц уменьшается нелинейно при увеличении площади хвои до 50 % от ее общего размера. Причиной уменьшения является дополнительный рост и развитие основных эпидермальных клеток без

образования новых устьиц. Следует отметить, что у тсуги ряды устьиц строго сгруппированы в две больших группы, у сосны обыкновенной они разбросаны по всей поверхности хвои и на разном расстоянии друг от друга.

В последние годы в результате генетических исследований сделаны попытки объяснить некоторые моменты формирования устьичного аппарата. Так, например, у трансгенных растений арабидопсиса (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.) показано, что при уменьшении Б-типа активности циклин-зависимой киназы (ЦЗК) (особой группы белков, участвующих в смене фаз клеточного цикла) отмечается уменьшение устьичного индекса из-за раннего блока деления меристемных клеток и ингибирования второстепенных меристем. В этом случае отмечается наличие отклоненных от нормы устьичных клеток, все они блокируются в G2 фазе клеточного цикла (Boudolf et al., 2004). Таким образом, клетки, которые потенциально могли стать устьицами, ими не становятся в ходе развития листа. Этот механизм способен объяснить причину прерывания рядов устьиц у сосны обыкновенной и формирования единичных или групп устьиц, находящихся вне полноценных рядов в хвое. Кроме того, ранее, на примере листьев пшеницы было установлено (Давыдов, 1999), что эффекты, связанные с отсутствием генов из разных хромосом, могут приводить к значительному изменению показателей устьичного комплекса, которое сопровождается изменением расстояния между устьицами в рядах и между рядами устьиц.

Устьица участвуют в регуляции энергии и газового обмена между растением и атмосферой (Woodward, 1987; Uddling et al., 2005). Поэтому измерения устьичной проводимости важны в таких исследованиях как: анализ депонирования углерода, гидрология, микрометеорология, оценка влияния увеличения концентрации углекислого газа (CO₂) и загрязнения воздуха (Collins, Avissar, 1994; Williams et al., 1997; Fuhrer, 2000; Lin et al., 2001; Luomala et al., 2005). Связь (обратная) между частотой устьиц и концентрацией атмосферного CO₂, впервые обнаруженная Вудвардом (Woodward, 1987), показана для большого количества видов С-3-растений (Royer, 2001).

Плотность устьиц, несомненно, связана с развитием и ростом листа (Kouwenberg et al., 2004). Устьица играют важную роль в водном балансе, регулируя потери воды, однако, как эта регуляция осуществляется, не совсем ясно (Buckley, 2005). Согласно данным многих исследований, устьица реагируют на различные эксперименты с деревом, которые связаны с влагопроводностью. Устьица реагируют на вызванную кавитацию ксилемы (Sperry, Rockman, 1993), подрезку корней (Teskey et al., 1983; Meinzer, Grantz, 1990), надрезание ксилемы ствола (Sperry et al., 1993), замерзание и оттаивание ствола (Hammel, 1967), дефолиацию (Pataki et al., 1998; Hubbard et al., 1999). Плотность устьиц измерялась у ископаемых растений для оценки изменения концентрации атмосферного CO₂ в прошлом (Retallack, 2001; Royer, 2001).

Исследований взаимного влияния CO₂ и температуры на число устьиц (Beerling, Chaloner, 1993; Ferris et al., 1996; Beerling, 1997; Reddy et al., 1998; Apple et al., 2000) и, в частности, на анатомию листа (Ferris et al., 1996) ограниченное количество. Исследования реакции плотности устьиц и устьичного индекса на экспериментальные или сезонные изменения температуры не показали увеличения или уменьшения их частоты (Beerling, Chaloner, 1993; Ferris et al., 1996; Beerling, 1997; Reddy et al., 1998; Apple et al., 2000), однако в работе Луомала и др. (Luomala et al., 2005) показано уменьшение плотности устьиц в связи с ростом температуры. С.А. Шавнин с соавторами (Shavnin et al., 2006) также говорят о том, что с увеличением температуры может происходить увеличение числа устьиц на единицу площади хвои.

Таким образом, приведенная сводка работ показывает, что частота устьиц на любой поверхности листа находится под тесным генетическим контролем, но может быть модифицирована параметрами окружающей среды, например, доступностью CO₂ (Croxdale, 2000; Glover, 2000; Stomatal conductance ..., 2001).

Продолжительность жизни хвои некоторые авторы рассматривают как важный видовой диагностический признак (Ромедер, Шенбах, 1962; Правдин, 1964; Черепнин, 1980; Молотков и др., 1982). Краткий обзор Л.Ф. Правдина в книге «Сосна обыкновенная...» (1964) указывает, что изменчивость

продолжительности жизни хвой сосны сопряжена не только с положением побега в кроне и возрастом дерева, но и с определенными географическими областями. На севере ареала, востоке и юге Азии хвоя держится на дереве свыше пяти лет, на западе и в центральной части его – два-три года. Соснам Европейской равнины свойственна наименьшая продолжительность жизни хвой, редко превышающая четыре года, в то время как сосны севера и Сибири имеют наибольшую продолжительность жизни хвой, часто достигающую восьми и девяти лет. Эта закономерность резко проявляется при движении с запада на восток и совершенно не наблюдается в меридиональном направлении, с юга на север.

Отмеченную закономерность Л.Ф. Правдина подтверждают данные ряда исследователей. Так, в природных условиях Кокчетавских боров Западного Казахстана, согласно данным М.М. Ильина, П.Н. Овчинникова и И.А. Крупенникова, хвоя сосны обыкновенной в условиях резко континентального сухого климата не опадает 5–6 лет. Для сосны Архангельской обл. С.В. Алексеев и А.А. Молчанов указывают на средний возраст хвой в 6 лет, в горных лесах Забайкалья, по данным И.Н. Лигачева, хвоя сосны живет 7–9 лет (Правдин, 1964).

Результаты некоторых других исследований продолжительности жизни хвой уточняют в определенной степени внутривидовую дифференциацию, предложенную Л.Ф. Правдиным. Так, по данным С.А. Мамаева (1973), хвоя на севере Урала живет 7–8 лет, на юге (в лесостепи и степи) – 5–6 лет, но заметных различий между сосной Предуралья и Зауралья им не обнаружено. В ленточных борах Казахстана у сосны кулундинской, по данным Е.С. Петренко (1961), продолжительность жизни хвой равна 4–8 годам, а в центральной Якутии им зарегистрированы случаи 12-летней продолжительности жизни хвой. На примере сосновых молодняков в европейской части ареала Н.П. Поликарповым (1962) выявлено, что по мере перехода деревьев от I–II к IV–V классам развития отмечается уменьшение продолжительности жизни хвой с 3–4 до 2–3 лет. На Кольском полуострове отмечается срок функционирования хвой 5–6 лет, иногда она сохраняется в жизнеспособном состоянии на побегах 7–8 – и даже 9–10-лет (Цветков, 2002).

Согласно В.Л. Черепнину (1980), по мере нарастания континентальности климата в сочетании с сокращением теплового режима и вегетационного периода продолжительность жизни хвои увеличивается. Чем суровее условия произрастания сосны, тем продолжительнее жизнь хвои, при перемещении семян сосны из суровых местообитаний в более мягкие продолжительность жизни хвои сокращается на 1–1.5 года. В географических культурах Забайкалья (Новикова, 2002) у потомств сосны из центральных районов европейской части России наблюдается повышение продолжительности жизни хвои в среднем на 2–4 года, в результате она составляет от 4.5 до 5.8 лет. Отмечается, что это связано с реакцией на ухудшение условий произрастания. У сосны из северной части ареала происходит снижение этого показателя до 4.3–5.0 лет и связано это с улучшением теплового режима (Новикова, 2002).

Краткий обзор литературных данных указывает, что изменчивость продолжительности жизни хвои сосны сопряжена не только с положением побега в кроне, возрастом дерева, его развитием, но и с определенными географическими областями, а также с реакцией инорайонных происхождений на климатические условия в пунктах испытания.

Содержание летучих веществ. В исследованиях, посвященных летучим соединениям, выделяемым хвойными растениями, большое внимание уделяется оценке совместного влияния экологической и генетической составляющей на состав и концентрацию компонентов (Полтавченко, Рудаков, 1973; Чудный, 1979; Пентегова и др., 1987; Manninen et al., 2002; Tammela et al., 2003; Li et al., 2008). Исследования летучих веществ хвои проводятся как в эфирном масле (жидкие образцы), так и без выделения эфирного масла (твердые образцы).

Высокая географическая изменчивость содержания компонентов показана при исследовании количественного состава терпентинных масел сосны обыкновенной в географических культурах на территории Московской области (Чудный, Проказин, 1973). Исследования летучих веществ в хвое сосны обыкновенной в разных природных лесорастительных условиях в Сибири позволили установить высокую индивидуальную изменчивость соотношения

монотерпеновых углеводов (Степень, 2000) и достоверные межпопуляционные различия по качественному и количественному составу терпеноидов (Тихонова и др., 2012, 2014). По литературным данным, летучие вещества, выделяемые хвоей деревьев, связаны с их устойчивостью к грибным патогенам. У деревьев, пораженных грибными патогенами, отмечается увеличение содержания в хвое Δ^3 -карена и мирцена (Чернодубов, Дерюжкин, 1990; Nerg et al., 1994). На связь между содержанием летучих веществ в составе терпентинных масел и усыханием деревьев в результате воздействия корневой губки указывают исследования В.В. Тараканова с соавт. (2012). Ранее по исследованиям естественных насаждений и плюсовых деревьев сосны обыкновенной в Финляндии (Muona et al., 1986) сделан вывод, что состав монотерпенов в хвое и древесине находится под строгим генетическим контролем. Проводились сравнительные исследования монотерпенов в хвое и древесине у семи происхождений из Финляндии и двух – из Эстонии, произрастающих на одном участке (Manninen et al., 2002). Они уже приблизились к тестированию происхождений, но не имели широкого географического охвата. Оценка эмиссии летучих веществ, проводимая по широтному градиенту (van Meeningen et al., 2016), показала, что для понимания влияния генетической изменчивости и экологических факторов на модель эмиссии исследований в настоящее время недостаточно.

В связи с этим, изучение особенностей компонентного состава летучих веществ у климатических экотипов сосны обыкновенной в географических культурах в Средней Сибири представляет особый интерес, так как позволяет оценить их генетическую реакцию на воздействие экологических факторов, в том числе биотического характера, что является актуальным при отборе перспективных климатипов для лесовыращивания. Эпифитотии, вызываемые грибными патогенами, являются экологическим стрессом, влияющим на рост и сохранность деревьев.

Охвоенность побегов. Изучение охвоенности, как и размеров хвои, используют для изучения особенностей роста дерева. Примером может служить

отбор на засухоустойчивость и быстроту роста по этим признакам. Густота охвоения побегов – лабильный признак развития ассимиляционной поверхности, поэтому его можно использовать для изучения многих свойств. М.М. Котов (1982) при исследовании ксерогидрофильности сосны выявил, что охвоенность закономерно снижается с увеличением возраста побегов независимо от других факторов. Однако закономерных различий как по абсолютному количеству хвои на единицу длины побега, так и по соотношению показателей охвоенности побегов, образовавшихся в засушливые и нормальные годы, им не наблюдалось. Следовательно, охвоенность побегов не может служить признаком для диагностики ксерогидрофильности сосны. Этот вывод подтверждается отсутствием связи между охвоенностью побегов и величиной и массой хвои.

Интенсивность охвоения тесно связана с размерами хвои. Эта зависимость носит обратный характер: на побегах с большей численностью длина ее наименьшая (Цветков, 2002).

Данных об охвоенности побегов разного пола в литературе почти нет. В этом плане уникальны исследования С.А Мамаева (1973), результаты которых показывают, что женские и ростовые побеги сосны и кедра мало различаются по степени охвоенности, а также и по продолжительности жизни хвои. Хвоя сосны держится на побегах в условиях северной тайги около 5-6 лет, на что указывает резкое снижение числа игл на один погонный сантиметр длины побега. На пятом году жизни любого типа побегов охвоенность еще достаточно высока – 4.3–7.5 на погонный сантиметр. На шестом году она резко снижается, особенно у женских побегов, а на седьмом году хвои почти не остается совсем. Количество хвои на мужских побегах всегда ниже, чем на женских или ростовых, на 30–40 %. Охвоенность женских и ростовых побегов различается менее заметно, что показывает однотипный характер коррелятивных отношений процесса роста и органогенеза у женских и ростовых побегов.

Если говорить о других хвойных, то имеются данные П.П. Попова (1999) по ели. В природных популяциях ели наблюдается значительная изменчивость показателей длины хвои и числа хвоинок на единице длины побега. Коэффициент

внутрипопуляционной вариации находится в пределах 13–20 %. Межпопуляционная вариация этих показателей в семенном потомстве (2-летние сеянцы в теплице) ели от Прибалтики и Закарпатья до р. Лены определяется коэффициентом, равным примерно 10 %. В направлении с запада на восток и с юга на север длина хвои уменьшается, а число хвоинок на 1 см главного побега увеличивается в 2 раза; коэффициент корреляции с географическим положением исходных популяций равен 0.7–0.9. По относительной величине показателей длины хвои и охвоенности побегов выделяется ряд групп популяций с соответствующими районами их расположения.

По данным С.А. Мамаева (1973) деревья сосны из северной тайги Предуралья имеют повышенную охвоенность по сравнению с лесостепью Предуралья, однако С.А. Мамаев говорит о том, что охвоенность сильно варьирует в пределах каждого района, и географический градиент этого признака относительно невелик. С.А. Мамаев объясняет высокую охвоенность на северной границе сильным торможением линейного прироста побегов при менее значительном ослаблении процессов новообразования хвои.

Очевидно, большая охвоенность является гарантом безопасности и защитой дерева от стрессовых условий. В северной тайге по сравнению с южной – такими стрессовыми условиями являются низкие температуры воздуха, а также различные заболевания деревьев, которым благоприятствует климат северных широт. В условиях высоких температур и сухого климата велика вероятность пожара. Известно, что при весенних пожарах поврежденная хвоя у сосны отрастает в тот же год (Гирс, 1977), поэтому большее количество хвои является адаптационным признаком к стрессовым условиям теплого климата. Поэтому данные С.А. Мамаева (1973) о схожей большой охвоенности у сосны из степи и северной тайги Зауралья можно объяснить приспособлением к возможным стрессовым факторам.

Изменчивость генеративных органов. Многие морфологические признаки генеративных органов сосны обыкновенной положены в основу выделения внутривидовых таксонов и форм, используются при изучении

изменчивости и генотипического состава популяций (Carlisle, 1958; Правдин, 1964; Staszkiwicz, 1968). Особое внимание исследователи уделяют размерам, массе, строению шишек и семян. В природных популяциях изучение этих признаков проведено многими исследователями в разных частях ареала: на Урале (Мамаев, 1973; Путенихин, 2000а, 200б), в Казахстане (Петров, 1961; Шульга, 1973), в ленточных борах Обь-Иртышского междуречья (Грибанов, 1960; Правдин, 1964; Седельникова, 1965), в Южно-Обском бассейне (Мишуков, 1974), в Минусинской лесостепи (Черепнин, 1980; Тихонова, Шемберг, 2004), в Забайкалье (Лигачев, 1962), в Приангарье (Кузьмина, 1978), в Приобских борах Алтая (Тараканов и др., 2001), на востоке европейской части России (Видякин, 1991а, б, 2003), в островных борах Восточно-Европейской равнины (Чернодубов, 2009), в южно-таежной подзоне Западной Сибири (Седельникова и др., 2007; Седельникова, 2008; Пименов, 2015). Исследования в различных географических районах показали значительные отличия в размерах шишек и влияние различных факторов на их параметры. Авторами выявлена связь с географической широтой: в направлении от севера к югу отмечено увеличение размеров шишек. Противоречивые сведения отмечаются по поводу влияния возраста деревьев на размеры шишек. Исследованные естественные сосновые насаждения различаются по возрасту и условиям произрастания, поэтому провести сравнительный анализ часто является не объективным. Изучение морфологии генеративных органов в географических культурах дает возможность более объективно оценить внутривидовую дифференциацию в однородных экологических условиях и выявить связи морфологии шишек и семян с показателями роста.

Исследования морфологических признаков генеративных органов у сосны обыкновенной на Европейском Севере (Сурсо, 2013) показали, что количественные соотношения в границах популяций носят случайный характер и во многом обусловлены историей популяций, а географическая изменчивость генеративных органов в большинстве случаев носит стохастический характер. В ряде случаев географическая изменчивость морфологических признаков генеративных органов подчинена закономерностям клинальной изменчивости.

Кроме того, автор отмечает, что связь размеров шишек с массой 1000 шт. выполненных семян в популяциях чаще высокая, но нестабильная. Результаты исследований Е.А. Пинаевской (2018) различных форм сосны обыкновенной в условиях северной тайги по генеративным признакам показали наличие связей не только внутри комплекса признаков, связанных непосредственно с генеративными органами. Например, показатели длины и массы шишек больше на 7–45 % у сосны с «выпуклым» типом апофиза по сравнению с «плоской» формой. Е.А. Пинаевской (2018) выявлены различия между представителями ценопопуляций с разными типами апофиза по таким параметрам как высота и диаметр ствола, протяженность и диаметр кроны, величина радиального прироста и особенности реакции на погодные условия. Автором отмечаются следующие закономерности: сосна с «выпуклым» типом апофиза существенно превосходит форму с «плоским» по высоте, и диаметру ствола (на 11–41 %), протяженности и диаметру кроны (на 19–64 %), по величине радиального прироста (в 1.3–2 раза).

Таким образом, исследования хвои и генеративных органов остаются одними из основных характеристик, используемых учеными при изучении внутривидовой изменчивости сосны как в природных условиях, так и в искусственно созданных объектах.

1.4. Изменчивость структуры годичного кольца

Исследованиям анатомии древесины в современной научной литературе уделяется большое внимание. Существенное развитие они получили с появлением новой техники, которая позволила улучшить методику изучения анатомических структур древесины, развитие методов дендрохронологии способствовало и появлению специальных пособий (Методы ..., 2000). В отделе дендрэкологии Института леса СО РАН для хвойных видов разработан метод построения клеточных хронологий (Vaganov, 1990; Ваганов, Шашкин, 2000), который на современном уровне реализуется с помощью системы анализа изображений (Image-System). Эта система применяется и зарубежными коллегами, в частности в исследованиях хвойных в Южной Аризоне (Park, 1990), в Швеции (Lundgren,

2004). Новые методы потребовали и появления специальных компьютерных программ, позволяющих улучшить процесс получения информации (Силкин, 2005). Специальное программное обеспечение позволяет увеличить скорость исследований и объемы исследуемого материала.

Изучение анатомии древесины и накопление научных знаний об этом объекте можно проследить еще с позапрошлого века. Многолетние исследования анатомии древесины создали предпосылки для появления работ, включающих в себя обзоры комплекса диагностических признаков строения вторичной древесины хвойных, с оценкой их филогенетического значения (Чавчавадзе, 1979; Бенькова, Швейнгрубер, 2004). Особое внимание в работе Е.С. Чавчавадзе (1979) уделяется элементам паренхимной ткани, из признаков трахеид описываются длина клеток (тангентальное направление), типы поровости, особые образования (крассулы, трабекулы). Работ по оценке признаков древесины с позиций внутривидовой систематики не проводилось.

Для вида *Pinus sylvestris* характерны следующие ксилотомические характеристики: 1) паренхима отсутствует (кроме травмированных участков); 2) имеются смоляные ходы; 3) имеются сложные лучи с паренхимными клетками и лучевыми трахеидами; 4) характерны оконцевые поры (тип пор на полях перекреста); 5) характерны пористые тангенциальные и поперечные стенки лучевых клеток, а также зубчатые лучевые трахеиды; 6) отсутствуют спиральные утолщения (Бенькова, Швейнгрубер, 2004).

Структуру годичных колец хвойных многие исследователи рассматривают как отражение особенностей сезонного роста деревьев, а также в качестве интегратора многих процессов продукции новых клеток и их будущей дифференцировки (Ladefoged, 1952; Лебедеенко, 1969; Denne, 1971; Ваганов, Терсков, 1977; Мелехов, 1979; Чавчавадзе, 1979; Савва, 2001). Она может служить комплексным показателем реализации сложной генетической программы органогенеза древесины (Крамер, Козловский, 1983; Larson, 1994; Ваганов, Шашкин, 2000).

В соответствии с основным строением годовых колец у хвойных определяются количественные параметры следующих анатомических показателей: 1 – ширина годового кольца; 2 – число клеток в радиальном ряду в пределах годового кольца; 3 – радиальный размер клеток – радиальный диаметр; 4 – толщина клеточной стенки; 5 – плотность древесины, оцениваемая вследствие особенностей строения прозенхимных клеток как отношение площади клеточной стенки к площади, занимаемой клеткой на поперечном сечении (Ваганов, Шашкин, 2000).

Различные параметры годового кольца, такие, как ширина, плотность, изотопы и аномальные структуры использовались многими учеными для получения взаимосвязей между климатом и ростом дерева (Fritts, 1976; Hughes et al., 1982; Schweingruber, 1988; Cook, Kairiukstis, 1990). Каждый параметр имеет какое-нибудь специфическое отношение к климату или преобладающим метеорологическим условиям. Ширина годового кольца часто применяется ко всем сезонам в году, в то время как переменные плотности используются для получения сезонных или месячных отношений (Parker, Henschel, 1971; Schweingruber et al., 1978; Conkey, 1982; Cleaveland, 1983; Hughes et al., 1984; Briffa et al., 1988; Robertson, Jozsa, 1988; Park, 1990). О важности изучения различных параметров трахеид как источника дополнительной информации для понимания влияния климата на формирование древесины отмечается в работах различных авторов (Antonova, Stasova, 1993; Gindl et al., 2000; Deslauriers et al., 2003; Schmitt et al., 2003).

Рост древесного растения представляет собой возрастание массы и объема целого растения или его частей, происходящее за счет новообразования клеток и увеличения их размеров (Реймерс, 1991). Формирование древесины хвойных и образование годовых колец происходят благодаря активности латеральной меристемы – камбия. Функционируя на протяжении всей жизни растительного организма, камбий сохраняет свойства и анатомическое строение, характерные для эмбриональных тканей. Способность камбия функционировать на протяжении многих лет тесно связана с его способностью переносить ухудшение

внешних условий, переходя в состояние покоя, и возобновлять свою активность при наступлении благоприятных условий (Свидерская, 1999).

Камбий представляет собой непрерывную ткань, охватывающую по окружности ветви и ствол и располагающуюся между ксилемной и флоэмной тканями дерева. Делящиеся периклинально (аддитивные деления) клетки камбия поставляют будущие клетки ксилемы и флоэмы, которые после своего развития становятся зрелыми элементами этих тканей. По мере увеличения окружности ствола целостность камбия как ткани сохраняется благодаря мультипликативным делениям. В этом случае веретеновидные камбиальные инициали делятся антиклинально (радиально) за счет псевдопоперечных делений (у голосеменных). Затем вновь образованные инициали в результате нескольких периклинальных делений удлиняются до размера исходных и начинают давать новые ряды ксилемных и флоэмных клеток. Подсчитано, что 1–2 % делений камбиальных инициалий в радиальном ряду являются псевдопоперечными (Wilson, 1964; Крамер, Козловский, 1983; Антонова, 1999).

После выхода из камбиальной зоны ксилемные клетки приобретают свои внешние (рост поверхности первичных стенок) и внутренние (утолщение вторичной стенки) размеры. Это обеспечивает накопление биомассы древесного вещества, сопровождается лигнификацией и заканчивается разрушением протопласта и выходом клетки в зону зрелой ксилемы. Рост первичных стенок, размер которых формируется в период роста растяжением, идет в основном в радиальном направлении и в длину. Однако увеличение длины трахеид по сравнению с первоначальной при росте поверхности незначительно – всего 20%. Поэтому о степени роста судят по радиальному размеру или радиальному диаметру (Яценко-Хмелевский, 1961).

Продуктивность процесса образования древесины зависит от числа слоев клеток, отложенных камбием, их размера и количества веществ, накопленных в стенках клеток при их росте и развитии. Количество древесины и ее физико-механические свойства обуславливаются соотношением ранних и поздних трахеид в структуре годичных слоев и морфологическими параметрами этих

клеток. Изучение сезонной динамики трахеид сосны обыкновенной проводилось отечественными и зарубежными учеными (Denne, 1971, 1974; Антонова и др., 1983; Антонова, Шебеко, 1986а, 1986б; Стасова, 1991; Ваганов, Шашкин, 2000).

Сезонная динамика формирования трахеид включает в себя деление клеток, фазы растяжения и созревания. В фазе растяжения формируется первичная клеточная стенка, а в фазе созревания идет формирование вторичной стенки. Г.Ф. Антоновой и В.В. Шебеко (1985) установлено, что скорости развития стенок в этих фазах непостоянны. Растяжение и накопление вещества уменьшаются по мере прохождения клетками фаз роста, а наибольшая интенсивность характерна для первых стадий развития. Растяжение и утолщение клеточной стенки могут занимать по 3-4 недели (Ваганов и др., 1985). По данным Г.Ф. Антоновой (1999) в условиях лесостепной зоны Сибири камбий у сосны обыкновенной начинает функционировать во второй декаде мая, а окончательно созревание древесины заканчивается в середине сентября.

В Финляндии у сосны на северной границе леса формирование древесины в большой степени начинается благодаря действию температуры. Популяции сосны не могут существовать в течение длительного периода времени, если преобладающие температуры не позволяют функционированию камбия в течение 6 недель (Schmitt et al., 2004). Согласно У. Шмитту (Schmitt et al., 2004), образование древесины у сосны из южных районов Финляндии начинается во второй неделе июня, а у северных только в последней неделе июня, тогда как заканчивается в первой половине августа. Интенсивность формирования древесины наибольшая у сосны в июле. Исследования Хастич (Hustich, 1956) показали, что формирование древесины у сосны на севере Финляндии начинается где-то в середине июля. Исследования по высотному трансекту на юго-востоке Норвегии выявили, что с увеличением высоты над уровнем моря происходит небольшая задержка в начале формирования древесины, а окончание формирования совпадает с окончанием сезона вегетации независимо от высоты над уровнем моря (Zumer, 1969a, 1969b).

Дата завершения дифференциации последних трахеид поздней древесины частично связана с продолжительностью активности камбия. Камбий более продуктивных деревьев остается активным дольше и поэтому продуцирует больше клеток. С другой стороны, камбий менее продуктивных деревьев останавливается раньше, что приводит к более узким годичным кольцам (Gričar et al., 2005). Дифференциация поздних трахеид у пихты белой в Словении заканчивается до середины ноября (Gričar et al., 2005). У сосны ладанной и сосны Элиота в Северной Каролине (США) дифференциация поздних трахеид наблюдается и в течение зимнего покоя. Увеличение толщины стенки, измеренной с ноября по март, позволила исследователям (Nix, Villiers, 1985) сделать вывод об отложении клеточного материала стенки вплоть до весны следующего года. Процесс лигнификации является чувствительным к условиям окружающей среды, особенно к температуре, которая играет важную роль в замедлении этого процесса (Donaldson, 2001). Гиндл и др. (Gindl et al., 2001) обнаружили, что утолщение клеточной стенки и лигнификация продолжают у ели обыкновенной в течение осени. Так, утолщение клеточной стенки заканчивается к 20 октября, а процесс лигнификации – к 28 декабря. Эти наблюдения свидетельствуют о задержке процесса лигнификации по сравнению с отложением полисахаридов вторичной стенки.

Известно, что физико-механические свойства древесины зависят от условий произрастания и от климатических факторов (Калниньш, 1949; Исаева, 1975; Полубояринов, 1976, 1987; Мелехов, 1979; Памфилов, 1980; Некрасова и др., 1985; Некрасова, Исаева, 1987; Исаева, Бабинцева, 1987; Козлов и др., 1987; Zobel, van Buitenen, 1989), и изменяются также по высоте ствола, радиусу и с возрастом древесины. Соппротивление древесины сжатию у сосны, например, зависит от условий ее произрастания и уменьшается от комля к вершине (Солнцев, 1949). Плотность древесины связана отрицательной зависимостью с шириной кольца и дерева.

Тесная связь радиального прироста ствола с температурой воздуха и осадками показана в исследованиях сосны обыкновенной в лесостепной зоне

Предбайкалья (Забуга, Забуга, 2003). Влияние температуры почвы и влажности воздуха проявляется только на радиальном приросте скелетного корня. По Водзицкому (Wodzicki, 1971), для сосны обыкновенной, растущей в Польше, оптимальной для получения максимальных по толщине стенок трахеид является температура 11–18°C. Исследования М. Туовинена с соавт. (Tuovinen et al., 2000) обнаружили корреляционные связи между поздними температурами лета прошлого года и шириной ранней древесины текущего года. Высокие температуры в начале вегетационного периода приводят к формированию более широкой камбиальной зоны и, как следствие, к большей продукции клеток в течение сезона (Gregory, Wilson, 1968; Ваганов и др., 1985).

Г.Ф. Антонова и В.В. Стасова (Antonova, Stasova, 1993) на примере формирования древесины у сосны в Средней Сибири выявили, что температура и осадки текущего года положительно коррелируют с камбиальными делениями и радиальными размерами трахеид. Также они отмечают, что в мае – июне на формирование древесины доминирующее влияние оказывает температура, а влияние осадков возрастает в июле и августе.

Проведение лесоводственных мероприятий также отражается на структуре и свойствах древесины. Так, при ускоренном выращивании древесины увеличение ширины годичных колец происходит за счет расширения слоя ранней древесины, что приводит к снижению плотности, ухудшению механических свойств из-за уменьшения количества поздней древесины (Полубояринов, 1976, 1987; Нехайчук, Москалева, 1979; Памфилов, 1980; Москалева, Поротов, 1982). Изменяются при этом морфологические показатели трахеид. У лиственницы, растущей в редких насаждениях, увеличивались длина и радиальный диаметр, и уменьшалась толщина стенок трахеид (Нехайчук, Брянцева, 1984). Те же особенности влияния густоты насаждения отмечались для сосны (Нехайчук, Москалева, 1979). В работе И.В. Плаксиной с соавт. (2003) показано влияние густоты посадки сосны на развитие трахеид. При значительном увеличении плотности ценозов отмечается уменьшение числа трахеид в радиальном ряду, снижение диаметра ранних и поздних трахеид, толщины клеточной стенки,

увеличение доли поздней древесины (Плаксина, 2003). По данным А.П. Матюшкиной и др., (1980) целлюлоза, полученная из древесины с повышенным приростом, имеет прочность выше по разрывной длине, продавливанию и излому, но ниже по раздиранию.

Исследование трахеид ели европейской показало, что орошение и удобрение уменьшают толщину клеточной стенки (Lundgren, 2004). Этот эффект проявляется через повышение темпов роста, которое в свою очередь сказывается на свойствах клеток (Mäkinen et al., 2003). По данным Лундгрена (Lundgren, 2004) подобным изменениям больше подвержены именно радиальные размеры, нежели тангенциальные, что совпадает с другими исследованиями по удобрению дугласии, у которой проявлялись изменения только по радиальной ширине клеток ранней древесины (Brix, Mitchell, 1980).

В работе В.Е. Беньковой и А.В. Беньковой (2006) отмечается, что условия местообитания играют важную роль в определении того, какой из двух признаков, просвет клетки или толщина ее стенки, будет ключевым в определенных условиях. На примере лиственницы Каяндера, растущей на Алазейском нагорье в Северной Якутии, они показали, что в напряженных условиях водообмена формируются широкополостные ранние и поздние трахеиды для повышения эффективности водопроведения, но это приводит к ухудшению прочностных свойств древесины. Деревья лиственницы Гмелина, обитающие в среднем течении р. Новая (Таймыр) в условиях сильной ветровой нагрузки, характерной для местообитания, формируют ранние трахеиды с малой площадью просветов, а поздние трахеиды с большой площадью стенок, что способствует высокой механической прочности.

Морфогенез трахеид ранней и поздней древесины проходит по одному пути – рост первичных стенок и утолщение вторичных, фактически включающих в себя всю биомассу годичного прироста. Однако конечные характеристики ранних и поздних трахеид хвойных значительно отличаются друг от друга (Яценко-Хмелевский, 1961; Чавчавадзе, 1979; Эзау, 1980; Zimmermann, 1983). Причины такого различия обусловлены особенностями морфогенетического и

биохимического развития первичных и вторичных стенок трахеид хвойных под влиянием эндо- и экзогенных факторов.

В работе Сандберг и др. (Sundberg et al., 2000), касающейся растительных гормонов, говорится о том, что транспорт ауксинов из активированных почек не является обязательным условием для возобновления функционирования камбия весной в отличие от фотопериодических и температурных причин, которые отвечают за время появления почек весной. Формирование поздней древесины находится больше под эволюционным контролем, чем под метаболическим контролем, о чем свидетельствует отсутствие явных сезонных изменений в содержании доступных углеводов (Uggla et al., 2001). Продолжительность отложения клеточного материала, а не его скорость способствует формированию более толстой клеточной стенки трахеид поздней древесины (Whitmore, Zahner, 1966; Skene, 1969, 1972; Wodzicki, 1971; Denne, 1974).

Впервые изучение физико-механических свойств древесины у сосны обыкновенной в Сибири проведено Л.Н. Исаевой (1975) в географических культурах в условиях южной (Минусинский лесхоз) и северной лесостепи (Погорельский стационар) Красноярского края (Исаева, Черепнин, 1982, 1991). В южной лесостепи выявлены различия по толщине клеточных стенок между климатипами кулундинской сосны (минусинской и букебаевский), и другими (емельяновский). Величина различий составляет 11–13 % в ранней зоне и до 23 % – в поздней, причем у кулундинской сосны показатели выше. В условиях северной лесостепи наиболее высокие показатели по этому признаку оказались у емельяновского климатипа (зона южной тайги). Авторы отмечают, что толщина клеточных стенок отражает наследственный характер свойств древесины сосны разного географического происхождения.

Исследования внутривидовой изменчивости качества древесины сосны в географических культурах проводятся в основном по ширине годичного кольца (Jayawickrama et al., 1997, Черняев, Хмельницкий, 2000; Тарасова, и др., 2002; Савва, Ваганов, 2002; Савва и др., 2003; Лацевич, 2003; Краснобаева, Митяшина, 2006), исследуется доля поздней древесины сосны (Тюкавина, 2014; Кищенко,

2016). Такие структурные элементы годичного кольца, как радиальный размер трахеид, толщина клеточной стенки, площадь просвета клетки еще недостаточно изучены у хвойных, в то же время эти показатели являются важными для понимания процессов адаптации, реакции на воздействие среды и генетической изменчивости.

Исследования Ю.В. Саввы с соавт. (2003) в географических культурах сосны обыкновенной в Красноярской лесостепи показали различие между северными и южными происхождениями. У климатипов из средней тайги доля поздней древесины и ее плотность имеют меньшие показатели, чем у климатипов из лесостепи. Исследования реакции ширины годичного кольца на погодные изменения у деревьев разного класса развития выявили, что наиболее чувствительными к изменению погодных факторов являются угнетенные и средние деревья по диаметру в пределах популяций (Бенькова и др., 2006).

Таким образом, при изучении географических культур, в частности сосны обыкновенной, основное внимание уделяется выявлению изменчивости лесоводственно-таксационных показателей и в меньшей степени – качеству древесины. Безусловно, сведения о свойствах древесины необходимы, так как в комплексе с таксационными признаками и морфологическими показателями хвои и шишек делают полученный материал более объективным для оценки внутривидовой дифференциации.

1.5. Распространение грибных патогенов в ареале сосны обыкновенной

В отечественной и зарубежной литературе накоплена большая информация о негативном влиянии болезней леса на состояние лесных насаждений. Вредоносными заболеваниями сосны в молодом возрасте, задерживающими естественное возобновление, являются шютте обыкновенное, фацидиоз, ценангиевый некроз и другие болезни. Рост, развитие и распространение фитопатогенных грибов тесно связаны с жизненным состоянием растения, его морфолого-анатомическим строением и биохимическими свойствами, но огромную роль в возникновении и развитии заболевания оказывают абиотические

факторы, которые влияют непосредственно как на гриб, так и на скорость роста самого растения. Кроме того, другим значимым фактором в развитии болезней являются почвенные условия, которые в совокупности с климатическими факторами определяют характер заболевания и причиняемый ущерб. В России многими исследователями выявлены популяции, отличающиеся пониженной резистентностью к грибным болезням (Азбукина, 1974; Коссинская, 1974; Крутов, 1989; Минкевич, 1986 и др.). По материалам мониторинга состояния лесов ВНИИЛМ и Института лесоведения РАН (Филипчук, Дерюгин, 2008) наибольшая площадь погибших насаждений от болезней леса приходится на Сибирский федеральный округ, что составляет 34.4 % от всей площади погибших насаждений на землях Рослесхоза. На примере географических культур кедровых сосен показано, что интродуцированные популяции способны формировать специфические микробоценозы, которые хорошо адаптированы к условиям юга Красноярского края, что обеспечивает повышенную устойчивость к заболеваниям (Гродницкая и др., 2016).

Обыкновенное шютте является одним из самых распространенных заболеваний листового аппарата у деревьев рода *Pinus*. В последнее время возбудителем инфекционного процесса называют вид *Lophodermium seditiosum* Minter, Staley & Millar, а *L. pinastri* Chev. – вторичным патогеном или сапротрофом (Мороз, 1961; Diwani, Millar, 1986; Minter, 1986; Staley, Nicholls, 1989; Ведерников, 1990). В Красноярском крае только в конце XX века стали различать эти близкородственные виды (Козловская (Сенашова), 2001; Литовка и др., 2002). За рубежом родственные виды грибов, способных вызывать обыкновенное шютте сосны, объединили в один комплекс «*Lophodermium pinastri*», включающий четыре гриба: *L. pinastri*, *L. pini-exelsae*, *L. conigenum*, *L. seditiosum* (Smith, Scharpf, 1993). На территории Красноярского края из данного комплекса распространены *L. pinastri* и *L. seditiosum* (Сенашова и др., 2012), в единичных случаях по данным Т.И. Громовых с соавт. (Громовых и др., 2005), отмечен *L. conigenum*. В искусственных и естественных насаждениях сосны

обыкновенной ювенильного возраста наиболее часто встречающейся болезнью является шютте, вызванное *L. seditiosum* (Сенашова и др., 2019).

Обыкновенное шютте проявляется в покраснении и побурении пораженной хвои, на которой появляются пикниды (плодовые тела), имеющие вид черных овально-удлиненных или округлых образований длиной до 1 мм, часто сливающихся в цепочку. Растениями-хозяевами являются разные виды сосны (Кузьмичев и др., 2003). Болезнь вызывает ослабление и гибель сосны в питомниках, культурах до 8-летнего возраста, самосева и подроста. В питомниках в годы эпифитотий пораженность двухлетних сеянцев достигает 60–100 %. Источниками инфекции являются зараженные растения в питомниках, культурах, самосев и подрост. Созревание, рассеивание аскоспор и заражение хвои происходит в период с конца второй декады июля и до конца сентября – начала октября. Интенсивность этих процессов зависит от количества осадков, выпавших в июне-августе, и температуры воздуха в июле–августе. Однако решающим фактором в развитии болезни является влажность.

В годы с ранней теплой и влажной весной на семядольной хвое однолетних сеянцев, на одиночной и первичной парной хвое двухлетних сеянцев созревают апотеции. В этих условиях рассеив спор и заражение хвои отмечается с мая до середины июня. Гриб *L. seditiosum* поражает растения как без признаков ослабления, так и ослабленные. Гриб *L. pinastri* встречается только на ослабленных экземплярах. Обыкновенное шютте широко распространено в ареале сосны. Согласно Ю.В. Синадскому (1983) заболевание встречается во всех районах выращивания сосны. Развитию болезни способствуют условия, понижающие тургор в клетках хвои. Поэтому заболевание возникает прежде всего на ветроударных склонах, на южных опушках в повышенных и пониженных местах при неблагоприятных почвенных условиях. Массовые вспышки заболевания бывают после влажного года при наличии теплой весны (Аминев, 1982). Распространение шютте в лесных питомниках и культурах на территории Красноярского края и Хакасии показано в период с 1997 по 2010 гг. (Кузьмина и др., 2014). Наибольшее число очагов зафиксировано в таежной зоне, реже в горно-

таежном и горно-черневом поясах. Редкие случаи заболевания отмечены в лесостепной зоне подтаежных лесов. Динамика заболевания в регионе имеет циклический характер, в последние годы отмечается усиление распространения патогена. Серьезную опасность шютте обыкновенное представляет при выращивании сосны из инорайонных семян, особенно западного и южного происхождений. Важность исследований, связанных с обыкновенным шютте, подтверждается в литературе работами по идентификации *L. seditiosum* и *L. pinastri* в инфицированной хвое, не имеющей признаков инфекции, основанных на использовании видоспецифичных ПЦР праймеров из рибосомального внутреннего транскрибируемого спейсера (Stenstrom, Ihrmark, 2005).

Снежное шютте, или фацидиоз, вызывается сумчатым грибом *Phacidium infestans* Karst. (базионим). Современное название вида – *Gremmenia infestans* (P. Karst.) Crous. Снежное шютте является одним из самых опасных заболеваний хвойных пород в первые годы их жизни (Федоров, 2004). Наибольшую опасность болезнь представляет для питомников, подроста и культур первых двух лет жизни, где отпад от нее в среднем составляет 10–20 %. При благоприятных условиях болезнь часто принимает характер эпифитотий, сопровождающихся массовой гибелью растений. Растениями-хозяевами являются разные виды сосны, ели и можжевельника.

По данным молекулярно-генетической диагностики в лесных питомниках Красноярского края за период 2014–2016 гг. обнаружены представители рода *Gremmenia* в таежной, лесостепной и южно-сибирской горной лесорастительных зонах, но в Республике Хакасия данные фитопатогенные грибы не выявлены (Шилкина и др., 2018).

Под воздействием солнца и воздуха пленка мицелия быстро разрушается и исчезает, и через несколько дней от нее остаются только грязно-беловатые обрывки в виде полос вдоль посевных строчек в питомниках и кругов около растений в культурах и подросте. Пораженная хвоя в этот период отмирает и приобретает красно-бурую окраску, вследствие чего очаги болезни в питомниках и пораженные ветви молодняков резко выделяются на зеленом фоне здоровых

растений или их частей. Летом пораженная хвоя светлеет, становится бежево-серою, и на ней хорошо заметны многочисленные плодовые тела возбудителя – апотеции, имеющие вид темных мелких бугорков. Осенью, в сентябре пораженная хвоя приобретает характерную пепельно-серую окраску, становится ломкой, хрупкой. В этот период апотеции созревают, выступают из-под эпидермиса, который разрывается неправильными лопастями. Во влажных условиях лопасти открываются, обнажая круглый, плотный слой сумок со спорами (гимениями) серовато-розоватого цвета. Созревшие апотеции являются одним из главных диагностических признаков болезни. Пораженная хвоя долго не опадает, часто оставаясь на ветвях до следующего года.

Заражение хвои осуществляется аскоспорами и происходит с начала октября до ноября. Наиболее благоприятные условия для массового разлета спор и заражения хвои создаются при большом количестве осадков в сентябре – октябре. Развитие болезни происходит под снегом, когда в толще снежного покрова устанавливается температура в пределах 0 °С, иногда и выше. Такие условия для развития гриба создаются в том случае, если снег ложится на непромерзшую почву. В противном случае болезнь не развивается совсем. Снежное шютте встречается на территории европейской части России, в Закавказье, Сибири, на Урале.

Известно, что в естественных сосняках фацидиоз встречается на северной границе леса, северная подзона тайги имеет благоприятные условия для развития и распространения возбудителя заболевания (Мороз, 1961; Коссинская, 1974; Минкевич, 1986; Крутов, 1989). Негативное действие патогена усиливается с повышением широты местности, по мере ухудшения почвенно-климатических условий и усугубляется значительной продолжительностью зимнего периода с устойчивым снежным покровом.

Ценангиевый некроз сосны – болезнь, характеризующаяся повреждением вершины главного побега или побегов последнего года, при этом кора краснеет, но некротические участки выделяются неясно. Хвоя пораженных ветвей отмирает, краснеет и долго не опадает. Возбудителем является сумчатый гриб

Cenangium ferruginosum Fr. (= *Cenangium abietis* (Pers.) Rehm. Анаморфа: *Dothichiza ferruginosa* Sacc. *Cenangium acicolum* (Fuck.) Rehm. – хвойный ценангиум (Жуков, Гниненко, 2011). Растениями-хозяевами являются в основном сосны: сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*), сосна черная (*P. nigra*), сосна кедровая сибирская (*P. sibirica*), кедровый стланик (*P. pumila*), реже – пихта и ель.

Поражаются сеянцы, культуры и подрост сосны. Чаще гриб встречается как сапротроф на отмерших растениях. Значительно реже болезнь вызывает ослабление и гибель растений, но в годы эпифитотий она приводит к массовой гибели сосны в питомниках, культурах, а также подросте. На пораженных ветвях и стволиках в течение всего вегетационного периода образуется конидиальная стадия возбудителя – пикниды, имеющие вид черных бугорков, выступающих из трещин коры. Инфекция проникает в ткани хвои и коры через различные повреждения. Ценангиевый некроз встречается повсеместно в ареале сосны (Кузьмичев и др., 2003).

А.М. Жуков и Ю.И. Гниненко (2011) выделяют отдельные регионы, где обнаружено заболевание ценангиевым некрозом: средне-таежный район европейской части России (Республика Карелия, Мурманская обл.), южно-таежный район европейской части России (Тверская, Костромская области), Средне-Уральский район (Пермский край, Свердловская обл.), южно-Уральский район (Челябинская обл.), Западно-Сибирский равнинно-таежный район (Новосибирская, Томская области), Приамурско-Приморский хвойно-широколиственный район (Сахалинская обл.). Хвойный ценангиум обнаружен в районе хвойно-широколиственных лесов европейской части России (Московская, Смоленская, Тверская области), Средне-Сибирском подтаежно-лесостепном районе (Красноярский край), Приамурско-Приморском хвойно-широколиственном районе (Сахалинская обл.). По данным О.С. Телегиной и Е.П. Вибе (2015) в Казахстане в 1990–2000 гг. в сосновых насаждениях поражение ценангиозом приобрело характер эпифитотии.

Ценангиевый некроз сосен обнаружен в странах Европы (Австрия, Венгрия, Германия, Польша, Чехия) на *Pinus sylvestris*, *P. nigra*, *P. peuce*; в Северной

Америке и Канаде (Вашингтон, Орегон, Айдахо, Монтана) на *Pinus contorta*, *P. ponderosa*, *P. strobes*, а также на *Pseudotsuga menziesii*. В Японии *Cenangium abietis* найден на *Pinus densiflora* (Жуков, Гниненко, 2011). По данным С.В. Шевченко (1978) в условиях запада Украины эпифитотии *Cenangium abietis* регистрируются каждые 10–11 лет. На графиках прироста сосны по высоте отмечаются отчетливые спады в периоды заболевания. Автор отмечает, что анализ приростов деревьев по диаметру и по высоте имеет большое значение для прогноза будущих заболеваний.

Возникновение и развитие очагов ценангиевого некроза связано с климатическими факторами. Наибольшее совокупное влияние на распространение очагов заболевания оказывает сочетание среднегодовой температуры воздуха и суммы осадков за летний период. Источниками инфекции являются пораженные усыхающие и усохшие растения сосны и опавшая хвоя. Ветви заражаются конидиями и аскоспорами. Распространению спор и заражению способствует дождливая погода. Заражение происходит осенью, в основном созревшими аскоспорами. Развитию болезни способствуют все факторы, ухудшающие рост насаждений: неблагоприятные климатические условия, изменение водного режима, повреждения насаждений подкорным клопом, пяденицами и т.д. (Жуков, Гниненко, 2011).

Смоляной рак (рак-серянка) сосны вызывается двумя ржавчинными грибами: разнохозяйинным ржавчинником *Cronartium flaccidum* (Alb. et Schw.) Wint. и ржавчинным грибом с неполным циклом развития *Peridermium pini* Lev. et Kleb. (Федоров, 2004). В настоящее время эти отдельные названия рассматриваются как синонимы и один вид – *Cronartium pini* (Willd.) Jørst. (Wijesinghe et al., 2019). Эти грибы-ржавчинники являются наиболее опасными представителями семейства *Cronartiaceae*, вызывающими заболевание ветвей и стволов различных видов сосны, называемое «пузырчатой ржавчиной» или «раком-серянкой». Споры *Peridermium pini* внешне сходны с эциоспорами *C. flaccidum*, но функционируют как телиоспоры, т.е. споры с сосны инфицируют опять сосну. Это эндоциклическая форма, очень близкородственная к *Cronartium*,

отличается от него только типом прорастания спор (Азбукина, 2008). Оба гриба вызывают одинаковые симптомы поражения у сосны. Болезнь характеризуется вздуванием коры на стволах деревьев, выступанием эций (тип спороношения) возбудителя, имеющих вид желтовато-белых, желтых или оранжевых пузырей. Эции формируются в июне на стволах и ветвях сосны. Больные деревья выделяются на фоне здоровых вначале желтовато-зеленой, а позже красновато-бурой окраской хвои. Среди хвойных деревьев основным хозяином является сосна обыкновенная, реже – крымская, или Палласа, черная, горная.

Болезнь вызывает ослабление молодых культур и подроста, реже – частичное отмирание стволов или гибель сосны. Пораженность культур сосны разного возраста в разных условиях произрастания колеблется от 2 % до 23 %. В отдельные годы болезнь может принимать характер энфитотии. Смоляной рак широко распространен в ареале сосны обыкновенной. В сосняках Красноярского Приангарья выявлено практически повсеместное распространение смоляного рака и стволовой гнили (Татаринцев, 2020).

Болезнь распространена в средневозрастных и приспевающих сосновых древостоях на территории России и в странах Западной Европы. Ареал данного патогена совпадает с ареалом сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). Грибы отмечены в Крыму, на Кавказе, в азиатских странах с умеренным климатом, в Северной Америке (Купревич, Траншель, 1957; Азбукина, 1974, 2001). Самое северное местонахождение этих патогенов выявлено в Мурманской обл. на границе лесной зоны и лесотундры (между 69° и 70° с.ш.). Повсеместно встречаются в северной и средней подзонах тайги (Крутов, 1972, 1989). Широко распространены эти патогены в Европе, в частности они отмечаются в Финляндии, Великобритании и Италии (Kaitera et al., 1994, 1999).

Грибы-ржавчинники, разрушая смоляные ходы в древесине, приводят к отмиранию дерева. Заражение происходит через хвою, откуда грибок проникает в луб и древесину. Кроме усыхания верхушек, рак-серянка вызывает деформацию ствола, способствуя насыщению его живицей. Такая древесина пригодна только для дров и сухой перегонки. Болезнь продолжается 30–50 лет. На территории

Украины смоляной рак встречается во всех районах выращивания сосны. Особенно страдают сосны в сухих борах и суборах Полесья, где поражение достигает 10–15 %. Большой урон от этой болезни отмечен в Прикарпатье в сосновых культурах, созданных в дубравных типах леса (Шевченко, 1978). Серьезные повреждения сосны смоляным раком отмечаются в молодняках на севере Финляндии и севере Швеции (Kaitera, 2000; Kaitera et al., 2011), встречается заболевание и в Греции (Diamandis, de Kam, 1986; Diamandis, Perlerou, 2002).

В опытах, проведенных в Западной Европе и в России, выявлена разная устойчивость сосны к грибам-ржавчинникам. В литературе отмечается, что восприимчивость к поражению сосны «пузырчатой ржавчиной» наследуется (Pike et al., 2018). Одним из эффективных методов селекции сосны на устойчивость против этих патогенов является метод прямого отбора не подвергающихся заболеванию отдельных форм, особей и популяций. В этой связи удобным объектом являются географические культуры, представляющие разновозрастное внутривидовое разнообразие на однородном экологическом фоне и позволяющие выявить устойчивые особи и климатотипы к различным патогенам.

Иммунитет растений к грибным заболеваниям. Основную роль во врожденном иммунитете растений к грибным заболеваниям играют особенности ассимиляционного аппарата и факторы, связанные с ним. К анатомо-формологическим факторам можно отнести: толщину кутикулы, восковой налет, опушенность листьев, общий габитус кроны, количество и форму устьиц, строение пробкового слоя. Хвоя сизых форм хвойных пород, покрытая восковым налетом, более устойчива к ржавчине и другим грибам (Шевченко, 1978). К функциональным и физиологическим факторам относятся: движение замыкающих клеток устьиц, зарастание ран, характер обмена веществ, особенности прорастания семян, быстрота одревеснения побегов и другие. Ряд грибов (ржавчинные, несовершенные), некоторые бактерии, паразитирующие на листьях, проникают в них только через устьица. У одних растений они открыты целый день, у других – только некоторое время. У растений, открывающих

устыца позже, когда ростовые гифы паразитных грибов, прорастающих в утренней росе, подсыхают и не могут проникнуть через закрытые устьица, наблюдается высокая устойчивость к этим грибам (Шевченко, 1978). К химическим факторам относят кислотность клеточного сока, наличие химических соединений, возникающих в тканях растений и тормозящих распространение в растениях патогенных микроорганизмов. К ним относятся летучие вещества.

Установлено, что внесение в почву бора способно повышать устойчивость сосны обыкновенной к снежному шютте (Ялынская, Чернобровкина, 2008). Ранее было отмечено, что внесение азотных удобрений приводило к увеличению вредоносности фацидиоза, что объясняется авторами исследований накоплением в почве избытка аммонийного азота, что ведет к увеличению периода вегетации, чрезмерному росту растений и формированию у них тканей с тонкими оболочками (Крутов и др., 1977; Крутов, Тимофеев, 1987). Крупные растения, имеющие ткани с тонкими оболочками, теряют свои защитные свойства и оказываются малоустойчивыми к воздействию многих лесопатологических факторов (Крамер, Козловский, 1983; Lilja et al., 2010).

Существует и приобретенный иммунитет, возникающий благодаря способности растений приобретать устойчивость к болезням в результате перенесенной ранее болезни. Особенности иммунитета передаются по наследству, поэтому следует ожидать, что при выращивании в географических культурах, можно будет выявить определенные закономерности в устойчивости деревьев сосны обыкновенной к различным заболеваниям в зависимости от происхождения.

Таким образом, результаты исследований, посвященных болезням сосны, показывают не только процесс развития заболевания тем или иным возбудителем, но и отмечают их территориальную распространенность, что является полезной информацией для анализа фитопатологического состояния географических культур. Поэтому анализ сосны в географических культурах на устойчивость к грибным патогенам является важным, с точки зрения наследуемости восприимчивости к болезням, у потомств климатипов.

Глава 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Характеристика района исследований

По лесорастительному районированию (Коротков, 1994) Богучанское лесничество (старое название – лесхоз) расположен в Ангарском округе южно-таёжных и подтаёжных светлохвойных лесов. Большая часть округа представлена сосновыми и лиственничными лесами (Жуков и др., 1969). Древоостоями с преобладанием сосны занято 42 % площади, с преобладанием лиственницы – 24 %. Другие хвойные распространены незначительно: древоостоями с преобладанием ели занято 8 % площади, пихты сибирской – 4 %, кедра сибирского – 3 % площади. Сравнительно широко распространена береза – 16 % площади. Местами встречаются осиновые древоостои – 3 % площади.

В лесах региона выделяется 16 типов сосновых, 13 типов лиственничных, 10 еловых, 5 пихтовых, 9 березовых и 6 типов осиновых лесов. Все выделенные типы объединяются в 8 хозяйственных групп типов леса: лишайниковую, зеленомошную, разнотравную, высокотравную (крупнотравную), папоротниково-хвощовую, долгомошную, сфагновую и травяно-болотную. В округе распространены все перечисленные группы типов леса. Наибольшее хозяйственное значение и удельный вес имеют разнотравная и зеленомошная группы типов леса. Группы представлены главным образом сосновыми (54–64 %) и лиственничными (23–27 %) древоостоями, реже насаждениями с господством березы (4–18 %) и осины (1–5 %). В сосновых лесах, как правило, примешивается лиственница сибирская. Классы бонитета древоостоев обычно III, реже II и IV. Естественное возобновление сосны и лиственницы идет вполне удовлетворительно и под пологом спелых сомкнутых древоостоев, и на свежих вырубках. Только в сосняках разнотравно-осочковых подроста часто недостаточно. Основным препятствием для появления и развития подроста служит сильно развитый, образующий дернину травяной покров.

По почвенно-географическому районированию регион относится к бореальному (умеренно-холодному) поясу, Восточно-Сибирской мерзлотно-

таежной экстраконтинентальной области мерзлотно-таежных почв, подзоне дерново-подзолистых, дерново-карбонатных, дерново-таежных почв и подзолов южной тайги, Приангарской горной провинции вертикально и экспозиционно дифференцированных мезокомбинаций дерново-подзолистых, дерново-таежных почв и подзолов (Ершов, 1999). Характерная особенность почв района – длительное (7–9 мес. в году) сохранение в них слоя сезонной мерзлоты. По данным А.А. Ерохиной (1961), профиль таких почв состоит из трех обособленных слоев. Верхний слой мощностью около 100 см, со значительным колебанием температуры и влажности (от 100 до 50–60 % наибольшей влагоемкости). Средний слой – мощностью 100–200 см, постоянно холодный, с высокой влажностью (до 35 % от веса почвы или 90–100 % от наибольшей влагоемкости), приуроченный к месту длительного сохранения сезонной мерзлоты. Нижний слой характеризуется довольно устойчивой низкой влажностью при постоянных положительных среднегодовых температурах.

Дерново-подзолистые почвы формируются, как правило, под травяными бруснично-разнотравными, толокнянково-брусничными, ольховниково-разнотравными сосняками и лесными лугами. В целинном состоянии их характеризуют четко выраженный подзолистый горизонт, превышающий по мощности гумусовый, кислая реакция среды и высокая обменная и гидролитическая кислотность. Серые лесные почвы развиваются под пологом разреженных травяных лесов на водоразделах и пологих склонах увалов. Подстилающими породами служат иловато-пылевые глины и суглинки. Серые лесные почвы Нижнего Приангарья характеризуются высоким содержанием гумуса и обменных оснований, слабокислой реакцией и большими величинами гидролитической кислотности (Горбачев, 1967).

Рассматриваемый район приурочен к Приангарскому плато в пределах юго-западной окраины Средне-Сибирского плоскогорья. Территория района представляет собой пластовые слабо- или средне расчлененные возвышенные равнины с абсолютными высотами 400–600 м.

Приангарье характеризуется значительной континентальностью климата. Удаленность от океанов и морей способствует сильному прогреванию

подстилающей поверхности летом и быстрой потере тепла зимой. Этот фактор – причина больших годовых амплитуд колебаний температур (Лашинский, 1981). Средняя температура года и самого холодного месяца (января) опускается соответственно до -4.6 и -31.6 °С. Температура самого теплого месяца (июля) – $18-21$ °С. Число дней с температурой выше 0° не превышает 175 дней, 5° – 139 дней, выше 10° – 102. Средняя сумма температур выше 0° – 1900° , выше 10 °С – 1600° . Продолжительность безморозного периода составляет в среднем 85–90 дней и колеблется в отдельные годы от 48 до 134 дней. Продолжительность зимнего сезона (период года с отрицательной среднесуточной температурой воздуха) – 180–190 дней. По данным многолетних наблюдений, зимний сезон наступает 10–15 октября, оканчивается 15–20 апреля. Абсолютная минимальная температура воздуха опускается ниже 40° (до -47° , -60°).

По данным Богучанской метеостанции с 1931 по 2016 гг. можно проследить изменение средней температуры вегетационного периода (май–август) (Рисунок 2.1). Кривую температуры за 22 года (1983–2004 гг.) можно достоверно ($R^2 = 0.56$; $p < 0.01$) аппроксимировать прямой линией, которая свидетельствует о постепенном увеличении средней температуры в этот период (Рисунок 2.2).

По степени увлажнения Приангарье относится к недостаточно увлажненному подрайону с суммой осадков за год 300–400 мм. Среднее количество осадков за год – 366 мм. На летний период приходится более половины годовых осадков (свыше 230 мм). Осадки часто выпадают в виде дождей ливневого характера, иногда с градом и грозами. Последние бывают около 15–20 дней в году. Наибольшие суммы осадков приходятся на июль – август с месячным количеством 60–70 мм, тогда как с января по апрель ежемесячно выпадает 5–15 мм. Характерная особенность климата – неравномерное выпадение осадков не только по сезонам года, но и по годам, что проявляется в чередовании засушливых и влажных лет. Это подтверждает график изменения суммы осадков за вегетационные периоды (май–август) по данным Богучанской метеостанции (Рисунок 2.1). Устойчивый снеговой покров образуется в середине октября и сходит в середине мая.

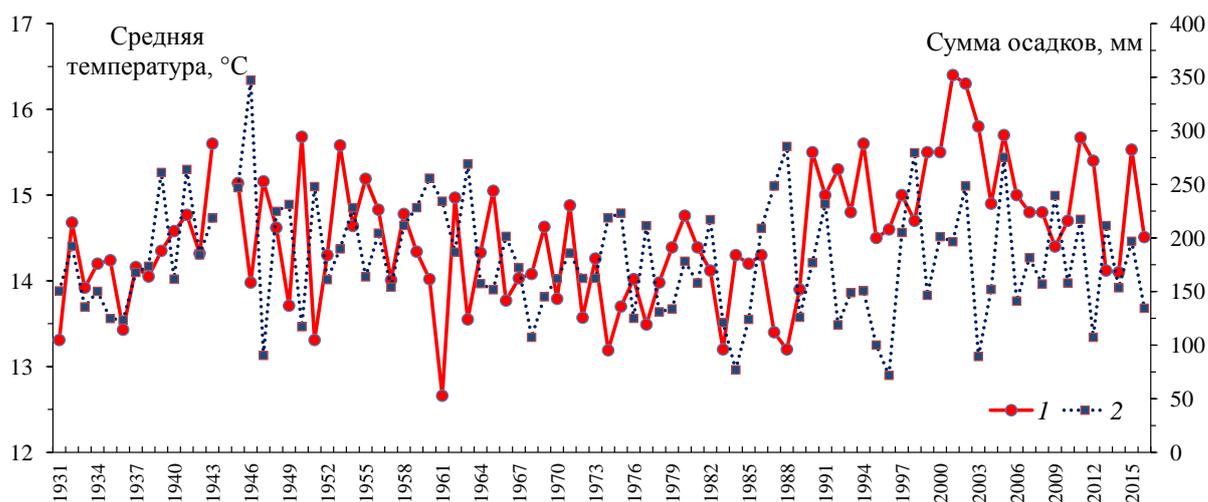


Рисунок 2.1 – Погодичная динамика средней температуры (1, левая ось) и суммы осадков с мая по август (2, правая ось)

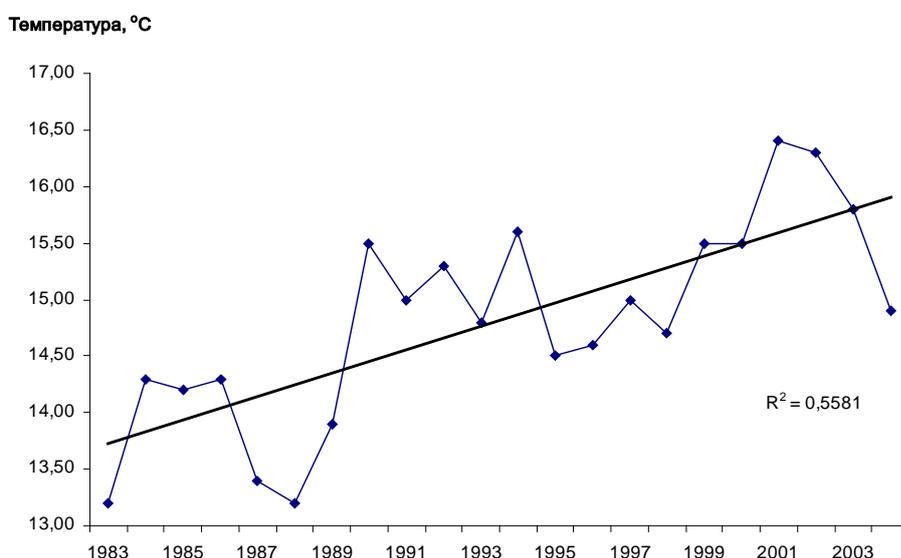


Рисунок 2.2 – Динамика средней температуры мая–августа за 1983–2004 гг.

В ходе работы были использованы среднесуточные климатические данные по осадкам и температуре, полученные Богучанской метеостанцией. Анализ архивных климатических характеристик климатических экотипов проводился по данным серии справочников (Справочник по климату СССР, 1964–1969 гг.).

2.2. Характеристика объектов исследований

Объектами исследований являются географические культуры сосны обыкновенной, созданные в Богучанском лесхозе Красноярского края (58°39' с. ш., 97°30' в. д.) в 1977 г. под руководством сотрудников лаборатории лесной

генетики и селекции Института леса и древесины им. В.Н. Сукачева СО АН СССР, А.И. Ирошниковым и Н.А. Кузьминой. При создании и изучении географических культур использовали программу и методику ВНИИЛМ (Изучение имеющихся ..., 1972). Географические культуры создавались 3-х летними сеянцами на участках с разными почвенными условиями.

Первый участок (№ 1), площадью 15 га, расположен на старой вырубке, возобновившейся сосной, занимает частично ровное местоположение на второй надпойменной террасе р. Ангары с дерново-подзолистой песчаной почвой с маломощным гумусовым горизонтом (до 3 см), тип леса сосняк бруснично-толокнянковый, состав древостоя – 10С. Второй участок (№ 2), площадью 9 га, размещен на старой залежи, поверхность участка ровная, почва темно-серая лесная суглинистая с мощным гумусовым горизонтом (до 40 см), тип леса – сосняк разнотравный с составом – 9С+1Л. Почва второго участка более богата микробиологическим азотом, диоксидом калия, нитритному азоту и диоксиду фосфора (Наумова и др., 2009). Фотографии почв представлены на Рисунке 2.3.



Рисунок 2.3 – Фрагменты почвенных профилей на участках географических культур с дерново-подзолистой песчаной (А) и темно-серой лесной суглинистой (Б) почвой (фото С.Р. Кузьмина)

Подготовка почвы проводилась по системе сплошной зяблевой вспашки на глубину 20–30 см. Весной перед посадкой проводилась культивация на глубину 10–15 см. Создавались географические культуры 3-летними сеянцами, высаженными рядами в отдельные блоки. Посадка культур проводилась под меч Колесова. Расстояние между рядами – 1.5 м, расстояние между деревьями в одном

ряду – 0.75 м. Примерная густота посадки (фактическая) – 8000 шт./га. Каждое потомство климатипа занимает площадку, средние параметры которой 50x18 м, но в зависимости от количества высаживаемых деревьев, эти значения могут быть разными. На участке с песчаной почвой у климатипов было высажено в общей сложности от 20 до 4736 деревьев, на суглинистой – от 69 до 2418 деревьев у разных климатипов (с учетом повторностей у контроля и других климатипов).

В географических культурах испытываются потомства 83 климатических экотипов (далее называемые климатипами), места происхождения которых простираются от Латвии до Хабаровского края и от лесотундры на севере до степных боров на юге (между 50°10' и 69°40' с. ш. и 26°28' и 138°00' в. д.) (Рисунок 2.4). Все пункты происхождения климатипов расположены в границах бывшего СССР, границы республик и государств показаны на момент создания географических культур (1977 г.).

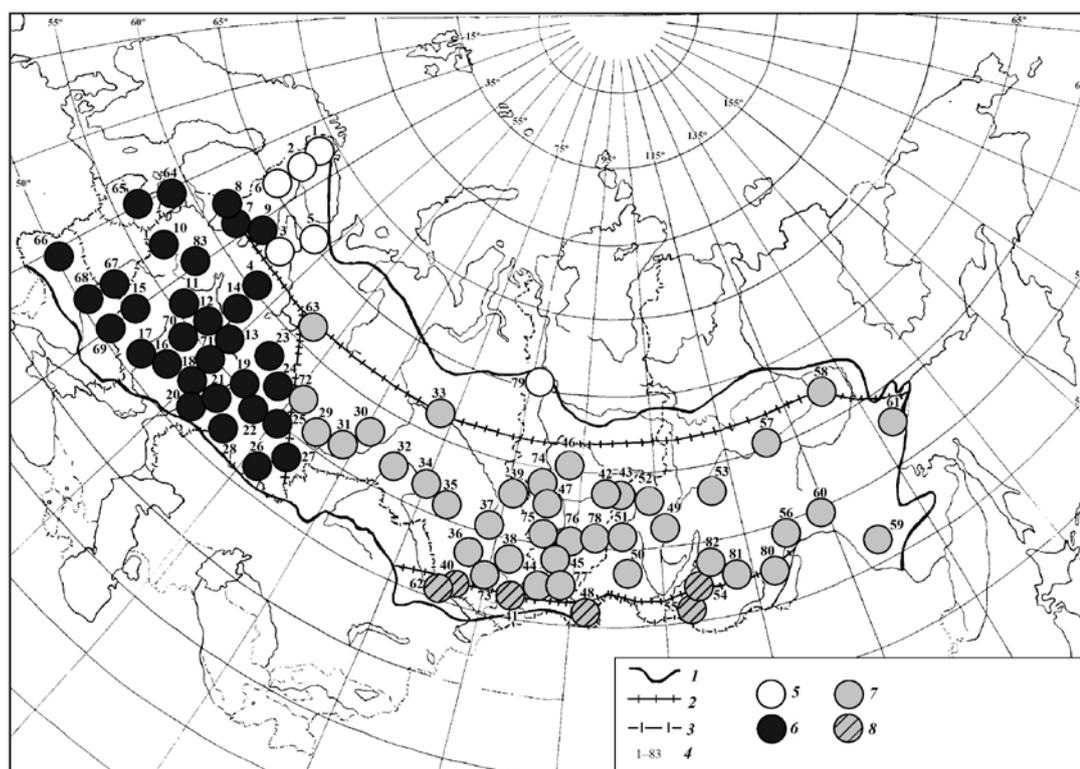


Рисунок 2.4 – Места происхождения климатипов сосны обыкновенной, тестируемых в географических культурах в Богучанском районе Красноярского края (1 – граница ареала вида; 2 – граница подвидов по Л.Ф. Правдину (1964); 3 – границы государств и республик бывшего СССР (1977 г.); 4 – авторский номер климатипов; подвиды *Pinus sylvestris* L.: 5 – subsp. *lapponica* Fries; 6 – subsp. *sylvestris* L.; 7 – subsp. *sibirica* Ledebour; 8 – subsp. *kulundensis* Sukaczew)

На Рисунке 2.5 представлены деревья плесецкого климатипа, произрастающие на разных участках.



Рисунок 2.5 – Плесоцкий климатип на двух участках в 27-летнем возрасте. Слева – участок на темно-серой лесной почве, справа – на дерново-подзолистой песчаной почве (фото С.Р. Кузьмина)

Климатипы представляют собой популяции разного географического происхождения, сформировавшиеся в различных физико-климатических условиях (Наумов, 1966; Изучение имеющихся ..., 1972). Термин «климатип» имеет условные синонимы: происхождение, провениенция (Милютин, 2004). «Климатический экотип» (климатическая раса или разновидность) является более крупной номенклатурной единицей, чем экотип (Правдин, 1964).

Каждому климатипу присвоен индивидуальный номер, контролем является богучанский климатип (№ 42). Названия климатипов даны по названиям лесхозов 1973–1975 гг., на территории которых проводился сбор семян в наиболее распространенных хозяйственно ценных сосняках. Таблица с характеристиками присланных семян представлена в Приложении 1 – Таблица П1.1 согласно данным, предоставленным из лесхозов. Индивидуальные номера климатипов, используемые в диссертации (авторские), представляют собой порядковые номера с 1 по 83, они использованы для удобства в представлении материала и являются основными во всех таблицах. Инвентарные номера реестра государственной регистрации географических культур представлены в Приложении 1 – Таблица

П1.1. Перечень климатипов, с подразделением их согласно лесорастительному районированию (Коротков, 1994), приводится в Приложении 1 – Таблица П1.2.

С 1977 по 1980 гг. проводились ежегодные, а в последующие годы один раз в пять лет, исследования роста и состояния культур. При этом определялась общая высота, длина приростов осевого побега, диаметр ствола на высоте 1.3 м, длина хвои. Проводился учет здоровых, больных и отмерших деревьев.

Согласно внутривидовой систематике Л.Ф. Правдина (1964), изучаемые климатипы представляют четыре подвида сосны обыкновенной: обыкновенная (*P. sylvestris* L. subsp. *sylvestris* L.), лапландская (*P. s.* subsp. *lapponica* Fries), сибирская (*P. s.* subsp. *sibirica* Ledebour) и кулундинская (*P. s.* subsp. *kulundensis* Sukaczew).

2.3. Сбор и обработка материала

Сохранность и показатели продуктивности. В диссертации анализируются материалы инвентаризаций географических культур сосны обыкновенной на двух участках с начала наблюдений за культурами, включая этап высева семян на питомнике (архивный материал). Сохранность климатипов оценивалась методом сплошного учета живых и поврежденных деревьев. Объем выборок для определения средних высот и диаметров составлял в первые 15 лет по 100 растений, в последующие годы по 50. До 30-летнего возраста высоту деревьев измеряли специальными выдвижными шестами в средних рядах блоков каждого климатипа. Точность измерений составляла 20 см. Форма ствола и степень заболевания учитывались у всех живых деревьев. Качество ствола (форма ствола) у климатипов оценивалось по доле прямоствольных деревьев от сохранившихся на момент инвентаризации. К кривоствольным деревьям относились деревья с любой степенью искривления, как в нижней, так и в верхней частях ствола.

Измерения в высоту в период последней инвентаризации проводили с помощью ультразвукового высотомера Vertex IV (Швеция) (точность 15–20 см). Диаметр определяли мерной вилкой на высоте 1.3 м с точностью до 0.5 см.

Средний объём ствола оценивали по методике С.Л. Шевелева и др., (Лесотаксационный справочник..., 2002), по формуле, приведенной для южно-таежных лесов Средней Сибири. Измерение биометрических показателей проводилось по методикам Н.П. Анучина (1982). Запас стволовой древесины исследуемых климатипов сосны определяли с помощью произведения среднего объёма ствола и числа сохранившихся живых деревьев, переведенных с площади блока на 1 га. Класс бонитета определяли по бонитировочной таблице по М.М. Орлову, шкала выравненная и дополненная (Швиденко и др., 2008).

Анализ динамики линейного прироста в высоту проводился на примере одного модельного дерева у 10 климатипов, высота и диаметр которых соответствовали средним значениям признаков для климатипа. Анализ радиального прироста проводился на 5–10 модельных деревьях, по двум противоположным радиусам. Ширина годичных колец измерялась в соответствии с принятой методикой (Rinn, 1996) на полуавтоматической установке LINTAB-V 3.0, с использованием стереомикроскопа «Leica MS5» (Германия). Измерение ширины годичных колец проводилось с точностью до 0.01 мм.

Оценка заболевания деревьев грибными патогенами в географических культурах. В условиях географических посевов и культурах отмечались различные заболевания, вызванные грибными патогенами. Учет заболеваний на питомнике с 1974 г. и в последующие годы на участках географических культур с разными лесорастительными условиями проводился в рамках инвентаризаций Н.А. Кузьминой при участии сотрудников Богучанского лесничества. Позднее архивные материалы этих учетов анализировались автором. С 1999 г. автор принимал участие в инвентаризациях и санитарном обследовании культур в период заболеваний (ценангиевый некроз, смоляной рак). В период развития каждого заболевания оценка жизненного состояния деревьев проводилась методом глазомерного учета степени повреждений почек, хвои, побегов, стволов у всех деревьев. Оценка жизненного состояния деревьев проводилась по методике В.А. Алексеева (1989), несколько усовершенствованной применительно к географическим культурам сосны обыкновенной. Проводился сбор образцов

биологического материала (хвои, ветвей, коры) на предмет определения видовой принадлежности фитопатогенов. Идентификация заболеваний проводилась специалистами Центра защиты леса Красноярского края и одновременно фитопатологами Института леса им. В.Н. Сукачева СО АН СССР Г.Н. Лебковой и И.С. Коссинской. Степень повреждения хвои у климатипов сосны исследовалась, в том числе и в связи с морфологическими характеристиками (Kuzmina, Kuz'min, 2008; Кузьмина, Кузьмин, 2009; Кузьмин, Кузьмина, 2015).

По степени повреждения хвои в кроне деревьев проводилась дифференциация их в разные группы. К сильно поврежденным деревьям относили те, у которых было поражено более 50 % хвои и почек в кроне. Среднее повреждение охватывало от 20 % до 50 % хвои, слабое – менее 20 % хвои в кроне дерева. На основании степени поражения хвои и доли поврежденных деревьев выделены группы климатипов, условно названные «устойчивые» и «неустойчивые» к данным грибным патогенам. Критерием определения климатипов в группу устойчивых было наличие менее 10 % сильно поврежденных деревьев в результате снежного шютте и ценангиевого некроза в период эпифитотии. В дальнейшем эти группы сравнивались по разным параметрам, в том числе по компонентному составу летучих веществ (Кузьмин и др., 2020). В Главе 7 в кластерном анализе показатель «доля неповрежденных деревьев ценангиевым некрозом» включает в себя здоровые и слабоповрежденные деревья.

В условиях темно-серой лесной почвы для всех климатипов проводился учет числа деревьев с повреждениями стволов смоляным раком. Повреждения хорошо заметны при визуальном осмотре деревьев в нижней части, в основном на высоте до 2 м от поверхности почвы. Фотографии повреждений представлены на Рисунке 2.6.

Показатели хвои. Исследование длины хвои проводили: на песчаной почве у 65 климатипов в 23-летнем и у 23 климатипов в 25-летнем возрасте деревьев, на суглинистой – у 36 климатипов в возрасте 25 лет. Выборки состояли из 25–30 деревьев. Для сбора хвои у всех климатипов отбирались ряды с

одинаковой плотностью стояния деревьев, в основном это были центральные ряды в блоке.



Рисунок 2.6 – Фотографии язв смоляного рака на стволах деревьев на участке с суглинистой почвой (фото С.Р. Кузьмина)

Чтобы исключить эндогенную изменчивость признака, сбор образцов хвои у деревьев всех исследуемых климатипов проводили у побегов одной и той же возрастной мутовки. Для этого учет мутовок проводили сверху вниз по осевому побегу. Например, в 23-летнем возрасте это была восьмая мутовка сверху, располагалась она в средней части кроны, при этом побеги этой части кроны являлись ростовыми. Бралась трехлетняя хвоя у побегов первого порядка с юго-восточной стороны. Длина хвои измерялась у 10 пар хвоинок. При сборе хвои использовались методические рекомендации Л.Ф. Правдина (1964) и С.А. Мамаева (1973). Продолжительность жизни хвои изучалась на боковых ветках первого порядка, алгоритм отбора веток такой же, как и для сбора хвои. В сравнительном анализе охвоенности использовались трехлетние побеги на боковых ветвях нижней части кроны.

В работе по измерению плотности устьиц (их числа на 1 мм^2) объектами исследования являлись 10 климатипов сосны обыкновенной: печенгский, кандалакшский (Мурманская область), пинежский, плесецкий (Архангельская область), богучанский, енисейский, минусинский (Красноярский край), чемальский (Алтай), балгазынский (Тыва), кяхтинский (Бурятия). У пяти средних по таксационным параметрам деревьев каждого климатипа исследовалась двухлетняя световая хвоя на участке с песчаной почвой.

Измерение длины хвои проводилось с помощью линейки со шкалой деления 1 мм, измерение ширины хвои – с помощью стереомикроскопа при увеличении 56х. Измерение плотности устьиц проводилось на абаксиальной поверхности хвои из ее строго центральной части, которая представляла собой вырезанный фрагмент длиной около 0.5 см, шириной около 1.3 мм. На этом фрагменте измерения проводились в 6 полях зрения ($0.6 \text{ мм} \times 0.75 \text{ мм} = 0.45 \text{ мм}^2$), которые были равномерно распределены по центральной части исследуемого фрагмента. Подобная методика исследований с применением полей зрения использовалась другими авторами при исследовании хвои у тсуги (Kouwenberg et al., 2004). Таким образом, общая площадь исследований одной хвоинки составляла 2.7 мм^2 . На фото одного из полей зрения видны ряды устьиц (Рисунок 2.7). Получение видеоизображения и измерение числа устьиц в полях зрения проводились с помощью системы анализа изображения (Рисунок 2.8).

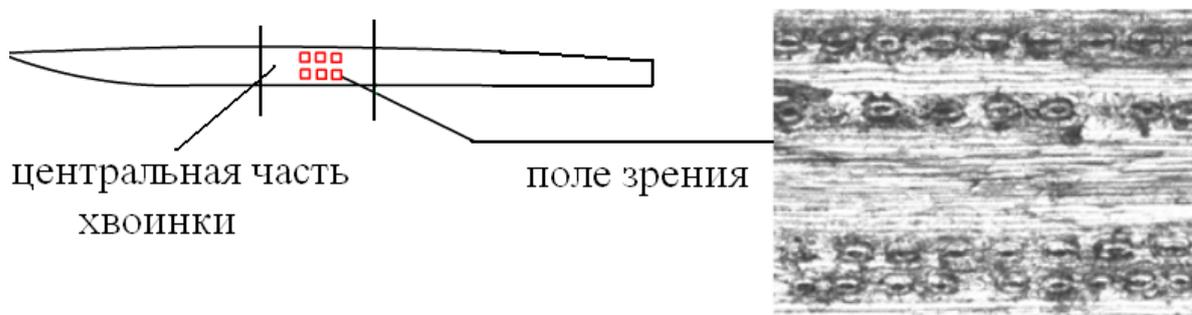


Рисунок 2.7 – Схема хвои, фото поля зрения – увеличение 100х

Исследование эндогенной изменчивости показателей хвои. Для анализа влияния положения хвои в кроне дерева на ее параметры, сбор хвои проводился в

верхней, средней и нижней частях кроны с двух сторон света – северо-западной и юго-восточной. Кроме того, анализ погодичной изменчивости морфологических признаков хвои выполнен в основном на хвое 1–3-летнего возрастов (2007–2009 гг. формирования хвои).



Рисунок 2.8 – Компьютерная система анализа изображения

У каждого климатипа исследовалось по 5 деревьев. В центральной части годовичного побега, взятого у боковой ветви первого порядка, брали по 10 пар хвоинок. Отработывая методику взятия образцов и измерений, выяснили, что в пределах побега у 10 пар хвоинок изменчивость морфологических признаков очень низкая – 5–7 %, поэтому дальнейшие измерения в пределах исследуемых побегов проводили на 5 брахибластах. Общий объем выборки хвои на одном дереве составлял не менее 120 штук. Собранная хвоя до момента измерений хранилась в спиртовом фиксаторе (Прозина, 1960).

В связи с тем, что в разных частях хвоинки отмечается разная плотность устьиц, ее измерение проводили на абаксиальной стороне фрагмента, взятого из центральной части. Подсчет числа устьиц в полях зрения выполнен с помощью микроскопа Микмед-6 с широкопольным объективом (с увеличением 10х). Общая площадь исследуемой поверхности каждой хвоинки составила 3.14 мм².

Фенология, состав и концентрации летучих веществ в хвое. Фенологические фазы оценивались в пункте испытания климатипов, глубина покоя исследовалась совместно с сотрудниками СФУ (Пахарькова и др., 2014,

2019). Исследования летучих соединений в хвое сосны в географических культурах проводились в 40-летнем возрасте (2016 г.). В качестве устойчивых климатипов были взяты: печенгский и кандалакшский из Мурманской области, пинежский из Архангельской области, богучанский и енисейский из Красноярского края и усть-кутский из Иркутской области. В качестве неустойчивых отобраны: долонский из Семипалатинской области Казахстана, чемальский из республики Алтай, боровлянский из Алтайского края, балгазынский из Тывы и сузунский из Новосибирской области.

Сбор образцов хвои для анализа летучих веществ, выделяемых твердой хвоей (газовая фаза), проводился 25 июня 2016 г. Собиралась 2–3-летняя хвоя со всех сторон побега первого порядка нижней части кроны с юго-западной стороны дерева. Особенностью методики сбора является моментальное помещение нарезанной хвои в герметически закрываемые виалы в полевых условиях, что позволяет минимизировать потерю качества и искажение получаемых результатов. На момент сбора образцов хвои географические культуры были в здоровом состоянии. Общее число исследованных деревьев для группы устойчивых климатипов составило 55, для неустойчивых – 60 шт. Средняя выборка для климатипа составила 10 деревьев. Отбор проводился с деревьев, имеющих средние для каждого климатипа морфологические характеристики и находящихся в средних рядах с одинаковыми условиями освещенности и площадью питания. Для получения эфирного масла хвоя отбиралась в тот же день, что и для газового анализа. В этом случае сбор 2–4-летней хвои со всех ветвей разного порядка из 1–2 мутовок из нижней части кроны осуществлялся с 50 деревьев у каждого из семи климатипов: кандалакшского, пинежского, богучанского, енисейского, сузунского, чемальского и долонского. Согласно литературным данным (Ефремов, Зыкова, 2013), сезонная динамика содержания эфирного масла в древесной зелени сосны и других видов хвойных показала снижение его доли к абсолютно сухой массе в июне–июле. Поэтому при сравнении данных между климатипами в период минимальной концентрации масла мы учитывали этот факт.

Качественное и количественное определение компонентного состава летучих соединений в образцах хвои проводилось на хромато-масс-спектрометре «Agilent 5975C-7890A» (США) научным сотрудником ИЛ СО РАН А.А. Анискиной. Получение эфирного масла проводилось научным сотрудником ИЛ СО РАН Г.В. Пермяковой. Хромато-масс-спектрометрическое исследование выполнено на базе КРЦКП ФИЦ КНЦ СО РАН. Подробное описание технической части прибора, метода работы с твердыми образцами хвои и метода идентификации компонентов приведены в работе И.В. Тихоновой с соавт. (2012). При работе с жидкими образцами использовался автоматический пробоотборник «Agilent 7683». Основные характеристики сходны с методом для твердых образцов. Подъем температуры с 200 до 280 °С проводился со скоростью 20 °С мин⁻¹. Объем вводимой пробы – 0.2 мкл.

Параметры шишек и масса семян. В географических культурах с 20-летнего возраста проводятся исследования размеров шишек и массы семян с использованием наиболее распространенных методик (Правдин, 1964; Мамаев, 1973; Черепнин, 1980), а также разработок Н.А. Кузьминой (Кузьмина, 1978).

Сбор материала проводился с 10–30 деревьев в связи с тем, что в возрасте 20–25 лет в географических культурах не отмечалось массового характера формирования шишек и семян. Сбор шишек проводился в период с конца марта до 10-15 апреля, с использованием стандартных методов, в основном основанных на ручном сборе или срезании кончиков ветвей с шишками (Наставление ..., 1980). В зависимости от урожайности шишек в разные годы, комплектование выборок по климатипам осуществлялось путем сбора от 3 до 30 шт. шишек с каждого из анализированных деревьев. С помощью штангенциркуля у шишек измерялись длина и диаметр в наибольшей части основания. Определение отношения диаметра к длине характеризовало индекс или форму шишки (ФШ) (Мамаев, 1973; Чернодубов, 2009).

Методом рентгенографии проводились исследования полнотелости (Щербакова, 1965), в качестве альтернативного подхода использовался физический метод отбраковки пустых семян. Семена очищались от крылаток.

Измерения массы полнозернистых семян проводились на лабораторных электронных весах ВК-300, с точностью 0.005 г. При достаточном количестве материала, измерения 250–500 шт. семян проводились в 3-х повторностях. По итогам измерений расчет массы семян проводился на 1000 шт. В диссертационной работе использовались материалы как личного сбора, так и приводятся данные по архивным материалам, собранным ранее сотрудниками лаборатории и лесхоза.

Исследование анатомической структуры древесины. Изучение анатомической структуры древесины проводилось на кернях, собранных на участке с темно-серой лесной почвой у восьми климатипов сосны: пинежского Архангельской обл. (северная тайга), кандалакшского Мурманской обл. (северная тайга), плесецкого Архангельской обл. (средняя тайга), кяхтинского Бурятии (горная территория с суббореальным типом поясности), балгазынского Тувы (горная территория с субаридным типом поясности), чемальский Алтая (горная территории с субаридным типом поясности), богучанского (местный климатип, южная тайга), енисейского Красноярского края (южная тайга).

Керны древесины отбирались приростным буравом на высоте 20 см от почвенного покрова. Отобранные деревья по таксационным показателям соответствовали среднему дереву климатипа. При отборе деревьев соблюдали принцип одинакового расстояния между модельными и соседними деревьями у всех климатипов. Для анатомического анализа использовался северо-западный радиус ствола. Подготовка препаратов для изучения анатомических признаков состояла из 3 основных этапов: 1) фиксирование и размягчение кернов; 2) получение срезов древесины (20 мкм) с помощью микротомы; 3) окрашивание срезов древесины метиленовым голубым и закрепление препаратов в глицерине (Фурст, 1979). Фрагменты препаратов представлены на Рисунке 2.9.

Анатомические признаки (число клеток в ряду, ширина годичного кольца (ШГК), радиальный размер трахеид, толщина клеточной стенки трахеид) исследовались с помощью системы анализа изображения (Image-system) в отделе дендроэкологии Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН (Рисунок 2.8).

Измерения проводились у пяти деревьев каждого из восьми климатипов. У каждого дерева исследовалось 10 годичных колец (период роста – 1994–2003 гг.).

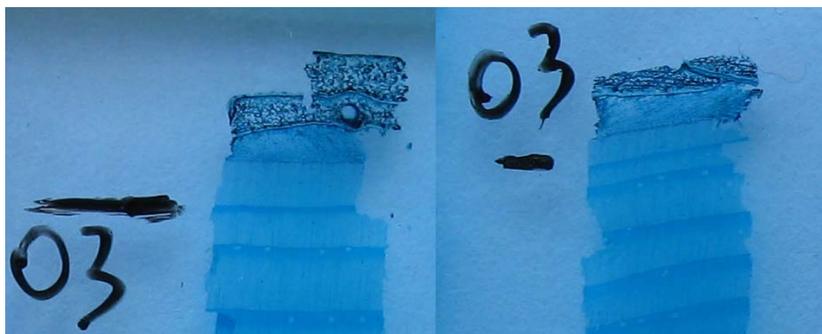


Рисунок 2.9 – Фрагменты препаратов на предметном стекле (фото С.Р. Кузьмина)

Состав комплекса: 1) микроскоп «Axioskop 20» (Карл Цейсс, Германия); 2) видеокамера; 3) компьютер; 4) программное обеспечение «KS 300 ImagingSystem» (Карл Цейсс); 5) пакет специализированных программ полуавтоматического измерения радиальных размеров и толщины клеточных стенок трахеид («SuperMoment», «Lineyka», «ProcessorKR»). Программы созданы П.П. Силкиным (Силкин, 2005; Силкин, Екимова, 2011).

На Рисунке 2.10 схематично показана работа с программами «SuperMoment» (а), способной в полуавтоматическом режиме склеивать большое количество фотографий годичного кольца, и «Lineyka» (б), которая может работать с любым стандартным графическим файлом. Принцип измерения расстояния основан на подсчете количества пикселей между концами измеряемого отрезка с последующим умножением их количества на размер точки изображения (Силкин, 2005).

В каждом годичном кольце измерялись наружные размеры трахеид у 5 рядов клеток, при этом выбирались цельные ряды, которые представляли непрерывную последовательность трахеид на протяжении всего годичного кольца. Выбранные цельные ряды трахеид имели относительно одинаковый тангентальный диаметр, среднее значение которого составило 32 мкм. Тангентальный диаметр трахеид мало меняется в радиальном ряду клеток (Антонова, 1999), поэтому допустимо использование его среднего значения. Все измерения анатомических характеристик в годичном кольце нормировались к

стандартному числу клеток – 30. Это способ позволяет сравнивать годовые кольца с разным числом клеток в рядах (Ваганов, Шашкин, 2000). Общая выборка для каждого года у одного климата составляла 750 клеток (5 деревьев x 5 рядов x 30 нормированных клеток).

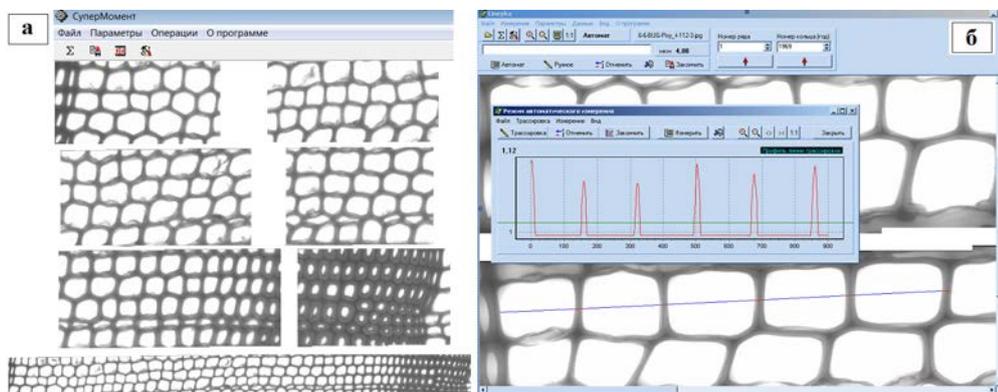


Рисунок 2.10 – Схематичный пример сборки единой фотографии годовичного кольца с помощью программы «SuperMoment» (а) и пример измерений клеточных параметров с помощью программы «Lineyka» (б) в автоматическом режиме

По нормированным трахеидограммам рассчитывалось среднее значение анатомических характеристик, анализировались кривые их распределения. Измерения усреднялись отдельно для ранней (первые 20 клеток) и поздней древесины годовичного кольца (последние 10 клеток) (Рисунок 2.11).

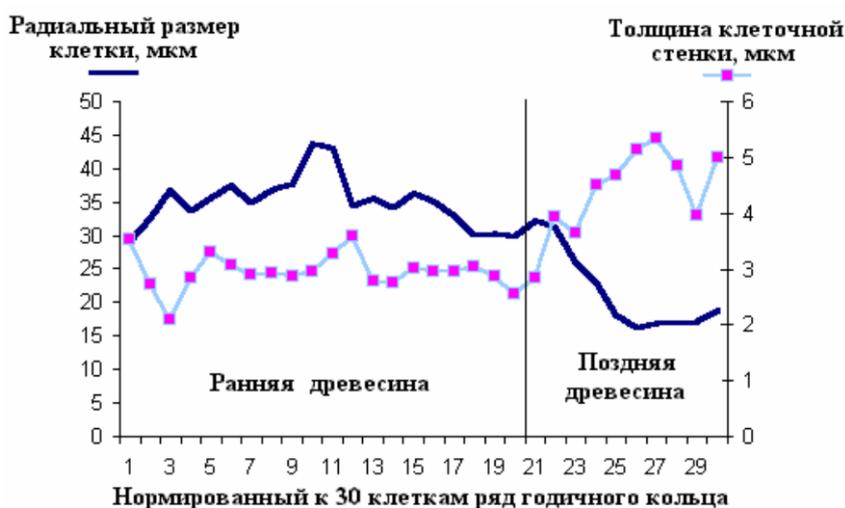


Рисунок 2.11 – Разделение клеток на раннюю и позднюю древесину (по оси абсцисс – порядковый номер клетки)

Второй метод разделения на раннюю и позднюю древесину основан на детальном подходе к выделению переходной зоны. Эта зона приравнивалась в данном исследовании к трем нормированным клеткам, находящимся в центре пересечения графиков площади просвета и площади клеточной стенки трахеид всего годичного кольца (Рисунок 2.12).

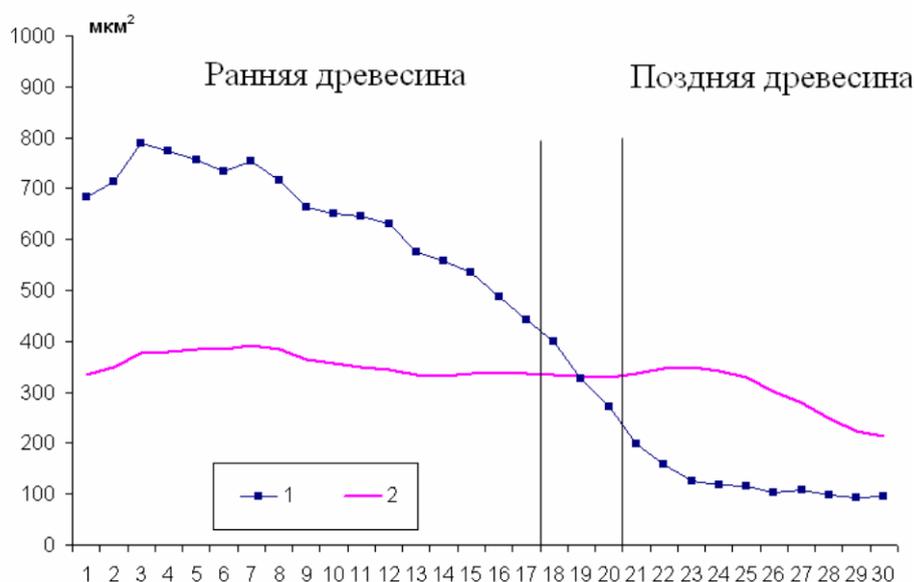


Рисунок 2.12 – Выделение переходной зоны с помощью пересечения графиков площади клеточной стенки (2) и площади просвета трахеид (1) (по оси абсцисс – номер клетки нормированного ряда; по оси ординат – площадь, мкм²)

Применение метода с фиксированным разделением древесины у всех климатипов в соотношении 67 % ранней к 33 % поздней и с детальным учетом их соотношения у разных климатипов показало, что общие закономерности в различии между климатипами, выявленные этими методами одинаковы. Расчет площади клеточной стенки (ПКС) и площади просвета клетки (ППК) проводился по следующим формулам (Vaganov et al., 2005):

$$\text{ПКС} = 2 \cdot \text{ТКС} \cdot (\text{ТД} + \text{РД} - 2 \cdot \text{ТКС}); \quad \text{ППК} = \text{РД} \cdot \text{ТД} - \text{ПКС};$$

где РД – радиальный диаметр, ТД – тангентальный диаметр, ТКС – толщина клеточной стенки.

Эти две анатомические характеристики отражают три базовых процесса сезонного формирования трахеид: накопление массы древесинного вещества, интенсивность синтеза предшественников клеточной стенки (площадь клеточной

стенки) и напряженность ксилемного потока проведения воды и растворенных минеральных веществ (площадь люмена).

Помимо вычислений площади просвета клетки и ее стенки, были сделаны вычисления индекса площади клеточной стенки (ИП) для ранней (ИП р.д.) и поздней (ИП п.д.) древесины (ИП=ПКС/ППК) (Бенькова и Бенькова, 2006). С помощью индекса клеточной стенки была рассчитана плотность древесины (ρ) по следующей формуле: $\rho = \rho_{д.в.} * ИП / (ИП + 1)$; где $\rho_{д.в.}$ – плотность древесинного вещества (1.53 г/см^3) (Чудинов, 1984).

2.4. Сравнение структуры древесины у сосны в географических культурах в южной тайге и лесостепи

Сравнение динамики ширины годичного кольца и доли поздней древесины, а также анализ отклика этих показателей на погодные условия, проводились у шести климатипов сосны обыкновенной (плесецкого из Архангельской области, енисейского и богучанского из Красноярского края, сузунского из Новосибирской области, чемальского из Республики Алтай и балгазынского из Республика Тыва), произрастающих в разных географических культурах (Кузьмин, Роговцев, 2016; Кузьмин, 2020). Один из участков расположен на темно-серой лесной почве в географических культурах в Богучанском лесничестве, а второй в географических культурах в Западной Сибири ($53^{\circ}45'10''$ с. ш.; $82^{\circ}15'49''$ в. д.). В Западной Сибири географические культуры расположены в лесостепи Приобья в Сузунском лесничестве Новосибирской области. Географические культуры в лесостепи и южной тайге созданы по единой методике (Изучение имеющихся ..., 1972) в одно и то же время, 1976–1977 гг. В Приобье географические культуры созданы 2-летними сеянцами с размещением 2.5×0.75 м на дерново-подзолистой суглинистой почве. Данные географические культуры исследовались по росту в высоту и по диаметру (Роговцев и др., 2008; Роговцев, Богун, 2014), свойствам почв (Наумова и др., 2009).

Для участка, расположенного в Западной Сибири, метеорологические данные были получены с метеостанции «Камень-на-Оби» ($53^{\circ}47'$ с. ш., $81^{\circ}19'$ в.

д.; расстояние до объекта – 60 км). Для участка, расположенного в Средней Сибири – с метеостанции «Богучаны» (58°23' с. ш., 97°26' в. д.; расстояние до объекта – 20 км). Климатограммы для двух участков представлены на Рисунке 2.13. По климатическим характеристикам районы испытания географических культур в лесостепи и южной тайге имеют различия. В лесостепи сумма активных температур ($t > 10\text{ }^{\circ}\text{C}$) в среднем составляет 2292, а в южной тайге – 1782. По количеству осадков с мая по август участки схожи между собой – 174 мм в южной тайге и 167 мм в лесостепи. По гидротермическому коэффициенту Селянинова (ГТК), рассчитанному отдельно для каждого из трех самых теплых месяцев (июня, июля и августа), участок в южной тайге имеет значения, соответствующие «норме» (1.00–1.09), а для участка в лесостепи значения близки к «засушливым» (0.65–0.77) (Акимов, 2013).

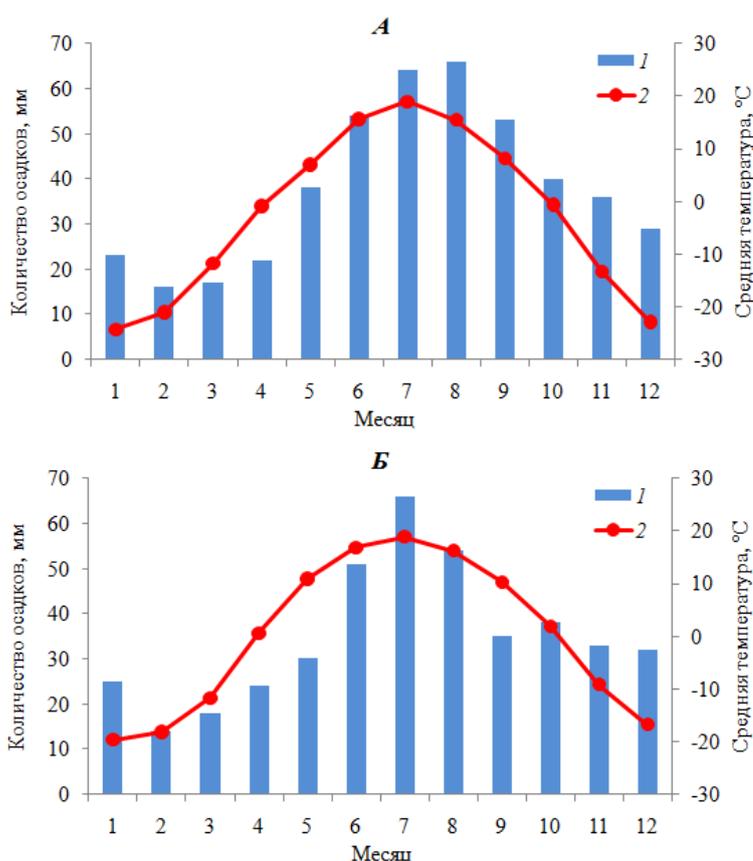


Рисунок 2.13 – Среднемесячные данные по количеству осадков (1) и средней температуре (2) по метеостанции «Богучаны» (А) и «Камень-на-Оби» (Б)

Дата наступления среднесуточных температур выше 5 °С для участка в Западной Сибири – 26 апреля, в Средней Сибири – 9 мая, ниже 5 °С – 5 октября в Западной Сибири и 26 сентября в Средней Сибири. Число дней со средней температурой выше 5 °С (продолжительность вегетационного периода) для участка в Западной Сибири – 161, в Средней Сибири – 139. Средний безморозный период в Западной Сибири – 119 дней, в Средней Сибири – 110 дней (Справочник по климату СССР, выпуски 20–21, части 2 и 4). Источником климатической и погодной информации являлись данные проекта «Европейская оценка и база данных климата» (European Climate ..., 2022). В сравнительном анализе анатомических характеристик изучалось по 10 деревьев каждого климатипа. Образцы отбирались в средних рядах древостоя каждого климатического экотипа, высота и диаметр отобранных деревьев достоверно не отличались от средних показателей для климатипа. Для отбора образцов на высоте 20 см от поверхности почвы использовался приростной бурав. Древесный керн включал два противоположных радиуса, результаты по ним усреднялись для дерева. Усредненные значения получены по данным, показывающим значимые внутренние межсерийные корреляции для каждого климатипа. Анатомические срезы изготавливались с помощью санного микротомы МС-2 с установленным держателем для сменных лезвий. Тонкие (до 20 мкм) анатомические срезы в проходящем свете исследовались на микроскопе МИКМЕД-6 (ЛОМО) с увеличением 400х, с использованием цифровой камеры DCM510. Анализ изображений проводился с помощью программных пакетов AxioVision 4.8.2 и ScopePhoto 3.0. Размер пикселя при увеличении 400х равнялся 0.32 мкм. Трахеиды в радиальных рядах относились к поздним в том случае, когда радиальный диаметр просвета клеток не превышал радиальную толщину клеточной стенки более чем в 4 раза (Park, Spieker, 2005). Это одна из интерпретаций индекса Морка, по которой клетки переходной зоны будут учитываться как часть поздней древесины. Несколько годичных колец в начале онтогенеза деревьев не сравнивались по доле поздней древесины из-за слабой ее выраженности и неприменимости к ним подобного подхода. Выборка по доле

поздней древесины включала в себя более чем 20-летний период. Дополнительный сбор образцов древесины в географических культурах в Средней Сибири производился в 38-летнем возрасте деревьев.

2.5. Подходы к анализу данных, статистические методы

В ходе анализа годовых приростов в высоту (h) в пределах каждого участка климатипы были разделены на три группы при помощи среднего значения участка (\bar{x}) и стандартного отклонения (σ): с максимальными ($h > \bar{x} + 0.5\sigma$), средними ($h = \bar{x} \pm 0.5\sigma$) и минимальными ($h < \bar{x} - 0.5\sigma$) средними высотами. Оценка успешности роста климатипов по каждому показателю рассчитывалась двумя методами – в процентном отношении к контролю и в долях стандартного отклонения от средних значений на участках. Этот методический прием широко используется многими исследователями географических культур и лесных популяций (Giertych, 1979; Роне, 1980; Shutyaev, Giertych, 2000; Наквасина и др., 2008; Мельник, Мерзленко, 2014; Мерзленко и др., 2017). При комплексной оценке успешности роста климатипов учитывались: сохранность, высота, диаметр, объем ствола, запас стволовой древесины, доля прямоствольных деревьев и фитопатологическое состояние сосны в период эпифитотии ценангиевого некроза (на участке с песчаной почвой).

Итоговой оценкой роста и состояния климатипов является среднеарифметическое значение стандартных отклонений по комплексу показателей, названное «критерием успешности роста» (КУР). Учет этого показателя на экспериментальных участках стал основой для выделения групп климатипов, имеющих близкие значения КУР и представляющих в ареале сосны обыкновенной определенные географические территории. В основе выделения перспективных климатипов приоритетное значение имело превышение показателей по высоте и запасу над контролем. Наличие отрицательных отклонений от среднего значения по другим показателям являлось основанием для исключения климатипов из группы перспективных.

Статистическая обработка всех полученных материалов проводилась общепринятыми методами (Рокицкий, 1973; Лакин, 1990; Буторова, 2000). Полученные данные обрабатывались в программах “Microsoft Office Excel” и “Statistica 8.0”. В работе использовались методы оценки нормальности распределения данных, применялись параметрические (критерий Стьюдента, Фишера) и непараметрические критерии (Манна-Уитни, Вилкоксона, Краскела-Уоллиса, Колмогорова-Сирнова, Пирсона, Шапиро-Уилка), оценка гомогенности дисперсий тестом Левена, линейный корреляционный анализ (Пирсона) с двусторонней проверкой значимости и ранговый корреляционный анализ (Спирмена), регрессионный анализ, метод ранжированных рядов (Харькова, Гржибовский, 2014; Унгуряну, Гржибовский, 2014; Фадейкина и др., 2019). Критерий Краскела-Уоллиса успешно использовался при оценке межвидовых различий по высоте в географических культурах лиственниц (Кузьмин и др., 2021). Индексированные значения признаков (ШГК и др.) были получены отношением реальных значений к аппроксимируемым. Аппроксимация ШГК выполнялась с помощью полинома четвертой степени, доли поздней древесины – полиномом второй степени. При выполнении необходимых статистических требований к выборкам, проводились однофакторный и многофакторный дисперсионный анализы, включающие апостериорную проверку критерием Тьюки и оценку компонентов дисперсии. В разделении климатипов на группы по совокупности признаков использовался кластерный анализ методом Уорда, использующий методы дисперсионного анализа для оценки расстояний между кластерами, кластерный анализ методом k-средних (Кобзарь, 2006; Буреева, 2007). Таким образом, использование широкого спектра современного компьютерного оборудования, устройств, программ и различных методов в измерении и статистической обработке результатов позволило проанализировать значительный объем материала при изучении эколого-географической изменчивости сосны обыкновенной.

Глава 3. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ТАКСАЦИОННО-ЛЕСОВОДСТВЕННЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В ГЕОГРАФИЧЕСКИХ КУЛЬТУРАХ

3.1. Сохранность в условиях дерново-подзолистой песчаной почвы

Выживаемость растений в географических культурах (ГК) – один из важных показателей, свидетельствующий о специфике генотипического состава популяций, а также о целесообразности хозяйственного использования того или иного происхождения (Войчаль, 1970; Черепнин, 1970; Ирошников, 1974). В пункте испытания географических культур сохранность отражает адаптивную реакцию климатипов сосны на новые экологические факторы, поэтому исследования географических культур начинаются с учета этого показателя.

По результатам последнего учета в 37-летних географических культурах в условиях дерново-подзолистой песчаной почвы сохранность у климатипов сосны варьирует от 20 % у солотчинского Рязанской области (№ 70) до 93 % у печенгского Мурманской области (№ 1). Исключение составляют два климатипа из Украины: дубровицкий (№ 66) – 4 % и бориспольский (№ 68), с полной элиминацией саженцев, и один климатип из Республики Беларусь: ленинский Гомельской области (№ 67) – 5 % (Рисунок 3.1; Приложение 2 – Таблица П2.1). Сохранность контрольного варианта (богучанский климатип, № 42) снижена на 3% в сравнении с 25-летнем возрастом (Кузьмина и др., 2004), с 79 до 76 % (Кузьмин, Кузьмина, 2020а). Среднее значение сохранности на участке составляет 62 % с коэффициентом изменчивости (CV) – 32 %, медиана – 69 %. Средняя приживаемость на 1й год после посадки составляет 91 %, CV = 8 %. Высокая сохранность (выше 62 %) сохраняется у ряда климатипов северных регионов европейского севера, из Мурманской и Архангельской областей, Карелии (№№ 1, 5–7, 29, 31, 34, 35), из Башкортостана, Свердловской, Пермской и Курганской областей (№№ 26, 27, 29, 31, 72) и регионов Сибири (Красноярского края, Омской и Новосибирской областей).

По средней сохранности отмечается левосторонняя асимметрия (-1.14 ± 0.26) с коэффициентом эксцесса 1.09 ± 0.52 , где около 50 % из исследуемых климатипов имеют значения в интервале от 60 до 80 %. Распределение средних значений климатипов не соответствует нормальному (Рисунок 3.2). Низкая сохранность (меньше 41 %) отмечается у климатипов южных, западных и центральных районов ареала сосны обыкновенной (из Прибалтики, Украины, Беларуси, Московской, Саратовской и Рязанской областей, №№ 11, 20, 64, 66–70). Полная элиминация сосны произошла у бориспольского климатипа из Украины (№ 68).

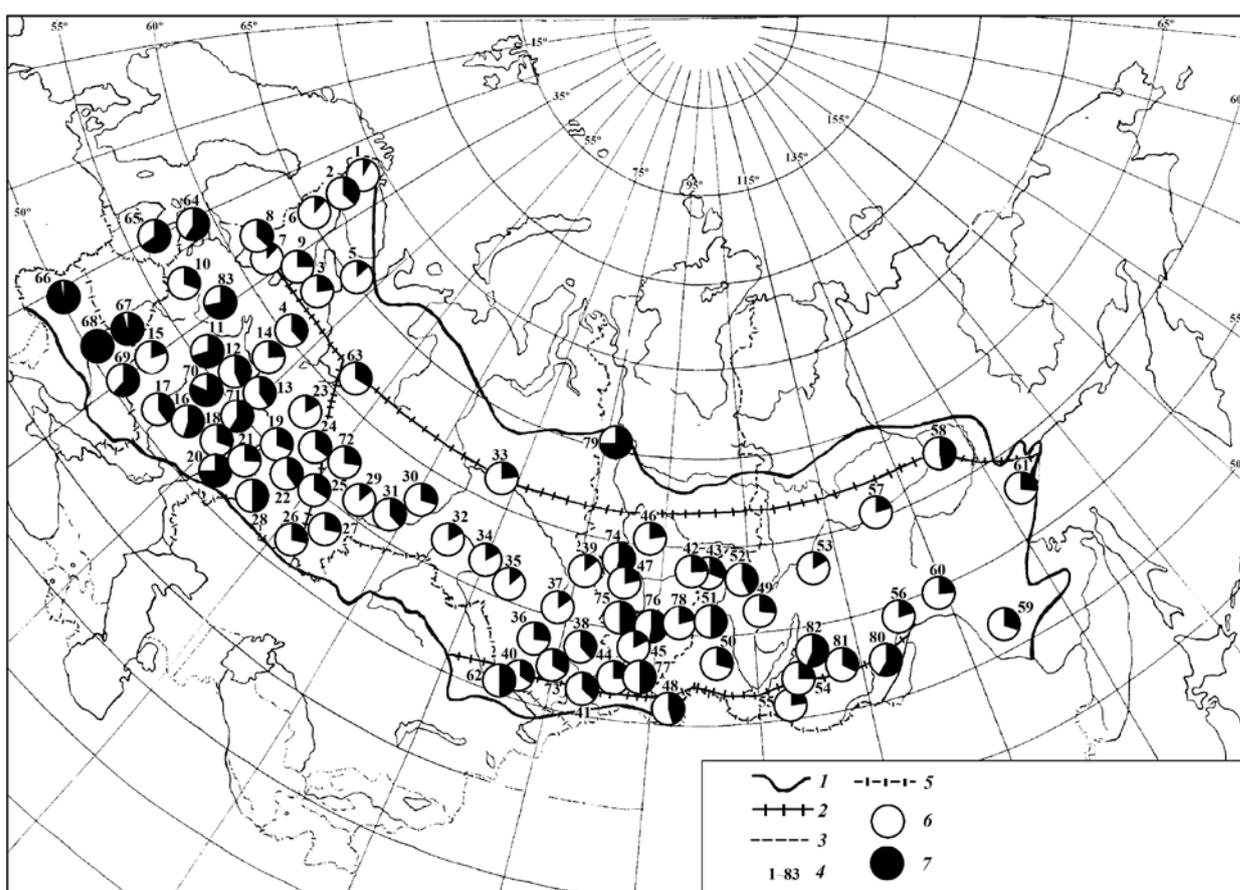


Рисунок 3.1 – Сохранность климатипов сосны обыкновенной в ГК на песчаной почве (1 – граница ареала вида; 2 – граница подвигов по Л.Ф. Правдину (1964); 3 – граница Красноярского края; 4 – номера климатипов; 5 – граница государств; 6 – доля живых деревьев, %; 7 – доля погибших деревьев, %)

Для анализа динамики сохранности тестируемых климатических экотипов сосны использованы архивные материалы регулярного мониторинга роста, сохранности и фитопатологического состояния сосны обыкновенной, проводимого с момента создания географических культур. Для удобства анализа

и демонстрации результатов сохранности географических культур, 83 климатипа сосны сгруппированы по принадлежности к биоклиматическим секторам, выделенным И.А. Коротковым на основе континентальности климата (Коротков, 1994). В связи с этим, 83 климатических экотипа были разделены на шесть групп, в соответствии с их географическим происхождением, соответствующим шести континентальным секторам (Приложение 1 – Таблица П1.2).

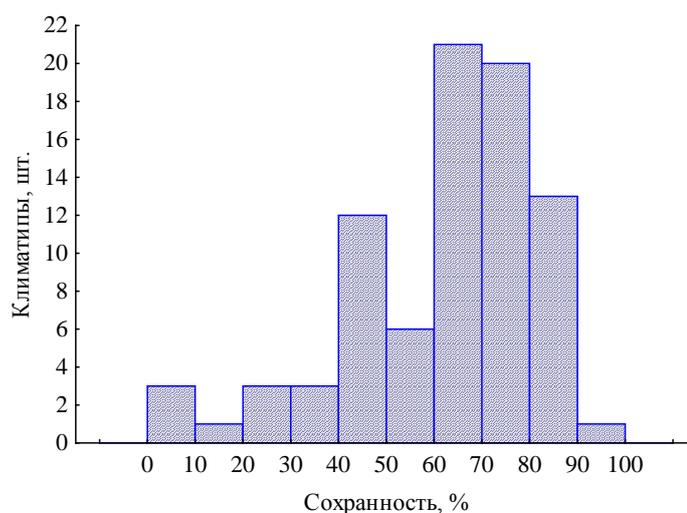


Рисунок 3.2 – Распределение значений итоговой сохранности климатипов сосны в условиях песчаной почвы

К Восточно-Европейскому слабо-континентальному сектору отнесены шесть северных климатических экотипов из северной и средней тайги (№№ 1, 2, 6, 7, 8, 9) с территории Кольско-Карельской лесорастительной области (ЛО) и восемь из Днепровско-Прибалтийской ЛО (№№ 64, 65, 66, 67, 68, 69, 10, 83). Места происхождения климатипов и динамика сохранности в географических культурах показаны на Рисунках 3.1 и 3.3. По итоговым значениям (учет в 37 лет) и динамике сохранности у климатипов сосны отмечаются разные результаты и дифференциация на группы в пределах сектора (Рисунок 3.3).

Часть представителей первой группы являются лидерами по высокой сохранности. К ним относятся климатические экотипы из северной и средней тайги Мурманской области и Карелии, в частности, печенгский климатип (№ 1) с сохранностью 93%. чупинский (№ 6) и пряжинский (№ 7) с сохранностью 88 %.

Данные климатипы занимают первое и второе места в ранговой классификации по сохранности среди всех климатипов в географических культурах. Среди них различия начинают проявляться уже с третьего года после посадки культур, у чупинского сохранность снижается на 6%, в то время как у пряжинского – на 1%. С увеличением возраста различия по сохранности между ними нивелируются и в 23-летнем возрасте их показатели сравниваются и становятся стабильными до 37-летнего возраста.

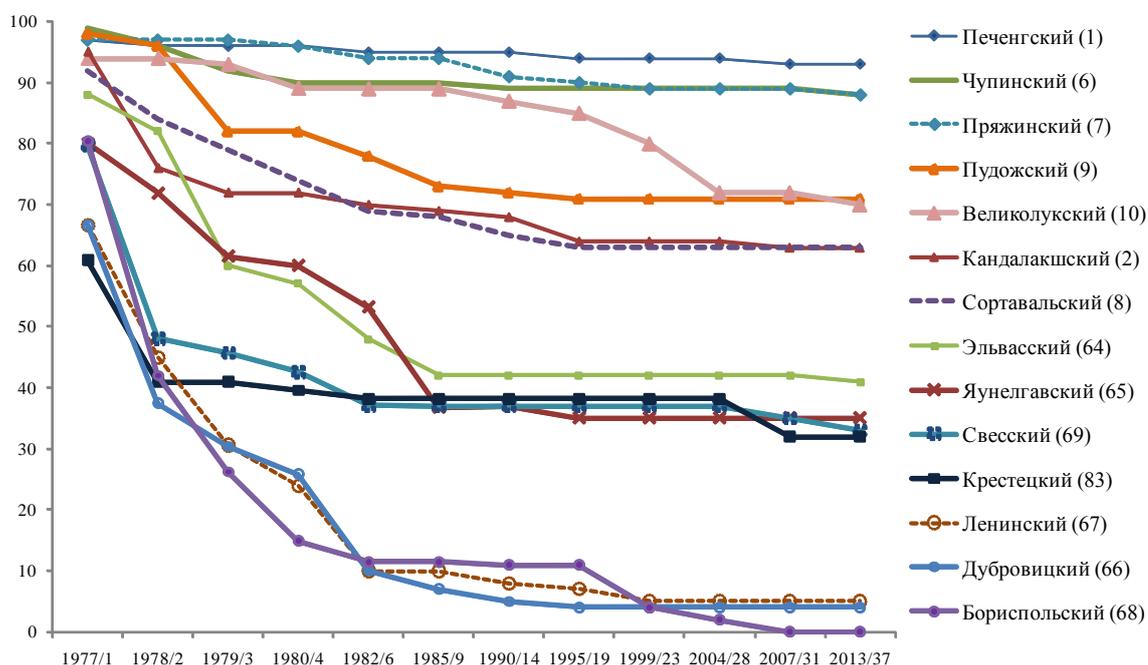


Рисунок 3.3 – Динамика сохранности на песчаной почве у климатипов (в скобках указан авторский номер) сосны с территории Восточно-Европейского слабо-континентального сектора (по оси ординат – сохранность, %; по оси абсцисс – год/возраст культур, лет)

Другая часть климатипов этой группы имеет итоговые значения в пределах от 63 % до 71 % сохранности при высокой приживаемости, от 89 % до 98 %. К ним относятся климатические экотипы также из северной и средней тайги Мурманской области, Карелии и Псковской области: пудожский (№ 9), сортавальский (№ 8), кандалакшский (№ 2) и великолукский (№ 10). Падение процента сохранности у сосны этих происхождений произошло в первые шесть лет после посадки и значительнее, чем у первой части климатипов. Понижение

сохранности на 16–23 % отмечается у пудожского и кандалакшского климатических экотипов в двух- и трехлетнем возрасте, у сортавальского снижение сохранности на 23 % отмечается за шесть лет роста. Стабилизация показателя у этих климатипов происходит к 18–19-летнему возрасту. Вторую группу слабо-континентального сектора представляют климатипы с сохранностью от 32 до 41 % (приживаемость 61–95 %) из южной тайги и зоны широколиственных лесов Прибалтики, Украины и Новгородской области: эльвасский (№ 64), яунелгавский (№ 65), свесский (№ 69) и крестецкий (№ 83). Приживаемость у них варьирует от 61% у крестецкого Новгородской области до 95 % у эльвасского. Элиминация прижившихся саженцев сосны у данных климатипов происходила продолжительнее, в течение девяти лет, особенно после повреждений ассимиляционного аппарата в период заболевания, вызванного снежным шютте (1982–1985 гг.). Снижение сохранности произошло на 16 %, затем у них отмечается стабилизация показателя.

Климатипы из Украины и Беларуси из зоны южной тайги и широколиственных лесов – бориспольский (№ 68), дубровицкий (№ 66) и ленинский (№ 67), представляющие третью группу сектора, имеют самые низкие итоговые значения сохранности. В двухлетнем возрасте сохранность у них составляла 37–42 %, в шестилетнем возрасте в связи с заболеванием снежным шютте снизилась до 11 % у бориспольского, до 10 % у дубровицкого и до 24 % у ленинского климатипов. В период эпифитотии, вызванной ценангиевым некрозом, в 23-летнем возрасте, у дубровицкого и ленинского климатипов сохранность снижается до 4–5 % в связи с повреждениями хвои и почек в кронах деревьев. Полная элиминация деревьев произошла у бориспольского климатипа – к 31-летнему возрасту культур, у остальных итоговая сохранность составляет 4–5 %. Более детальный анализ климатипов в связи с устойчивостью к грибным патогенам рассматривается в Главе 6.

К Восточно-Европейскому умеренно-континентальному сектору относятся наибольшее количество климатипов – 26 шт., с итоговыми показателями сохранности 20–87 % (Рисунок 3.4). Климатипы представляют разные

лесорастительные зоны с территории Восточно-Европейской и Уральской лесорастительных областей и разделяются по итоговым значениям на три группы. К климатипам с высокими показателями приживаемости (96–99 %) и итоговой сохранностью (85–87 %) из этого сектора относятся всего три: пинежский (№ 5) из Архангельской области, ревдинский (№ 29) и слободской (№ 23) из Свердловской и Кировской областей соответственно.

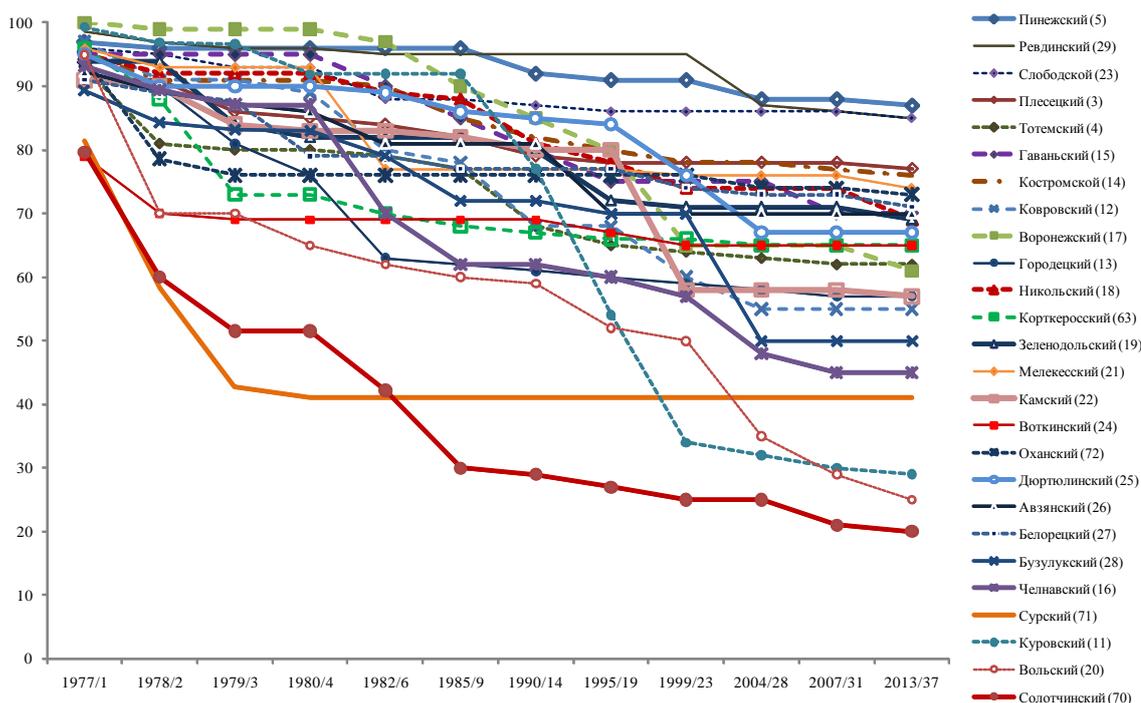


Рисунок 3.4 – Динамика сохранности на песчаной почве у климатипов сосны с территории Восточно-Европейского умеренно-континентального сектора (по оси ординат – сохранность, %; по оси абсцисс – год/возраст культур, лет)

Меньшие показатели сохранности – от 45 до 77 % при относительно высокой приживаемости отмечаются у второй группы, состоящей из 20 климатипов из Восточно-европейской равнинной ЛО и Уральской лесорастительной горной области. К ним относятся климатипы из широколиственно-хвойных лесов, лесостепей и южной тайги южных, центральных и северных районов России – Нижегородской, Московской, Костромской, Владимирской, Рязанской, Ульяновской, Тамбовской, Саратовской и Кировской областей, республики Коми, Предуралья, Среднего, Южного Урала и Зауралья.

Для большинства из них сохранность первые 4 года превышает 80 %, существенное снижение начинается после пяти лет роста, совпадая с периодом заболевания снежным шютте, а также после 23–25-летнего возраста, после вспышки заболевания ценангиевым некрозом. Самая низкая итоговая сохранность в пределах 41 % во второй группе отмечается у сурского климатипа из Ульяновской области (№ 71). Резкое снижение сохранности у него произошло в первые три года, к 1980 г. сократилась до 41%, позднее не отмечается падения показателя до 2013 г.

Значительно меньшую итоговую сохранность 21–29 % при хорошей приживаемости в пределах 80–99 % имеют климатипы третьей группы из Московской, Саратовской и Рязанской областей (куровский (№ 11), вольский (№ 20) и солотчинский (№70)). У большей части растений куровского и солотчинского климатипов после массового заболевания снежным шютте наблюдалась гибель вегетативного аппарата, это повлияло на дальнейшую жизнеспособность деревьев. К засушливому 1999 г. сохранность у них резко упала до 29 и 21 % соответственно. У вольского климатипа после заболевания ценангиевым некрозом сохранность понизилась до 25 %.

К Западно-Сибирскому континентальному сектору относится 21 климатип, к которому добавлена динамика сохранности долонского климатипа (№ 62), единственного представителя Внутриматерикового сильно континентального субаридного и аридного сектора, место происхождения которого относится к Казахстанской равнинно-плоскогорной ЛО (Рисунок 3.5). Итоговый процент сохранности объединенной географической группы из 22 климатипов варьирует от 25 до 86 % при хорошей приживаемости (86–99 %) у преобладающей части климатипов. Из всех представителей Западно-Сибирского континентального сектора выделяется туруханский климатип № 79, имеющий самое низкое итоговое значение сохранности в данной группе – 25 % при приживаемости 89 %. Значительное снижение сохранности до 45 % произошло к трехлетнему возрасту и к 23-летнему возрасту (в годы эпифитотии) снизилась до 30 %. Местом происхождения туруханского климатического экотипа является северная тайга,

тип почв – подзолы, характеризующиеся более гумидными условиями по сравнению с остальными климатипами.

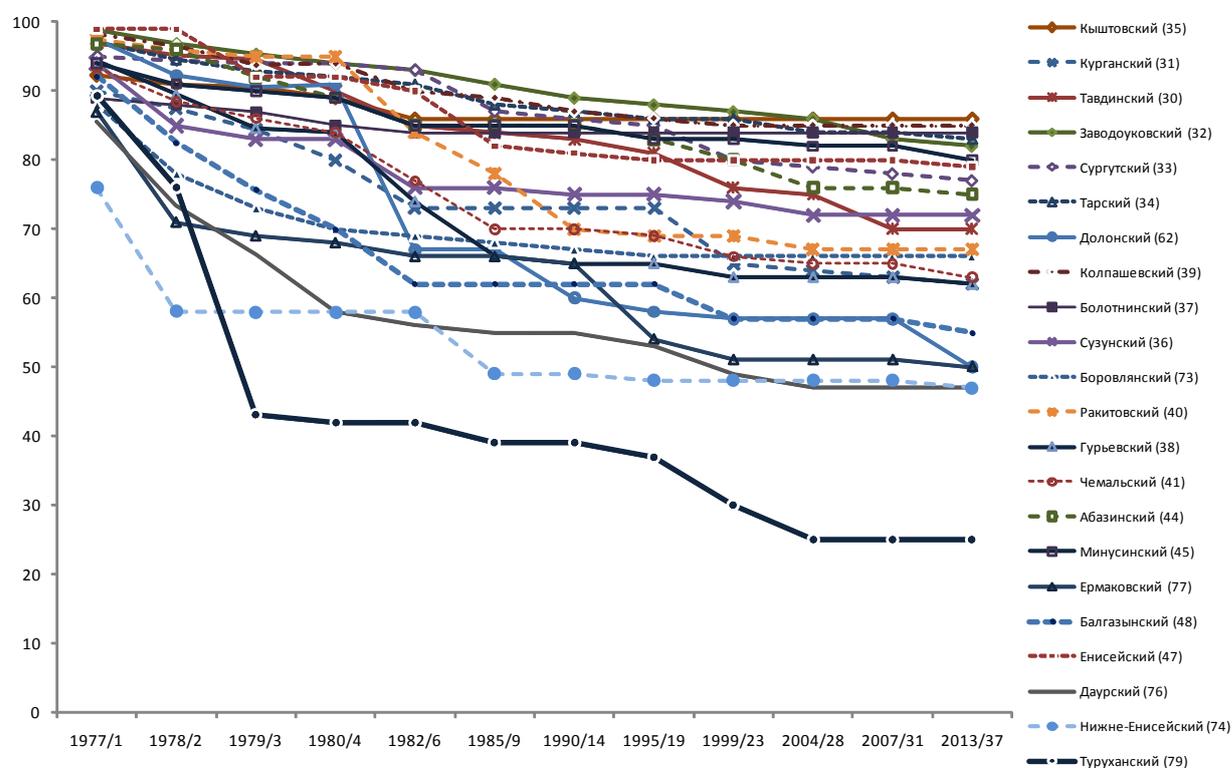


Рисунок 3.5 – Динамика сохранности на песчаной почве у климатипов сосны с территории Западно-Сибирского континентального сектора (по оси ординат – сохранность, %; по оси абсцисс – год/возраст культур, лет)

К Средне-Сибирскому сильно континентальному сектору относятся 10 климатипов, их итоговая сохранность варьирует от 50 до 78 % (Рисунок 3.6). Дифференцируются климатипы на две группы: с сохранностью от 69 до 78 % при приживаемости от 88 до 98 % и с меньшей сохранностью 50–57 % при приживаемости от 76 до 91 %. К климатипам с меньшими приживаемостью и сохранностью относятся: ачинский (№ 75) из лесостепи Красноярского края, якутский (№ 58) из тайги Якутии, вихоревский (№ 51) и катангский (№ 52) из южной тайги Иркутской области. Значительное снижение процента сохранности растений у этих климатипов отмечается в первые годы после посадки. С увеличением возраста деревьев сохранность продолжает снижаться, особенно в периоды заболевания, вызванного снежным шютте в 6–8 лет и в возрасте 20–23

года после перенесенного заболевания, вызванного ценангиевым некрозом (в 1997–1999 гг.), а также в засушливые по осадкам годы, например, 1999 г.

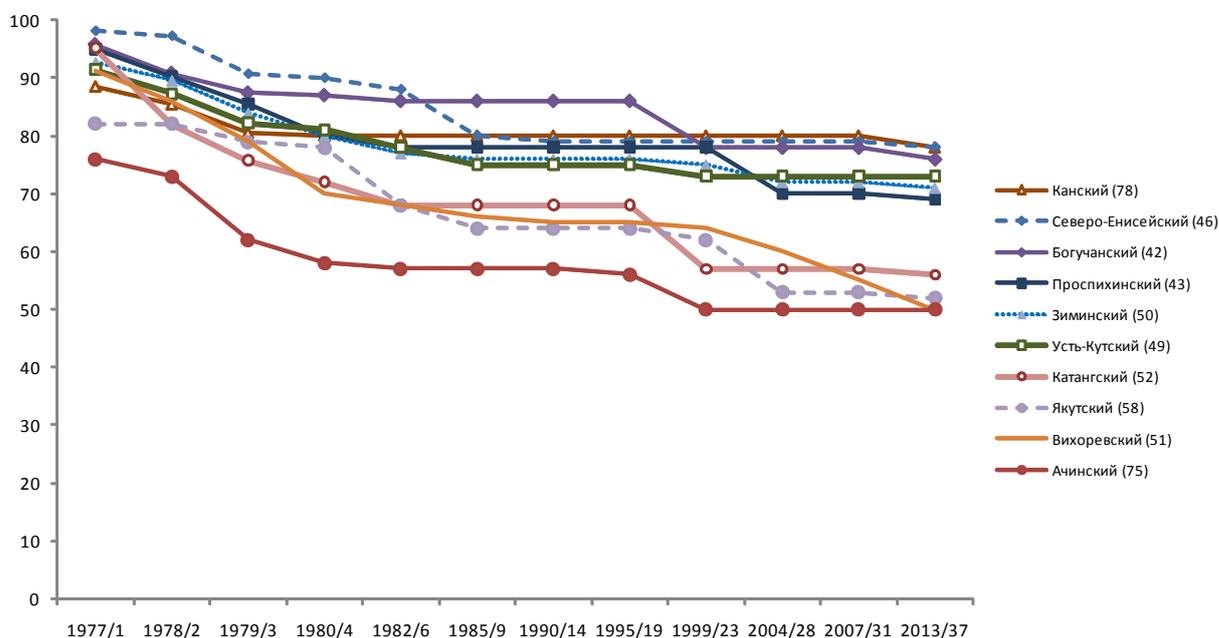


Рисунок 3.6 – Динамика сохранности на песчаной почве у климатипов сосны с территории Средне-Сибирского сильно континентального сектора (по оси ординат – сохранность, %; по оси абсцисс – год/возраст культур, лет)

К представителям группы с высокой приживаемостью 88–98 % и с сохранностью от 69 до 78 % относятся контрольный богучанский климатип, и ближайший к нему по месту происхождения проспихинский из южной тайги и другие климатические экотипы Красноярского края (северо-енисейский из горной тайги и канский из лесостепи) и Иркутской области (усть-кутский из подтайги и зиминский из лесостепи). Существенные снижения сохранности у них, так же, как и у климатипов, рассмотренных выше по тексту, происходят в периоды заболеваний снежным шютте и ценангиевым некрозом.

Восточно-Сибирский крайне-континентальный сектор представляют семь климатипов из разных лесорастительных зон (таежных, подтаежных, подтаежно-степных, горно-таежных) Иркутской и Амурской областей, Бурятии и Забайкальского края. Дальневосточный континентально-муссонный сектор

представляют аянский и свободненский климатипы из Хабаровского края и Амурской области, их динамика показана на Рисунке 3.7.

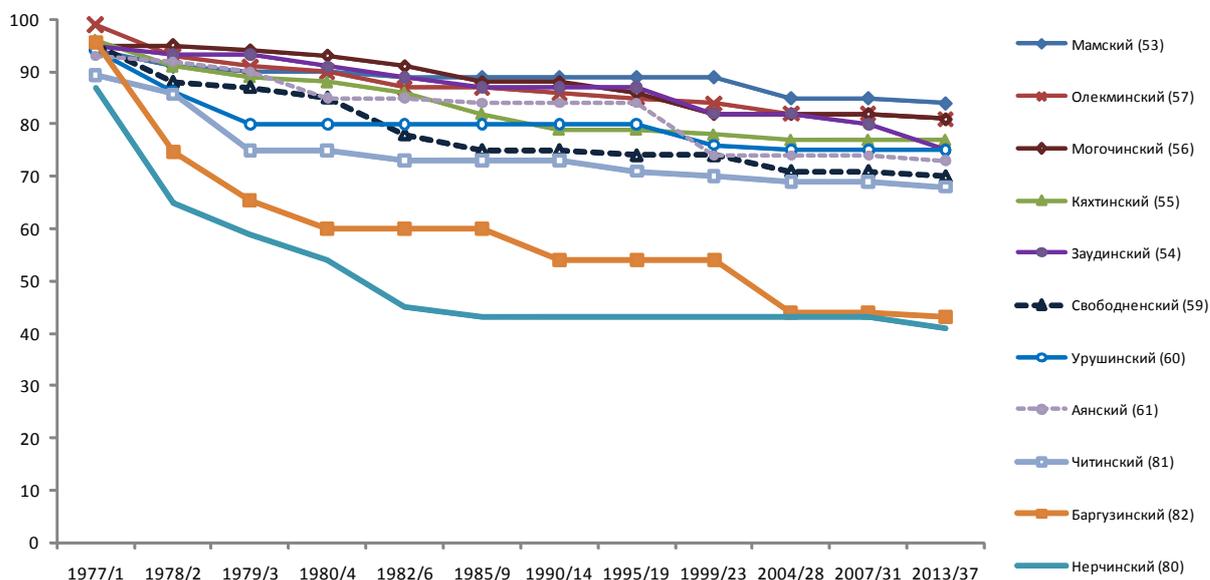


Рисунок 3.7 – Динамика сохранности на песчаной почве у климатипов сосны с территорий Восточно-Сибирского крайне-континентального и Дальневосточного континентально-муссонного секторов (по оси ординат – сохранность, %; по оси абсцисс – год/возраст культур, лет)

По динамике и итоговым показателям климатипы данных секторов разделяются на две группы. Итоговые показатели сохранности климатипов Восточно-Сибирского сектора составляет 41–84 % при приживаемости 80–96 %. Приживаемость и итоговая сохранность климатипов Дальневосточного сектора составляет соответственно 87–96 % и 41–43 %.

Из представителей Восточно-Сибирского крайне-континентального сектора выделяются два климатипа: баргузинский (№ 82) и нерчинский (№ 80), имеющие низкие итоговые сохранности (43 % и 41 % соответственно) по сравнению с остальными представителями восточных секторов. Их отличительной особенностью является резкое снижение сохранности уже на второй год роста в условиях географических культур и позднее, с увеличением возраста культур. Местом происхождения нерчинского климатипа являются степные подтаежные леса, с лугово-черноземными почвами, приуроченными к межгорным

понижениям Забайкалья. Для этих почв типична небольшая глубина залегания почвенно-грунтовых вод (3–7 м), водный режим характеризуется чередованием более или менее глубокого промачивания и возвратно-капиллярного подпитывания нижней части почвенного профиля в течение значительной части вегетационного периода. Различие в почвенных условиях в пункте происхождения материнского насаждения и пункте испытания культур повлияло на сохранность нерчинского климатипа в условиях песчаной почвы географических культур в Богучанском лесничестве.

Место происхождения баргузинского климатипа находится в горно-таежных лесах в предгорьях Баргузинского хребта, между повышениями на дерново-таежных почвах, что препятствует возникновению засушливых условий в данном регионе. Поэтому, совершенно контрастные засушливые условия экспериментального участка с песчаной почвой, а также вспышка ценангиевого некроза в 1999 г. привели к существенному снижению сохранности баргузинского климатипа. В связи с этим, можно отметить, что климатипы с относительно высокими показателями сохранности в местах происхождения имеют лесорастительные условия близкие к условиям в пункте их испытания. Места происхождения климатипов, относящихся к группе с высокой сохранностью близки к более сухим условиям степей и лесостепей, имеют более высокие показатели дренирования почв.

Таким образом, в результате анализа выявлена четкая дифференциация по сохранности у климатипов с территории Европейского слабо-континентального сектора, Средне-Сибирского и Восточно-Сибирского секторов. Климатипы других секторов имеют менее значимую дифференциацию. Лучшая сохранность в пределах каждого сектора часто отмечается у сосны из таежных зон. В Европейских секторах континентальности высокая сохранность отмечается у климатипов из зон северной, средней и южной тайги, низкая – у сосны из южных популяций широколиственно-хвойных лесов, степей и лесостепей. Очевидно, что чем ближе климатические и лесорастительные условия исходных популяций

климатипов сосны к условиям пункта эксперимента, тем лучше результаты сохранности.

Генетические особенности потомства климатипов сформировались под действием определенных географических, климатических и экологических факторов в местах их происхождения, поэтому в пункте испытания возможна оценка влияния этих факторов на показатели роста и сохранности тестируемых климатипов сосны. В связи с этим, для подтверждения некоторых выявленных закономерностей проведен корреляционно-регрессионный анализ.

Основное влияние среди климатических факторов на сохранность в условиях песчаной почвы в географических культурах оказывает продолжительность безморозного периода в пункте происхождения климатипов. С увеличением безморозного периода сохранность снижается ($y = 120.54 - 0.50 * x$; $r = -0.51$; $p < 0.001$; $R^2 = 0.26$ (Рисунок 3.8). Коэффициенты корреляции Спирмена с суммой температур > 10 °C ($r = -0.45$), длиной активного вегетационного периода (число дней с температурой > 10 °C) ($r = -0.42$), с северной широтой места происхождения ($r = 0.36$) значимые ($p < 0.001$). С восточной долготой отмечается значимая положительная связь ($r = 0.24$; $p < 0.05$). Связи с температурными факторами отрицательные, что свидетельствует о том, что ряд климатипов из теплых регионов показывают в условиях Средней Сибири меньшую сохранность по сравнению с климатипами из более холодных регионов. Об этом свидетельствуют и литературные данные (Черепнин, 1980, 1999; Наквасина и др., 2001; Новикова, 2002), отмечающие, что наиболее устойчивым является потомство сосны, место происхождения которого характеризуется относительно коротким вегетационным периодом и меньшей суммой эффективных температур, чем в условиях выращивания.

Очевидно, что чем значительнее отличия условий происхождения от условий выращивания, тем меньше показатель сохранности испытуемых климатипов. Но эта тенденция не всегда сохраняется, например, в ходе анализа отмечены климатипы из широколиственных лесов и лесостепных зон с территории как Европейских, так и Сибирских континентальных секторов,

имеющих относительно высокие значения сохранности и не схожие по лесорастительным условиям с пунктом испытания: костромской Костромской, николевский Пензенской, Мелекесский Ульяновской областей и другие. По всей вероятности, эти климатипы в пункте происхождения имеют локальные почвенные и лесорастительные условия близкие к условиям песчаной дерново-подзолистой почвы экспериментального участка и широкую норму генетической реакции при адаптации к новым условиям среды. Такие климатипы требуют дальнейшего изучения их роста и развития в старшем возрасте.

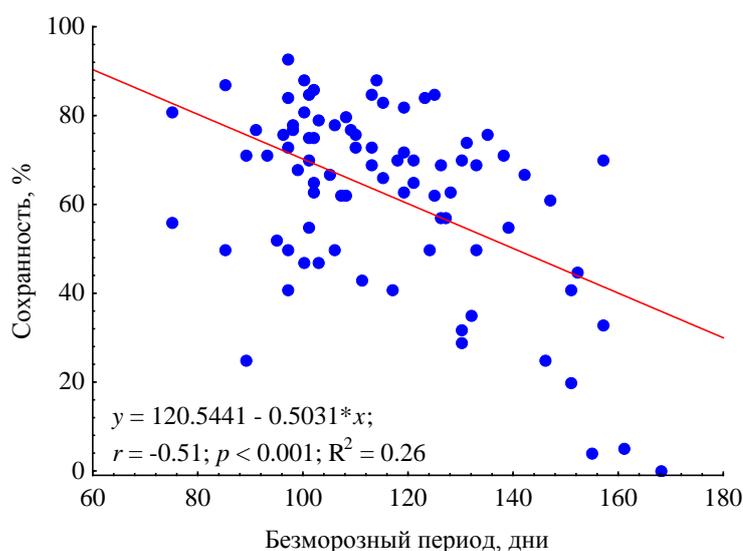


Рисунок 3.8 – Регрессионная линейная модель зависимости сохранности климатипов сосны в условиях песчаной почвы от длины безморозного периода в пунктах происхождения

В ходе анализа влияния средних многолетних осадков с мая по июнь в местах происхождения климатипов из регионов с безморозным периодом более 125 дней, к которым относятся упомянутые выше по тексту климатипы, на итоговую сохранность в географических культурах, была установлена значимая отрицательная связь (Рисунок 3.9).

Таким образом, дополнительным фактором влияния на сохранность потомств климатипов сосны из более теплых регионов могут быть осадки в начале вегетационных периодов в пунктах происхождения. Поэтому их дефицит в пункте испытания в условиях песчаной почвы для некоторых климатипов негативно сказывается на сохранности и росте деревьев, что подтверждается

экспериментальными исследованиями по влиянию почвенной влаги на рост сосны обыкновенной и других хвойных видов (Пономарева и др., 2009; Кузьмин и др., 2010, 2011).

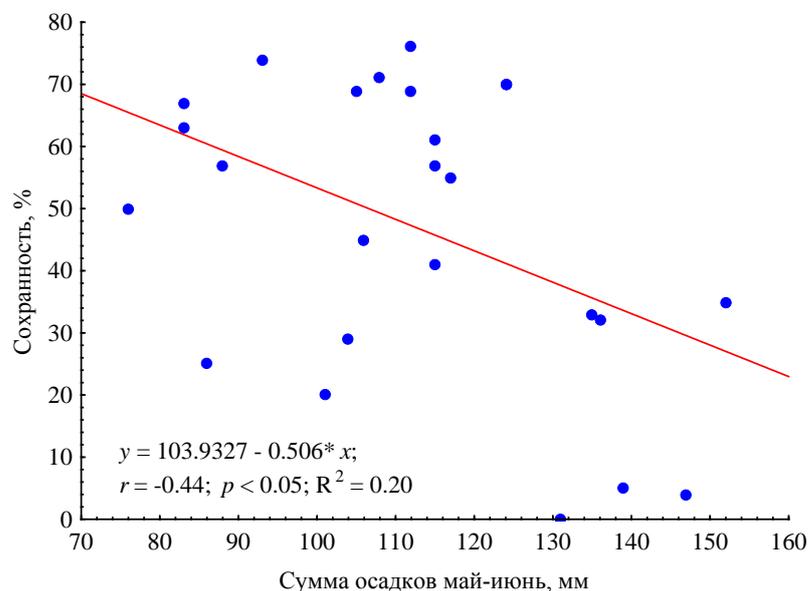


Рисунок 3.9 – Регрессионная линейная модель зависимости сохранности климатипов сосны в условиях песчаной почвы от осадков мая–июня в пунктах происхождения с безморозным периодом более 125 дней

По мнению некоторых исследователей, на рост и сохранность сеянцев и саженцев в первые годы жизни положительное влияние оказывают крупные семена (Вересин, 1963; Chauhan, Raina, 1980; Исакова, 1981). В связи с этим, в работе исследовано влияние массы семян материнских насаждений климатических экотипов на сохранность потомства в географических культурах. Масса семян материнских насаждений климатических экотипов из которых создавались географические посева варьирует от 3.27 до 9.18 г., причем масса семян у исходных популяций сосны из северной, средней тайги и из северных районов южной тайги часто значительно меньше (до 5.5 г), чем у более южных климатипов (Приложение 1 – Таблица П1.1).

Для выборки всех климатипов сосны, по которым есть данные исходной массы семян (62 климатипа) отмечается значимый отрицательный коэффициент корреляции Спирмена между итоговой сохранностью и массой исходных семян (г

= -0.47; $p < 0.001$), что подтверждает лучшую сохранность многих климатических экотипов из северной, средней и южной тайги, имеющих относительно мелкие по массе семена. Поэтому, можно отметить, что известное в литературе мнение о положительном влиянии массы семян на рост саженцев может проявляться только в культурах, созданных из семян местной сосны. Выживаемость и рост географических посевов и посадок находятся под влиянием, в первую очередь, наследственных особенностей климатипов сосны, сформированных в разных географических, климатических и лесорастительных условиях, и их адаптивной реакции на окружающую среду в пункте испытания.

В условиях песчаной почвы на динамику сохранности повлияли эпифитотии, вызванные грибными патогенами, которые явились причиной ослабления и элиминации сосны. В возрасте 6 лет отмечалось снежное шютте, в возрасте 20–23 года – ценангиевый некроз (анализ заболеваний в Главе 6).

3.2. Сохранность в условиях темно-серой лесной суглинистой почвы

Сохранность климатипов сосны на экспериментальном участке географических культур с темно-серой лесной суглинистой почвой учитывалась в возрасте 36 лет. В условиях данного участка у пяти климатипов сосны отмечается полная элиминация саженцев: дубровицкого (№ 66), бориспольского (№ 68) и свесского (№ 69) климатипов из Украины, яунелгавского из Латвии (№ 65), ленинского из Беларуси (№ 67). Относительно максимальная сохранность (50–60 %) выявлена у тавдинского (№ 30) из Свердловской области и могочинского (№ 56) из Забайкальского края (Кузьмин, Кузьмина, 2020а). Сохранность контрольного варианта (богучанский климатип (№ 42)) составляет 46 % и сохраняется на уровне 25-летнего возраста (Кузьмина и др., 2004) (Рисунок 3.10).

При определении средней сохранности для всех климатипов в выборку не включены климатипы, подвергшиеся воздействию антропогенного фактора. Эти климатипы отмечены на карте как утраченные (ут.), к ним относятся: воронежский из Воронежской области (№ 17), камский из Татарстана (№ 22) и крестецкий из Новгородской области (№ 83). Среднее значение сохранности для

всех климатипов в условиях темно-серой лесной почвы составляет 26 %, медианное – 24 %. Распределение средних значений имеют коэффициенты асимметрии (0.26 ± 0.27) и эксцесса (-0.29 ± 0.53) близкие к нулю. Пик распределения менее острый, чем на песчаной почве, что свидетельствует о гораздо большей дифференциации между климатипами по значениям итоговой сохранности. Распределение по сохранности географических культур на темно-серой лесной почве соответствует нормальному по критериям Колмогорова-Смирнова ($p > 0.2$) и Шапиро-Уилка ($p = 0.24$) (Рисунок 3.11).

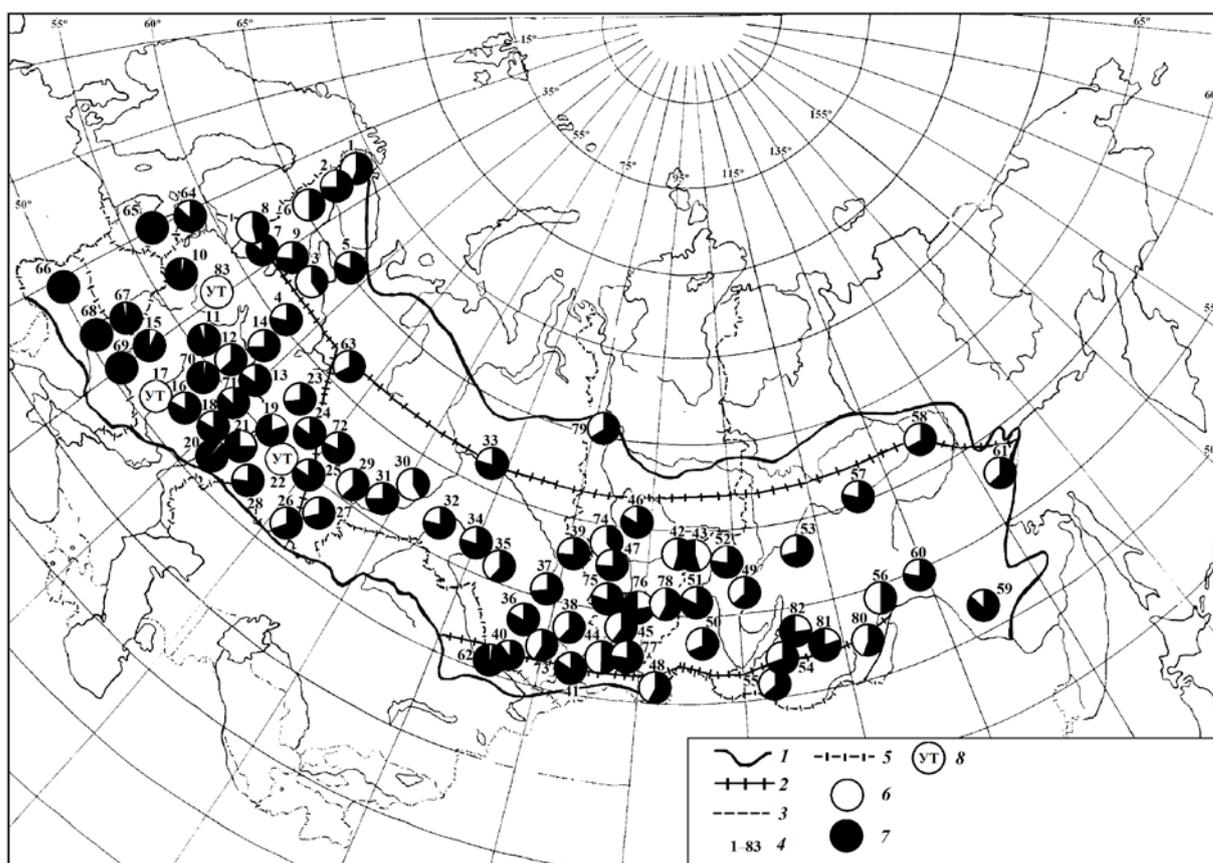


Рисунок 3.10 – Сохранность климатипов сосны в ГК на темно-серой лесной суглинистой почве (1–7 – см. Рисунок 3.1; 8 – утраченные климатипы из-за антропогенного фактора)

В условиях суглинистой почвы из-за отсутствия высоких значений отмечается меньший по сравнению с песчаной почвой диапазон варьирования показателя, в котором не оказалось значений итоговой сохранности выше 60 %. Графики динамики сохранности у климатипов сосны в условиях суглинистой

почвы, построенные по секторам континентальности, более однообразны, чем у климатипов сосны в условиях песчаной. Все климатипы имеют значительный отпад саженцев, особенно во 2й и 3й годы после посадки, у многих он продолжается до 6 и более лет, но с меньшей элиминацией саженцев. Максимальная итоговая сохранность 53 % отмечается у сортавальского (№ 8) из Карелии с территории Восточно-Европейского слабо-континентального сектора.

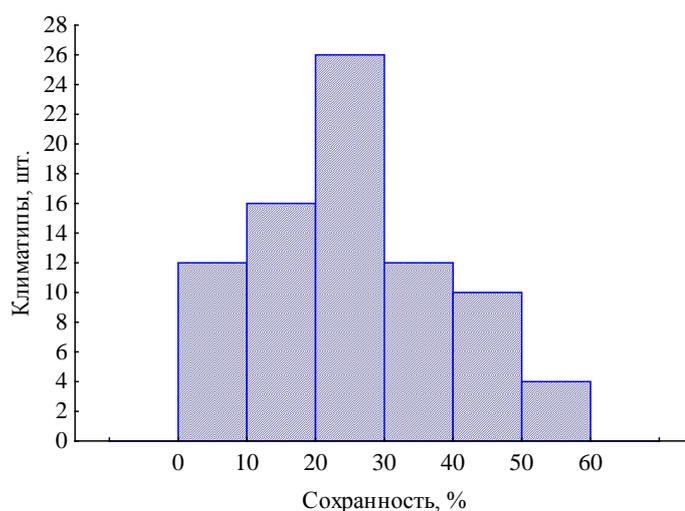


Рисунок 3.11 – Распределение значений итоговой сохранности среди всех климатипов сосны в условиях суглинистой почвы

Полную элиминацию саженцев имеют пять климатипов: три – с Украины (№№ 66, 68, 69), один – из Беларуси (№ 67) и один – из Латвии (№ 65). Динамика сохранности группы, представлена на Рисунке 3.12. Наибольшими показателями итоговой сохранности выделяются климатические экотипы из средней тайги Европейского Севера: сортавальский (№ 8), печенгский (№ 1) и чупинский (№ 6), имеющие сохранность 53 %, 40 % и 30 % соответственно. Относительно средние значения сохранности выявлены у кандалакшского (№ 2) – 25 %, пудожского (№ 9) – 23 %, эльвасского (№ 64) – 13 % и пряжинского (№ 7) – 14 % климатипов из северной и средней тайги с территории Мурманской области и Карелии, а также из подзоны южной тайги Эстонии.

На адаптацию климатипов сосны обыкновенной с первых лет роста, как на питомнике, так и в культурах, оказывают свое влияние генетические особенности

сосны. Основной отпад саженцев у климатипов этого сектора произошел на 2-й и 3-й годы, у многих продолжался в 4-летнем и более старшем возрасте. Одновременно причинами элиминации могли стать так называемые трудно учитываемые факторы: зарастание и угнетение светолюбивых саженцев сосны травянистой растительностью и возможные нарушения технологических работ при уходе, на это указывают и исследователи других экспериментов (Ирошников, 1977а; Наквасина, Бедрицкая, 1999; Новикова, 2002, Чернодубов и др., 2005; Тараканов и др., 2001).

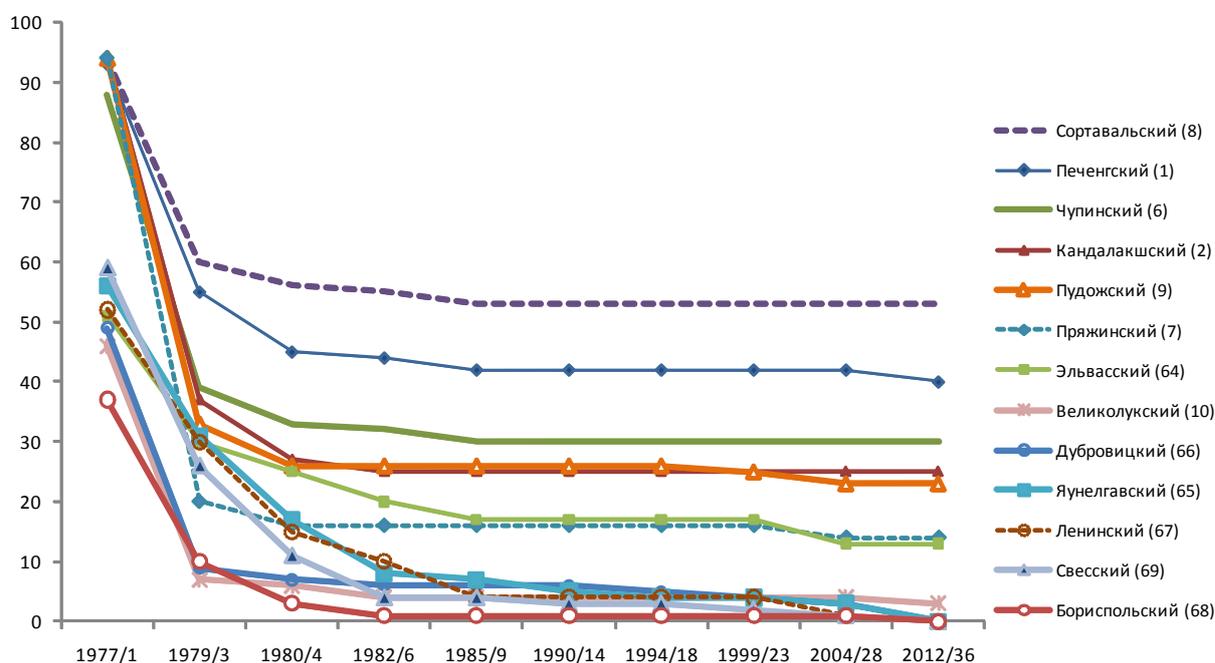


Рисунок 3.12 – Динамика сохранности на суглинистой почве у климатипов сосны с территории Восточно-Европейского слабо-континентального сектора (по оси ординат – сохранность, %; по оси абсцисс – год/возраст культур, лет)

Отмечается дифференциация климатипов сосны по приживаемости саженцев (приживаемость учитывалась осенью после окончания вегетационного периода). Выделяются две группы, так же, как и в условиях песчаной почвы, первую группу с относительно высокой приживаемостью (93–94%) составляют климатипы из северной, средней тайги Мурманской области и Карелии (печенгский, кандалакшский, чупинский, сортавальский, пряжинский и

пудожский). Климатипы второй группы имеют большой процент элиминации саженцев (41–63 %). Представляет группу, в основном, сосна из зоны сосновых и широколиственных лесов, из Полесско-Среднеднепровской лесной провинции.

Сохранность у преобладающей части климатипов Восточно-Европейского умеренно-континентального сектора (Рисунок 3.13) варьирует от 2 % у вольского (№ 20) из лесостепной зоны Саратовской области до 37 % у ревдинского (№ 29) из горно-таежных лесов Свердловской области.

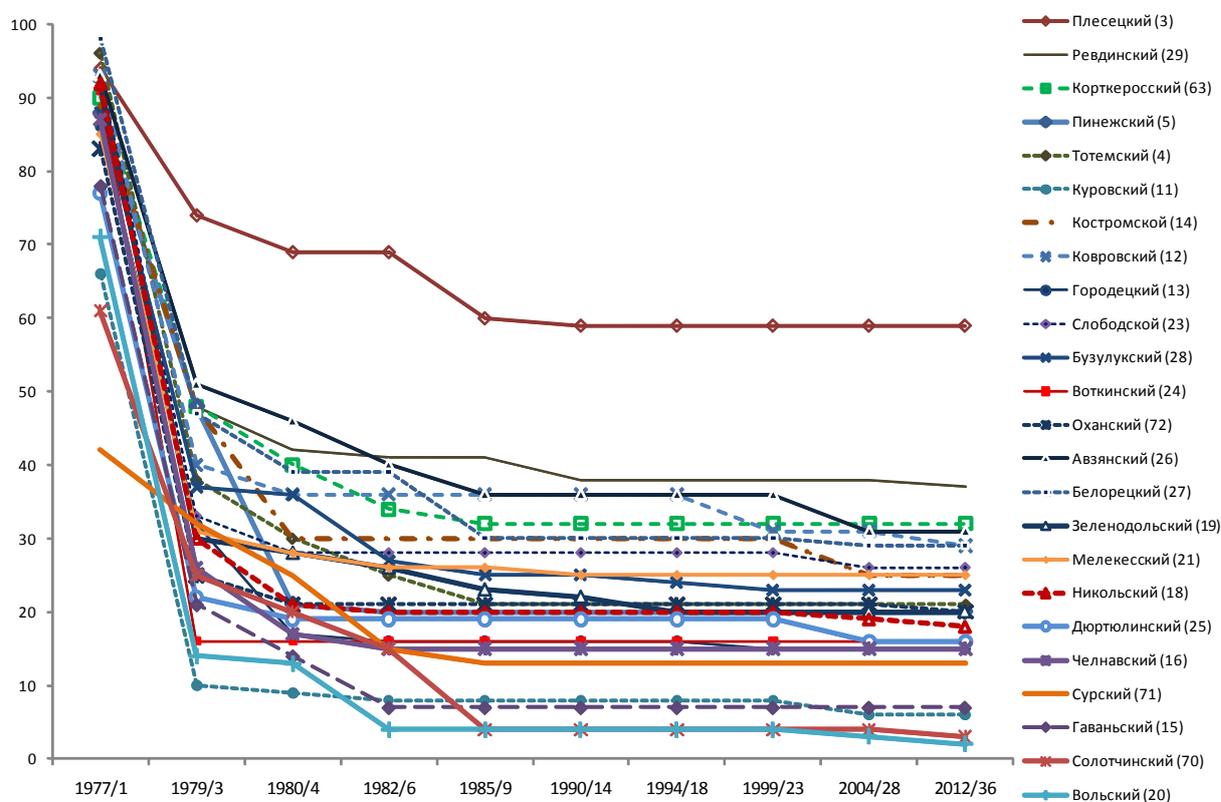


Рисунок 3.13 – Динамика сохранности на суглинистой почве у климатипов сосны с территории Восточно-Европейского умеренно-континентального сектора (по оси ординат – сохранность, %; по оси абсцисс – год/возраст культур, лет)

Относительно высокую итоговую сохранность (59 %,.) имеет плесецкий климатип из средней тайги Архангельской области, сохранность контрольного варианта – 46 % (Кузьмин, Кузьмина, 2020а). Низкая приживаемость в год посадки – 42 % отмечается у сурского климатипа из Ульяновской области, у остальных климатипов этого сектора приживаемость составляет 61–96 %. Основной отпад саженцев у большинства климатипов происходит до 3х-летнего

возраста, у ряда климатипов из центральной части России и Урала продолжается до 9 лет (Рисунок 3.13).

Сохранность климатипов в 36 лет из Западно-Сибирского континентального сектора варьирует от 3 до 60 % (Рисунок 3.14). Относительно высокие показатели сохранности отмечаются у восьми климатипов – от 34 до 60 %. Из них у трех: тавдинского (№ 30), ниже-енисейского (№ 74) и абазинского (№ 44) из подтаежных лесов и горно-таежного пояса с территории Свердловской области и Красноярского края сохранность составляет 49–60 %.

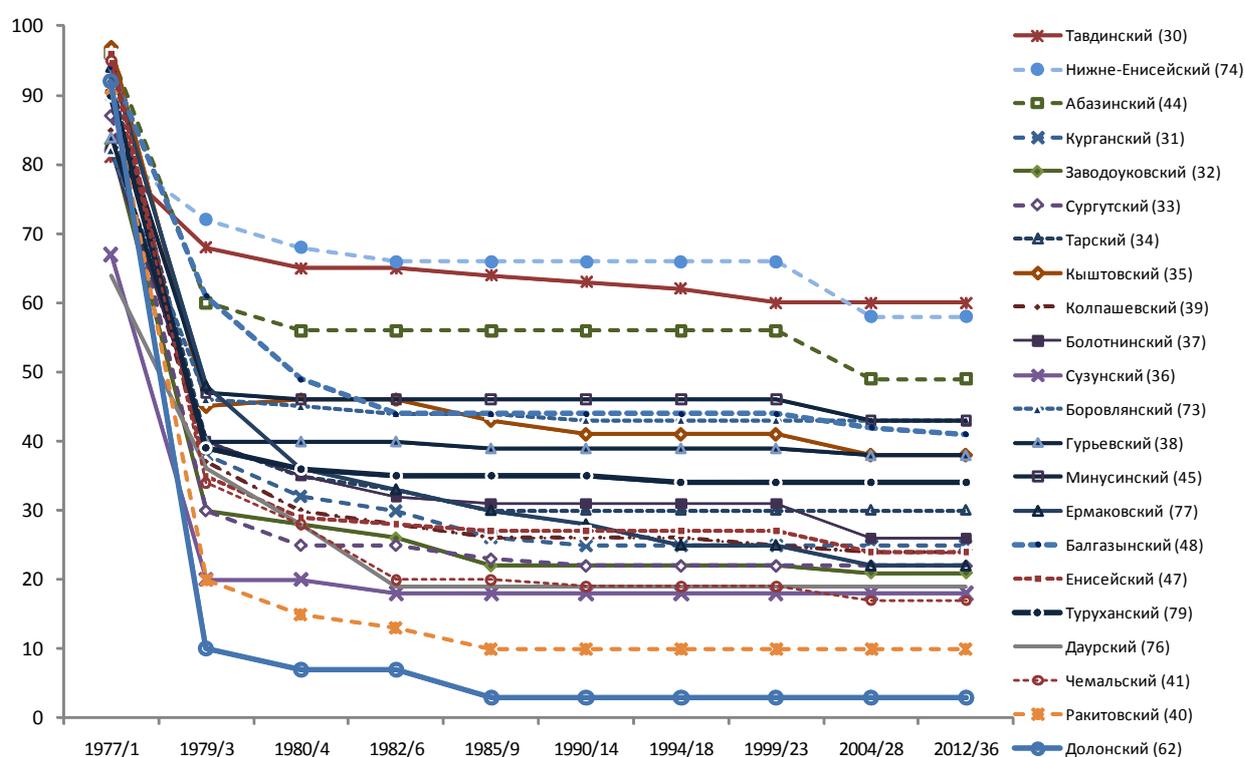


Рисунок 3.14 – Динамика сохранности на суглинистой почве у климатипов сосны с территории Западно-Сибирского континентального сектора (по оси ординат – сохранность, %; по оси абсцисс – год/возраст культур, лет)

С 4-летнего возраста у них отмечается относительная стабильность в сохранности. Низкая сохранность до 9 % отмечается у двух климатипов, представляющих сухие ленточные боры, окруженные степями – раkitовского (№ 40) с юга Алтайского края, а также у долонского (№ 62) из степной зоны

Казахстана. Приживаемость сосны у всех климатипов этого сектора высокая, она составляет 61–97 %, кроме долонского, имеющего 32 %.

Небольшой отпад ослабленных деревьев (3–8 %) выявлен в 28-летнем возрасте у климатипов с высокими показателями сохранности в раннем возрасте, например, у ниже-енисейского, абазинского, болотнинского, ермаковского, минусинского (№№ 74, 44, 37, 77, 45) и других. С увеличением возраста, после смыкания крон в рядах и междурядьях, в насаждении каждого климатипа наступает период сильных конкурентных отношений, в результате которого отмечается лидерство одних деревьев и угнетение других, за счет последних происходит снижение численности деревьев. Смыкание крон у сосны отмечалось раньше в условиях темно-серой лесной суглинистой почвы, чем в условиях дерново-подзолистой песчаной. Причем, у климатипов из лесостепных и степных зон, в связи с хорошо развитой кроной, в ряду отмечалось в 7–9 лет, междурядьях – в 13–17 лет, у сосны из таежных зон – на 3–5 лет позднее.

Сохранность сосны Средне-Сибирского сильно-континентального сектора в возрасте 37 лет варьирует от 18 до 46 % (Рисунок 3.15) при приживаемости 65–97 %. Климатические экотипы дифференцируются на две группы: с высокой (32–46 %) и пониженной сохранностью (18–23 %).

Первую группу составляют канский (№ 78), богучанский (№ 42), проспихинский (№ 43) климатипы из Красноярского края, усть-кутский (№ 49), зиминский (№ 50) из Иркутской области и якутский (№ 58) из Якутии. Вторую группу представляют: северо-енисейский (№ 46), ачинский (№ 75) климатипы из Красноярского края и вихоревский (№ 51), катангский (№ 52) из Иркутской области. Высокие показатели сохранности отмечаются у контрольного богучанского (№ 42) и проспихинского (№ 43) происхождений из южной тайги и канского № 78 из лесостепи Красноярского края. Среднее положение по сохранности на рисунке занимают климатипы из таежных лесов Иркутской области и Якутии. Основной отпад саженцев (от 44% до 70%) у большинства климатических экотипов сектора отмечался в течение трех первых лет после посадки.

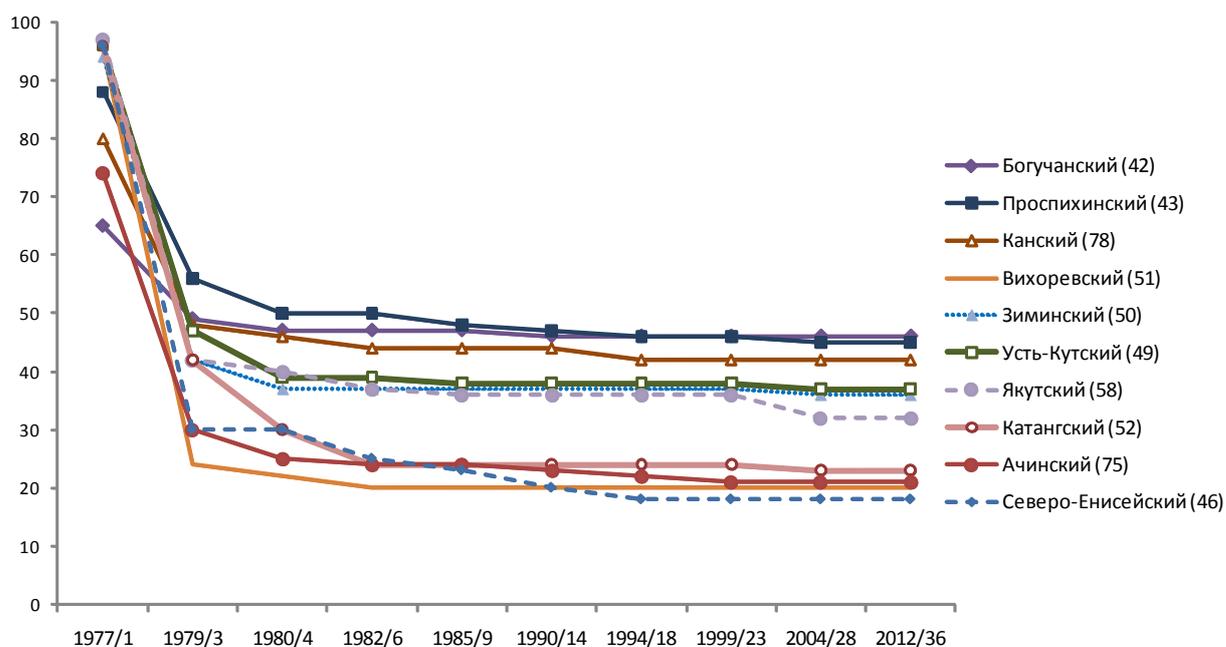


Рисунок 3.15 – Динамика сохранности на суглинистой почве у климатипов сосны с территории Средне-Сибирского сильно-континентального сектора (по оси ординат – сохранность, %; по оси абсцисс – год/возраст культур, лет)

Динамика сохранности климатипов сосны, представляющих сосновые леса Восточно-Сибирского крайне-континентального сектора и Дальневосточного континентально-муссонного сектора (пунктирные линии – аянский (№ 61) и свободненский (№ 59) климатипы), показана на Рисунке 3.16.

Их итоговые сохранности варьируют от 21 до 50 %, приживаемость – от 81 до 99 %. Из представителей Восточно-Сибирского сектора выделяются могочинский (№ 56) и нерчинский (№ 80) климатипы из подтаежно-сосновых лесов Даурской ЛО (лесорастительной провинции) Забайкальского края, имеющие высокие показатели приживаемости (93 и 95 %) и высокую итоговую сохранность (50 и 44 %). Существенная элиминация саженцев климатипов этих двух секторов произошла во 2й и 3й годы после посадки, отпад составлял от 33 % у могочинского (№ 56) до 72 % у читинского (№ 81).

Результаты анализа географических культур показывают, что сохранность климатипов сосны в условиях темно-серой лесной суглинистой почвы в среднем в 2.4 раза меньше, чем в условиях дерново-подзолистой песчаной. Высокая сохранность, на уровне контроля и более (43–60 %), отмечается у климатипов

сосны из южно-таежных и лесостепных районов Средне-Сибирского сильно-континентального сектора (Красноярского края), горно-степных территорий Восточно-Сибирского крайне-континентального, северной и средней тайги Восточно-Европейских слабо- и умеренно-континентальных секторов (Архангельская область, Республика Карелия). Низкая выживаемость растений (менее 20 %) отмечается у потомств сосны из зоны смешанных лесов, лесостепных и степных территорий Восточно-Европейского умеренно-континентального и Западно-Сибирского континентального секторов.

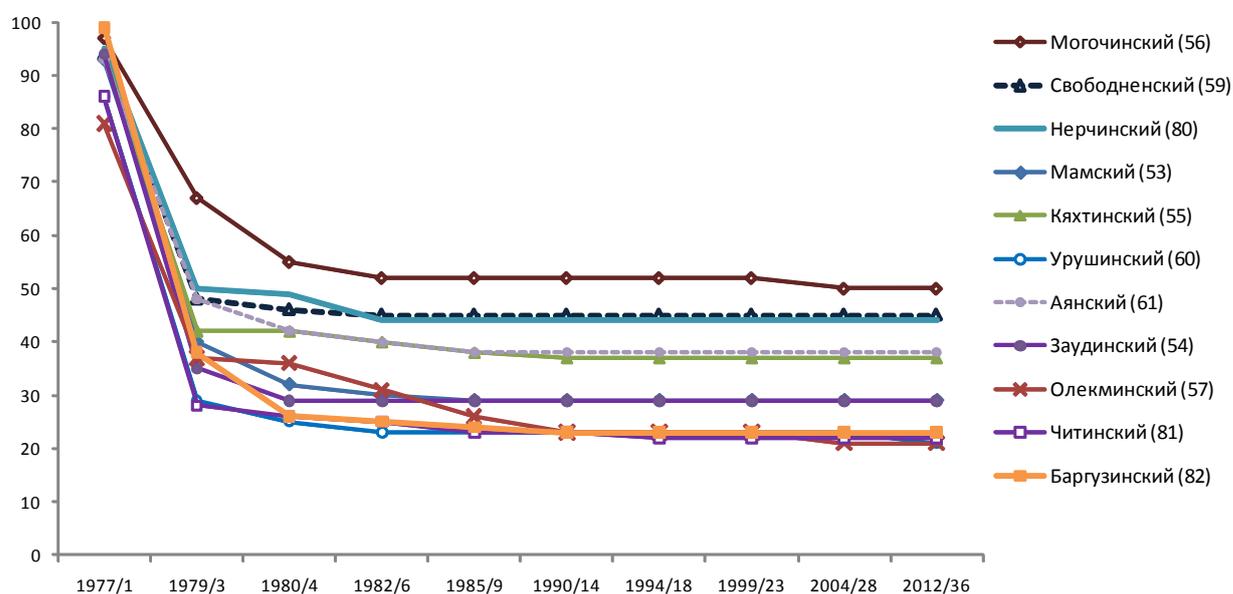


Рисунок 3.16 – Динамика сохранности на суглинистой почве у климатипов сосны с территорий Восточно-Сибирского крайне-континентального и Дальневосточного континентально-муссонного секторов (по оси ординат – сохранность, %; по оси абсцисс – год/возраст культур, лет)

Так же, как и на песчаной почве, элиминации саженцев произошла в первые три года после посадки, но значительно сильнее и продолжительнее. С увеличением возраста динамика сохранности в условиях суглинистой почвы у большинства климатипов, из-за отсутствия у деревьев поражений ассимиляционного аппарата, вызванных грибными патогенами, не имеет сильных и резких снижений. В будущем, элиминации могут быть подвергнуты ослабленные деревья у климатипов с относительно высокой плотностью и

чувствительных к засушливым периодам (например, 2003–2004 гг. и другие). Не безопасно для многих климатипов сосны и распространение смоляного рака, поражающего древесину ствола. Анализ устойчивости климатипов к болезням показан в Главе 6.

Корреляционно-регрессионный анализ связи сохранности на экспериментальном участке географических культур в условиях суглинистой почвы и климатическими факторами материнских популяций, тестируемых климатипов, так же, как и на песчаной почве демонстрирует основную значимую связь с продолжительностью безморозного периода (Рисунок 3.17).

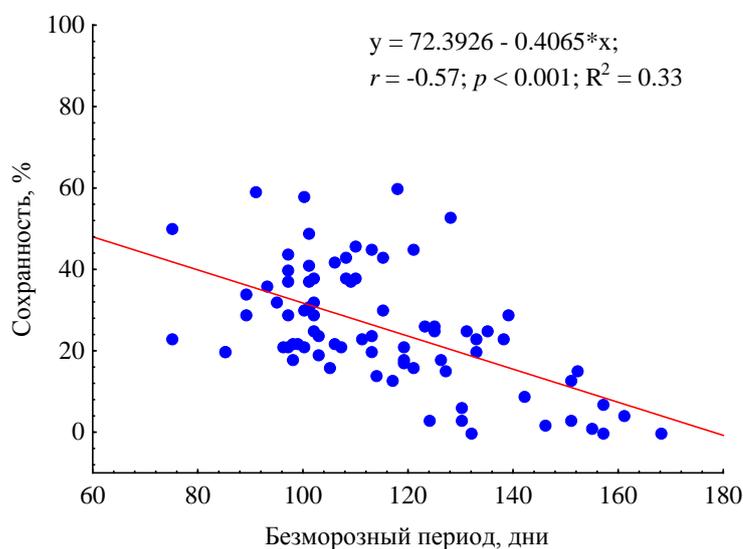


Рисунок 3.17 – Регрессионная линейная модель зависимости сохранности климатипов сосны в условиях суглинистой почвы от продолжительности безморозного периода в пунктах происхождения

Для оценки влияния экологических условий экспериментальных участков и температурного фактора (продолжительность безморозного периода и сумма температур $> 10\text{ }^{\circ}\text{C}$ в пунктах происхождения потомств) на сохранность сосны в географических культурах был проведен дисперсионный анализ. Для его проведения климатипы были разделены по медианным значениям (для безморозного периода – 113 дней, для суммы температур $>10\text{ }^{\circ}\text{C}$ – 1848) на две группы: с коротким безморозным периодом и низкими температурами и с длинным безморозным периодом и высокими температурами. Вторым фактором

разделения стали разные участки испытания. Для проведения корректного дисперсионного анализа все четыре подгруппы имеют нормальное распределение внутри них. Общая выборка включает 68 климатипов (Рисунок 3.18).

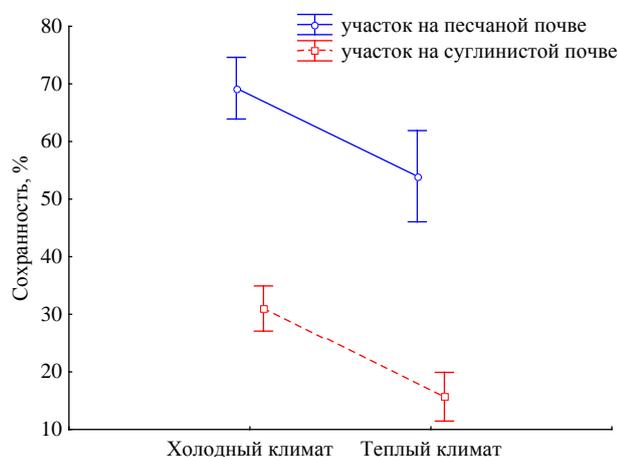


Рисунок 3.18 – Дисперсионный анализ сохранности на двух экспериментальных участках в группах климатипов сосны с разной теплообеспеченностью в пунктах происхождения (планки погрешностей – доверительный интервал 95 %, метод средних взвешенных)

В результате дисперсионного анализа климатипов сосны с разной теплообеспеченностью в местах происхождения и тестируемых на двух участках с разными лесорастительными условиями отмечается, что оба фактора (условия произрастания и климат места происхождения) оказывают значимое ($p < 0.001$) влияние на дисперсию сохранности. Значительно более сильное влияние на дисперсию итоговой сохранности климатипов сосны в географических культурах оказывают условия произрастания в пункте испытания (59 %), по сравнению с фактором теплообеспеченности (14 %). Значимые коэффициенты корреляции сохранности в условиях суглинистой почвы отмечаются с северной широтой ($r = 0.24$; $p < 0.05$) и восточной долготой ($r = 0.47$; $p < 0.001$). На участке с песчаной почвой сохранность сосны значимо ($p < 0.001$) выше, чем на участке с суглинистой. Климатипы из более теплых условий имеют значимо меньшие показатели сохранности на участках с песчаной ($p < 0.01$) и суглинистой ($p < 0.001$) почвами.

Таким образом, по динамике и итоговой сохранности климатипов сосны в условиях дерново-подзолистой песчаной почвы и темно-серой лесной суглинистой отмечается дифференциация климатипов, способствующая выделению групп климатипов с разной сохранностью в пределах рассмотренных секторов континентальности. В условиях песчаной почвой относительно высокие показатели сохранности отмечаются у климатипов с территории всех секторов, но преимущественно у сосны из таежных зон. В пределах слабо-континентального и умеренно-континентального секторов европейской части ареала сосны лучшая сохранность отмечается у сосны из северных широт: северной и средней тайги и северных районов южной тайги. Значительно ниже сохранность и приживаемость в первые 3 года у сосны из зоны широколиственно-хвойных лесов и лесостепи. Очень низкая сохранность отмечается у климатипов из Украины, Беларуси и Прибалтики в условиях двух экспериментальных участках. С увеличением континентальности относительно высокая сохранность отмечается у климатипов сосны из южной подзоны тайги Зауральско-Енисейской ЛП, подтайги Западно-Сибирского и Средне-Сибирского секторов, у остальных климатипов сохранность на среднем уровне и выше.

Средняя сохранность географических культур на песчаной почве (62 %) в 2.4 раза выше, чем в условиях суглинистой (26 %). В связи с меньшим диапазоном значений сохранности в условиях суглинистой почвы, между климатипами сосны отмечается меньше значимых различий, но, тем не менее, дифференциация отмечается между климатипами сосны с территорий пяти континентальных секторов. С увеличением возраста культур (с 9 по 25 лет) в динамике сохранности в условиях суглинистой почвы не отмечается снижений в сравнении с песчаной, но у климатипов с относительно высокой плотностью древостоя с увеличением возраста отмечается элиминация угнетенных и ослабленных деревьев и процент сохранности уменьшается. В условиях песчаной почвы небольшой процент элиминации деревьев отмечается у климатипов после перенесенных эпифитотий, вызванных грибными инфекциями (см. Главу 6).

Существенная элиминация саженцев отмечается в первые четыре года после посадки на двух экспериментальных участках, но с разной степенью. В условиях суглинистой почвы элиминация саженцев у климатических экотипов варьирует от 31 % у плесецкого климатипа из Архангельской области до 94 % у великолукского из Псковской области. На песчаной почве – от 1 % у воронежского из Воронежской области, до 76 % у ленинского из Беларуси. Максимальная элиминация саженцев в первые четыре года роста после посадки в условиях дерново-подзолистой песчаной почвы достигает 69–76 % у климатипов из зоны смешанных и широколиственных лесов с территории Украины и Беларуси. В условиях суглинистой почвы у тех же климатипов элиминация достигает 70–97 %. Элиминация саженцев у контрольного варианта за первые годы составляла 13 % в условиях песчаной почвы и 51 % в условиях суглинистой.

Анализ динамики сохранности показывает, что в условиях темно-серой лесной суглинистой почвы у большинства климатипов из таежной зоны выживаемость саженцев в первые четыре года сохраняется относительно высокой, у климатипов сосны из широколиственных и лесостепных зон – чаще относительно низкой. Примерно такой же процент соотношения элиминации культур в первые годы после посадки отмечался у климатипов из относительно северных и южных территорий ареала сосны в других пунктах испытания географических культур на территории Сибири. Так, по данным В.Л. Черепнина (Черепнин, 1980), в географических культурах сосны в южной тайге Енисейского лесничества Красноярского края элиминация сосны в 2-летнем возрасте у климатипов варьировала от 10 до 26 %. Элиминация сосны из Новосибирской области достигала 38 %, из Алтайского края – 52 %. В географических культурах, созданных в Красноярской лесостепи, элиминация саженцев сосны из северных территорий Якутии за первые 10 лет составляла от 17 до 50 %, у климатипов Иркутской области достигала 36 %, у сосны из приангарской территории – 32–41 %, с территории Западной Сибири – 25–37 % и с юга ареала Сибири – 18–20 % (Ирошников, 1977а). Относительно высокая сохранность сосны из северных лесорастительных зон в географических культурах Богучанского лесничества, а

также значимые корреляционные отрицательные связи сохранности с температурными факторами в местах заготовок семян согласуются с литературными данными.

Таким образом, для успешного выживания сосны инорайонного происхождения в новых экологических условиях требуется соответствие климатических и лесорастительных условий между пунктами происхождения и испытания климатипов сосны (Кузьмин, 2020). Климатипы из северных широт с безморозным периодом меньше 113 дней и суммой температур $> 10^{\circ}\text{C}$ меньше 1848°C имеют преимущество по сравнению с климатипами, у которых эти показатели выше. Анализ сохранности географических культур показывает, что чем выше степень соответствия экологических условий места происхождения и пункта испытания сосны, тем выше сохранность климатических экотипов. Сохранность климатипов на песчаной и суглинистой почвах имеет значимую отрицательную связь с продолжительностью безморозного периода и с суммой температур $> 10^{\circ}\text{C}$ их места происхождения, что определяет меньшую сохранность климатипов из теплых регионов в условиях эксперимента. Об этом свидетельствуют и литературные данные (Черепнин, 1980, 1999; Наквасина, Бедрицкая, 1999, 2000; Наквасина и др., 2001), отмечающие, что чем значительнее отличия условий происхождения от условий выращивания, тем меньше показатель сохранности испытуемых климатипов, но эта закономерность не всегда сохраняется. Выявлены случаи, когда показатели сохранности близкие к контрольному варианту и даже более высокие, имеют климатипы сосны из отдаленных регионов. Этими климатипами являются: тавдинский Свердловской области, плесецкий Архангельской области, сортовальский, чупинский из Карелии. Данные климатипы заслуживают особого внимания и дальнейшего изучения роста и развития с увеличением их возраста.

В целом, анализ сохранности показывает, что определяющим фактором выживаемости и устойчивости климатипов сосны в пределах экспериментальных участков ГК является соответствие лесорастительных и климатических условий между пунктами происхождения и испытания климатипов сосны.

3.3. Рост в высоту и отбор лучших климатипов сосны в условиях дерново-подзолистой песчаной почвы

Показатели роста и продуктивности хвойных используются для оценки степени адаптации происхождений в географических опытах и отбора лучших происхождений (Правдин, Вакуров, 1968; Пихельгас, 1982; Шольц, 1982; Чернявский, Гэртых, 1982). В литературе часто отмечают, что показатели роста свидетельствуют о значительной географической и межпопуляционной изменчивости и дифференциации отдельных происхождений сосны обыкновенной (Ирошников, 1977а; Проказин, Куракин, 1980).

В условиях дерново-подзолистой песчаной почвы исследование показателей роста сосны обыкновенной разного происхождения позволяет выявить климатипы сосны, способные адаптироваться по росту в условиях относительного стресса, связанного с дефицитом минерального питания, доступной почвенной влаги, а также к ряду заболеваний, вызванных грибными патогенами. В различных климатических зонах супесчаные и песчаные почвы имеют такие общие черты, как крайне низкая поглотительная способность, бедность элементного питания для растений, невысокая микробиологическая активность и влагоемкость, очень высокая водопроницаемость (Смирнова, Карпачевский, 2006).

Средняя высота деревьев (h), исследуемых 82 климатипов, варьирует от 3.5 ± 0.25 до 9.7 ± 0.30 м (Приложение 3 – Таблица ПЗ.1). Средняя высота контрольного варианта (6.3 ± 0.20) м близка к средней высоте климатипов экспериментального участка – (6.1 ± 0.16) м, медиана составляет 5.8 м. Индивидуальная изменчивость средней высоты у климатипов сосны варьирует от 7 до 43 %. По шкале С.А. Мамаева (1973) это соответствует очень низкому и очень высокому уровню. Географическая изменчивость является повышенной ($CV = 23$ %). Варьирование средней высоты обусловлено как генетическими особенностями деревьев в пределах климатипа, так и генетическими свойствами климатипов в пределах географических культур.

По критерию Колмогорова-Смирнова распределение средних значений высоты соответствует нормальному ($p > 0.2$), отмечается небольшая

правосторонняя асимметрия (коэффициент асимметрии равен 0.43 ± 0.27), пик распределения не острый, основная совокупность значений приходится на диапазон с 5 до 6 м (коэффициент эксцесса -0.34 ± 0.53). По критерию Шапиро-Уилка распределение отклоняется от нормального ($W = 0.97$; $p = 0.02$) (Рисунок 3.19).

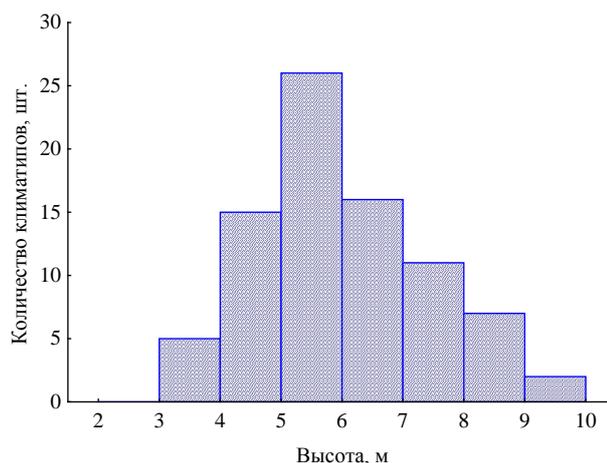


Рисунок 3.19 – Распределение значений средней высоты климатипов сосны в условиях песчаной почвы

Незначительное отклонение ряда распределения от нормального происходит в связи с большими значениями средней высоты у двух климатипов (пудожского – 9.7 м и енисейского – 9.1 м) относительно остальных на данном участке, эти значения не являются ни выбросами, ни экстремальными. В условиях песчаной почвы рост в высоту выше среднего имеют 34 из 82 климатипов, их средняя высота значительно превышает или соответствует высоте контрольного варианта, занимающего 21 место в ранговом ряду (Приложение 3 – Таблица ПЗ.1). Средние высоты климатипов показаны в долях стандартного отклонения (σ) от средней высоты географических культур в условиях песчаной почвы (Рисунок 3.20). Превышение средней высоты в пределах от 0.5σ до 2.6σ отмечается у климатипов из Сибири, Забайкалья, Европейского Севера и Поволжья (34 %). Средняя высота на уровне контроля выявлена у 10 % климатипов. Большая часть

климатипов (56 %) отстает в росте от среднего значения (Кузьмина, Кузьмин, 2017).

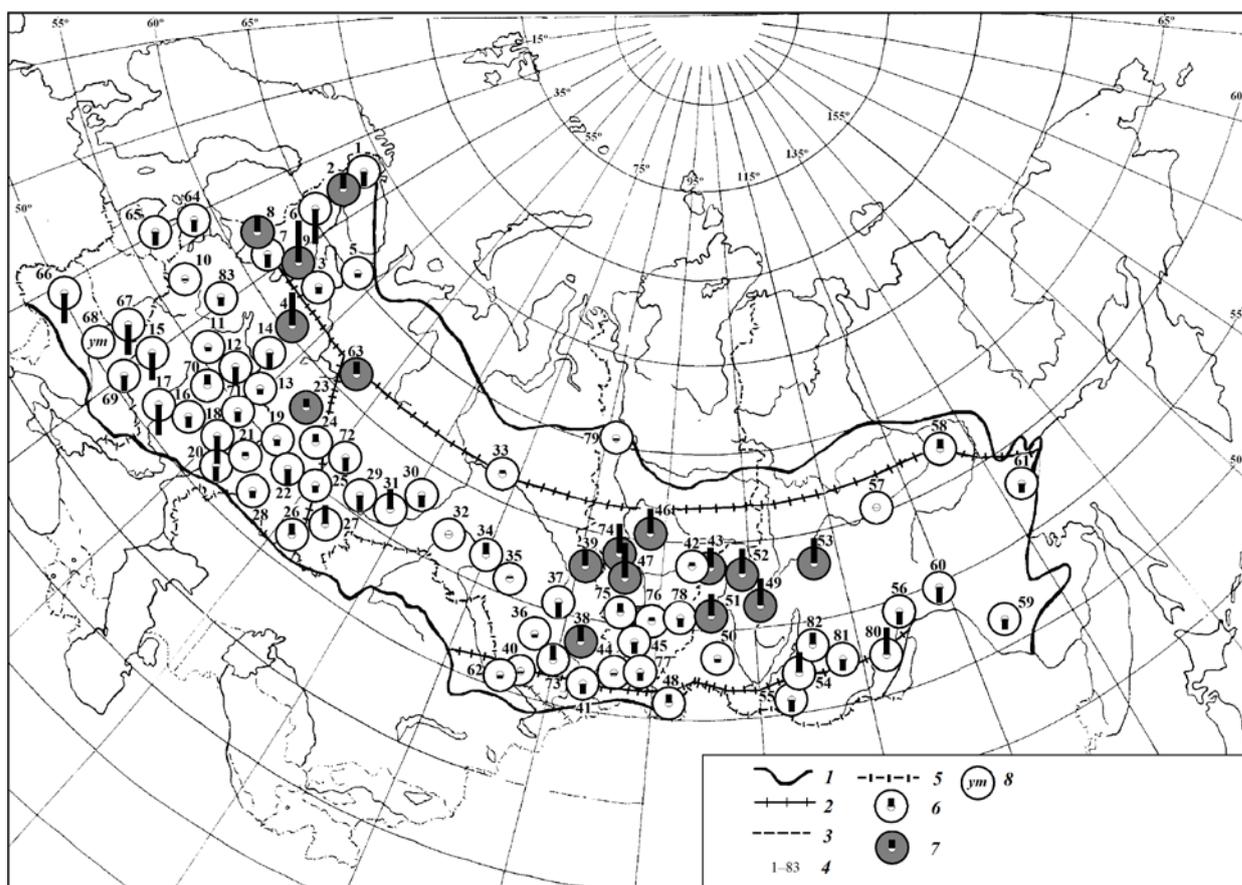


Рисунок 3.20 – Средняя высота климатипов сосны в долях стандартного отклонения (σ) от среднего значения на участке с песчаной почвой (1 – граница ареала вида; 2 – граница подвидов по Л.Ф. Правдину (1964); 3 – граница Красноярского края; 4 – авторские номера климатипов; 5 – граница государств; 6 – превышение (направление столбика вверх) или отставание (направление столбика вниз) от среднего значения в σ (радиус внешней окружности равен 1σ , внутренней – 0.2σ); 7 – перспективные климатипы; 8 – утраченный климатип)

Исследуемые климатипы по средней высоте разделены на три группы. Первую группу ($h > \bar{x} + 0.5\sigma$) представляют климатипы с высотой превышающей высоту контрольного варианта и среднюю высоту сосны на участке в среднем на 1σ . В группе представлено 34 % климатипов от всех тестируемых. Представляют группу потомства сосны из среднепродуктивных насаждений Сибири, в основном из южной тайги Красноярского края, Иркутской области, а также средней и южной тайги европейской части России (Рисунок 3.21).

На гистограмме слева первым показан контроль, климатипы расположены по долготе с запада на восток согласно их месту происхождения. В абсолютных значениях средняя высота у климатипов в группе варьирует от 6.8 м до 9.7 м, средняя для группы составляет (7.7 ± 0.15) м или 122 % от контроля. Статистически значимые различия с контролем отмечаются для большинства представителей лидирующей группы при высоком уровне ($p < 0.001$) значимости.

Динамика роста в высоту и ранговое положение показывают, что большая часть климатипов первой группы (17 климатипов) отставала по высоте в течение первых 12–15 лет роста от контрольного варианта (Приложение 3 – Таблица ПЗ.2). Снижение прироста в шестилетнем возрасте (1982 г.) произошло в связи с заболеванием, вызванным снежным шютте, дальнейшему снижению приростов могли способствовать засушливые года (1983–1985, 1989 гг.) (Рисунок 2.1).

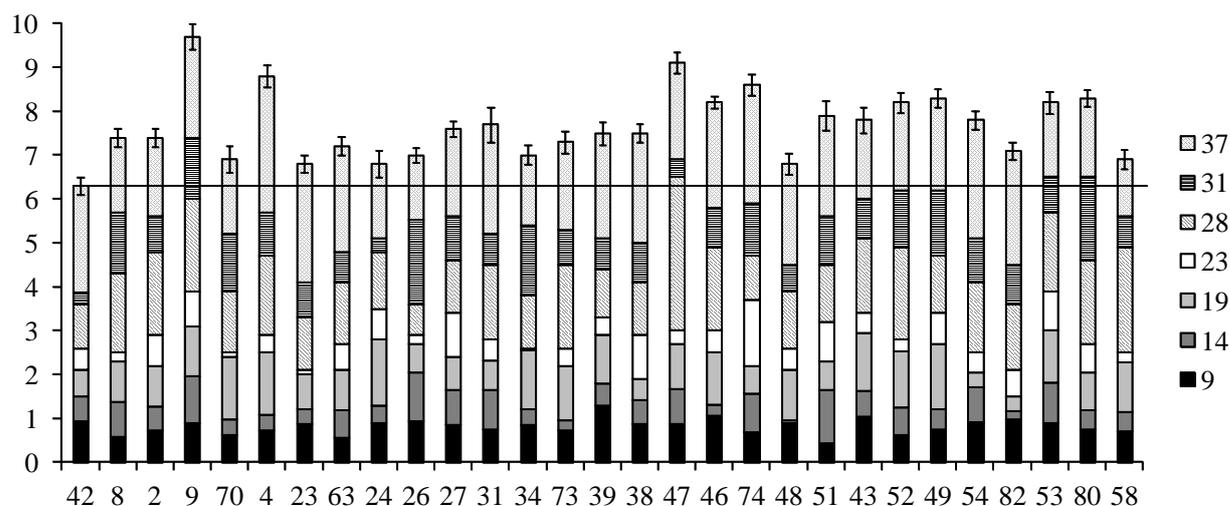


Рисунок 3.21 – Динамика роста в высоту (ось ординат, м) у климатипов сосны из группы с наибольшими значениями (ось абсцисс – № климатипов; контроль – № 42; легенда – возраст культур, лет)

К 19-летнему возрасту (1995 г.) у 12 климатипов произошло увеличение приростов, что улучшило их ранговое положение, но часть климатипов сохранила низкий ранг по высоте относительно контроля. С увеличением возраста, с 31 до 37 лет, существенное повышение ранга (с 25 на 18 позицию) отмечается у слободского климатипа (№ 23) из Кировской области.

Высокое ранговое положение по высоте стабильно сохраняется у климатипов из Вологодской области (№ 4), Карелии (№ 9), Красноярского края (№ 43, 46, 47, 74), Иркутской области (№ 49, 52, 53) и Забайкальского края (№ 80). Также, высокие значения средней высоты относительно контроля и средней высоты на экспериментальном участке отмечаются у климатипов Кемеровской, Курганской, Омской областей и Башкортостана (№№ 38, 31, 34, 26, соответственно). Понижение ранга отмечалось у них в период эпифитотии, вызванной ценангиевым некрозом. Другие климатипы в группе, имели низкие ранги по высоте, до 13 лет, но в старшем возрасте показывают высокие средние высоты. Сохранность климатипов сосны в первой группе варьирует от 43 до 80 %.

Из первой группы в 20–25-летнем возрасте Н.А. Кузьминой (Кузьмина, 2005) были выделены перспективные климатипы (21 климатип), но постепенно этот список был сокращен до 19 климатипов (Кузьмина, Кузьмин, 2010) и позднее до 18 климатипов (Кузьмина, Кузьмин, 2017). Исследования в 37-летнем возрасте подтвердили статус перспективных климатипов только у 16 климатипов из Красноярского края, Иркутской, Кемеровской, Томской, Кировской, Вологодской, Мурманской областей, Карелии, Республики Коми (№№ 43, 46, 47, 74, 49, 51–53, 38, 39, 23, 4, 2, 8, 9, 63) (Кузьмин, Кузьмина, 2020а) (Рисунок 3.20).

Средняя высота перспективных климатипов сосны по отношению к контролю варьирует от 108 до 154 %, к средней высоте на участке превышение варьирует от 0.5σ до 2.6σ . При отборе перспективных климатипов учитывались их устойчивость к грибным патогенам (Глава 6) и форма ствола. Некоторые перспективные климатипы демонстрируют хороший рост в высоту в других пунктах испытания. Например, сортавальский и пудожский (№ 8, 9) из Карелии, имеют хороший рост в высоту в условиях географических культурах в Архангельской области (Наквасина и др., 2001).

Вторую группу представляют 22 климатических экотипа, происхождением из сосновых насаждений европейской части России, и среднепродуктивных насаждений Сибири. Абсолютные пределы средних высот у сосны этой группы ($h = \bar{x} \pm 0.5\sigma$) варьируют в пределах 5.4–6.8 м. Средняя высота для группы составляет

(6.1 ± 0.01) м или 97 % относительно контрольного варианта (Кузьмина, Кузьмин, 2017). Климатипы сосны данной группы в динамике имеют нестабильные по величине приросты. Некоторые из них в первые 15 лет имели низкие показатели приростов, в последние 20 лет интенсивность их роста заметно увеличилась (Рисунок 3.22). Среди них имеются четыре климатипа: ачинский (№ 75) из Красноярского края, олекминский (№ 57) – Якутии, зиминский (№ 50) – Иркутской и заводоуковский (№ 32) – Тюменской областей, рекомендованных кандидатами в сорта-популяции в 20-летнем возрасте. Три климатипа (ачинский, заводоуковский и зиминский) являются представителями лесостепных районов, произрастающим в условиях более высоких температур и дефицита осадков относительно пункта испытания. В этот период роста в районе испытания отмечается значительный подъем температур вегетационного периода и снижение осадков. В 37 лет средняя высота этих четырех климатипов сходна с высотой контрольного варианта (Приложение 3 – Таблица ПЗ.1), сохранность растений достаточно высокая – 50–86 %. В настоящее время эти климатипы остаются во второй группе.

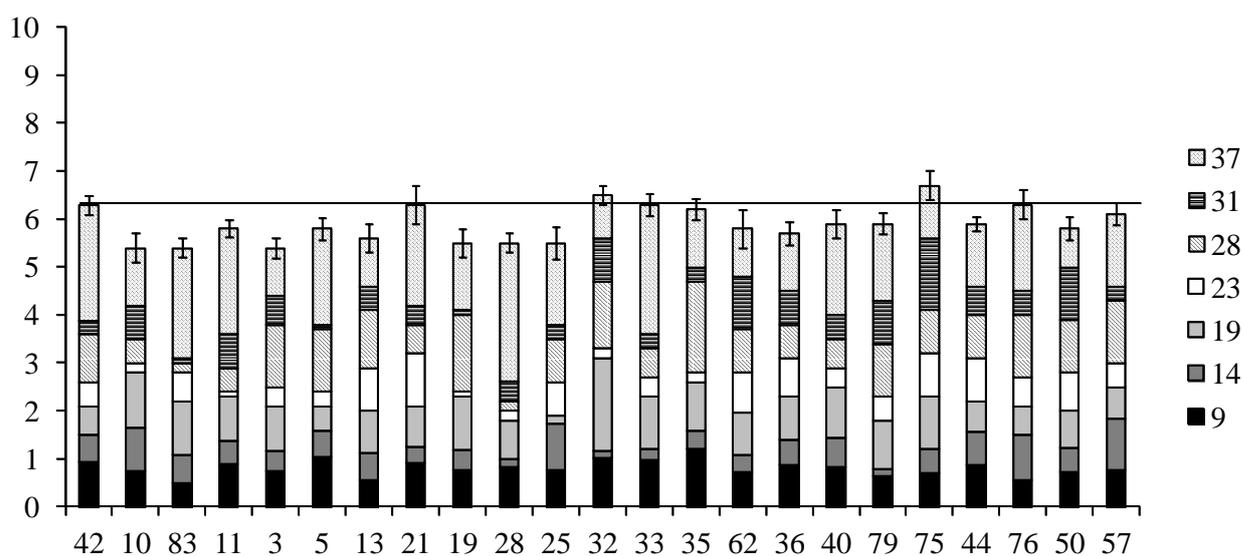


Рисунок. 3.22 – Динамика роста в высоту у климатипов сосны средней группы (подписи осей – Рисунок 3.21)

Часть перспективных климатипов (40 %), выбранных кандидатами в сорта-популяции, являются инорайонными. По литературным данным лучший рост сосны инорайонного происхождения относительно контроля часто отмечаются в экспериментах как в России, так и за рубежом (Ирошников, 1977а; Martinsson, 1979; Молотков и др., 1982; Сидорова, 1982; Агафонова, 1990; Шутяев, Вересин, 1990; Giertych, 1991; Rehfeldt et al., 2002; Наквасина, Гвоздухина, 2005; Reich, Oleksyn, 2008).

Третью группу составляют 38 % тестируемых климатипов сосны, они имеют низкий рост по высоте. Статистические параметры высоты представляют: $h < \bar{x} - 0.5\sigma$ или $h < 5.4$ м. Группа состоит из потомств климатипов с территорий европейской части России, Урала, юга Сибири и Забайкалья. Значение средней высоты в группе (4.8 ± 0.11) м, что составляет 76 % от контрольного климатипа. Климатипы сосны этой группы отстают от средней высоты на 0.7σ . Средняя высота климатипов третьей группы значительно отличается от высоты контроля и от средней высоты на экспериментальном участке ($p < 0.001$). Согласно динамике рангового положения климатипов по высоте, около 40 % климатипов имеют стабильно низкий рост, остальные демонстрируют нестабильные приросты (Рисунок 3.23).

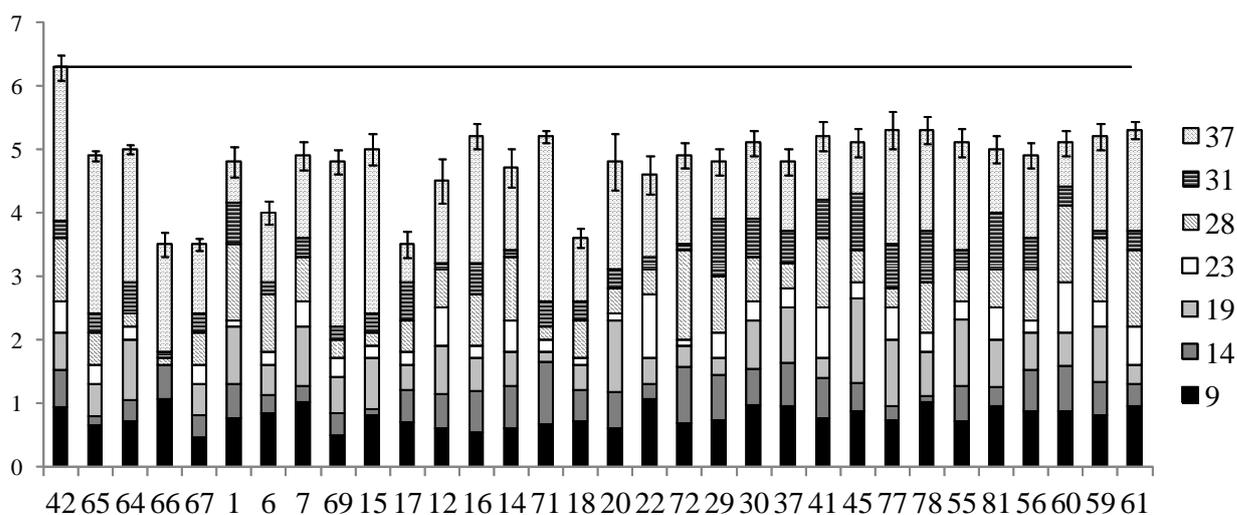


Рисунок 3.23 – Динамика роста в высоту у медленнорастущих климатипов сосны (подписи осей – Рисунок 3.21)

Климатические экотипы из северных регионов европейской части России, представляющие третью группу, сохраняют в географических культурах небольшие параметры деревьев, присущие их материнским насаждениям. Этими климатипами являются: печенгский (№ 1), чупинский и пряжинский (№№ 6 и 7) из Мурманской области и Карелии. Согласно Л.Ф. Правдину (Правдин, 1964) они относятся к подвиду «лапландская».

В ходе сравнительного анализа динамики роста в высоту в третью группу перемещены два климатипа из первой группы, ранее выделенные кандидатами в сорта-популяции: болотнинский (№ 37) из Новосибирской области и минусинский (№ 45) из Красноярского края. Причиной перегруппировки является снижение интенсивности роста климатипов в последние 15 лет после перенесенного заболевания, вызванного ценангиевым некрозом.

Низкие показатели высоты ($h < 5.4$ м) отмечаются у климатипов сосны, местом происхождения которых является европейская часть ареала сосны. Климатипы этих территорий относятся к подвидам сосны: «обыкновенная» (№№ климатипов: 12, 14–18, 22, 64–67, 69, 71, 83,), «кулундинская» (41, 55) и «сибирская» с территории Сибири (29, 30, 37, 45, 56, 72, 77, 78, 81) и Дальнего Востока (56, 59–61) (Рисунок 2.4). Выявленные различия между экологическими условиями пунктов происхождения и испытания этих климатипов сказались на их адаптации к климатическим факторам и почвенным условиям в географических культурах.

Таким образом, анализ динамики роста в высоту показывает, что стабилизация рангового положения по росту в высоту у многих климатипов не закончена. В географических культурах процесс формирования структуры насаждений имеет специфические особенности, сформированные генетическими свойствами климатипов и их реакцией на экологические факторы в пункте испытания. В пункте испытания географических культур климатипы сосны по-разному реагируют на биотические и абиотические факторы. Климатипы сосны из европейских регионов проявляют неодинаковые требования к температуре, осадкам и разную устойчивость к заболеваниям (Кузьмин, 2012; Кузьмина,

Кузьмин, 2017). Так, эпифитотия, вызванная ценангиевым некрозом, замедлила рост в высоту и по диаметру у многих климатипов сосны, особенно из европейской части ареала сосны в России (детально рассматривается в Главе 6).

По средней высоте климатипов отмечаются значимые различия между тремя выделенными группами ($p < 0.001$). С увеличением возраста географических культур различие между группами с высоким и низким ростом возрастает, достоверность различий подтверждается дисперсионным анализом, проведенным на климатипах с одинаковой густотой древостоев ($F = 43.6$; $p < 0.01$).

Среди климатипов, превосходящих по высоте контроль, не все признаны перспективными в связи с низкими показателями формы ствола и устойчивости к заболеваниям. Заболевания, вызванные снежным шютте, ценангиевым некрозом и грибами-ржавчинниками повлияли на качество ствола и кроны. В связи с этим, при фиксировании в древостое климатипа более 25 % деревьев с замещением центрального побега и кривизной ствола, этот климатип не рассматривался в качестве перспективного. Так, например, средняя высота у белорецкого климатипа из Башкортостана и воткинского из Удмуртии превышает среднюю высоту деревьев контроля, но после заболеваний, вызванных грибными патогенами, они имеют более половины поврежденных деревьев от сохранившихся (Кузьмина, Кузьмин, 2007б).

Изменчивость прироста в высоту в учетные периоды. В первые три года после посадки культур коэффициент географической изменчивости высоты (CV) составляет 29–33 %, с увеличением возраста культур изменчивость по высоте растений снижается. Возможными причинами являются сохранность культур и погодные условия, в частности низкие осадки вегетационных периодов 1983–1985 гг. и 1989 г., влияющие на рост культур, а также последствия заболевания, вызванного снежным шютте 1982 г. и по-разному действующие на рост и сохранность сосны. Анализ динамики годового прироста показывает постепенное его увеличение – с 5.6 см в 1979 г. до 11.4 см за период 1981–1985 гг., и уменьшение до 10.7 см за период 1986–1990 гг. (Таблица 3.1). Среднегодовой

прирост в высоту за период 1991–1995 гг. у климатипов в среднем возрастает до 16.2 см. С 1996 по 1999 гг. происходит спад прироста до 11.6 см, совпадающий с периодом ослабления деревьев в результате засухи 1996 г. и массовым заболеванием, вызванным ценангиевым некрозом в 1997–1999 г. В последующие годы на участке с песчаной почвой отмечается постепенное увеличение годового прироста. Понижение коэффициента географической изменчивости средней высоты до 20% отмечаются в 19- и 23-летнем возрасте (1995 и 1999 гг.). С увеличением возраста коэффициент достигает 23–27 % (Таблица 3.1).

В 1995 и 1999 гг. отмечается наименьшее количество рангов среди климатипов – 28 и 23 (соответственно), свидетельствующее о схожести величины приростов у климатипов (Приложение 3 – Таблица П3.2). Причиной являются стрессовые условия вегетационного периода с 1992 по 1996 г., с низкими осадками и высокими средними температурами относительно многолетней динамики в условиях пункта испытания, способствующие снижению годовых приростов у некоторых климатипов и выравниванию их роста по средней высоте и изменчивости.

Таблица 3.1. Средний годичный прирост в высоту и изменчивость средней высоты у климатипов сосны в разные периоды в условиях песчаной почвы

Период, годы	1979	1980	1981–1985	1986–1990	1991–1995	1996–1999	2000–2004	2005–2007	2008–2013
Прирост, см	5.8	6.5	11.4	10.7	16.2	11.6	21	22	29
CV, % средней высоты	32	29	21	21	20	20	25	27	23

Другим фактором, повлиявшим на рост и состояние сосны в эти годы, является биотический. Заболевание хвои и почек, вызванное ценангиевым некрозом, приводило к замедлению или остановке роста в высоту и по диаметру у ряда климатипов (более подробно в Главах 4 и 6). Например, деревьям бориспольского климатипа не удалось восстановиться после этого заболевания. Рост в высоту у них остановился, и формально в последующие годы деревья

можно было относить к живым только за счет сохранения зеленой хвои на нижних ветвях деревьев. В период действия стрессовых факторов происходит защитная биологическая реакция у деревьев разного происхождения в виде временного снижения ростовых функций. Ситуация, с замещением центрального побега и формированием кустистой формы деревьев, характерна для многих климатипов, представляющих по месту происхождения южные регионы, принадлежащие к зоне хвойно-широколиственных лесов и лесостепей. Наши данные согласуются с мнением авторов, изучавших рост сосны и в других пунктах испытания географических культур. Так, в Прибалтике исследователи отмечают, что заболевания, вызванные грибными патогенами, могут изменить ранговое распределение климатических экотипов (Андрюшкявичене, 1978; Бауманис и др., 1982).

Зависимость средней высоты от климато-географических факторов мест происхождения климатипов. Анализ средней высоты сосны с климатическими факторами и характеристиками места происхождения климатипов сосны выявил основную значимую отрицательную линейную модель связи с продолжительностью безморозного периода ($y = 9.306 - 0.028 * x$; $r = -0.40$; $p < 0.001$; $R^2 = 0.16$) (Рисунок 3.24).

По сравнению с сохранностью, сила модели слабее, так как проявляются высокие корреляции и с другими параметрами мест происхождения климатипов: отрицательная связь с длиной активного вегетационного периода (число дней с температурой > 10 °C) ($r = -0.38$; $p < 0.001$), с суммой температур > 10 °C ($r = -0.35$; $p < 0.01$); положительные связи с восточной долготой ($r = 0.38$; $p < 0.01$) и северной широтой ($r = 0.27$; $p < 0.05$); отрицательная – с осадками мая–июня ($r = -0.26$; $p < 0.05$).

В условиях песчаной почвы не отмечается значимой связи между ростом в высоту и бонитетом материнских насаждений, в которых проводился сбор семян для создания географических культур. Только у 13 % климатипов в пункте испытания сохраняется бонитет материнских насаждений или улучшается на один класс (Приложение 3 – Таблица П3.1).

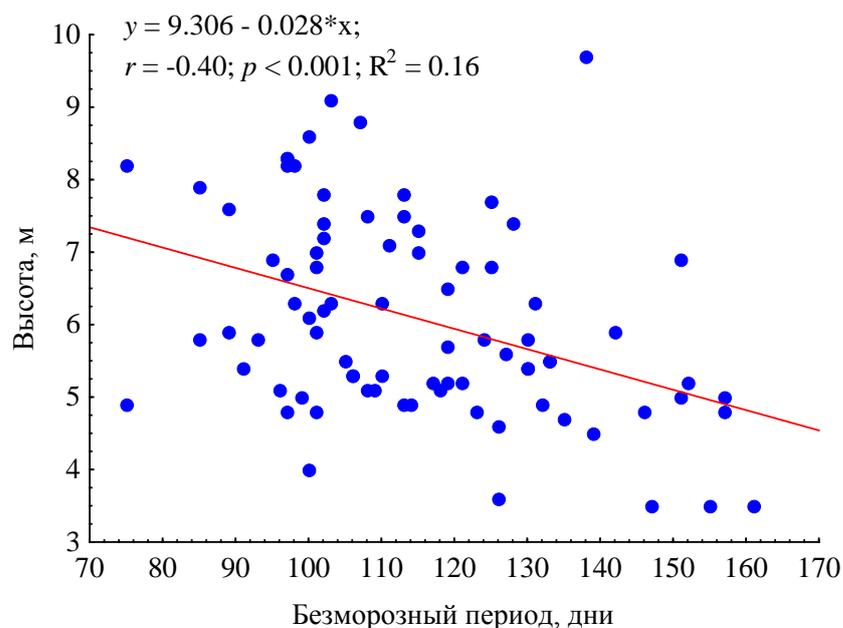


Рисунок 3.24 – Регрессионная линейная модель зависимости средней высоты климатипов сосны в условиях песчаной почвы от продолжительности безморозного периода в пунктах происхождения

3.4. Средний диаметр, форма ствола и стволовая продуктивность у климатипов сосны в условиях песчаной почвы

Как известно из литературы, медленный рост культур сосны обыкновенной на песчаных почвах определяется недостатком минерального питания, но его повышение часто приводит к увеличению радиального прироста (Гаврилова, Кищенко, 2003). Сосна обыкновенная в условиях песчаных почв имеет преимущества и перспективы использования. Механические свойства древесины выше в сосняках, произрастающих на песчаных и супесчаных почвах. В условиях высокоплодородных почв увеличивается ширина годичных слоев и уменьшается плотность и прочность древесины, поэтому исследователи отмечают, что эти факты необходимо учитывать при подборе участков для создания насаждений сосны целевого назначения (Пчелин и др., 2003). В связи с этим, отбор в географических культурах климатических экотипов, способных превосходить контроль или быть на его уровне в условиях песчаной почвы, является надежным методом прямого отбора не только на быстроту роста и стволовую продуктивность, но и на качество древесины.

Средний диаметр у деревьев контрольного варианта составляет (5.6 ± 0.22) см и близок к среднему диаметру географических культур на экспериментальном участке (5.4 ± 0.13) см. Средний диаметр исследуемых климатипов сосны варьирует от 2.7 ± 0.24 до 8.4 ± 0.32 см (Приложение 3 – Таблица ПЗ.3). Индивидуальная изменчивость варьирует от среднего до очень высокого уровня ($CV = 14\text{--}65\%$). Географическая изменчивость является повышенной ($CV = 22\%$). Изменчивость диаметра деревьев отмечается как в пределах древостоя каждого климатипа, так и в пределах географических культур. Медианное значение немного ниже среднего и равняется 5.2 см.

По критерию Колмогорова-Смирнова распределение средних значений высоты по климатипам соответствует нормальному ($p > 0.2$), отмечается небольшая правосторонняя асимметрия (коэффициент асимметрии равен 0.27 ± 0.27), пик распределения неострый, основная совокупность приходится на значения с 4 до 5 см, коэффициент эксцесса (-0.32 ± 0.53) . По критерию Шапиро-Уилка распределение соответствует нормальному ($p = 0.19$) (Рисунок 3.25).

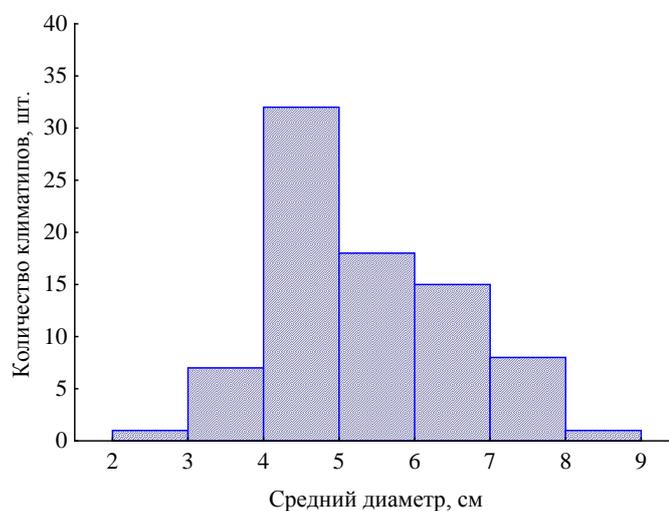


Рисунок 3.25 – Распределение значений среднего диаметра климатипов в условиях песчаной почвы

Схожесть распределения средних значений высоты и диаметра по климатипам показывает, что диаметр в условиях песчаной почвы в целом реагирует на условия произрастания схожим образом, что и высота, но более высокие показатели индивидуальной изменчивости диаметра сигнализируют о

том, что этот показатель более изменчив в пределах насаждения каждого климатипа. Коэффициент корреляции между средней высотой и диаметром равен 0.94 ($p < 0.001$). Значимых корреляционных связей между диаметром, сохранностью и густотой не отмечается ($r = 0.02-0.04$). Отсутствие значимой связи свидетельствует об индивидуальных реакциях деревьев внутри древостоев климатипов на факторы, которые в меньшей степени связаны с конкурентными отношениями, чем с наследственными свойствами и климатическими условиями в пункте испытания.

Как и для высоты, наиболее значимая отрицательная связь диаметра отмечается с продолжительностью безморозного периода, описываемая регрессионной линейной моделью ($y = 8.13 - 0.02 * x$; $r = -0.39$; $p < 0.001$; $R^2 = 0.15$), которая описывает только 15 % дисперсии признака (Рисунок 3.26).

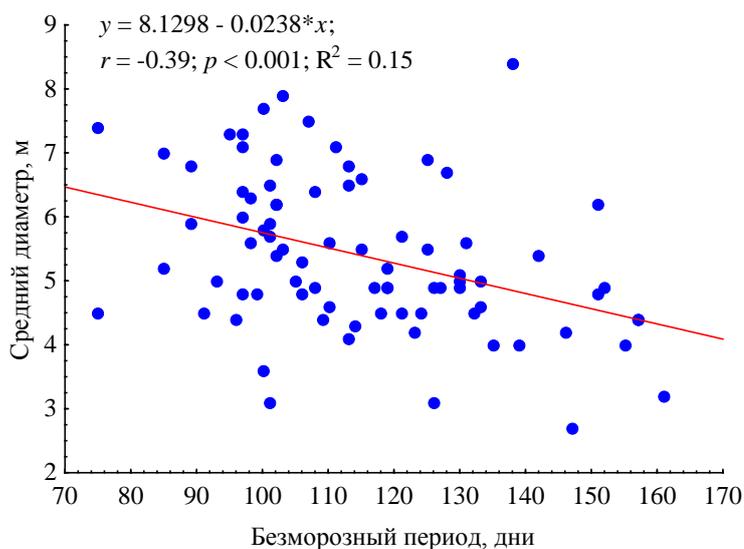


Рисунок 3.26 – Регрессионная линейная модель зависимости среднего диаметра климатипов сосны в условиях песчаной почвы от продолжительности безморозного периода в пунктах происхождения

Корреляционные связи диаметра с другими параметрами географического места происхождения климатипов тоже значимые: отрицательная связь с длиной активного вегетационного периода (число дней с температурой > 10 °C) ($r = -0.39$; $p < 0.001$) и с суммой температур > 10 °C ($r = -0.36$; $p < 0.01$);

положительные связи с восточной долготой ($r = 0.35$; $p < 0.01$) и северной широтой ($r = 0.28$; $p < 0.05$); отрицательные – с осадками мая–июня ($r = -0.28$; $p < 0.05$) и весом исходных семян ($r = -0.27$; $p < 0.05$).

Таким образом, очень высокая индивидуальная изменчивость диаметра в связи с более чувствительным к внешним факторам ростом вторичных меристем делает этот показатель менее предпочтительным по сравнению со средней высотой, для оценки дифференциации и отбора лучших климатипов. Особенности динамики радиального прироста 15 контрастных по месту происхождения климатипов и причины резкого спада годовичного прироста в условиях песчаной почвы разбираются в Главе 4.

Форма ствола. По мнению многих исследователей, форма ствола считается наследственным признаком, но в то же время часто является показателем не врожденной искривленности, а наследственной неустойчивости к грибным болезням, вредителям, заморозкам, навалу снега, ветроустойчивости (Вересин, 1963; Молотков и др., 1982). Признак прямизны ствола связывают и с условиями выращивания. Как отмечает В.Л. Черепнин, при редком размещении или искусственном разреживании культур повышается процент искривленных стволов независимо от происхождения сосны (Черепнин, 1980). Прямоствольность является важным показателем качества древесного сырья для целлюлозно-бумажной промышленности, так как кривизна стволов приводит к образованию повышенных отходов и потерь древесины (Мелехов и др., 2013).

В географических культурах при измерении высоты и диаметра деревьев, одновременно, учитывалась форма ствола каждого дерева, в частности: степень и местонахождение кривизны на стволе дерева. В конечном итоге определялась доля (%) прямых деревьев в древостое каждого климатипа. В условиях песчаной почвы доля прямоствольных деревьев у климатипов варьирует от 0 до 100 % (Приложение 3 – Таблица ПЗ.4). Среднее значение на экспериментальном участке равно 67 %, а медиана – 78 %. Выражена сильная левосторонняя асимметрия ряда распределения, пик не острый (коэффициент асимметрии равен -0.96 ± 0.27 , коэффициент эксцесса -0.24 ± 0.53). Распределение ненормальное (Рисунок 3.27).

Коэффициент изменчивости признака очень высокий и равен 47 %. По доле прямоствольных деревьев климатипы сильно дифференцированы. Можно выделить разные группы климатипов – как с очень низкой долей прямых деревьев (небольшое число климатипов), так и группу с очень высокой долей прямоствольных деревьев, представленную большим числом климатипов.

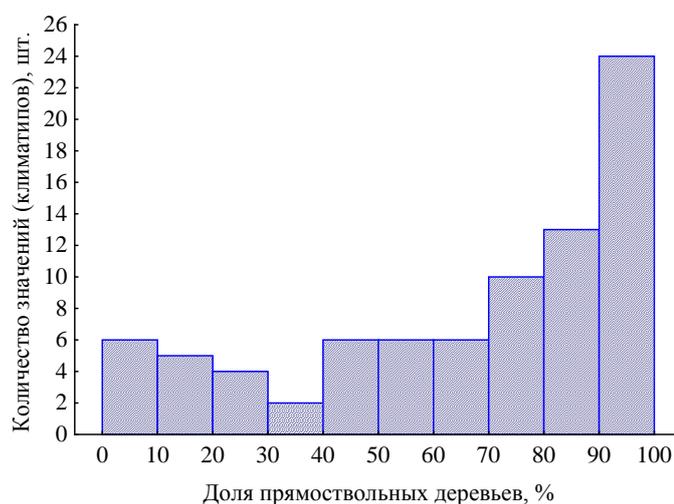


Рисунок 3.27 – Распределение значений доли прямоствольных деревьев у климатипов в условиях песчаной почвы

Контрольный вариант имеет 87 % прямоствольных деревьев. В связи с этим, значение этого показателя выше 80 % отмечается у 48 % исследуемых климатипов, что можно считать приемлемым значением при отборе лучших происхождений. Самая сильная связь, при которой регрессионная линейная модель наиболее точно описывает зависимость доли прямоствольных деревьев с климатическими характеристиками места происхождения, отмечается с суммой температур > 10 °С ($y = 169.6276 - 0.0559 \cdot x$; $r = -0.77$; $p < 0.001$; $R^2 = 0.60$) (Рисунок 3.28). Отмечается отрицательная связь, климатипы из более холодных условий имеют в географических культурах 100 % прямоствольных деревьев. Значимые отрицательные корреляционные связи выявлены с характеристиками климатипов, связанными с теплообеспеченностью материнских насаждений: с длиной активного вегетационного периода ($r = -0.72$; $p < 0.001$); с продолжительностью безморозного периода ($r = -0.67$; $p < 0.001$) и весом исходных семян ($r = -0.55$; $p < 0.001$). Положительные значимые связи

отмечаются с северной широтой ($r = 0.53$; $p < 0.001$) и восточной долготой ($r = 0.35$; $p < 0.01$). Значимая положительная корреляция отмечается с густотой древостоев ($r = 0.46$; $p < 0.001$).

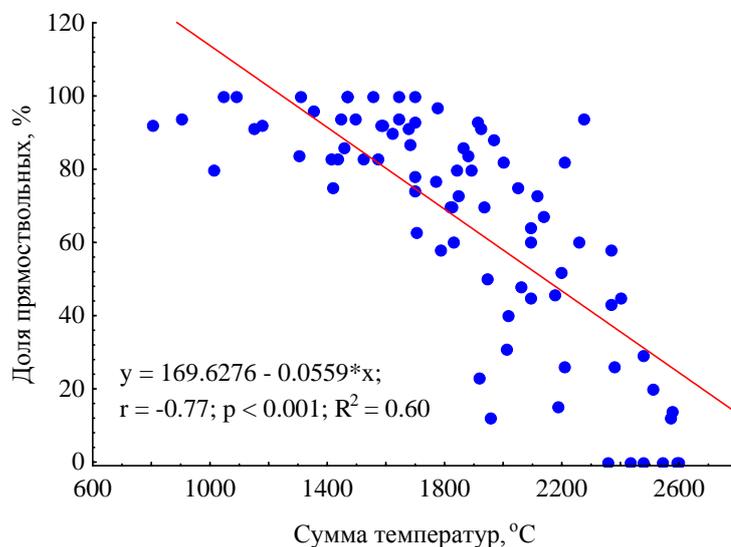


Рисунок 3.28 – Регрессионная линейная модель зависимости доли прямоствольных деревьев у климатипов сосны в условиях песчаной почвы от суммы температур $> 10^\circ\text{C}$ мест происхождения

Полученные результаты частично согласуются с общими закономерностями, отмеченными в литературе у сосны обыкновенной из разных географических пунктов обитания. По мнению разных исследователей, южные и восточные климатипы сосны имеют большую кривоствольность (Молотков и др., 1982; Prescher, Ståhl, 1986; Shutyaev, Giertych, 2000). Понятие «южных и восточных» климатипов довольно широкое, и если связь с широтой объясняется тем, что южные в основном приурочены к регионам с высокой теплообеспеченностью, то в случае с долготой отмечается слабая связь. В нашем эксперименте с географическими культурами большая доля кривых стволов сосны ($> 40\%$) выявлена как у южных климатипов европейской части России, так и у некоторых юго-восточных климатипов: долонского из восточной части Казахстана и чемальского из Республики Алтай. Климатипы приуроченные к самым восточным регионам ареала сосны в России – свободненский из Амурской области и аянский

из Хабаровского края имеют более высокие показатели прямоствольности (82–83 %). Доля прямоствольных деревьев на уровне 100 % отмечается у представителей Европейского Севера, а также читинского климатипа из Забайкалья. Сравнительный анализ прямоствольности, проведенный Е.Н. Наквасиной на Европейском севере (Наквасина и др., 2018) на примере представителей сосны из северной, средней и южной тайги, показал меньшую долю прямоствольности у южного климатипа, что согласуется с нашими результатами. Важное значение имеют условия испытания потомства климатипов и возраст географических культур. В географических культурах в Западном Забайкалье у балгазынского климатипа в 24-летнем возрасте доля искривленных деревьев возрастает до 14.1 %, по сравнению с 15-летним возрастом. При этом климатипы из северных пунктов ареала сосны (северо-енисейский и туруханский) имеют неизменно худшее качество стволов (14.1–19.2 % искривленных деревьев), что объясняется Т.Н. Новиковой (2006) способностью северных климатипов в условиях с более продолжительным периодом вегетации образовывать вторичный прирост. Также, по ее мнению, данное явление приводит к многоствольности вследствие повреждения центрального побега ранними осенними заморозками.

Средний объем ствола на участке варьирует от 1.2 дм³ до 28.3 дм³, среднее значение – 8.7 дм³, у контрольного варианта средний объем составляет 8.5 дм³ (Приложение 3 – Таблица ПЗ.4). Медиана равна 6.5 дм³, коэффициент изменчивости очень высокий – 64%, асимметрия ряда распределения правосторонняя, пик острый (коэффициент асимметрии равен 1.20 ± 0.27 , коэффициент эксцесса 1.21 ± 0.53), распределение ненормально (Рисунок 3.29).

Острый пик распределения значений свидетельствует о том, что большинство климатипов имеют относительно средние или ниже среднего показатели объема ствола, при этом выделяется небольшая часть климатипов, которая имеет преимущество по объему ствола относительно среднего значения на экспериментальном участке.

Объем ствола имеет значимые коэффициенты корреляции со следующими характеристиками мест происхождения климатипов: длиной периода с

температурами $> 10\text{ }^{\circ}\text{C}$ ($r = -0.41$; $p < 0.001$), суммой температур $> 10\text{ }^{\circ}\text{C}$ ($r = -0.40$; $p < 0.001$), длиной безморозного периода ($r = -0.40$; $p < 0.001$), восточной долготой ($r = 0.36$; $p < 0.001$), северной широтой ($r = 0.28$; $p < 0.01$) и суммой осадков с мая по июнь ($r = -0.30$; $p < 0.01$).

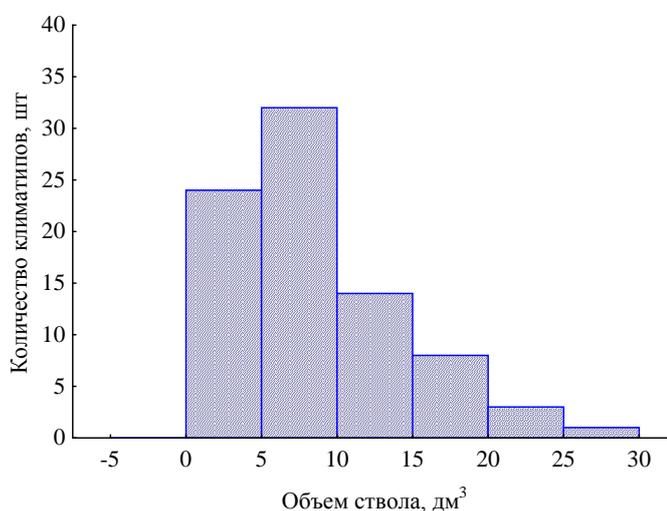


Рисунок 3.29 – Распределение значений объема ствола у климатипов в условиях песчаной почвы

В ранжированном ряду по объему ствола контрольный климатип занимает 27 место из 60. Высокое ранговое положение и превышение объема ствола над контролем более чем в 2 раза отмечается у климатипов сосны из низкобонитетных (IV-V класс) сосняков среднетаежных и южно-таежных районов европейской части страны (пудожский (№ 9) и тотемский (№ 4)). Также, у среднебонитетных (III класс) сосняков южной тайги с территории Средней и Восточной Сибири (енисейский (№ 47), нижнее-енисейский (№ 74), катангский (№ 52), усть-кутский (№ 49)), в том числе и низкобонитетных (IV) сосняков из горно-таежной зоны Забайкалья (нерчинский (№ 80)). Объем ствола среднего дерева у них достигает 207–333 % относительно контроля. Минимальный объем ствола (14–38 % от контроля) отмечается у климатипов из высокобонитетных (I) сосняков с территории лесостепной зоны центральной полосы европейской части России (воронежского и никольского), из сосново-широколиственных лесов Республики Беларусь и Украины (ленинского и дубровицкого), высокобонитетных (II) сосняков из подтаежной зоны Европейской части России (ковровского,

костромского), среднепродуктивных (III класс) сосняков из южной тайги Урала (ревдинского), низкопродуктивных (IV класс) сосняков из северной тайги Карелии (чупинского).

Запас стволовой древесины. Запас древесины на единицу площади является интегральным критерием оценки роста географических культур, одновременно учитывающий ростовые показатели и выживаемость климатипов сосны в новых условиях среды. На основе объема ствола и густоты древостоя на 1 га был рассчитан запас исследуемых климатипов (Приложение 3 – Таблица ПЗ.4). В условиях песчаной почвы запас у климатипов сосны в абсолютных значениях варьирует от 1 м³/га до 162 м³/га, среднее значение – 45 м³/га, у контрольного варианта – 57 м³/га (Приложение 4.5). Медиана равна 34 м³/га, коэффициент изменчивости очень высокий – 70 %, ряд распределения имеет правостороннюю асимметрию, пик острый (коэффициент асимметрии равен 1.33 ± 0.27 , коэффициент эксцесса 2.41 ± 0.53), распределение ненормальное (Рисунок. 3.30).

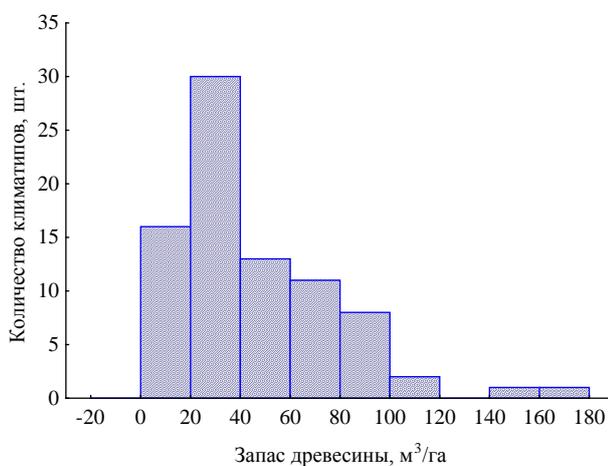


Рисунок 3.30 – Распределение значений запаса древесины у климатипов в условиях песчаной почвы

Запас стволовой древесины имеет значимые коэффициенты корреляции со следующими характеристиками мест происхождения климатипов: длиной периода с температурами > 10 °C ($r = -0.55$; $p < 0.001$), суммой температур > 10 °C ($r = -0.55$; $p < 0.001$), длиной безморозного периода ($r = -0.51$; $p < 0.001$), восточной долготой ($r = 0.44$; $p < 0.001$), северной широтой ($r = 0.34$; $p < 0.01$) и

суммой осадков с мая по июнь ($r = -0.29$; $p < 0.01$). Отмечается значимый коэффициент корреляции Спирмена между запасом стволовой древесины и густотой древостоев ($r = 0.32$; $p < 0.01$; $n = 82$).

На Рисунке 3.31 запас стволовой древесины у климатипов показан в единицах стандартного отклонения от среднего запаса на участке. Пределы варьирования запаса у климатипов сосны составляют от -1.4σ до $+3.7\sigma$, контрольный вариант имеет $+0.4\sigma$. По запасу стволовой древесины выделяются два климатипа (енисейский (№ 47) из Красноярского края и пудожский (№ 9) из Карелии), которые значительно превышают остальные на данном участке. Большинство климатипов имеют значения запаса ниже среднего.

Как отмечают исследователи, запас стволовой древесины является одним из необходимых показателей при оценке успешности роста географических культур (Наквасина и др., 2008; Мерзленко и др., 2017; и др.). В нашем эксперименте географических культур данные по запасу стволовой древесины на песчаной почве в основном подтверждают перспективность отбора по высоте 16 лучших климатипов (Кузьмин, Кузьмина, 2020а). В абсолютных значениях запас стволовой древесины у 16 перспективных климатипов, выделенных по средней высоте на песчаной почве варьирует от $63 \text{ м}^3/\text{га}$ до $162 \text{ м}^3/\text{га}$, запас контроля составляет $57 \text{ м}^3/\text{га}$ (Приложение 3 – Таблица ПЗ.5). Преимущество относительно контроля у них составляет в среднем 60 %, с варьированием от 11 % до 176 %.

Таким образом, в результате анализа динамики средней высоты у климатипов за 37-летний период роста выделены группы климатипов сосны обыкновенной, по интенсивности и характеру роста достоверно различающиеся между собой. Отбор перспективных климатипов проводился среди климатипов первой и второй группы, имеющих высокие показатели средней высоты. С увеличением возраста географических культур результаты отбора становятся более объективными, это подтверждает анализ динамики роста и выявленная ранговая нестабильность, отмечаемая до 37-летнего возраста.

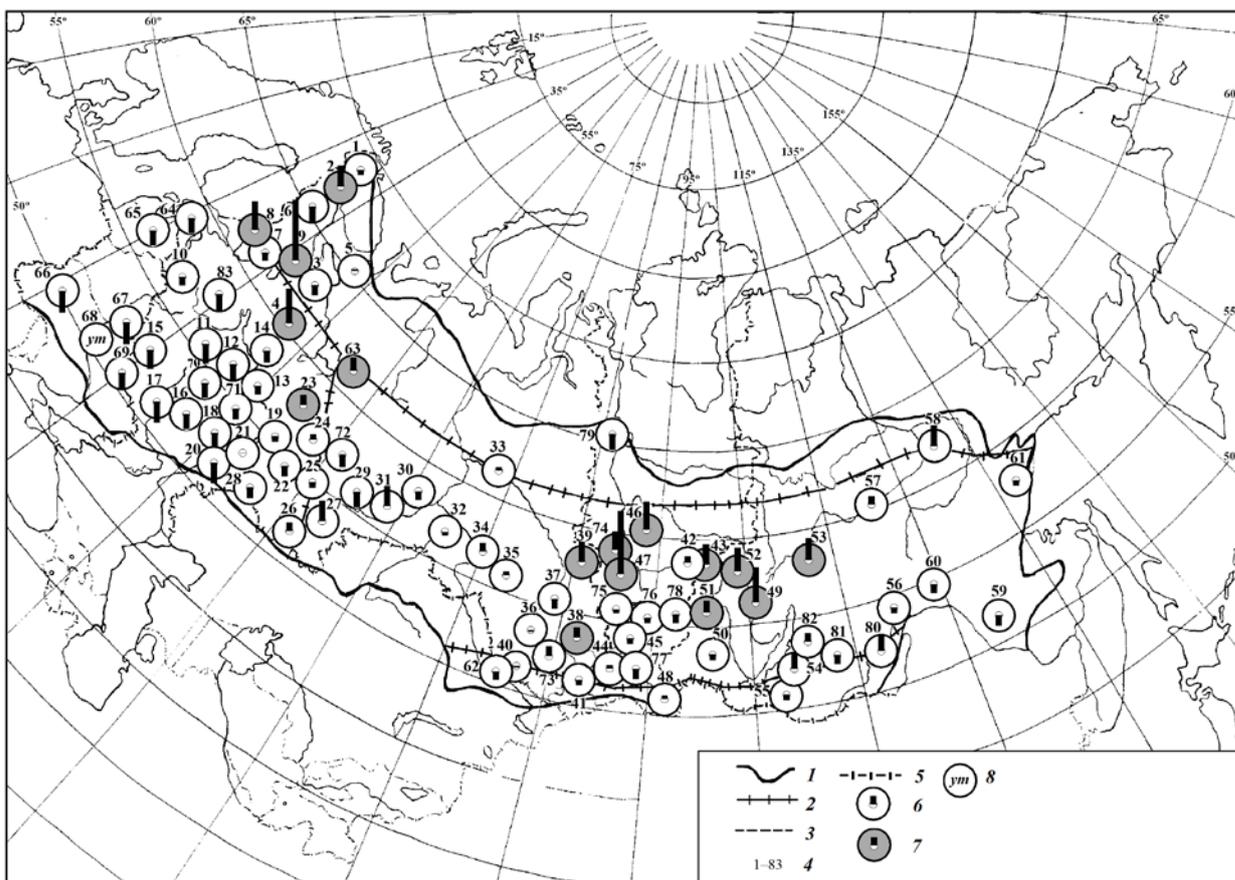


Рисунок 3.31 – Запас стволовой древесины у климатипов сосны в долях стандартного отклонения (σ) от среднего значения на участке с песчаной почвой (условные обозначения 1–8 как на Рисунке 3.20)

Не всем климатипам, превосходящим по высоте контроль, присваивался статус кандидатов в сорта-популяции. Некоторые климатипы с хорошим ростом в высоту имели низкую устойчивость к заболеваниям снежным шютте и ценангиевым некрозом. Повреждения, вызванные заболеваниями, негативно повлияли на форму ствола и крону деревьев. Поэтому, в случае фиксации в древостое более 25 % деревьев с замещением центрального побега и кривизной ствола, климатипы не рассматривались в качестве перспективных. Так, у авзянского и белорецкого климатипов (№ 26 и 27) из Республики Башкортостан и воткинского (№ 24) из Удмуртии, средняя высота превышает высоту контрольного варианта, но в период эпифитотий, вызванных грибными патогенами, более половины сохранившихся деревьев имели сильные поражения кроны деревьев (Кузьмина, Кузьмин, 2007б).

На основе комплексной оценки роста и стволовой продуктивности географических культур скорректирована группа 16 лучших климатипов. К ним относятся 10 климатипов из первых групп роста по высоте с территории Сибири (№№ 38, 39, 43, 46, 47, 49, 51–53, 74) и шесть – с севера европейской части России (№№ 2, 4, 8, 9, 23, 63). Перспективные климатипы на Рисунках 3.20 и 3.31 отмечены кружками темного цвета.

Положительный эффект от сделанного выбора перспективных климатипов достигает 54 % по средней высоте (относительно контроля) на дерново-подзолистой песчаной почве и до 2.6σ от среднего значения. По запасу стволовой древесины положительный эффект у климатипов варьирует от 11 % до 176 %, в среднем – составляет 60 %.

По данным других исследователей преимущество у инорайонных климатипов в географических культурах молодого возраста европейской части России составляет 10–50 % и более (Вересин, 1972; Патлай, 1984; Пихельгас, 1982; Коски, 1972; Писаренко и др., 1992а, 1992б; Наквасина и др., 2008). Следовательно, как отмечают авторы, в разных пунктах испытания климатических экотипов сосны обыкновенной результаты отбора меняются в больших пределах и предсказать эффект для определенных экологических условий часто не представляется возможным, особенно в географических культурах молодого возраста.

В результате исследований комплекса показателей (средняя высота, сохранность, запас стволовой древесины, доля прямоствольных деревьев и устойчивость к патогенам) в группу перспективных отобраны 16 климатипов. Их представляют климатические экотипы из Красноярского края – енисейский (№ 47), северо-енисейский (№ 46), ниже-енисейский (№ 74), проспихинский (№ 43); Мурманской области – кандалакшский (№ 2); Карелии – сортавальский (№ 8), пудожский (№ 9); Республики Коми – корткеросский (№ 63); Вологодской – тотемский (№ 4); Кировской – слободской (№ 23); Кемеровской – гурьевский (№ 38); Томской – колпашевский (№ 39) и Иркутской – усть-кутский, вихоревский, катангский и мамский (№№ 49–52) областей.

Таким образом, из 21 ранее отобранных климатипов кандидатами в сорта-популяции, только 16 подтверждают высокий ранг по комплексу показателей в 37-летнем возрасте и рекомендуются для дальнейших испытаний в Средней Сибири на дерново-подзолистых песчаных почвах.

3.5. Рост в высоту и отбор лучших климатипов сосны в условиях темно-серой лесной суглинистой почвы

Средняя высота 38-летних деревьев у климатипов сосны в условиях суглинистой почвы варьирует от 11.9 ± 0.19 до 18.2 ± 0.20 м (Приложение 3 – Таблица ПЗ.5). Средняя высота деревьев у контрольного варианта составляет (15.8 ± 0.33) м и близка к средней высоте географических культур на экспериментальном участке с суглинистой почвой (15.4 ± 0.15) м. Средние высоты у климатипов на участке с суглинистой почвой в 2.5 раза выше, чем средние высоты у тех же климатипов на песчаной почве. Индивидуальная изменчивость средней высоты у климатипов сосны варьирует от низкого до среднего уровня ($CV = 4-16\%$). Низкой является географическая изменчивость ($CV = 8\%$). Параметры изменчивости зависят от особенностей наследственных свойств климатипов, связанных с лесорастительными факторами материнских происхождений и адаптации климатипов к почвенным условиям в пункте испытания.

Уровень варьирования средней высоты климатипов на участке с суглинистой почвой значительно ниже уровня изменчивости на участке с песчаной почвой. Распределение средних значений высоты по критерию Колмогорова-Смирнова соответствует нормальному ($p > 0.2$). Отмечается левосторонняя асимметрия (коэффициент асимметрии равен -0.77 ± 0.28), хорошо выражен не острый пик, приходящийся на значения с 15 м до 16 м (коэффициент эксцесса равен 0.57 ± 0.55). По критерию Шапиро-Уилка, распределение отклоняется от нормального ($p = 0.002$) (Рисунок 3.32). Медиана равна 15.7 м. Положительный коэффициент эксцесса свидетельствует о том, что по сравнению с участком на песчаной почве, на участке с суглинистой почвой группа

климатипов, имеющих значения, близкие к среднему будут преобладать и это свидетельствует о меньшей дифференциации климатипов по высоте в данных условиях произрастания.

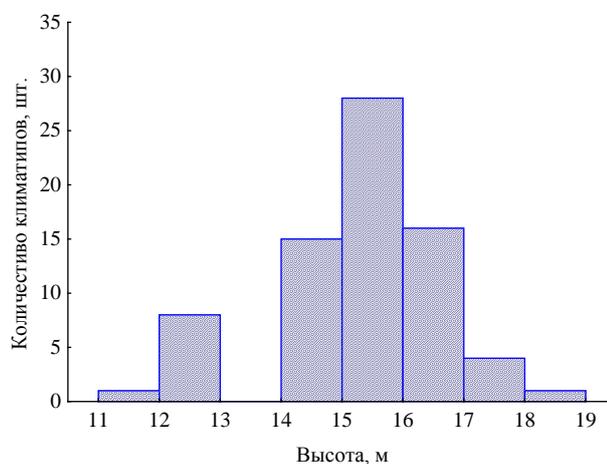


Рисунок 3.32 – Распределение значений средней высоты климатипов в условиях суглинистой почвы

Хороший рост по высоте в ранжированном ряду отмечается у 34 климатипов. Средние высоты этих климатипов сосны значительно превышают или соответствуют высоте контрольного варианта, занимающего 16 место в ранговом ряду, и средней высоте географических культур в условиях экспериментального участка (Приложение 3 – Таблица П3.5). Средние высоты климатипов показаны в долях стандартного отклонения (σ) от средней высоты на Рисунке 3.33.

Климатипы с территориями Сибири, Забайкалья, севера Европейской части России, центрально-восточного и юго-восточного регионов Европейской части России (29 %), имеют превышение по высоте в пределах от 0.5σ до 2.1σ к среднему значению. Высоты на уровне контроля ($+0.3\sigma$, $+0.4\sigma$ к среднему) отмечаются у 19 % климатипов. Наибольший процент климатипов (52 %) отстает в росте от контроля и их значение к среднему варьирует от -2.7σ до $+0.2\sigma$.

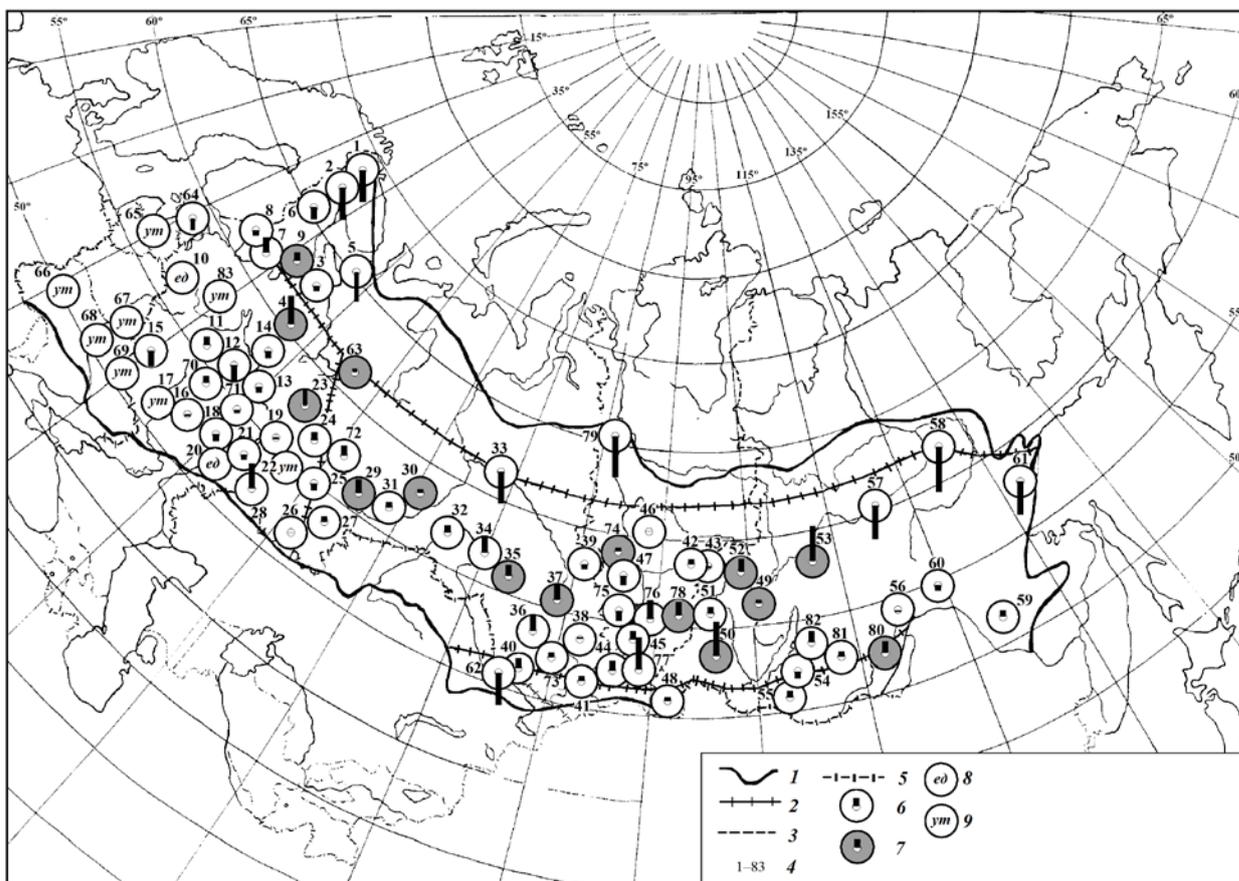


Рисунок 3.33 – Средняя высота климатипов сосны в долях стандартного отклонения (σ) от среднего значения на участке с суглинистой почвой (условные обозначения 1–7 как на Рисунке 3.20; 8 – климатипы с единично сохранившимися деревьями; 9 – утраченные климатипы)

В ходе анализа климатипы разделены на три группы, различающиеся между собой по высоте. Первую группу с высотами, превышающими среднюю высоту на 0.5 стандартного отклонения ($h > \bar{x} + 0.5\sigma$) представляют 26 % климатипов от всех тестируемых в географических культурах на данном экспериментальном участке. Группу составляют климатипы сосны из южной тайги Красноярского края и Иркутской области, Урала и Забайкалья, а также из средней и южной тайги европейской части России и юго-восточных регионов Восточно-Европейской равнины, (Рисунок 3.34). Средние высоты климатипов варьируют от 16.2 до 18.2 м, среднее значение высоты для группы составляет (16.8 ± 0.14) м или 106 % от контроля и превышает среднюю высоту в пределах 1σ . В последние 17 лет роста климатипы первой группы в большинстве случаев имеют преимущество относительно контроля или соответствуют его уровню. Статистически значимые

различия с контролем при высоком уровне ($p < 0.001$) значимости отмечаются для многих представителей лидирующей группы.

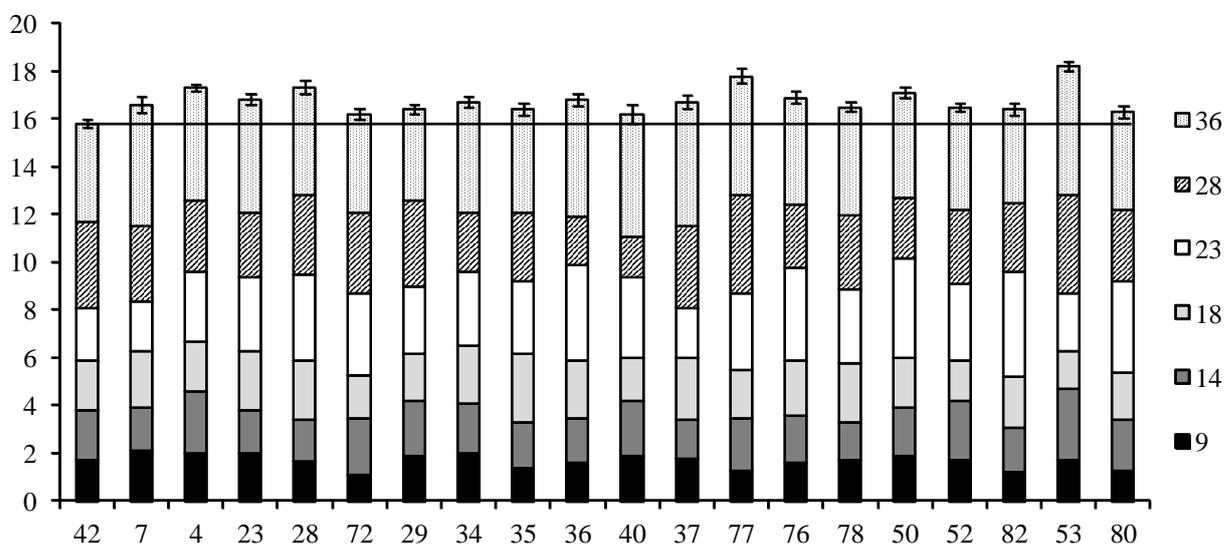


Рисунок 3.34 – Динамика роста в высоту у быстрорастущих климатипов сосны на суглинистой почве (ось ординат – высота, м; ось абсцисс – № климатипов; контроль – № 42; легенда – возраст культур, лет)

Климатипы, выделенные в группу с максимальными высотами по ранговому положению (Приложение 3 – Таблицы ПЗ.5, ПЗ.6), начиная с 23-летнего возраста (1999 г.) не уступают контролю. Незначительное отставание от контроля отмечалось только в ранние возрастные периоды. Высказанное ранее предположение о том, что часть климатипов в более позднем возрасте перейдет в группу с высокими показателями высоты оправдалось. В последние годы формировались высокие приросты в высоту у климатипов. К таким климатипам относятся: пряжинский из Карелии (№ 7) и болотнинский из Новосибирской области (№ 37). К абсолютным лидерам по росту в высоту с 28-летнего возраста относятся ермаковский климатический экотип из Красноярского края (№ 77) и мамский из Иркутской области (№ 53).

Вторую группу, имеющую средние значения роста в высоту, представляют 53 % исследуемых климатипов, включая контроль (Рисунок 3.35). Средние высоты климатипов этой группы ($h = \bar{x} \pm 0.5\sigma$) варьируют в пределах от 14.8 до 16.1 м. Средняя высота для группы составляет 15.5 м или 98 % относительно

контроля и близка к среднему значению на участке. Некоторые климатипы средней группы имеют сильные колебания ранга средней высоты, что происходит из-за наличия относительно низких средних приростов и высоких на разных возрастных этапах, и в конечном итоге приводит к значениям близким к среднему на участке, не отличающимся значимо от контроля.

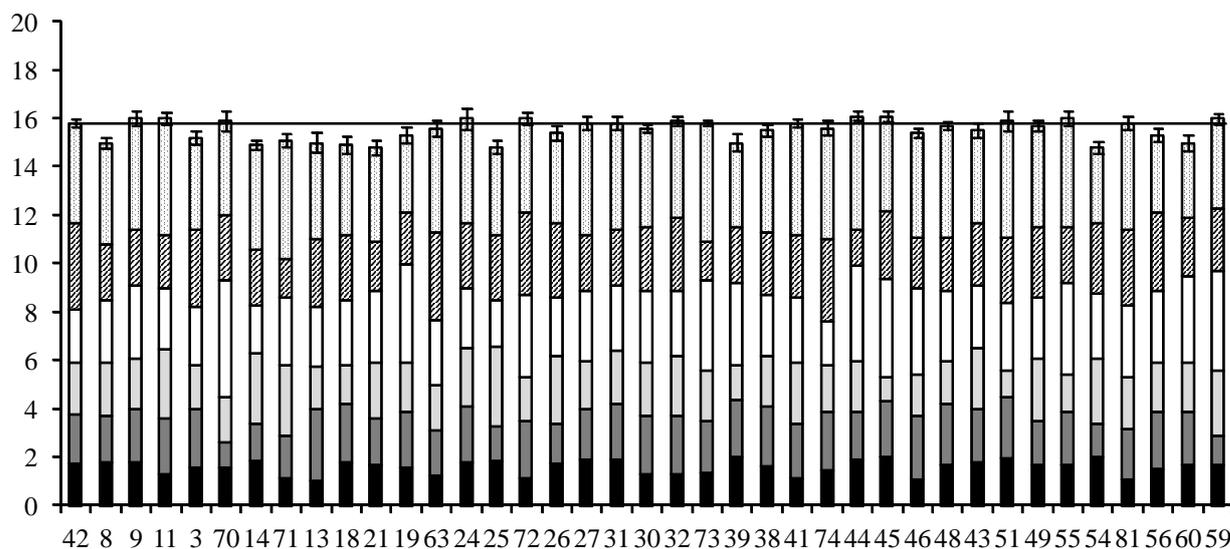


Рисунок 3.35 – Динамика роста в высоту у средней по темпам роста группы климатипов сосны на суглинистой почве (оси и легенда – см. Рисунок 3.34)

Третья группа климатипов по высоте ($h < \bar{x} - 0.5\sigma$) – самая малочисленная, ее представляет 21 % климатипов, стабильно отстающих от контроля (Рисунок 3.36). Средние высоты климатипов этой группы варьируют в пределах 11.9–15.8 м. Средняя высота для группы составляет 13.5 м или 85 % от контроля, она находится в пределах от -2.6σ до -0.6σ относительно средней высоты географических культур на участке. Большинство климатипов имеют очень высокий уровень достоверности различий ($p < 0.001$) со средней высотой контроля и средним значением на участке. Большинство климатипов этой группы отстают от контроля с раннего возраста, но некоторые – после 17 лет.

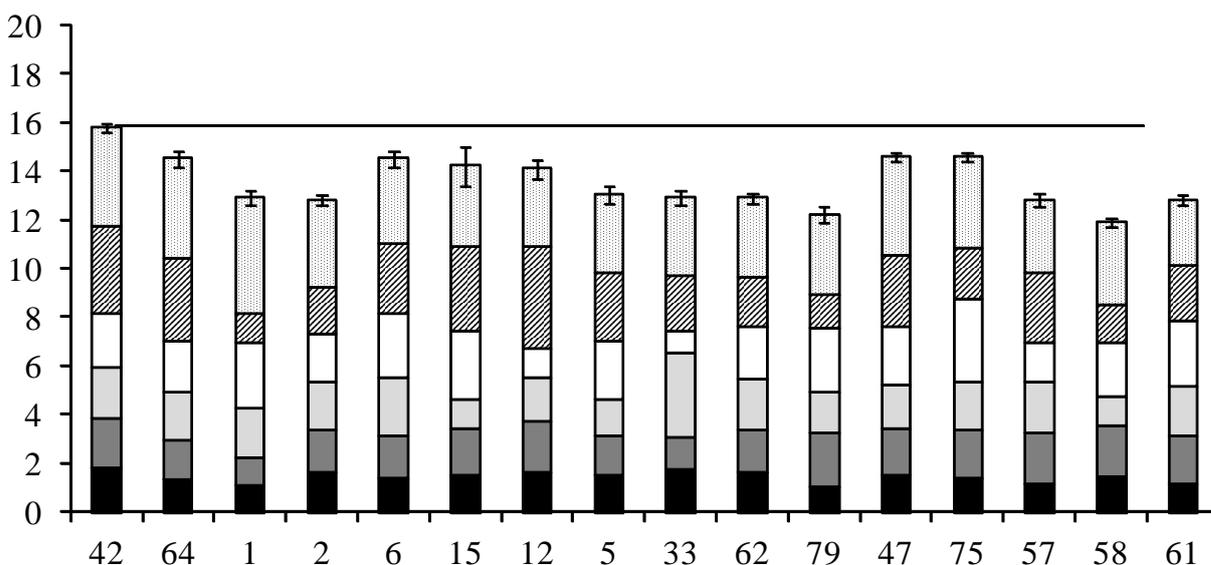


Рисунок 3.36 – Динамика роста в высоту у медленнорастущих климатипов сосны на суглинистой почве (оси и легенда – см. Рисунок 3.34)

Между группами отмечаются значимые различия по высоте ($p < 0.001$), с возрастом различия между климатипами первой и третьей группами увеличиваются. Значимость различий подтверждается дисперсионным анализом, выполненным для групп климатипов с одинаковой густотой древостоев ($F = 43.6$; $p < 0.01$).

Исследование динамики высоты у климатических экотипов на суглинистой почве показывает нестабильность роста у многих климатипов, так же, как и на песчаной. Свидетельствуют об этом мероприятия по отбору перспективных климатипов и мониторинг их роста. Так, в 20-летнем возрасте в группу перспективных были отобраны 14 климатипов (Кузьмина, 1999), но в настоящее время среди отобранных только четыре климатипа из 14 сохранили свое ранговое положение по средней высоте. Этими климатипами являются пудожский из Карелии, тотемский – Вологодской, ревдинский – Свердловской, зиминский – Иркутской областей. Остальные климатипы отстали в росте по высоте или отбракованы из-за неудовлетворительной формы ствола и ствольных повреждений в результате заболевания раком-смолянкой.

Анализ итоговых результатов по высоте в 37-летнем возрасте географических культурах показал, что перспективными по росту в высоту на

суглинистой почве являются 15 климатипов, отобранных из групп с относительно высокими и средними высотами. Представляют их девять климатипов из Сибири: Новосибирской области (кыштовский, болотнинский), Красноярского края (нижне-енисейский, канский), Иркутской области (усть-кутский, зиминский, катангский, мамский), Забайкальского края (нерчинский), и четыре – с европейской части России: Вологодской области (тотемский), Карелии (пудожский), Кировской области (слободской) и Республики Коми (корткеросский) и два из таежных лесов Зауралья и Свердловской области (ревдинский, тавдинский). Преимущество по средней высоте у некоторых из них достигает 15 % относительно контроля. Превышение над средней высотой участка варьирует от 0.1σ до 2.0σ (выделены на Рисунке 3.33 темным цветом). Результаты исследований показывают, что с увеличением возраста географических культур результаты отбора становятся более объективными. По литературным данным выбор климатипов в конкретных условиях произрастания может обеспечить преимущество по росту в высоту, устойчивости и стволовой продуктивности от 10 % до 40 % (Пихельгас, 1982; Писаренко и др., 1992а, 1992б; Наквасина, Гвоздухина, 2005; Наквасина и др., 2008).

Таким образом, почвенные условия в комплексе с климатическими факторами оказывают значительное влияние на рост и продуктивность одних и тех же климатипов сосны не только в разных пунктах испытания географических культур, но и в одном и том же пункте испытания с разными лесорастительными условиями. Например, пределы средних высот у сосны в 19-летних ГК в Западной Сибири варьировали от 5.8 м у енисейского климатипа из Красноярского края до 9.9 м у зеленодольского климатипа из Татарстана, при средней высоте 9.0 м у контрольного сузунского климатипа (Тараканов и др., 2001). Близкие значения к этим параметрам отмечались у климатипов сосны в условиях темно-серой лесной суглинистой почвы в географических культурах в южной тайге Богучанского лесничества в возрасте 23 лет. Средняя высота дерева на участке варьировала от 6.7 м у печенгского – Мурманской и ковровского – Владимирской областей, до 9.9–10.2 м у сузунского – Новосибирской и зиминского – Иркутской областей.

Средняя высота сосны у контрольного богучанского климатипа составляла 8.1 м. В этом же возрасте параметры средних высот у перечисленных климатипов в условиях дерново-подзолистой песчаной почвы почти в три раза меньше, например, у печенгского и ковровского – 2.0–2.5, сузунского и зиминского – 3.1–5.8 м, богучанского – 2.6 м. Значимые различия по росту и продуктивности климатипов сосны между экспериментальными участками в ГК объясняются разными почвенными характеристиками, основными из которых являются тип и структура почвы, а также толщина гумусового горизонта, содержание минеральных и органических веществ, исследованные Н.Б. Наумовой с соавт. (Наумова и др., 2009).

Среднегодовой прирост в высоту. Изменчивость средней высоты у климатипов сосны в условиях суглинистой почвы существенно ниже, по сравнению с изменчивостью высоты в условиях экспериментального участка с песчаной почвой, различие достигает более 10 %. Для последнего анализируемого периода коэффициент географической изменчивости составляет 8 % (Таблица 3.2). Максимальные среднегодовые приросты (71 см) у климатипов на суглинистой почве отмечались в 19–23-летнем возрасте (1995–1999 гг.), но в последние возрастные периоды величина приростов существенно ниже. В условиях песчаной почвы процесс увеличения годовых приростов у климатипов сосны отмечается на 5–14 лет позднее (с 2000 по 2013 гг. от 21 до 29 см) при относительно высокой изменчивости (Таблица 3.1).

Таблица 3.2 – Усредненный среднегодовой прирост в высоту у климатипов на участке с суглинистой почвой (с учетом роста на питомнике)

Период, годы	1974–1985	1986–1990	1991–1994	1995–1999	2000–2004	2005–2012
Прирост, см	14	41	52	71	55	58
CV средней высоты, %	19	13	10	10	9	8

Процесс изменения структуры древостоя географических культур в условиях темно-серой лесной почвы происходит быстрее. Относительно быстрое наступление максимальных приростов и активных конкурентных отношений в

связи с хорошим ростом в высоту и по диаметру привели к процессу самоизреживания деревьев сосны у ряда климатипов, особенно в древостоях климатипов с относительно большой густотой.

Анализ динамики роста в высоту у отдельных климатипов, контрастных по месту происхождения: пинежского из Архангельской области, балгазынского из Тывы и богучанского в качестве контроля, показал значительные различия в наступлении максимальных приростов и их величины (Рисунок 3.37)

Максимальный годичный прирост в раннем возрасте (14 лет) отмечается у балгазынского климатипа (78 см). У богучанского климатипа максимальный прирост (67 см) отмечается на 4 года позднее (в 18 лет), в этот период у балгазынского климатипа отмечается спад прироста. Пинежский климатип характеризуется самым замедленным приростом в высоту, максимальное значение которого отмечается в 20 лет (57 см). По сравнению с остальными климатипами у пинежского в период с 18 до 30 лет отмечается самая низкая амплитуда колебаний между максимальным и минимальным значением (11 см), у балгазынского – 19 см, у богучанского – 20 см. До 18-летнего возраста балгазынский климатип имел приросты в высоту, стабильно превышающие значения остальных сравниваемых. В дальнейшем приросты балгазынского климатипа в отдельные годы начинают уступать приростам богучанского и пинежского климатипов. Для условной характеристики сравниваемого периода роста климатипов по высоте, графики пинежского и богучанского климатипов могут быть аппроксимированы натуральным логарифмом (Рисунок 3.37). Для балгазынского климатипа такая модель не подходит. Высокие значения приростов в высоту у балгазынского климатипа в ранние годы, резкий спад к 18-летнему возрасту и последующие колебания приростов высоту могут быть аппроксимированы полиномом четвертой степени.

В целом, для графиков прироста в высоту у южных климатипов (чемальского, минусинского, кяхтинского и балгазынского) в качестве аппроксимации больше подходят полиномы, что связано с более ранними формированиями максимальных значений приростов в возрасте 13–17 лет и

последующими их колебаниями. Спады приростов в высоту у южных климатипов связаны с более ранним смыканием крон и ранним началом конкурентных отношений между деревьями. Причиной является более высокая интенсивность роста в молодом возрасте у южных климатипов по сравнению с климатипами из северных регионов. В динамике приростов деревьев северных климатипов отмечается тенденция к постепенному увеличению приростов в высоту, вплоть до 30-летнего возраста (Кузьмин и др., 2013).

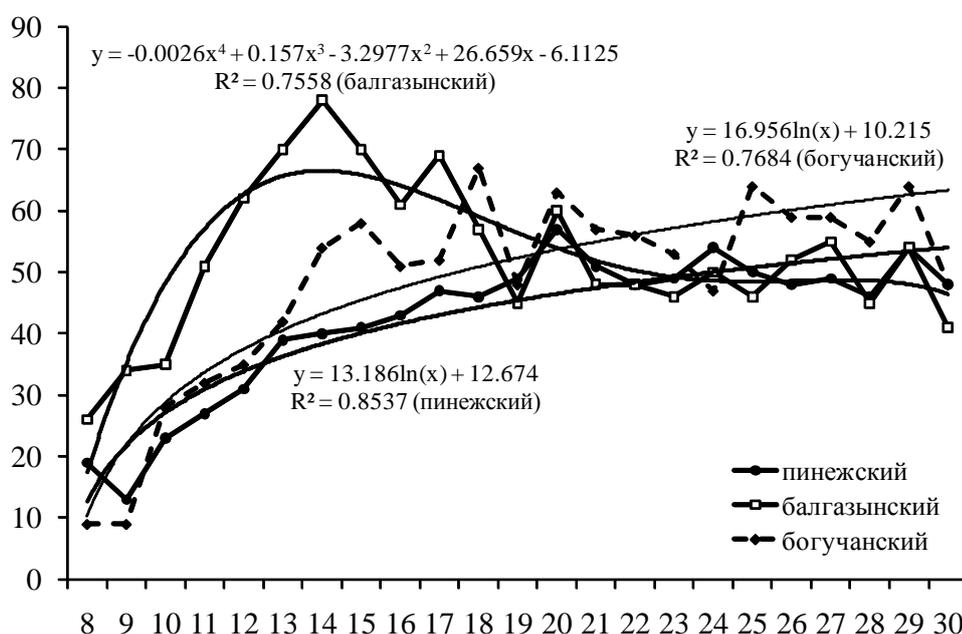


Рисунок 3.37 – Динамика прироста в высоту у трех контрастных климатипов (по оси абсцисс – возраст, лет; по оси ординат – прирост в высоту, см)

Эти результаты согласуются с данными И.Н. Патлая (1974, 1984), полученными в географических культурах в Украине. Они подтверждают, что кульминация прироста для южных происхождений наступает на 10–15 лет раньше. И. Бауманис с соавторами (Бауманис и др., 1982) предполагают, что ювенильный темп роста у южных происхождений определяет ранние сроки наступления кульминации прироста. Возможно, это потенциально может сократить ротационный цикл, если рост по диаметру будет следовать этому же развитию.

Сосновые насаждения в разных лесорастительных условиях имеют определенную стратегию роста. В естественных насаждениях это связано в

основном с плотностью стояния деревьев (Бузыкин и др., 2002). В географических культурах при сравнительно одинаковой полноте древостоев лимитирующим фактором роста в высоту являются наследственные особенности потомств сосны, сформированные климатом и лесорастительными условиями в местах происхождения и их реакцией на погодные и почвенные условия в пункте испытания. Так, исследование динамики годовых приростов у климатипов сосны с одинаковой густотой деревьев на 1 га на участке с суглинистой почвой показало, что у сосны из южных регионов ареала формирование максимальных приростов наступает на 5–8 лет раньше, чем у сосны из северных регионов (Кузьмин и др., 2013).

Таким образом, изменение приростов по годам регулируется не только факторами среды, но и обусловлено генотипической изменчивостью сосны в онтогенезе, это подтверждают результаты исследований географических культур в других пунктах испытания (Ирошников, 1977а; Чернодубов и др., 2005; Наквасина и др., 2008).

Корреляционные связи между высотой, климатическими и географическими факторами. Индексированные значения чемальского климатипа имеют высокую значимую положительную корреляцию с индексированными значениями по количеству осадков в мае–августе ($r = 0.54$; $p < 0.01$) (Рисунок 3.38). Применение индексирования осадков, оправдано, так как в этом случае учитываются условия предыдущих лет. Установлено, что условия предыдущего года, влияющие на прохождение фаз развития хвои и роста годовых побегов, в значительной степени влияют на качество закладываемых почек (Кухта, 2009). Таким образом, на примере чемальского климатипа, имеющего в пункте происхождения значительно большее количество осадков, чем в пункте испытания, отмечается высокая чувствительность к осадкам вегетационного периода в пункте испытания.

Выше отмечалось, что в условиях песчаной почвы не отмечается значимой связи между ростом в высоту и бонитетом материнских насаждений. В условиях суглинистой почвы все климатипы на 1–2 класса увеличили свой бонитет в

сравнении с бонитетом материнских насаждений (Приложения 1–3 – Таблицы П1.1 и П3.5). Также, в условиях суглинистой почвы, отмечается значимая отрицательная связь средней высоты с географической широтой места заготовки семян тестируемых климатипов. Связь описывается линейной моделью ($y = 23.0339 - 0.1345 * x$; $r = -0.43$; $p < 0.001$; $R^2 = 0.19$) (Рисунок 3.39). С остальными климатическими и географическими характеристиками мест происхождения значимых корреляций у средней высоты деревьев не отмечается.

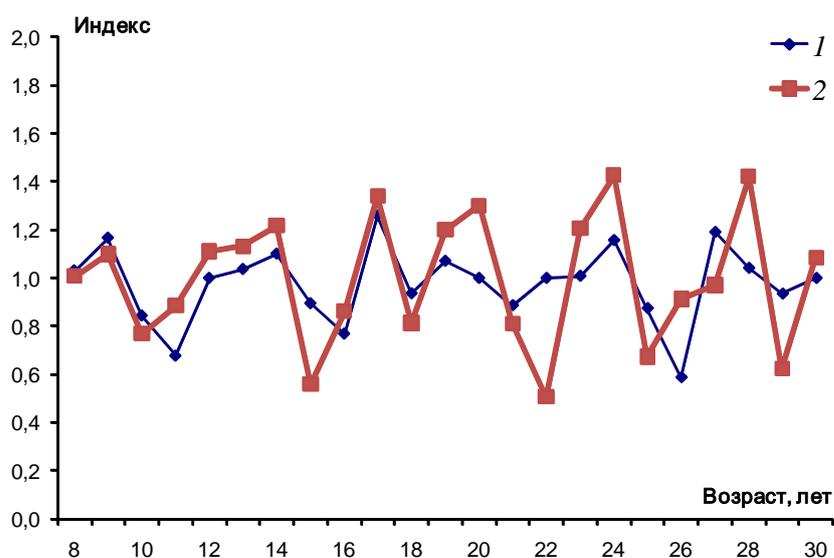


Рисунок 3.38 – Индексные кривые годичного прироста в высоту у чемальского климатипа (1) и количество осадков с мая по август в пункте испытания (2)

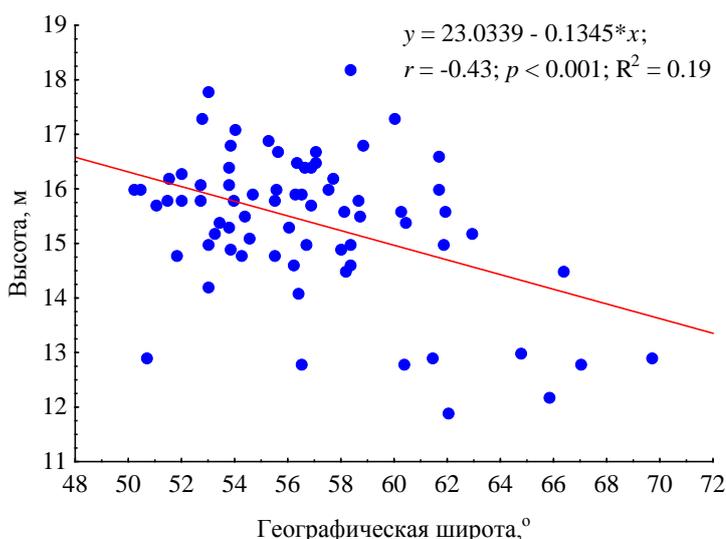


Рисунок 3.39 – Регрессионная линейная модель зависимости средней высоты климатипов сосны в условиях суглинистой почвы от географической широты пунктов происхождения

Согласно основному тренду – чем севернее место происхождения климатипа, тем меньше его показатель средней высоты. На Рисунке 3.39 выделяются два климатипа со средней высотой меньше 13 м, имеющих не самые северные пункты происхождения, это аянский и долонский, которые представляют уникальные климатические условия по своему происхождению. Один из них – долонский (51° с.ш.), с юга ареала граничит с экстремальными сухими условиями пустынь Казахстана, второй – аянский (57° с.ш.) – представитель муссонного климата, в сочетании с влиянием морского. Оба этих климатипа демонстрируют на двух участках рост в высоту существенно ниже контроля, что свидетельствует о том, что их генетическая адаптация в данных климатических условиях направлена на медленный рост из-за несоответствия экологических условий пунктов происхождения и испытания.

Среди представителей относительно северных климатипов (между 60°–62° с.ш.), выбивающихся из общего тренда и показывающих среднюю высоту деревьев от 16 м и выше (выше среднего) выделяются три климатипа, географически рядом расположенные – на северо-востоке Европейской равнины в среднетаежной лесной зоне. К ним относятся: пряжинский и пудожский климатипы с юго-востока Карелии и тотемский из Вологодской области. Климат этих регионов умеренно-континентальный, с умеренно-теплым летом, продолжительной умеренно-холодной зимой и неустойчивым режимом погоды. Схожесть климата с условиями испытания, а также генетическая адаптация к неустойчивому режиму погоды, позволяет этим климатипам успешно расти в условиях южной тайги в Средней Сибири.

В отличие от участка на песчаной почве, на участке с суглинистой почвой значимой корреляционной связи между средней высотой деревьев климатипов и продолжительностью безморозного периода в пунктах их происхождения не обнаружено ($r = 0.07$). Это говорит о том, что в условиях суглинистой почвы различия между климатипами по высоте деревьев в меньшей степени связаны с адаптацией к температуре вегетационного периода, по сравнению с участком на песчаной почве.

3.6. Средний диаметр, форма ствола и стволовая продуктивность климатипов сосны в условиях темно-серой лесной суглинистой почвы

Средний диаметр 38-летних деревьев, исследуемых климатипов сосны, варьирует от 10.0 ± 0.52 до 22.0 ± 0.85 см (Приложение 3 – Таблица ПЗ.7). Средний диаметр деревьев контрольного варианта составляет 13.6 ± 0.49 см, что ниже среднего диаметра географических культур на данном экспериментальном участке (15.6 ± 0.29) м. Значение диаметра на участке с суглинистой почвой в 2.9 раза превышает таковое на участке с песчаной почвой. Коэффициент индивидуальной изменчивости у климатипов, согласно шкале С.А. Мамаева (1973), варьирует от среднего (14 %) до высокого уровня (37 %). Географическая изменчивость диаметра – 16 %, что значительно больше, чем изменчивость роста по высоте. Статистические показатели изменчивости свидетельствуют о том, что различия между климатипами по диаметру более существенные, чем по высоте.

Медиана диаметра равна 15.3 см. По критерию Колмогорова-Смирнова распределение средних значений диаметра по климатипам соответствует нормальному ($p > 0.2$). Отмечается небольшая правосторонняя асимметрия (коэффициент асимметрии равен 0.43 ± 0.28), пик, приходящийся на средние значения с 14 до 16 см, не острый (коэффициент эксцесса равен -0.04 ± 0.56). По критерию Шапиро-Уилка ($p = 0.3$), распределение соответствует нормальному (Рисунок 3.40).

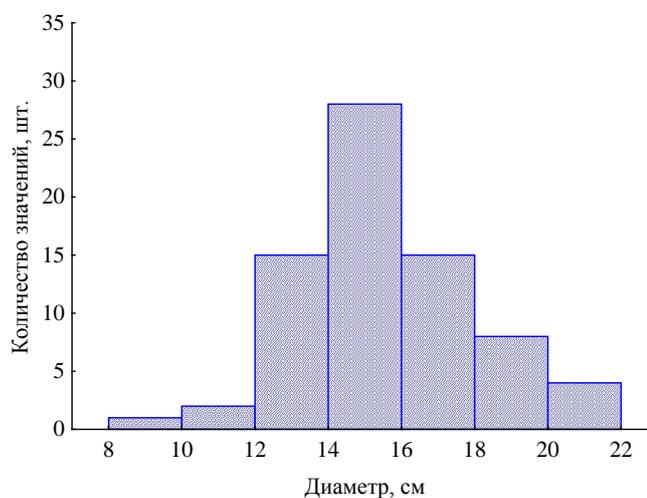


Рисунок 3.40 – Распределение значений среднего диаметра климатипов в условиях суглинистой почвы

Варьирование среднего диаметра климатипов в географических культурах на участке с суглинистой почвой выражено слабее по сравнению с песчаной. Коэффициенты изменчивости свидетельствуют о том, что в условиях данного экспериментального участка на радиальный рост сосны больше, чем на рост в высоту, оказывают условия выращивания, в частности густота древостоя. Снижение радиального роста сосны с увеличением густоты древостоев отмечали другие исследователи культур сосны (Черепнин, 1980; Бузыкин и др., 2002; Чернодубов и др., 2005). Подтверждает этот вывод корреляционный анализ, показавший высокую отрицательную связь диаметра с сохранностью и густотой ($r = -0.68$ и -0.71 ; $p < 0.001$) в условиях суглинистой почвы.

Оценка корреляционной связи диаметра деревьев с густотой древостоя.

Для выявления связи климатических условий места происхождения сосны с диаметром деревьев в пункте испытания, отобраны климатипы для попарного дисперсионного анализа. Отбор происходил таким образом, чтобы густота у климатипов была примерно одинаковой или несколько больше у климатипов с большей суммой эффективных температур в местах их происхождения. Фактором отбора климатипа для анализа являлась сумма температур > 10 °С места происхождения. За рабочую гипотезу было взято известное положение – чем больше густота древостоя, тем меньше диаметр деревьев его составляющих. В каждой паре сравнительного анализа климатип из более теплого места происхождения имел густоту древостоя, примерно равную или немного превышающую таковую у климатипа из более холодных условий происхождения (Таблица 3.3).

Проведенный дисперсионный анализ в целом показал, что группа климатипов из теплых мест происхождения, несмотря на большую густоту, имеет достоверно ($p < 0.001$) больший диаметр по сравнению с климатипами из более холодного климата (Рисунок 3.41).

Влияние густоты древостоя также отмечается по характеру средней кривой радиального годовичного прироста (усредненной по 10 деревьям для каждого климатипа) (Рисунок 3.42).

Таблица 3.3. Климатипы сосны с разной теплообеспеченностью в местах происхождения и схожей густотой древостоя в географических культурах в условиях суглинистой почвы

Климатип и регион происхождения	Средний диаметр ствола, см	Сумма температур > 10°	Густота, шт./га
Дюртюлинский, Башкортостан	18.9	2198°	1422
Северо-Енисейский, Красноярский край	17.6	1149°	1333
Костромской, Костромская область	17.5	2060°	1675
Олекминский, Якутия	12.7	1434°	1426
Авзянский, Башкортостан	14.2	2092°	2421
Якутский, Якутия	12.3	1519°	2341

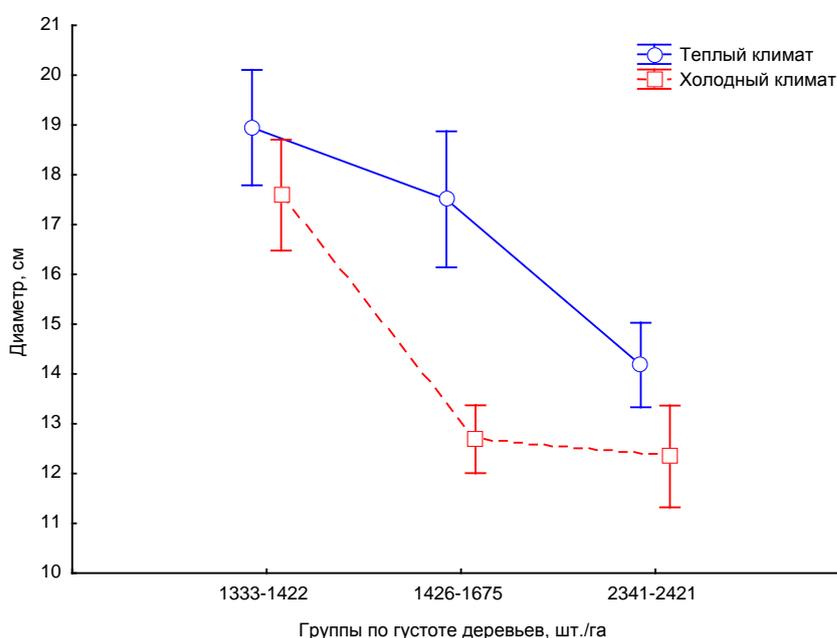


Рисунок 3.41 – Дисперсионный анализ зависимости диаметра деревьев у климатипов от температурного фактора мест происхождения при определенных значениях густоты в пункте испытания

Формирование максимальных значений ширины годичного кольца (ШГК) у двух южных климатипов (чемальского и балгызынского), независимо от густоты, происходит в 13-летнем возрасте, тогда как у северных (плесецкого и богучанского), максимумы отмечаются на год раньше – в 12-летнем возрасте. После периода максимальных значений ШГК у всех климатипов отмечается снижение радиального прироста.

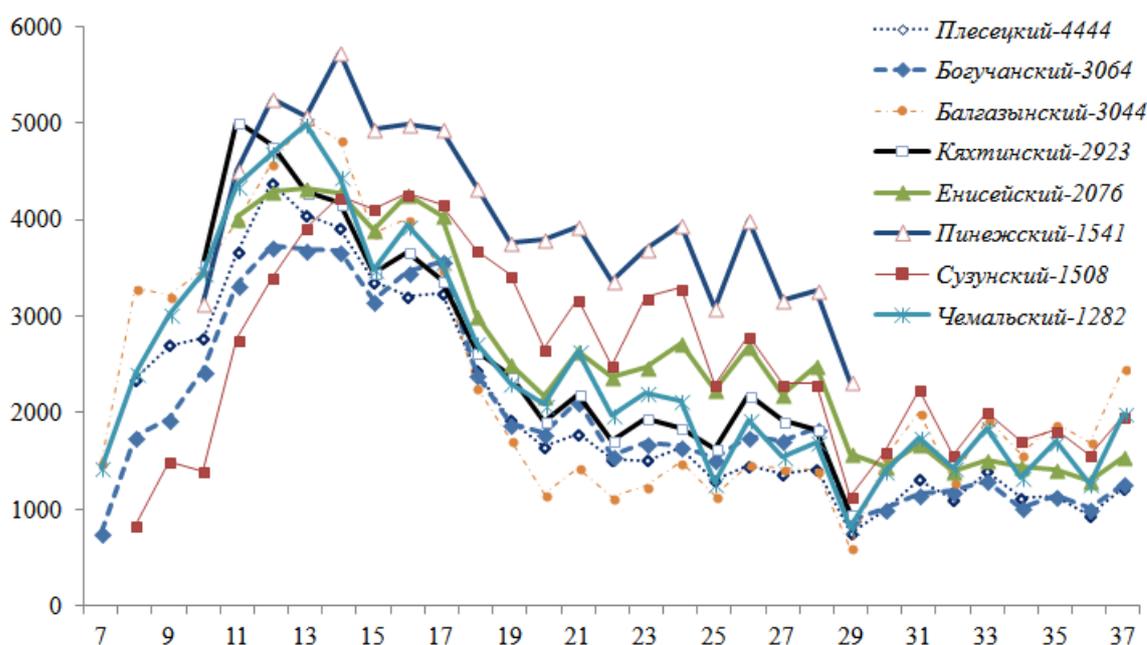


Рисунок 3.42 – Динамика ширины годичного кольца у климатипов в условиях суглинистой почвы (ось ординат – ширина годичного кольца, мкм; ось абсцисс – возраст, лет; в легенде указаны названия климатипов и густота, шт./га)

Значимые корреляционные связи (по Спирмену) диаметра в условиях суглинистой почвы отмечаются со следующими параметрами места происхождения климатипов: положительные связи с продолжительностью безморозного периода ($r = 0.42$; $p < 0.01$), с суммой температур $> 10\text{ }^{\circ}\text{C}$ ($r = 0.43$; $p < 0.001$) длиной активного вегетационного периода ($r = 0.40$; $p < 0.001$) и массой исходных семян ($r = 0.26$; $p < 0.05$), отрицательная связь с северной широтой ($r = -0.25$; $p < 0.05$).

Форма ствола. Доля прямоствольных деревьев у климатипов в условиях суглинистой почвы в географических культурах варьирует от 0 до 100 % (Приложение 3 – Таблица ПЗ.8), среднее значение равно 83 %, а медиана – 88 %. Выражена сильная левосторонняя асимметрия ряда распределения, а пик острый (коэффициент асимметрии равен -2.80 ± 0.28 , коэффициент эксцесса 9.48 ± 0.55). Распределение ненормально (Рисунок 3.43), коэффициент изменчивости повышенный – 23 %. Абсолютное большинство климатипов имеют долю прямоствольных деревьев 80–100 %, 9 климатипов имеют менее 70 % прямоствольных деревьев.

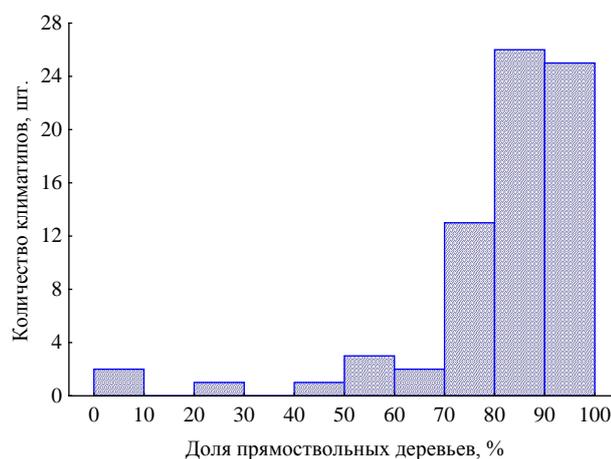


Рисунок 3.43 – Распределение значений доли прямостоящих деревьев у климатипов в условиях суглинистой почвы

Доля прямостоящих деревьев у контроля составляет 91 %. Значение этого показателя выше контроля отмечается только у 33 % сохранившихся климатипов. Самая сильная связь, при которой регрессионная линейная модель наиболее точно описывает зависимость доли прямостоящих деревьев (для климатипов со значениями более 40 %, $n = 71$) с характеристиками места происхождения, отмечается с суммой температур $> 10^{\circ}\text{C}$ ($y = 116.7262 - 0.0176 * x$; $r = -0.63$; $p < 0.001$; $R^2 = 0.40$) (Рисунок 3.44). В этом случае выявлена значимая отрицательная связь. Климатипы из более теплых регионов имеют меньшую долю прямостоящих деревьев в пункте испытания. Самыми низкими показателями по прямостоящести древостоев (0 %) в условиях суглинистой почвы в географических культурах выделяются долонский климатип из Казахстана и великолукский из Псковской области.

Значимые отрицательные корреляционные связи (по Спирмену) исследуемого показателя отмечаются с массой исходных семян ($r = -0.61$; $p < 0.001$), суммой температур $> 10^{\circ}\text{C}$ ($r = -0.65$; $p < 0.001$) длиной активного вегетационного периода ($r = -0.56$; $p < 0.001$); продолжительностью безморозного периода ($r = -0.42$; $p < 0.001$). Положительные значимые связи отмечаются с северной широтой ($r = 0.70$; $p < 0.001$) и суммой годовых осадков ($r = 0.24$; $p < 0.05$). Полученные результаты в целом отражают закономерности, отмечаемые на

песчаной почве. Значимая корреляция отмечается с плотностью древостоев ($r = 0.29$; $p < 0.05$).

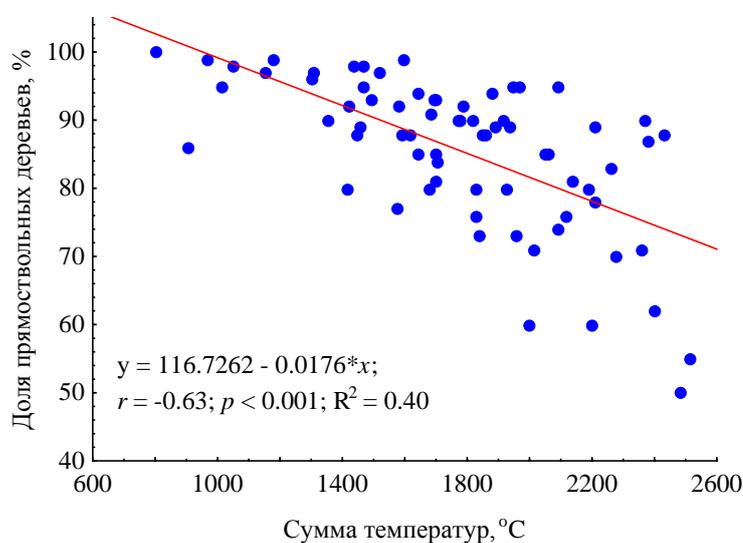


Рисунок 3.44 – Регрессионная линейная модель зависимости доли прямоствольных деревьев у климатипов сосны в условиях суглинистой почвы от суммы температур $>10^\circ\text{C}$ в пунктах происхождения

Меньшая доля кривоствольных деревьев у климатипов сосны в условиях суглинистой почвы (17 %), в сравнении с процентом кривоствольности в условиях песчаной почвы (34 %), подтверждает, что растения в молодом возрасте в условиях суглинистой почвы меньше были подвержены стрессовым факторам.

В условиях песчаной почвы географических культур насаждения климатипов из европейской и южной частей ареала сосны были подвержены засухам и грибным патогенам, вызывающими в молодом возрасте замещение центрального побега.

Объем ствола, запас стволовой древесины и отбор перспективных климатипов. Варьирование среднего объема ствола у климатипов сосны на участке с темно-серой лесной суглинистой почвой составляет $52\text{--}284\text{ дм}^3$, среднее значение – 153 дм^3 , у контрольного варианта средний объем составляет 116 дм^3 (Приложение 3 – Таблица П3.7). Медиана равна 147 дм^3 , коэффициент изменчивости высокий (34 %), асимметрия ряда распределения слегка правосторонняя (коэффициент асимметрии равен 0.52 ± 0.28), пик распределения

нормальный (коэффициент эксцесса -0.05 ± 0.56), распределение нормальное (Рисунок 3.45).

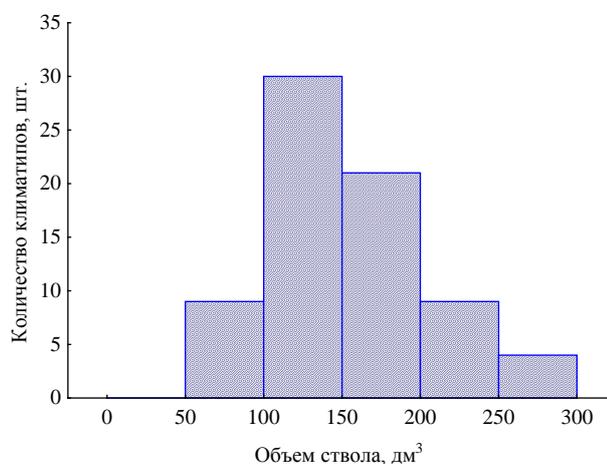


Рисунок 3.45 – Распределение средних значений объема ствола у климатипов в условиях суглинистой почвы

Нормальный ряд распределения значений свидетельствует о том, что дифференция климатипов по объему ствола не связана с наличием значений, выделяющихся из общей выборки. Только высокие значения ракивовского (284 дм^3) и даурского (279 дм^3) климатипов относятся к статистическим выбросам. В ранжированном ряду по объему ствола (Приложение 3 – Таблица П3.7) контрольный климатип занимает 36 место из 58. Высокие значения объема ствола в основном характерны для климатипов с высокими суммами температур $> 10 \text{ }^\circ\text{C}$ мест происхождения ($y = 46.4629 + 0.0597 * x$; $r = 0.46$; $p < 0.001$; $R^2 = 0.21$) (Рисунок 3.46).

Значимые положительные коэффициенты корреляции (по Спирмену) отмечаются между объемом ствола и суммой температур $> 10 \text{ }^\circ\text{C}$ ($r = 0.45$; $p < 0.001$; $n = 73$) длиной периода с температурами $> 10 \text{ }^\circ\text{C}$ ($r = 0.41$; $p < 0.001$), длиной безморозного периода ($r = 0.40$; $p < 0.001$), массой исходных семян ($r = 0.28$; $p < 0.05$). Отмечается значимая отрицательная корреляционная связь между объемом ствола и северной широтой ($r = -0.27$; $p < 0.05$). Между объемом ствола и густотой деревьев в условиях суглинистой почвы отмечается значимый

отрицательный коэффициент корреляции ($r = -0.64$; $p < 0.001$). Увеличение густоты древостоев закономерно приводит к снижению объема ствола деревьев.

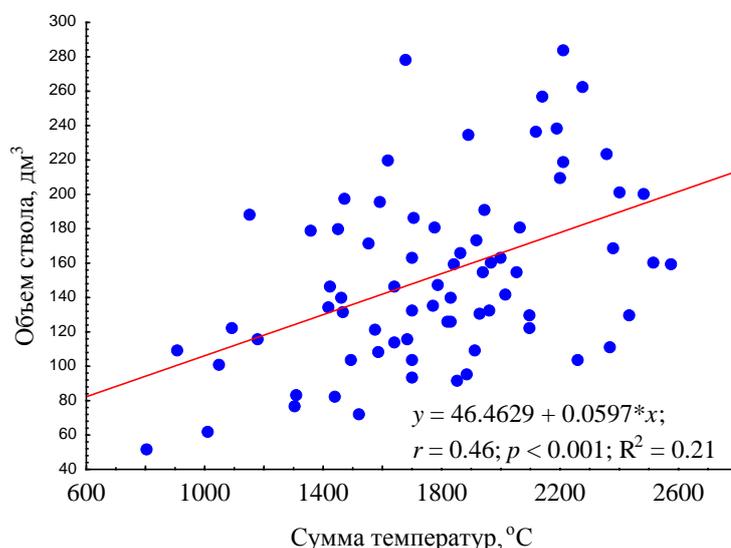


Рисунок 3.46 – Регрессионная линейная модель связи объема ствола у климатипов в условиях суглинистой почвы в географических культурах с суммой температур >10 °C в пунктах происхождения

Запас стволовой древесины у климатипов на экспериментальном участке варьирует от 39 м³/га до 549 м³/га, среднее значение – 295 м³/га, у контрольного варианта – 354 м³/га (Приложение 3 – Таблица П3.8). Медиана равна 298 м³/га, коэффициент изменчивости высокий – 38 %, ряд распределения без сдвигов, пик слегка тупой (коэффициент асимметрии равен -0.08 ± 0.28 , коэффициент эксцесса -0.25 ± 0.55), распределение нормальное (Рисунок 3.47). Ряд распределения свидетельствует о том, что по запасу древесины в условиях темно-серой лесной почвы отсутствуют значения, которые бы существенно выделялись из общей выборки. Превышение над контролем отмечается у меньшего количества климатипов, по сравнению с участком на песчаной почве. Данные условия произрастания являются в целом выравненными для всех климатипов, что не приводит к появлению статистических выбросов. На участке можно отметить климатипы как с относительно низкими, так и относительно высокими значениями по запасу древесины.

По данным С.В. Залесова с соавт. (Залесов и др., 2017) в географических культурах, созданных в 1976 г. в Зауральской лесостепи Западной Сибири, запас сосны разного происхождения варьирует от 77 м³/га до 611 м³/га, что является сопоставимыми данными с результатами в географических культурах в южной тайге Средней Сибири.

По запасу стволовой древесины 20 климатипов (27 % от всех имеющихся) превышают контрольный вариант (богучанский). Но не все из них рекомендованы в качестве кандидатов в сорта-популяции, некоторые из них имеют негативное отклонение от контроля по другим показателям, включая сохранность, высоту, долю прямоствольных или устойчивость к патогенам, которая будет проанализирована в Главе 6.

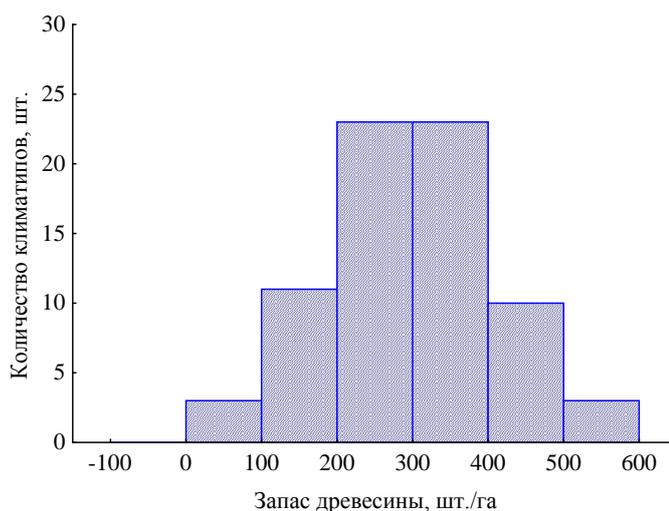


Рисунок 3.47 – Распределение средних значений запаса древесины у климатипов сосны в условиях суглинистой почвы

Результаты оценки запаса стволовой древесины у климатических экотипов сосны показаны в процентах от контроля в Приложении 3 – Таблица ПЗ.8 и в долях стандартного отклонения от среднего запаса на экспериментальном участке с темно-серой лесной суглинистой почвой (Рисунок 3.48).

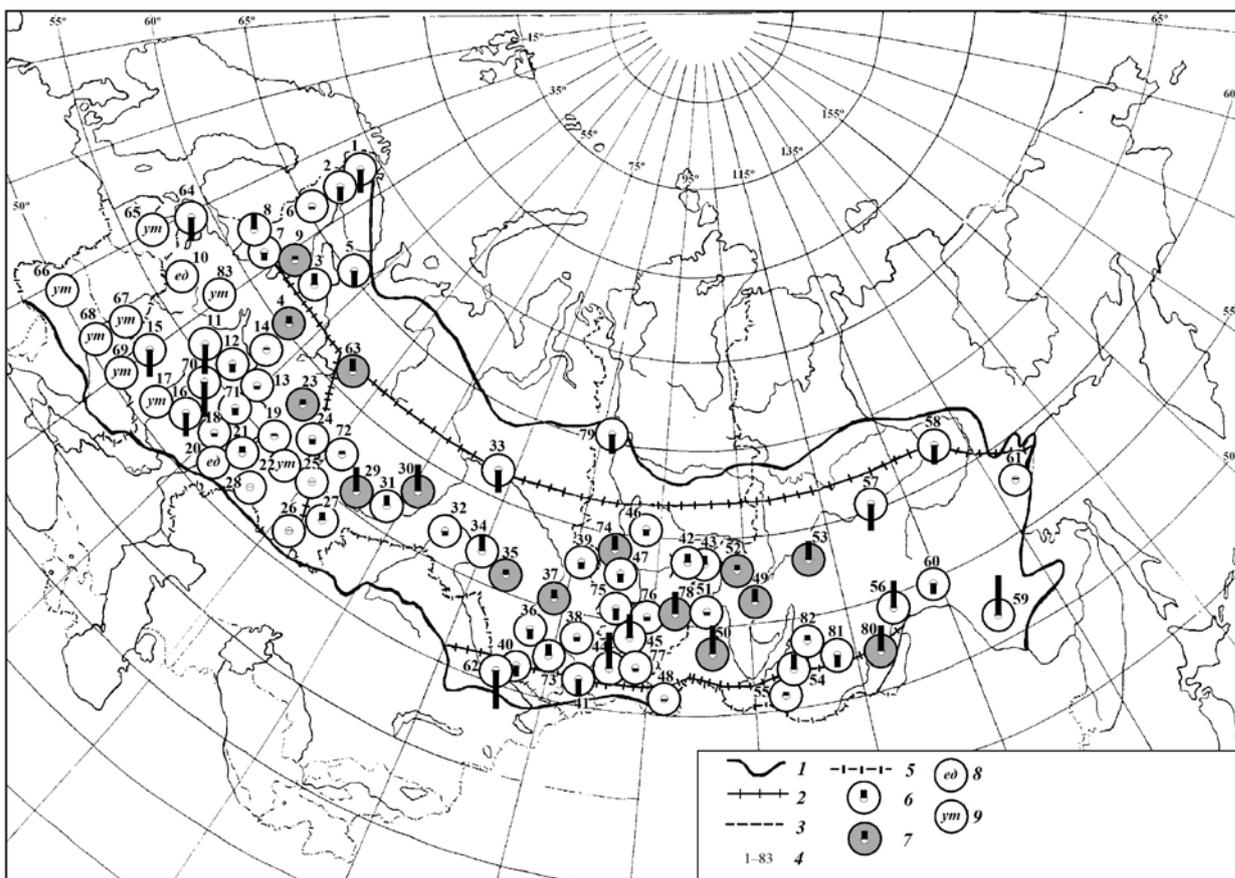


Рисунок 3.48 – Запас стволовой древесины у климатипов сосны в долях стандартного отклонения (σ) от среднего значения на участке с суглинистой почвой (условные обозначения – Рисунок 3.33)

По отношению к среднему запасу в условия суглинистой почвы преимущество выявлено у 36 климатипов, значения которых варьируют от $+0.1\sigma$ до $+2.3\sigma$ (Рисунок 4.31 и Приложение 3 – Таблица ПЗ.8). Среди них относительно высокий запас ($333\text{--}457 \text{ м}^3/\text{га}$) имеют инорайонные климатипы: из Карелии (сортавальский), Ульяновской области (мелекесский), Башкортостана (белорецкий), Свердловской области (ревдинский и тавдинский), Кировской области (слободской), Омской области (тарский). По литературным данным (Залесов и др., 2017) высокие запасы ($453 \text{ м}^3/\text{га}$ и $611 \text{ м}^3/\text{га}$) у мелекесского и белорецкого климатипов из Ульяновской области и Башкортостана также отмечаются в географических культурах Курганской области.

Отрицательное отклонение от среднего запаса – отмечается у 34 климатипов в пределах от -2.3σ до -0.1σ . Три климатипа: дюртюлинский (№ 25),

авзянский (№ 26) из Башкирии и бузулукский (№ 28) из Оренбургской области имеют запас на уровне среднего значения для экспериментального участка.

Выявлена значимая положительная корреляционная связь между запасом стволовой древесины и восточной долготой ($r = 0.29$; $p < 0.05$; $n = 73$), для выборки из южных климатипов (южнее 56° с.ш.) коэффициент корреляции имеет более высокий уровень значимости ($r = 0.56$; $p < 0.001$; $n = 35$). С остальными характеристиками мест происхождения климатипов значимые корреляции не отмечаются.

Результаты по запасу стволовой древесины подтверждают перспективность отбора по средней высоте 15 климатипов, отобранных из первых двух групп на суглинистой почве. В абсолютных значениях запас стволовой древесины у лучших 15 климатипов варьирует от 317 до 502 м³/га, при этом запас контроля составляет 354 м³/га. Преимущество по запасу относительно контроля у перспективных климатипов на суглинистой почве значительно меньше, чем у перспективных климатипов на песчаной. Девять климатипов сосны из 15 перспективных (мамский, усть-кутский, зиминский из Иркутской области, нерчинский – Забайкальского края, нижнее-енисейский, канский – Красноярского края, слободской – Кировской области, ревдинский и тавдинский – Свердловской области) имеют преимущество от 10 до 42 % относительно контроля. По отношению к среднему запасу стволовой древесины, у перечисленных выше климатипов превышение составляет от 0.8σ до 1.9σ . Остальные перспективные климатипы имеют запас стволовой древесины, который по отношению к контролю находится в пределах 97–104 %. Относительно среднего запаса превышение у них варьирует от 0.4σ до 0.7σ (Рисунок 4.30). Климатипы с меньшим преимуществом по запасу по отношению к контролю и среднему запасу или имеющие запас на уровне контроля, отличаются высокой успешностью по средней высоте, форме ствола и устойчивости к патогенам. Поэтому, на данном возрастном этапе (37 лет) они сохраняются в группе перспективных в условиях суглинистой почвы.

Таким образом, в условиях темно-серой лесной суглинистой почвы в группу перспективных, с учетом средней высоты, формы ствола, запаса стволовой древесины и устойчивости к грибным патогенам, отобраны 15 климатипов. Группу перспективных климатипов представляют: ниже-енисейский и канский (соответственно №№ 74, 78) из Красноярского края, пудожский (№ 9) из Карелии, тотемский (№ 4) из Вологодской области, корткеросский (№ 63) из Республики Коми, слободской (№ 23) из Кировской области, ревдинский и тавдинский (№№ 29, 30) из Свердловской, кыштовский и болотнинский (№№ 35, 37) из Новосибирской, усть-кутский, катангский, мамский и зиминский (№№ 49, 52, 53 и 50) из Иркутской областей и нерчинский (№ 80) из Забайкальского края. Все они отмечены на Рисунке 3.48 темным цветом.

Среди выделенных перспективных климатипов сосны на двух экспериментальных участках только восемь имеют одинаково хорошие результаты по комплексу показателей на участках с разными лесорастительными условиями (Кузьмин, Кузьмина, 2020а). К ним относятся четыре климатических экотипа из южнотаежных и подтаежных лесов Красноярского края и Иркутской области (№№ 49, 52, 53, 74) и четыре из среднетаежных и южнотаежных лесов севера европейской части России (№№ 9, 63, 4, 23).

Значительные различия по высоте и стволовой продуктивности у климатипов сосны, выявленные между экспериментальными участками, в первую очередь, связаны с разными свойствами лесных почв и их способностью обеспечивать растительность полезными элементами, влагой, кислородом и температурой, необходимыми для развития корневой и надземной систем сосны. Известно, что в сухих условиях у сосны возрастает отношение веса корней к надземным частям. Более слабое развитие корней растений в пересчете на единицу объема почвы отмечается на высокотрофных почвах, по сравнению с низкотрофными песками (Патрагин, 1958; Гаель, Воронков, 1965; Залесов и др., 2004). В связи с этим, основная часть ресурсов растений, произрастающих на песчаных почвах, тратится на развитие корневой системы, способной поддерживать жизнедеятельность растений. В результате такой адаптации

деревья сосны, произрастающие на песчаной почве, значительно уступают по продуктивности надземной части деревьям, произрастающим в условиях темно-серой лесной суглинистой почвы.

Изучение динамики роста в высоту выявило нестабильность рангового положения климатипов сосны в онтогенезе в связи с их биологическими особенностями и разной реакцией на изменение погодных условий и экологических факторов в пункте их испытания. В выделенных группах климатипов «медленнорастущих» и «средних высот» отмечаются климатипы сосны с хорошим ростом в первые 8–13 лет после посадки и значимым снижением ранга с увеличением возраста. К таким климатипам относятся: пинежский из Архангельской области, пряжинский и чупинский из Карелии, дубровицкий из Ровненской области Украины, мелекесский из Ульяновской области, тавдинский из Свердловской области, болотнинский из Новосибирской области, читинский из Забайкальского края, камский из Татарстана, канский из Красноярского края и другие.

Большинство климатипов сосны, выделенных в группу «бысторастущие», в том числе перспективные, рекомендованные в сорта-популяции, в первые годы отставали по высоте от контроля, но с увеличением возраста успешно стали конкурировать с контрольным климатипом, и в последние годы значимо его превосходят. Одной из причин дифференциации, в том числе и по динамике роста климатипов сосны, является разная стратегия их роста в географических культурах, которая находится под влиянием наследственных особенностей и экологических факторов в пункте испытания.

Динамика годовых приростов в высоту у климатипов сосны с относительно одинаковой густотой деревьев в условиях экспериментального участка с суглинистой почвой показала, что у сосны из южных регионов ареала формирование максимальных приростов наступает на 5–8 лет раньше, чем у сосны из северных регионов. Климатипы из северных регионов формируют близкие к максимальным значения радиального прироста относительно дольше (от 3 до 7 лет), чем южные (до 3 лет). Другой причиной нестабильного роста

климатипов сосны является разная восприимчивость к грибным патогенам. Эпифитотия, вызванная ценангиевым некрозом в 24-летнем возрасте географических культур, привела к существенному замедлению или к остановке роста деревьев в высоту и по диаметру у климатипов сосны из центральных, южных и западных регионов европейской части ареала, имеющих сильную степень повреждения хвои и вегетативных почек.

Следующей причиной дифференциации климатипов является неодинаковая требовательность сосны разного происхождения к погодным условиям в пункте испытания. Разная требовательность подтверждается выявленными значимыми отрицательными коэффициентами корреляции между средней высотой климатипов сосны на участке с песчаной почвой в условиях географических культур и характеристиками места происхождения климатипов (осадками с мая по июнь, суммой температур $> 10\text{ }^{\circ}\text{C}$, длиной активного вегетационного периода (число дней с температурой $> 10\text{ }^{\circ}\text{C}$), продолжительностью безморозного периода). С северной широтой и восточной долготой связь высоты и запаса стволовой древесины у климатипов в условиях песчаной почвы положительная.

В условиях суглинистой почвы отмечается значимые отрицательные коэффициенты корреляции между показателями стволовой продуктивности (высотой, диаметром и объемом ствола) и северной широтой, значимой корреляции запаса стволовой древесины с широтой не отмечается. Выявлена положительная корреляционная связь между запасом стволовой древесины и восточной долготой, особенно у южных климатипов.

Запас стволовой древесины сосны в условиях суглинистой почвы тесно связан с сохранностью деревьев климатипов и густотой древостоя, что подтверждается значимым положительным коэффициентом корреляции Спирмена между густотой древостоя и запасом ($r = 0.72$ при $p < 0.001$). Отмечаются значимые отрицательные корреляции густоты с диаметром и объемом ствола соответственно: $r = -0.71$ и -0.64 ($p < 0.001$). Значимых связей между густотой древостоя и высотой дерева не выявлено ($r = 0.06$), выявлен значимый положительный коэффициент корреляции между густотой древостоя и

долей прямоствольных деревьев ($r = 0.29$; $p < 0.05$). В условиях дерново-подзолистой песчаной почвы отмечается меньшая чувствительность запаса стволовой древесины к густоте древостоев ($r = 0.32$; $p < 0.01$), что объясняется, в первую очередь, более сходными условиями по плотности стояния деревьев в древостоях у всех климатипов на этом экспериментальном участке. Высокая сохранность географических культур на участке с песчаной почвой определила большую густоту, ее медиана на участке составляет 5573 шт./га. На суглинистой почве, при том же шаге посадки, что и в условиях песчаной почвы, медиана густоты примерно в три раза меньше – 1848 шт./га.

Заключение. В пределах экспериментальных участков на различия по высоте и стволовой продуктивности между климатипами сосны оказывают наследственные особенности климатипов, влияющие в первую очередь на сохранность и густоту древостоев. В процессе роста сосны в географических культурах конкурентные отношения за площадь питания регулируются особенностями генетической адаптации климатипов, определяющие в конечном итоге их дифференциацию по высоте и другим показателям стволовой продуктивности, особенно на участке с песчаной почвой. Изменчивость показателей роста и дифференциация сосны разного происхождения в географических культурах, обусловленные разной адаптивной реакцией на местные условия, демонстрируют разную успешность роста по сохранности, высоте, диаметру, объему ствола, запасу стволовой древесины, доле прямоствольных деревьев у климатипов. Одни и те же климатические экотипы, произрастающие в условиях темно-серой лесной суглинистой и дерново-подзолистой песчаной почв, имеют двукратные различия по высоте деревьев, и более чем трехкратные – по диаметру, объему ствола и запасу стволовой древесины. Различия между климатипами сосны по средней высоте и запасу стволовой древесины выражены сильнее на участке с дерново-подзолистой песчаной почвой, чем в условиях темно-серой лесной суглинистой.

В географических культурах в условиях песчаной и суглинистой почв отмечаются разные закономерности в изменчивости некоторых показателей

стволовой продуктивности у тестируемых климатипов сосны, связанные с климатическими характеристиками мест происхождения климатипов и их адаптивной реакцией в пункте испытания.

По росту в высоту, запасу стволовой древесины и другим показателям качества ствола в пределах каждого экспериментального участка выделены перспективные климатипы. В условиях дерново-подзолистой песчаной почвы отобраны 16 климатипов, в условиях темно-серой лесной – 15 климатипов. На экспериментальном участке с песчаной почвой у перспективных климатипов преимущество по запасу относительно контроля составляет в среднем 70 %, с варьированием от 14 % до 193 %. На участке с суглинистой почвой преимущество у перспективных климатипов значительно меньше, не превышает 42 % или сохраняется на уровне контроля. Преимущество по запасу стволовой древесины, выраженное в долях стандартного отклонения от среднего значения на участке с суглинистой почвой, у перспективных климатипов варьирует от 0.4σ до 1.9σ , на песчаной почве от 0.6σ до 3.7σ . Среди выделенных перспективных климатипов сосны на двух экспериментальных участках только восемь – имеют одинаково хорошие результаты по комплексу показателей в разных почвенных условиях.

Результаты анализа динамики годовых приростов в высоту, а также длительный фитопатологический мониторинг, подтверждают, что объективные выводы по отбору перспективных климатипов возможны после достижения географическими культурами II класса возраста, но окончательные выводы, как требуют программа и методика исследований, возможны с наступлением $\frac{1}{2}$ возраста рубки.

3.7. Выводы

1. Сохранность сосны в географических культурах находится под влиянием наследственных особенностей климатипов и их адаптивной реакции на лесорастительные условия в пункте испытания. Сохранность географических культур на дерново-подзолистой песчаной почве более чем в два раза превышает сохранность сосны в условиях суглинистой.

2. Значимым фактором, влияющим на адаптацию и успешность выживания сосны в географических культурах, является соответствие климатических и лесорастительных условий места происхождения климатипов и пункта их испытания. Наиболее устойчивыми в пункте испытания являются потомства сосны, место происхождения которых характеризуется относительно коротким вегетационным периодом и меньшей суммой активных температур.

3. Минимальная сохранность сосны, менее 4 %, а также полная элиминация саженцев отмечается у климатипов из западных, юго-западных и южных районов ареала сосны с территории европейской части России и ближнего зарубежья (Латвии, Украины, Беларуси, Воронежской области, Татарстана). Высокая сохранность, на уровне контроля и более, отмечается у климатипов сосны из таежных и лесостепных районов Красноярского края, Иркутской области, горностепных территорий Читинской области и Якутии, северных таежных регионов европейской части России: Архангельской области, Республики Карелии и северного Урала.

4. В условиях дерново-подзолистой песчаной почвы дополнительным фактором, влияющим на сохранность географических культур, являются осадки. Дефицит осадков в период с мая по июнь в пункте испытания негативно влияет на выживаемость климатипов сосны из теплообеспеченных южных регионов ареала вида.

5. Рост сосны обыкновенной в пункте испытания географических культур зависит от почвенных и лесорастительных условий на экспериментальных участках. У одних и тех же климатипов, произрастающих в условиях темно-серой лесной суглинистой и дерново-подзолистой песчаной почв, отмечаются двукратные различия по высоте деревьев и трехкратные – по диаметру и запасу стволовой древесины.

6. В географических культурах в условиях песчаной и суглинистой почв отмечаются разные закономерности в изменчивости наследственных особенностей тестируемых происхождений. В условиях песчаной почвы с увеличением северной широты места происхождения климатипов увеличиваются

все показатели стволовой древесины (высота, диаметр, объем ствола, запас стволовой древесины, доля прямоствольных), в условиях суглинистой – высота, диаметр и объем ствола уменьшаются, увеличивается доля прямоствольных деревьев. С увеличением географической долготы места происхождения климатипов увеличивается запас стволовой древесины в разных почвенных условиях испытания, значимое увеличение высоты, диаметра, объема ствола и доли прямоствольных деревьев отмечается на песчаной почве.

7. В условиях песчаной почвы увеличиваются высота и запас стволовой древесины у климатипов с меньшими суммами активных температур, осадков в начале вегетационного периода, меньшей продолжительностью вегетационного и безморозного периодов в местах происхождения. В условиях суглинистой почвы значимых зависимостей между показателями роста и климатическими характеристиками не выявлено.

8. В пределах экспериментальных участков дифференциация сосны по росту обусловлена наследственными особенностями климатипов сосны, сформированными под действием экологических факторов в местах происхождения, и разной их реакцией на экологические факторы в пункте испытания. Разная реакция связана с неодинаковой требовательностью к осадкам и температуре в течение вегетационных периодов, а также разной восприимчивостью к грибным патогенам.

9. Анализ динамики роста в высоту показывает, что ранговая нестабильность по высоте отмечается у климатипов сосны до 37-летнего возраста в разных лесорастительных условиях. Процесс формирования структуры насаждения каждого климатического экотипа имеет специфические особенности, обусловленные их наследственными свойствами, поэтому ранговое положение определенной части исследуемых климатипов меняется в течение онтогенеза в связи с разной адаптивной реакцией на внешнюю среду. Относительно стабильный рост в высоту, в течение последних 15–20 лет, отмечается у перспективных климатипов, кандидатов в сорта-популяции, а также у большей

части климатипов из группы медленнорастущих, значительно отстающих по средней высоте от контроля.

10. В результате многолетнего мониторинга роста в высоту, сохранности, стволовой продуктивности и формы ствола у климатипов сосны в географических культурах отобраны 16 перспективных климатипов на песчаной и 15 – на суглинистой почвах. Среди выделенных перспективных климатипов восемь являются лучшими в разных лесорастительных условиях и рекомендуются кандидатами в сорта-популяции. Их представляют четыре климатипа сосны из южнотаежных и подтаежных лесов Красноярского края и Иркутской области: ниже-енисейский, усть-кутский, катангский, мамский и четыре климатипа из среднетаежных и южнотаежных лесов севера европейской части России: пудожский, тотемский, короткеросский и слободской. В настоящее время некоторые из них успешно тестируются с 2010 г. в условиях Красноярской лесостепи на экспериментальной научной базе Института леса им. В.Н.Сукачева СО РАН – обособленного подразделения ФИЦ КНЦ СО РАН.

Глава 4. ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ ДРЕВЕСИНЫ У КЛИМАТИПОВ СОСНЫ В ГЕОГРАФИЧЕСКИХ КУЛЬТУРАХ

Структура древесины на протяжении многих лет является предметом научного интереса ученых. Долгий период роста деревьев позволяет получить данные о большом количестве годовых колец дерева, анализ которых позволяет оценивать реакцию деревьев на климат, что является основой таких направлений как дендроклиматология и дендрохронология (Fritts, 1976; Vaganov, 1990). Изучение анатомической структуры древесины сосны обыкновенной проводилось в связи с сезонной динамикой (Антонова, 1999; Ваганов, Шашкин, 2000), условиями произрастания и густотой посадки (Плаксина, 2003). Исследования внутривидовой изменчивости древесины в условиях географических культур сосны обыкновенной в основном посвящены изменчивости ширины годового кольца (Jayawickrama et al., 1997, Черняев, Хмельницкий, 2000; Тарасова и др., 2002; Савва и др., 2003; Лацевич, 2003; Краснобаева, Митяшина, 2006). Такие структурные элементы годового кольца как радиальный размер трахеид, толщина клеточной стенки, площадь просвета клетки еще недостаточно изучены у хвойных, в то же время эти показатели являются важными для понимания процессов адаптации и внутривидовой реакции на воздействие внешней среды. Основа по исследованию трахеидограмм заложена исследователями в конце XX века (Терсков и др., 1981; Ваганов и др., 1985, 1990). Изучение длительных временных рядов анатомических параметров годовых колец посредством измерения трахеидограмм в условиях природных объектов являются актуальными в последние годы (Белокопытова, 2020). В современных исследованиях особое внимание уделяется изучению особенностей роста трахеид у деревьев в отдельные вегетационные периоды (Fonti et al., 2020; Жарков и др., 2021).

Одной из интегральных характеристик анатомических особенностей трахеид в годовом кольце может быть доля поздней древесины. Этот показатель используют исследователи в своих работах для сравнительной оценки роста деревьев в разных условиях произрастания, рассматривая его, в том числе, как индикатор технических свойств древесины хвойных видов (Ермаков, 2019).

Особенности реакции ранней древесины сосны в разных естественных условиях произрастания ранее выявлены для торфяных почв Вологодской области (Вернодубенко, Дружинин, 2014). Подобных исследований в условиях географических культур крайне мало. Сравнение динамики доли поздней древесины в годичных кольцах ели у деревьев разного происхождения показано в географических культурах в Московской области (Румянцев и др., 2007). В данных исследования отмечается увеличение доли поздней древесины с возрастом, но не обсуждается специфика реакции годичных колец деревьев разного происхождения в зависимости от погодных условий.

В связи с этим исследования по выявлению особенностей в анатомии и структуре древесины у деревьев разного происхождения, проводимые в условиях географических культур, являются актуальными. Они имеют фундаментальное научное и прикладное значение, так как затрагивают вопросы селекции, могут быть положены в основу экономических обоснований целесообразности создания отдельных плантаций сосны обыкновенной с генотипически детерминированными характеристиками древесины.

4.1. Особенности годичных колец в условиях песчаной почвы

Основу структуры древесины (ксилемы) составляют отдельные клетки (трахеиды), которые и формируют годичное кольцо. Сравнение динамики радиального роста в условиях песчаной почвы показало наличие существенных различий между деревьями, представляющими разные климатические экотипы по месту происхождения, а также выявило ряд нарушений и отклонений от нормального развития годичных колец, которые необходимо отметить.

Исследована динамика радиального прироста у 15 разных географических происхождений сосны с четырех лет до 30-летнего возраста. Выявлено, что у большинства исследуемых климатипов динамика радиального прироста имеет общий характер, который выражается в наличии периода увеличения радиального прироста, с абсолютными максимумами средних значений в раннем возрасте от 13 до 19 лет (1987, 1988, 1990, 1993 гг.) (Рисунок 4.1). Позднее, на протяжении

нескольких лет, отмечается период существенного спада радиального прироста с выраженным минимумом в 1999 г. почти у всех климатипов в связи заболеванием ценангиевым некрозом. После периода спада радиальных приростов отмечается постепенное их восстановление, в некоторых случаях значения приростов достигают уровней предыдущих максимумов, у одних климатипов средние значения возрастают, но не доходят до значений первого пика, у других значения ширины годичных колец второго пика превышают значения первого.

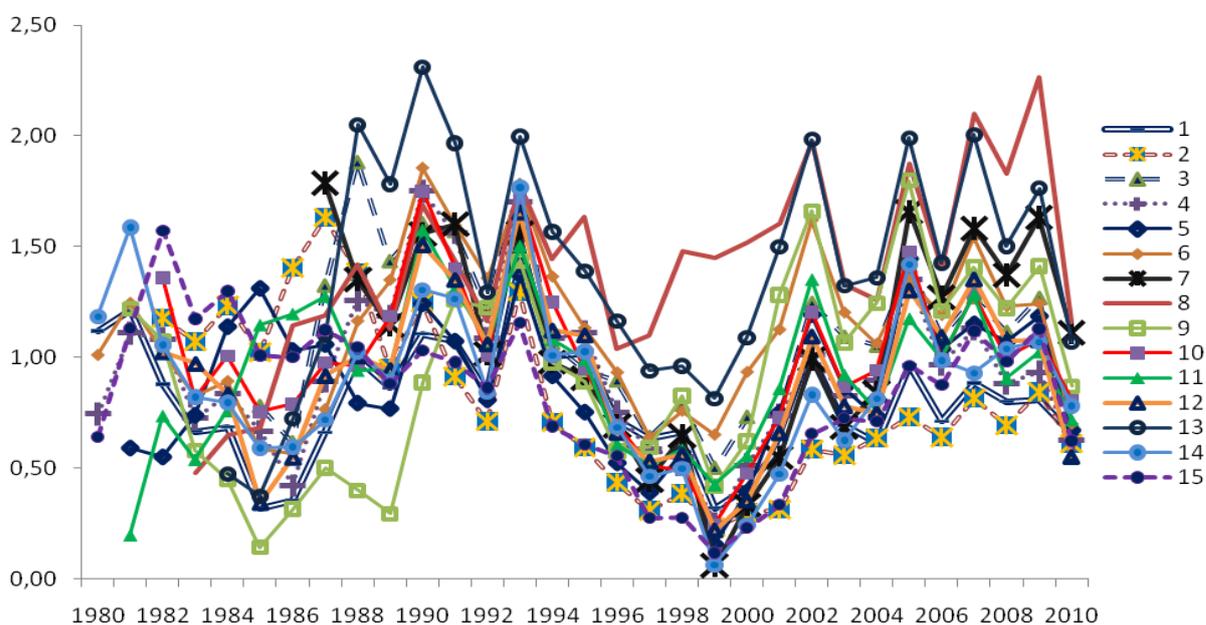


Рисунок 4.1 – Динамика средних значений ширины годичного кольца (мм, ось ординат) с 1980 по 2010 гг. (ось абсцисс) у 15 климатипов сосны обыкновенной (1 – богучанский; 2 – пинежский; 3 – туруханский; 4 – плесецкий; 5 – балгазынский; 6 – кандалакшский; 7 – чемальский; 8 – енисейский; 9 – заудинский; 10 – усть-кутский; 11 – минусинский; 12 – кяхтинский; 13 – вихоревский; 14 – сузунский; 15 – печенгский)

В возрасте 23–25 лет (1997–1999 гг.) в географических культурах на участке с дерново-подзолистой песчаной почвой развивалось заболевание хвои, диагностированное как заболевание, вызванное ценангиевым некрозом (Kuzmina, Kuz'min, 2008). Результаты учета повреждаемости сосны в географических культурах этим заболеванием приводятся в Главе 7. В этот период у всех климатипов, за исключением устойчивого к этому заболеванию енисейского

климатипа (линия №8 на Рисунке 4.1), было выявлено существенное падение радиального прироста. Вихоревский, кандалакшский и туруханский климатипы (№ линий 13, 6, 3) отличаются от остальных меньшим падением радиального прироста в 1999 г. Они имеют высокие средние значения радиального прироста (0.82, 0.65 и 0.50 мм соответственно) по сравнению с другими климатипами в 1999 г. Эти значения превышают средний прирост для всех климатипов за 1999 г., равный 0.40 мм (Кузьмин, 2012).

Деревья климатипов сосны с сильной степенью повреждения хвои (более 50%) имели нарушение деятельности камбия, приводящее к отсутствию клеток ксилемы (выпадение колец) в 1999 г., а у отдельных южных климатипов в 2000 и 2001 гг. Выпадение годичных колец фиксировалось на древесном керне в одном или в двух противоположных радиусах. К климатипам с выпадением кольца, относятся: сузунский Новосибирской области, кяхтинский и заудинский из Бурятии, чемальский из Республики Алтай, балгазынский из Республики Тыва, и плесецкий из Архангельской области.

Свидетельством того, что именно грибное заболевание привело к постепенной деградации радиального прироста с абсолютным минимумом значений в 1999 г. является сравнение погодных условий исследуемых лет, которое показывает, что погодные условия не могли так существенно изменить динамику радиального прироста без воздействия биотического фактора. Понятно, что для данных почвенных условий большое значение для молодых деревьев имеет количество осадков вегетационного периода, так как, чем меньше дефицит влаги, тем больше продукция клеток. Этап деградации радиального прироста начался в 1994 г., но его пик отмечается в 1999 г (рис. 5-2). В 1994 г. количество осадков мая (30.2 мм), а также с мая по август (151 мм) не является низким по сравнению с предыдущим 1993 годом (сумма осадков в мае 31.9 мм, - за весь период 149 мм) (Рисунок 4.2).

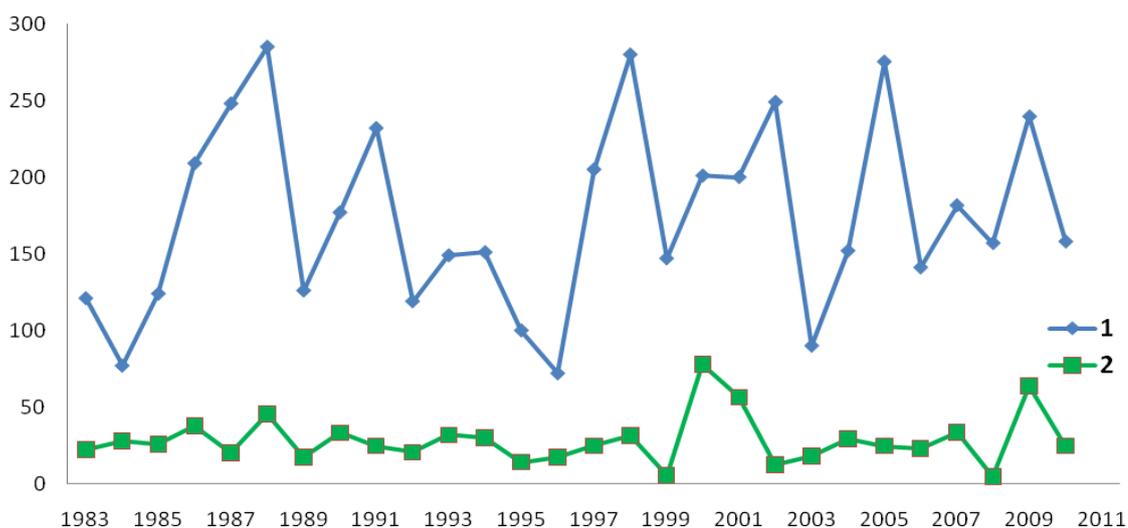


Рисунок 4.2 – Сумма осадков (мм) с мая по август (1) и отдельно в мае (2) с 1983 по 2010 гг. по данным Богучанской метеостанции

В 1995-1996 гг. отмечается уменьшение общего количества осадков, с мая по август до 100 и 72 мм, но в 1997-1998 гг., возрастает, причем значительно – до 205 и 280 мм, тем не менее, деградация радиального роста продолжается. В этот период в географических культурах происходит усиленное развитие грибного патогена. В 1999 году выявлено максимальное падение прироста у климатипов и в этот же 1999 год отмечается снижение осадков (Рисунок 4.2). В следующий вегетационный период 2000 года отмечается завершение развития грибного патогена. Таким образом, «влажные» 1997–1998 гг. способствовали развитию болезни, относительно «сухой» 1999 – способствовал затуханию эпифитотии. Поэтому, 1999 г. действительно можно отнести к одному из засушливых (147 мм осадков с мая по август и 5,3 мм в мае). В последующие годы (2003, 2006, 2008, 2010 гг.) происходили подобные падения количества осадков, и даже более существенные, но они уже не приводили к снижению прироста, как в 1999 г.

Индивидуальный анализ радиального роста у климатипов показывает, что нарушение формирования клеток в 1999 г. отмечается у трех из пяти деревьев сузунского климатипа. Одно из деревьев не имеет клеток ксилемы 1999 г. в двух противоположных радиусах, у других – отмечается отсутствие клеток этого же года только с одной из сторон, с юго-восточной или северо-западной. Выпадение

одного годичного кольца выявлено в одном из пяти исследованных деревьев кяхтинского климатипа с юга Бурятии. Другое дерево этого климатипа отличается выпадением годичных колец 1999 и 2000 гг., которые имеют несимметричный характер, с одной из сторон отмечается выпадение кольца только в 1999 г. Одно из пяти деревьев чемальского климатипа не имеет выпадений колец, другое – имеет серию последовательных выпадений трех годичных колец (1999–2001 гг.) подряд на одном радиусе древесного керна и только одно выпадение (1999 г.) с другого радиуса. Остальные деревья имеют два или одно выпадения кольца с одной или с двух сторон дерева. Балгазынский, заудинский климатипы из Бурятии и плесецкий из Карелии имеют выпадение одного годичного кольца 1999 г. с одного или двух радиусов.

В Таблице 4.1 представлен среднегодовой радиальный прирост в разные временные периоды – короткий – 4-летний, непосредственно в годы заболевания и длинный – 23-летний у климатипов с разной толерантностью к заболеванию (устойчивых и неустойчивых). В Главе 6 будет показан принцип дифференциации климатипов в категории устойчивых и неустойчивых к ценангиевому некрозу, описанный ранее (Кузьмина, Кузьмин, 2009).

Устойчивые к патогенам деревья (с повреждением хвои средней и слабой тяжести) имеют относительно низкие показатели радиального прироста, но не имеют нарушений камбиального роста, связанных с отсутствием клеток ксилемы. Среди устойчивых выделяется енисейский, деревья которого не имеют существенного спада радиального прироста в годы эпифитотии. Таким образом, у исследованных деревьев устойчивых климатипов, имеющих слабую и среднюю степень повреждения ассимиляционного аппарата, не отмечается выпадения годичных колец. Этот показатель подтверждает, что повреждение грибными заболеваниями вегетативных органов, в частности хвои, сказывается на интенсивности и количестве делений клеток камбия. В свою очередь, выявленные особенности структурных элементов годичного кольца могут диагностировать состояние ассимиляционного аппарата дерева.

Таблица 4.1 – Средние значения годового радиального прироста с 1987–2010 гг., и в период вспышки заболевания ценангиевым некрозом (1997–2000 гг.) у контрастных по устойчивости к патогенам климатипов

Категория устойчивости к патогенам	Название климатипа	Радиальный прирост (1987-2010гг.), мм	Радиальный прирост (1997-2000гг.), мм
Устойчивые	Туруханский	1.14±0.08	0.67±0.05
	Кандалакшский	1.15±0.07	0.71±0.09
	Енисейский	1.43±0.07	1.30±0.08
	Богучанский	0.82±0.05	0.51±0.08
	Вихоревский	1.52±0.09	0.95±0.06
Неустойчивые	Чемальский	1.12±0.09	0.44±0.14
	Балгазынский	0.85±0.07	0.43±0.10
	Кяхтинский	0.92±0.08	0.40±0.10
	Сузунский	0.87±0.08	0.30±0.10

Местный богучанский климатип имеет низкое среднее значение радиального прироста и уступает по этому признаку остальным устойчивым климатипам, что свидетельствует о сухих и бедных гумусовым горизонтом почвенных условиях участка. Соседние по географическому происхождению вихоревский и енисейский климатипы на протяжении всего исследуемого периода роста показывают наибольшие значения радиальных приростов и наименьшую чувствительность к заболеванию ценангиевым некрозом. Эти климатипы могут быть перспективными при выращивании в данных почвенных условиях Приангарья.

У всех исследуемых климатипов в 1992 г. году было обнаружено «морозобойное» повреждение в годовом кольце (Рисунок 4.3). Ряд морозобойных повреждений наблюдается и в предыдущие годы, но именно в 1992 это повреждение наиболее выражено, причем оно является последним за наблюдаемый период у исследуемых деревьев. М.А. Гурской и С.Г. Шиятовым (2006) приводятся данные о морозобойных повреждениях ели и лиственницы на полярном пределе распространения (66°40'–66°44' с.ш., 66°20'–66°20' в.д.). Авторы отмечают, что причиной морозобойных повреждений является довольно резкое падение температур в течение вегетационного сезона, не обязательно до

отрицательных. Характерно такое повреждение для молодых деревьев. Авторы подчеркивают, что проблеме морозобойных повреждений мало уделяется внимание в литературе. Таким образом, появлению подобных повреждений в условиях южной тайги Приангарья у сосны обыкновенной, вероятно, способствуют именно почвенные условия места произрастания географических культур, которые при определенных погодных условиях привели к формированию ярко выраженного «морозобойного кольца» в 18-летнем возрасте.

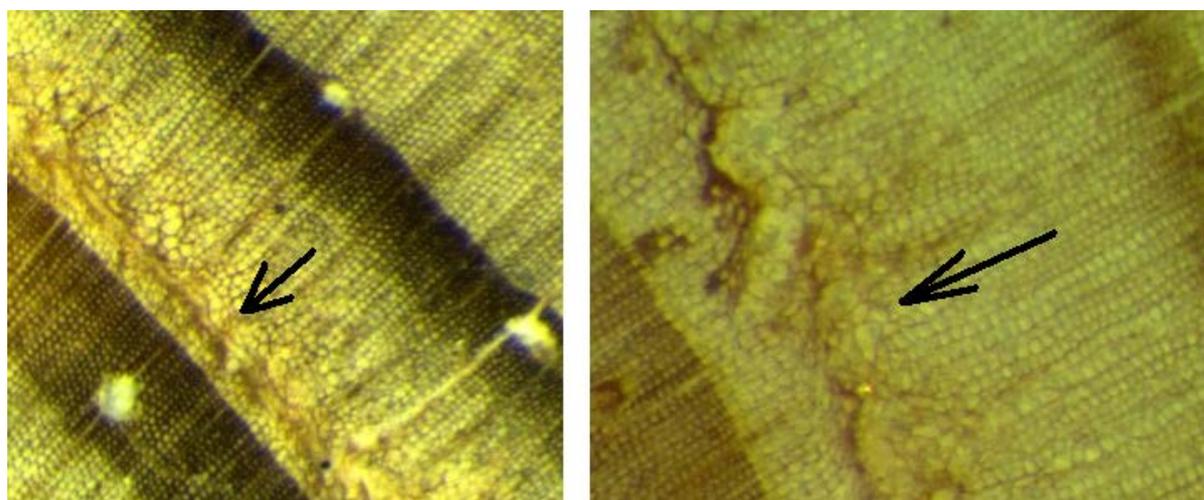


Рисунок 4.3 – Фотографии морозобойных повреждений годичных колец в 1992 г. у богучанского (слева) и енисейского (справа) климатипов (стрелкой отмечены места повреждений)

В условиях географических культур в Богучанском лесничестве таким резким падением температуры в вегетационный период 1992 г. стало понижение температуры с 21 мая по 2 июня с 22.6 °С до 2.4 °С, общее падение составило 20.2 °С за 12 дней. На Рисунке 4.3 видно, что у дерева енисейского климатипа к этому времени уже сформировано около 10 клеток ксилемы, а у местного богучанского в два-три раза меньше. На Рисунке 4.3 заметно, как сильно повлияло понижение температуры на радиальный прирост, который заметно снизился в 1992 г. Очевидно, что комплексное воздействие погодных условий и грибного заболевания приводит к более существенной деградации прироста.

Таким образом, причиной деградации радиального прироста и выпадения нескольких годовичных колец является комплексное воздействие грибного заболевания и погодных условий. В условиях дерново-подзолистой песчаной почвы недостаточное количество осадков и почвенной влаги является лимитирующим фактором, поэтому реакция деревьев в засушливые сезоны ярко проявляется в существенном уменьшении радиального прироста. Результаты исследования согласуются с экспериментальными исследованиями по влиянию изменений почвенной влаги на число и параметры трахеид у сосны обыкновенной и других хвойных видов (Кузьмин и др., 2010, 2011). Песчаная почва является дополнительным провоцирующим фактором, способствующим появлению «морозобойных колец» в условиях Приангарья вплоть до 18-летнего возраста.

В географических культурах, в условиях дерново-подзолистой песчаной почвы, енисейский климатип является одним из перспективных – по росту в высоту и диаметру и является единственным из исследованных, имеющих устойчивый тренд на увеличение прироста, что связано с его хорошей адаптацией к почвенным и климатическим условиям региона. Выявленная особенность генетико-адаптационной реакции енисейского климатипа по радиальному росту, обусловлена схожими экологическими условиями его места происхождения и пункта испытания. Кроме енисейского климатипа хорошим ростом выделяется вихоревский – из Иркутской области. Южные климатипы (в особенности чемальский с территории республика Алтай) более чувствительны по сравнению с остальными к грибным заболеваниям, их деревья имеют деградацию годовичных приростов и серийные выпадения годовичных колец.

4.2. Анатомическая структура древесины в условиях темно-серой лесной суглинистой почвы

Анатомические исследования годовичных колец у деревьев, произрастающих в географических культурах на участке с темно-серой лесной почвой, показали отсутствие серьезных нарушений, таких как морозобойные повреждения и выпадения годовичных колец, поэтому основные исследования, связанные со

сравнением анатомических характеристик годичных колец, проводились в этих условиях произрастания.

В ходе анализа признаков трахеид использовано два метода для дифференциации ранней и поздней древесины. Первый метод основан на фиксированном разделении нормированного к 30 клеткам ряда трахеид на две категории. Согласно этому подходу у всех климатипов клетки до 20-й включительно были отнесены к ранней, а с 21 по 30-ю – к поздней древесине. Результаты, полученные этим методом для 10-летнего периода (1994–2003 гг.), представлены в Таблицах 4.2 и 4.3 (Кузьмин, Ваганов, 2007; Кузьмин и др., 2008).

Таблица 4.2 – Средние значения и стандартная ошибка показателей трахеид ранней древесины

Климатип	РД		ТКС		ПКС		ППК	
	$\bar{x} \pm m$, мкм	CV, %	$\bar{x} \pm m$, мкм	CV, %	$\bar{x} \pm m$, мкм ²	CV, %	$\bar{x} \pm m$, мкм ²	CV, %
Пинежский	34.5±0.16	7	2.9±0.02	10	350±1.7	12	753±5	7
Кандалакшский	36.3±0.20	3	2.8±0.03	5	351±2.6	4	810±8	5
Плесецкий	34.9±0.26	3	3.0±0.03	6	366±2.3	6	750±9	5
Енисейский	38.4±0.32	6	3.3±0.04	10	414±3.3	8	814±12	10
Богучанский	36.1±0.26	5	3.0±0.03	13	368±2.4	12	787±9	9
Балгазынский	33.6±0.46	5	3.5±0.08	8	398±5.4	9	677±17	3
Чемальский	35.4±0.41	6	3.7±0.05	9	442±3.4	10	690±13	6
Кяхтинский	35.3±0.26	6	3.2±0.04	14	381±2.9	16	748±10	3

Примечание: РД – радиальный размер клетки; ТКС – толщина клеточной стенки; ПКС – площадь клеточной стенки; ППК – площадь просвета.

Таблица 4.3 – Средние значения и стандартная ошибка показателей трахеид поздней древесины

Климатип	РД		ТКС		ПКС		ППК	
	$\bar{x} \pm m$, мкм	CV, %	$\bar{x} \pm m$, мкм	CV, %	$\bar{x} \pm m$, мкм ²	CV, %	$\bar{x} \pm m$, мкм ²	CV, %
Пинежский	23.4±0.48	9	4.4±0.06	7	406±6.3	8	343±12	15
Кандалакшский	22.0±0.43	2	5.3±0.08	11	458±7.7	8	245±10	19
Плесецкий	20.1±0.45	3	4.6±0.09	7	398±8.7	6	245±8	11
Енисейский	22.4±0.54	7	4.8±0.07	15	428±8.2	13	290±11	19
Богучанский	21.6±0.51	8	4.8±0.08	6	423±8.0	6	269±11	17
Балгазынский	18.9±0.45	6	5.1±0.10	5	414±9.8	4	190±7	16
Чемальский	21.7±0.52	9	5.0±0.09	10	436±9.6	11	259±10	14
Кяхтинский	21.1±0.46	10	4.9±0.09	14	428±8.7	13	248±9	26

Примечание: РД – радиальный размер клетки; ТКС – толщина клеточной стенки; ПКС – площадь клеточной стенки; ППК – площадь просвета.

Анализ трахеид за 10 лет роста у восьми климатипов сосны обыкновенной в географических культурах в условиях темно-серой лесной суглинистой почвы показал, что меньшая индивидуальная изменчивость анатомических признаков трахеид наблюдается у признаков ранней древесины по сравнению с поздней. Среди анализируемых признаков наиболее изменчивым и чувствительным к внешней среде является площадь просвета поздней древесины. В ранней древесине коэффициент изменчивости (CV) этого признака по климатипам колеблется от 3 до 10 %, а в поздней древесине он варьирует от 11 до 26 %.

По радиальному диаметру и площади просвета трахеид наибольшие значения отмечаются у енисейского (38.4 мкм и 814 мкм²), кандалакшского (36.3 мкм и 810 мкм²) и контрольного – богучанского (36.1 мкм и 787 мкм²) климатипов. Северные климатипы (пинежский и плесецкий) имеют относительно меньшие значения этих признаков и достоверно ($p < 0.01$) отличаются от контрольного, енисейского и кандалакшского, южные (чемальский и кяхтинский) отличаются меньшими значениями от енисейского и канадалакшского климатипов ($p < 0.05$). Среди северных климатипов кандалакшский отличается тем, что способен формировать относительно большие размеры площади просвета трахеид (810 мкм²), вероятно в связи с тем, что в пункте испытания для него имеется достаточное количество осадков в течение вегетационного периода (275 мм), сходное с количеством осадков района его материнского насаждения (282 мм). Гораздо меньшими размерами площади просвета трахеид отличаются климатипы из горных лесостепных районов: балгазынский (677 мкм²) и чемальский (690 мкм²). Новые условия произрастания характеризуются для них недостаточным количеством осадков, по сравнению с районами их происхождения (350 и 405 мм), что выражается в формировании меньшей площади просвета трахеид и сказывается на некотором уменьшении их радиального диаметра. Наблюдается отрицательная корреляция площади просвета трахеид с суммой осадков района происхождения климатипов за вегетационный период ($r = -0.85; p < 0.01$).

Северные климатипы, особенно пинежский из северной тайги, имеют меньшие параметры толщины и площади клеточной стенки трахеид ранней древесины, чем южные климатипы. Так, средняя толщина и площадь клеточной стенки у северных климатипов варьирует от 2.8 до 3.0 мкм, и от 350 до 366 мкм², у южных – от 3.2 до 3.7 мкм, и от 381 до 442 мкм². Различия между ними достоверны при $p < 0.05$. Меньшие различия отмечаются между северными климатипами и контролем. По толщине и площади клеточной стенки трахеид отмечаются корреляционные связи с географо-климатическими факторами мест происхождений. Выявлена отрицательная связь с широтой ($p < 0.05$) и положительная с суммой температур больше 5°C ($p < 0.05$), положительная – между толщиной клеточной стенки и суммой осадков за вегетационный период в месте происхождения ($p < 0.05$).

Абсолютные пределы толщины клеточной стенки ранней древесины у деревьев сосны в географических культурах варьируют от 2.3 мкм (северный климатип) до 3.8 мкм (южный климатип). По данным И.Т. Кищенко (1988), у сосны разных типов леса южной Карелии максимальные размеры толщины клеточной стенки ранней древесины варьируют от 1.9 до 3 мкм. По данным Г.Ф. Антоновой (1999), для сосны лесостепной зоны Сибири в течение двух лет наблюдений (1979–1980 гг.) она составляет 2.5 и 2.9 мкм. Наши результаты, показывающие значимые различия между северными и южными климатипами, согласуются с данными И.Т. Кищенко (1988) и Г.Ф. Антоновой (1999), и позволяют сделать вывод о разной норме реакции потомств климатипов сосны в связи с изменением факторов внешней среды. Результаты исследования позволили выделить южные климатипы в условиях географических культур как климатипы, которые формируют большую толщину клеточной стенки.

Различия между климатипами по толщине клеточной стенки ранней древесины подтверждаются однофакторным дисперсионным анализом ($F = 4.6$; $p < 0.01$). Влияние географического происхождения на признак составляет 50 %.

Анализ характеристик поздней древесины у климатипов показал, что южные климатипы достоверно ($p < 0.01$) отличаются от северных – и енисейского –

меньшими радиальными диаметрами (18.9–21.1 мкм) трахеид. Наибольшее значение признака отмечается у пинежского климатипа (23.4 мкм), меньший радиальный диаметр трахеид (18.9 мкм) выявлен у балгазынского климатипа. Достаточно высокая связь обнаружена между радиальным диаметром трахеид поздней древесины и сохранностью потомств в пункте испытания ($r = -0.79$; $p < 0.05$), поэтому дальнейший сравнительный анализ проводили у климатипов со сходными значениями сохранности деревьев. Среди климатипов с относительно схожей густотой древостоев (1200–1900 дер./га) установлены достоверные отличия: пинежский климатип отличается от кандалакшского и чемальского более крупным радиальным размером трахеид поздней древесины ($p < 0.05$).

По толщине клеточной стенки поздней древесины кандалакшский климатип имеет наибольшие значения признака (5.3 мкм) и значительно отличается от остальных северных климатипов – плесецкого (4.6 мкм) и пинежского (4.4 мкм) ($p < 0.001$). Очевидно, его адаптационная реакция определяется наследственными свойствами, обусловленными локальными условиями места происхождения. В частности, кандалакшский климатип единственный из исследованных, место происхождения которого относится к умеренному морскому климату, помимо этого он отличается от других северных климатипов более длинным вегетационным периодом (на 11–17 дней). Остальные северные климатипы (пинежский и плесецкий), отличаются от южных и контроля ($p < 0.01$) наименьшей толщиной клеточной стенки.

По площади просвета трахеид поздней древесины пинежский климатип выделяется наибольшими размерами (343 мкм²) от остальных, а южный балгазынский – наименьшими (190 мкм²). Площадь просвета клетки поздней древесины не имеет значимых корреляционных связей с климатическими характеристиками мест происхождений климатипов, а также с сохранностью деревьев в пункте испытания.

На Рисунке 4.4 представлены средние значения площади клеточной стенки, включая раннюю и позднюю зоны годичного кольца, в выборке из пяти деревьев

и десяти лет у восьми климатипов, упорядоченных по убыванию широты места происхождения.

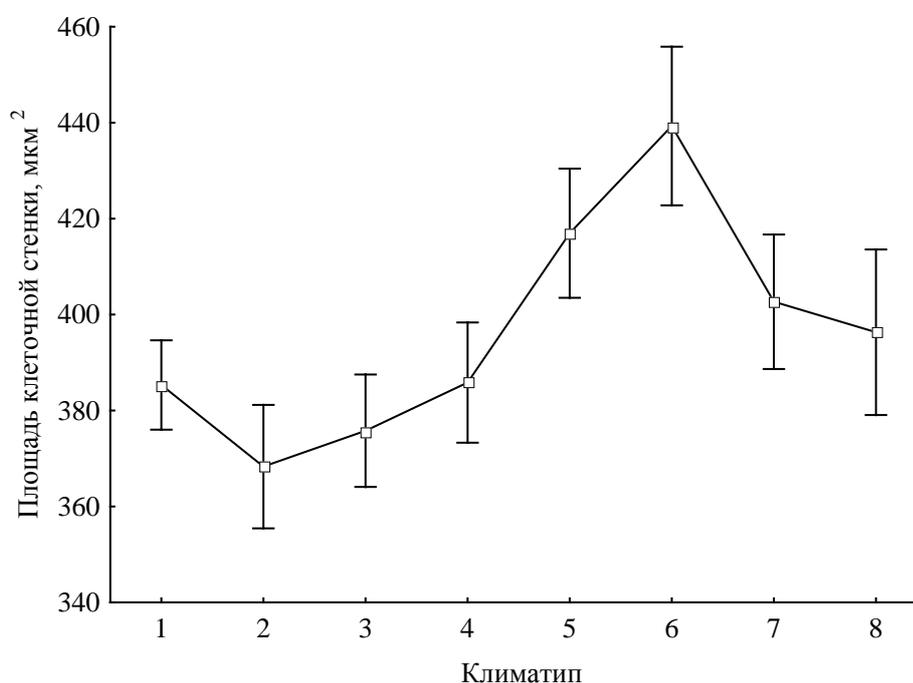


Рисунок 4.4 – Средняя площадь клеточной стенки в годичном кольце у восьми климатипов (климатипы: 1 – кандалакшский; 2 – пинежский; 3 – плесецкий; 4 – богучанский; 5 – енисейский; 6 – чемальский; 7 – балгазынский; 8 – кяхтинский; планки погрешностей – 95% доверительный интервал)

Выборки для каждого климатипа имеют нормальное распределение, поэтому для сравнительного анализа средних значений использовался дисперсионный анализ с апостериорной проверкой значимости различий по критерию Тьюки. Установлено, что наименьшая площадь клеточной характерна для климатипа с наименьшей продолжительностью безморозного периода – пинежского (368 мкм²), а наибольшее значение характерно для климатипа с самым длинным безморозным периодом в пункте его происхождения – чемальского (439 мкм²). Различия между ними значимы при очень высоком уровне ($p < 0.001$).

Между продолжительностью безморозного периода в местах происхождения климатипов и средней площадью клеточной стенки отмечается значимый коэффициент корреляции Спирмена ($r = 0.71$; $p < 0.05$). Все северные

климатипы (кандалакшский, пинежский и плесецкий) значимо не отличаются по площади клеточной стенки от местного богучанского, но отличаются меньшими значениями от енисейского и чемальского ($p < 0.001-0.05$). Значимые различия от балгазынского и кяхтинского климатипов отмечаются у пинежского климатипа ($p < 0.05$). Плесецкий климатип имеет значимо меньшую площадь клеточной стенки, чем балгазынский ($p < 0.01$).

Различия отмечаются не только между географически удаленными друг от друга климатипами, но и между относительно близкими по географическому происхождению климатипами, как например значимые различия между кандалакшским и пинежским ($p < 0.05$), богучанским и енисейским ($p < 0.01$), балгазынским и чемальским ($p < 0.01$). Таким образом, площадь клеточной стенки является признаком, по которому проявляется дифференциация между климатипами из сходных климатических условий мест происхождения.

Доля ранней и поздней древесины. Доли ранней и поздней древесины для 10 лет (1994–2003 гг.) у восьми климатипов представлены в Таблице 4.4. Данные в Таблице 4.4 получены на основе пересечения графиков площади клеточной стенки и площади просвета трахеид. Три клетки нормированного ряда годичного кольца, попадающие в середину пересечения этих графиков, условно были названы переходной зоной и отнесены к поздней древесине.

Согласно непараметрическому тесту Манна-Уитни пинежский климатип достоверно отличается от всех климатипов большей долей ранней древесины. Наибольший уровень достоверности различий у него отмечается с балгазынским климатипом ($p < 0.001$), а меньший уровень значимости различий ($p < 0.05$) отмечается с богучанским и енисейским климатипами, с остальными климатипами уровень значимости соответствует $p < 0.01$. Балгазынский климатип, кроме пинежского климатипа, отличается наименьшей долей ранней древесины от кандалакшского ($p < 0.01$), плесецкого, богучанского и енисейского ($p < 0.05$). Погодичная динамика доли ранней древесины показала, что с увеличением средних температур начала сезона роста доля ранней древесины сокращается. Обнаружена отрицательная корреляционная связь с суммой средних

температур апреля и мая у трех климатипов: енисейского ($r = -0.92$; $p < 0.01$), кяхтинского ($r = -0.70$; $p < 0.05$) и плесецкого ($r = -0.83$; $p < 0.01$). Для богучанского обнаружена отрицательная связь с температурой апреля ($r = -0.70$; $p < 0.05$). У пинежского климатипа обнаружена положительная связь с температурой июня ($r = 0.73$; $p < 0.05$), у чемальского тоже положительная связь, но с температурой июля ($r = 0.77$; $p < 0.05$).

Таблица 4.4 – Доля ранней и поздней древесины

Климатип	Доля ранней древесины, %	Доля поздней древесины, %
Пинежский	69	31
Кандалакшский	63	37
Плесецкий	62	38
Енисейский	63	37
Богучанский	63	37
Балгазынский	55	45
Чемальский	58	42
Кяхтинский	60	40

Средние значения признаков трахеид ранней и поздней древесины, полученные с помощью второго метода, использующего подход к делению ранней и поздней древесины с помощью пересечения графиков площадей клеточной стенки и просвета трахеид (Таблица 4.5), не меняют картины сравнительного анализа климатипов проводимого первым методом. Основные сходства и различия, описанные с помощью первого метода, между климатипами сохранились.

Таблица 4.5 – Средние статистические показатели радиального размера и толщины клеточной стенки, вычисленные вторым методом

Климатип	Ранняя древесина		Поздняя древесина	
	РД, мкм	ТКС, мкм	РД, мкм	ТКС, мкм
Пинежский	34.5±0.16	2.9±0.02	21.0±0.49	4.6±0.08
Кандалакшский	36.8±0.17	2.7±0.02	21.1±0.43	5.4±0.09
Плесецкий	35.5±0.23	2.9±0.02	19.3±0.46	4.7±0.09
Енисейский	38.9±0.20	3.2±0.03	21.1±0.53	4.8±0.08
Богучанский	36.9±0.19	2.9±0.02	20.6±0.50	4.9±0.08
Балгазынский	35.2±0.25	3.1±0.02	19.4±0.44	5.2±0.10
Чемальский	36.7±0.20	3.6±0.02	21.3±0.50	5.0±0.09
Кяхтинский	36.1±0.20	3.0±0.02	20.7±0.43	5.0±0.09

Выявленные значимые различия северного пинежского климатипа наибольшей, а южного балгазынского наименьшей долей ранней древесины от основной группы климатипов, а также разные корреляции доли ранней древесины с погодными условиями свидетельствуют о влиянии наследственных факторов на соотношение ранней и поздней древесины у разных климатипов в условиях географических культур. Различие между крайними климатипами по значению средней доли ранней древесины достигает 14 %. Поэтому при сравнении анатомических характеристик у потомств разного происхождения с разделением на раннюю и позднюю древесину необходимо учитывать возможные различия между ними по соотношению ранней и поздней древесины. Сравнительный анализ по доле поздней древесины между климатипами в разных географических культурах приводится в этой главе в разделе 4.4.

Погодичная изменчивость анатомических признаков. На основе данных, полученных с помощью выделения переходной зоны, построены графики погодичной изменчивости радиального диаметра трахеид и толщины клеточной стенки. На Рисунке 4.5 представлена погодичная изменчивость радиального диаметра трахеид ранней и поздней древесины у восьми климатипов.

При сопоставлении верхнего и нижнего графиков видно, что амплитуда изменчивости признака в поздней древесине выше, чем в ранней. В ранней древесине изменчивость радиального диаметра трахеид по климатипам варьирует от 3 до 5% при среднем значении 4 %, а в поздней от 8 до 15 %, при среднем значении 11 %. Наибольшие значения изменчивости (15 %) характерны для южных климатипов из горных территорий (чемальского и балгазынского), имеющих высокие значения осадков в период активного вегетационного периода в пунктах происхождения (357 и 252 мм).

Вместе с этим, различия между климатипами в большей мере проявляются в ранней древесине, чем в поздней. Для ранней древесины установлен значимый положительный коэффициент корреляции Спирмена между усредненными значениями радиального диаметра трахеид по всем климатипам с суммой осадков с 6 июня по 15 июня ($r = 0.77$; $p < 0.01$). Енисейский климатип, представляющий

южную тайгу в Енисейской равнине, имеющий схожие климатические условия с соседним Богучанским районом, где находится пункт испытания, имеет наибольший радиальный диаметр трахеид в ранней древесине, а пинежский – наименьшее среднее значение.

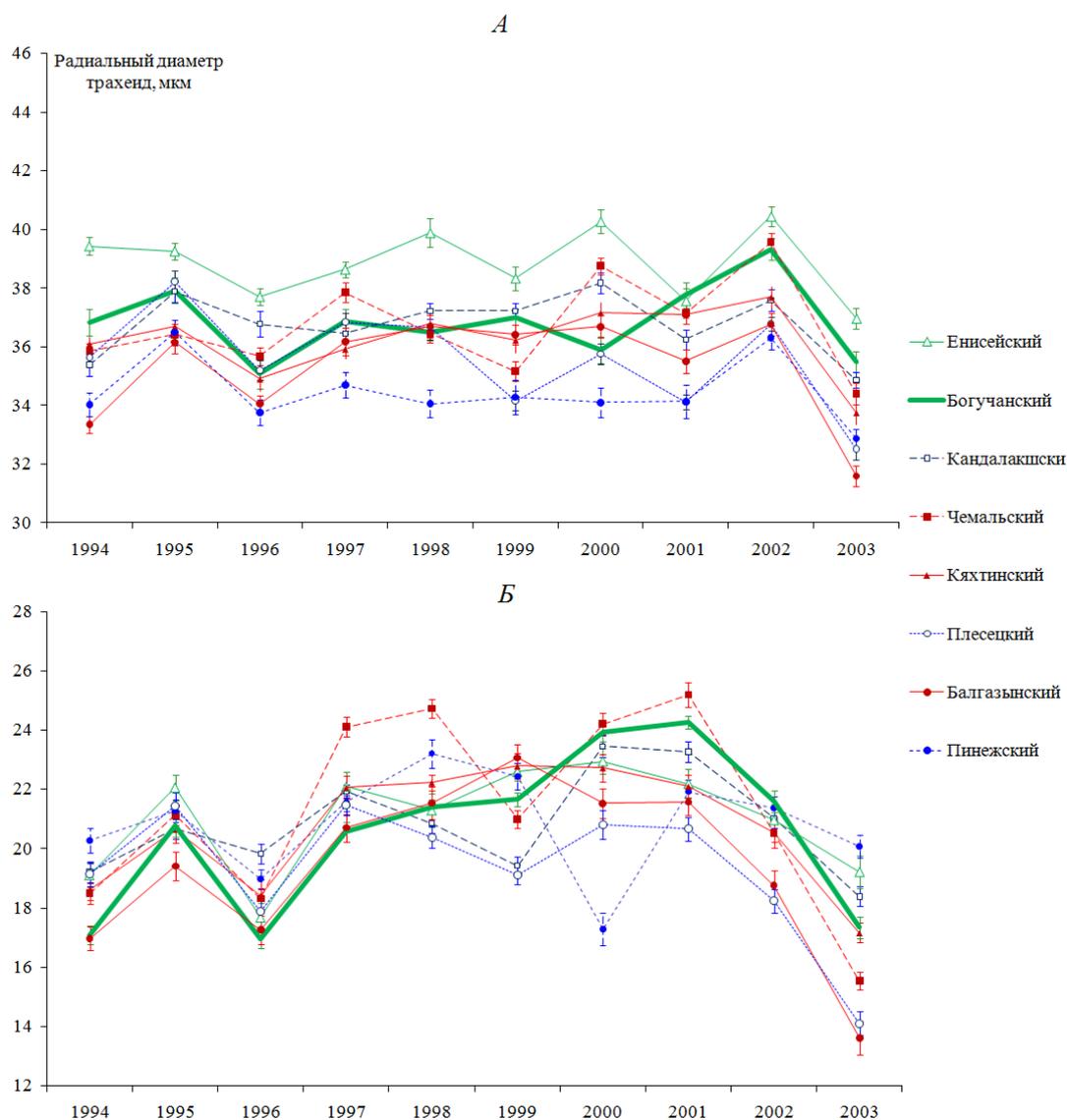


Рисунок 4.5 – Погодичная изменчивость радиального диаметра трахеид в ранней (А) и поздней (Б) древесине у восьми климатипов (по оси абсцисс – годы; планки погрешностей – стандартная ошибка)

Пинежский климатип, вероятно, испытывает дефицит осадков в пункте испытания, в первую очередь это связано с продукцией большего числа клеток. В пункте испытания у деревьев этого климатипа отмечается удлинение

вегетационного периода, по сравнению с местом его происхождения. Это подтверждается фенологическим развитием хвои, которое рассматривается в Главе 5, а также коэффициентами корреляции радиального размера трахеид в ранней древесине с погодными условиями. По сравнению с остальными интродуцированными климатипами, в условиях географических культур у пинежского климатипа отмечается значимый положительный коэффициент корреляции радиального диаметра трахеид в ранней древесине с более поздним временным периодом – с суммой осадков с 21 июля по 25 июля ($r = 0.73$; $p < 0.05$). Самый высокий значимый коэффициент корреляции у местного богучанского климатипа отмечается с суммой осадков за период с 26 июня по 30 июня ($r = 0.83$; $p < 0.01$). У енисейского климатипа отмечаются максимальные значения значимых коэффициентов корреляции с осадками за два периода: с 6 по 20 июня ($r = 0.75$; $p < 0.01$) и с 11 по 25 июня ($r = 0.75$; $p < 0.05$). У балгазынского климатипа отмечается значимая корреляция при очень высоком уровне значимости с суммой осадков с 6 по 15 июня ($r = 0.97$; $p < 0.001$); у чемальского климатипа значимая связь отмечается с суммой осадков с 1 июня по 25 июня ($r = 0.83$; $p < 0.01$); у плесецкого климатипа значимая связь отмечается с суммой осадков с 11 июня по 25 июня ($r = 0.70$; $p < 0.05$); у кяхтинского климатипа значимая связь отмечается с суммой осадков с 1 июня по 25 июня ($r = 0.87$; $p < 0.01$). У пинежского климатипа максимум коэффициента корреляции радиального диаметра трахеид ранней древесины с осадками отмечается на самом позднем этапе, по сравнению с остальным. Вероятно, что сдвиг зоны растяжения трахеид на конец июля, является одной из причин того, что к этому времени у деревьев возрастает дефицит осадков, и средние значения радиального диаметра трахеид в среднем уступают остальным климатипам. У другого северного климатипа – кандалакшского, значимой корреляции радиального диаметра трахеид с осадками не отмечается, а наибольшее значение коэффициента корреляции соответствует периоду, по которому отмечается значимая корреляция со средними по всем климатипам значениям – с 6 июня по 15 июня ($r = 0.60$). Отсутствие значимой связи может говорить о влиянии других показателей на деревья этого климатипа,

связанных с адаптацией к климатическим и экологическим условиям в пункте испытания.

Для поздней древесины установлен значимый положительный коэффициент корреляции Спирмена усредненных значений радиального диаметра трахеид по всем климатипам с суммой осадков с 6 июля по 4 августа ($r = 0.92$; $p < 0.001$). Несмотря на то, что для средних по всем климатипам значениям, корреляция отмечается с поздним периодом (июль–август), для северных климатипов, а также для местного и енисейского, максимальные значения коэффициентов корреляции радиального диаметра трахеид в поздней древесине отмечаются в основном с суммами осадков в июне. Для местного климатипа значимый коэффициент корреляции с наибольшим значением отмечается с суммой осадков с 1 июня по 10 июня ($r = 0.90$; $p < 0.001$), у кандалакшского – с 1 июня по 15 июня ($r = 0.81$; $p < 0.01$), у енисейского – с 6 июня по 10 июня ($r = 0.81$; $p < 0.01$), у пинежского – с суммой осадков с 11 июня по 15 июня ($r = 0.70$; $p < 0.05$). У плесецкого климатипа наибольшее значение коэффициента корреляции отмечается позднее – с 6 июля по 10 июля ($r = 0.69$; $p < 0.05$), у кяхтинского климатипа – с 26 июля по 30 июля ($r = 0.85$; $p < 0.01$), у чемальского ($r = 0.92$; $p < 0.001$) и балгазынского ($r = 0.81$; $p < 0.01$) климатипов – с 6 июля по 4 августа. Данные результаты показывают, что процесс растяжения поздних трахеид у южных климатипов проходит позднее, что может быть связано с поздним началом вегетационного периода.

По толщине клеточной стенки различия между амплитудами колебаниями значений в ранней и поздней древесине также отчетливо проявляются (Рисунок 4.6). В ранней древесине погодичная изменчивость варьирует от 4 до 7 %, при средней 5 %, а в поздней она варьирует от 6 до 12 %, при средней 9 %. Высокое значение изменчивости (12 %) в поздней древесине характерно для балгазынского климатипа. В поздней древесине амплитуда колебаний заметно выше, в то же время такая амплитуда колебаний мешает визуально проявиться различиям по средним значениям между климатипами. При более детальном рассмотрении в ранней древесине видны различия между северными и южными климатипами по толщине клеточной стенки (Рисунок 4.7). Чемальский климатип, имея большую

сумму температур места происхождения, выделяется большей толщиной клеточной стенки, а северный кандалакшский – меньшей.

Для толщины клеточной стенки ранней древесины установлена отрицательная корреляционная связь средних значений по климатипам со средней температурой с 21 июня по 10 июля ($r = -0.78$; $p < 0.01$). Наибольший значимый коэффициент корреляции у пинежского климатипа отмечается со средней температурой с 1 июля по 10 июля ($r = -0.90$; $p < 0.001$), а у чемальского – с 6 июня по 10 июня ($r = -0.73$; $p < 0.05$). Это свидетельствует о том, что для утолщение клеточных стенок у представителей южных климатипов начинается раньше, чем у северных.

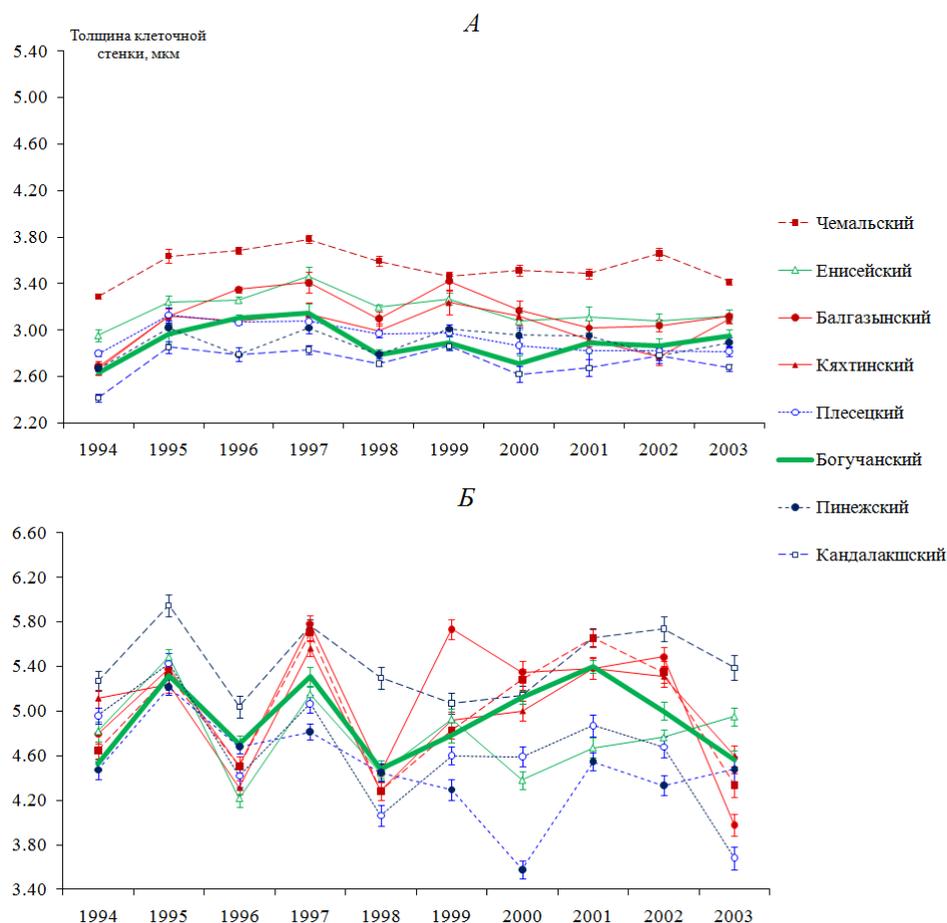


Рисунок 4.6 – Погодичная изменчивость толщины клеточной стенки в ранней (А) и поздней (Б) древесине у восьми климатипов (по оси абсцисс – годы; планки погрешностей – стандартная ошибка).

Для толщины клеточной стенки поздней древесины выявлена значимая отрицательная корреляционная связь средних значений по климатипам со средней температурой с 1 июля по 10 июля ($r = -0.71$; $p < 0.05$). Северные климатипы отличаются от остальных значимыми положительными коэффициентами корреляции по толщине клеточной стенки со средней температурой: пинежский – с 31 июля по 4 августа ($r = 0.85$; $p < 0.01$), кандалакшский – с 10 августа по 19 августа ($r = 0.65$; $p < 0.05$). Это свидетельствует о том, что высокие температуры в конце формирования древесины, позволяют увеличить толщину стенок поздней древесины у представителей северных климатипов, а утолщение клеточных стенок продолжается позднее, чем у южных. В итоге различия по этому показателю в поздней древесине между различными по происхождению климатипами выравниваются, а кандалакшский климатип по этому показателю превосходит остальные климатипы.

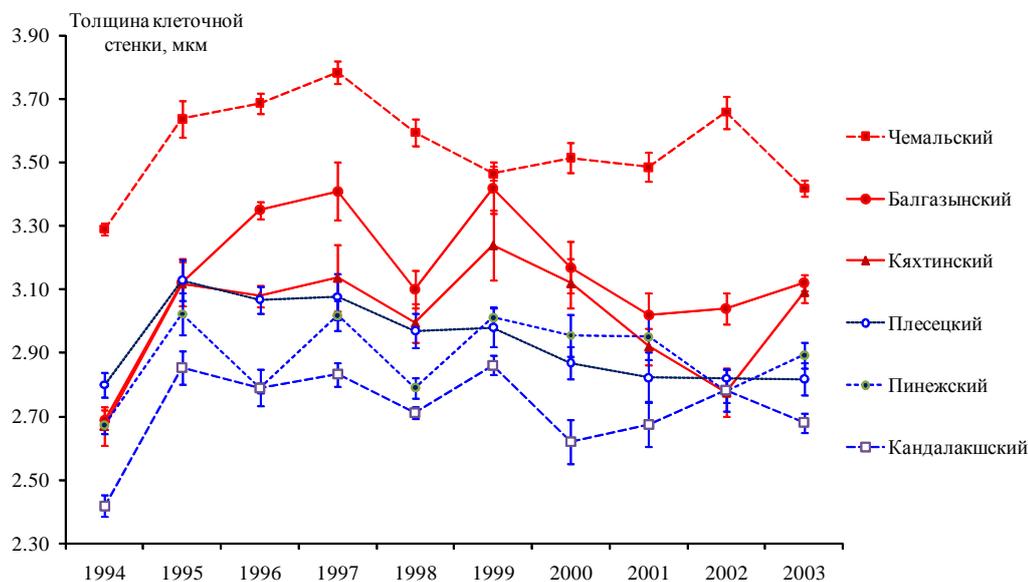


Рисунок 4.7 – Погодичная изменчивость толщины клеточной стенки трахеид ранней древесины у отдельных климатипов (по оси абсцисс – годы; планки погрешностей – стандартная ошибка).

На Рисунке 4.8 показаны фотографии трахеид чемальского и кандалакшского климатипов, фотографии сделаны для двух лет, сравниваемые клетки занимают одинаковое положение в ранней древесине годичного кольца.

Чемальский климатип визуально отличается от кандалакшского большей толщиной клеточной стенки.

Плотность древесины. В данной работе плотность древесины представляет собой интегральную характеристику, которая объединяет в себе соотношение между площадью клеточной стенки трахеид и площадью их просвета. Основой для расчета плотности древесины является индекс площади клеточной стенки, формула расчета которого представлена в главе 2. Для сравнения климатипов с учетом среднего числа клеток была рассчитана средняя плотность древесины по всему профилю годичного кольца у пяти деревьев восьми климатипов за 10-летний период (Таблица 4.6).

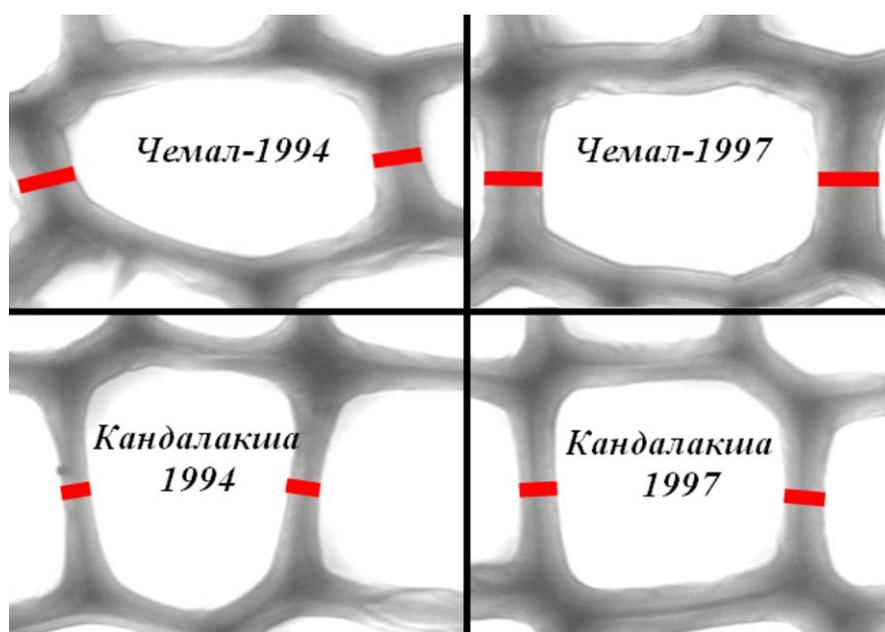


Рисунок 4.8 – Фотографии трахеид в ранней древесине. Увеличение 400х

В Таблице 4.6 климатипы упорядочены по убыванию географической широты их места происхождения. Три климатипа (пинежский, чемальский и балгазынский) значительно отличаются своей плотностью устьиц от условной средней группы, в которую можно отнести кандалакшский, плесецкий, богучанский, енисейский и кяхтинский климатипы. Плотность древесины в средней группе варьирует от 0.649 г/см^3 до 0.678 г/см^3 . Пинежский климатип

имеет наименьшее значение плотности устьиц (0.609 г/см^3), значимо отличаясь от остальных климатипов согласно критерию Тьюки, который применяется в рамках апостериорной проверки значимости различий результатов дисперсионного анализа ($p < 0.01$). Два южных климатипа – чемальский (0.730 г/см^3) и балгазынский (0.742 г/см^3), отличаются наибольшими значениями от остальных, при аналогичном уровне значимости ($p < 0.01$). Различие между самым северным климатипом (кандалакшским) и самым южным (кяхтинским), которые участвуют в данном анализе, отмечается при $p < 0.05$, среднее значение плотности древесины у кяхтинского климатипа выше. Таким образом, отмечается общая тенденция, что южные климатипы имеют большие значения плотности древесины, но говорить о строгой закономерности нельзя, так как существует вероятность влияния локальных условий мест происхождения климатипов, которые не имеют сильной прямой связи с географической широтой, а связаны с влиянием наследственности, экологии и климатических факторов.

Таблица 4.6 – Средняя плотность древесины (ρ) и статистические характеристики этого показателя у восьми климатипов

Климатип	$\rho, \text{ г/см}^3$	m	CV, %
Кандалакшский	0.649	0.008	8
Пинежский	0.609	0.007	8
Плесецкий	0.658	0.008	8
Богучанский	0.650	0.011	12
Енисейский	0.658	0.011	12
Чемальский	0.730	0.008	8
Балгазынский	0.742	0.008	8
Кяхтинский	0.678	0.012	12

Отрицательная связь между шириной годичного кольца и плотностью древесины различных видов хвойных отмечалась в исследованиях ранее (Полубояринов, 1976; Ермаков, 2019). На примере ели в Калининградской области Ермаков С.А. (2019) говорит о том, что чем лучше условия произрастания, тем меньше плотность древесины. В то же время исследования сосны обыкновенной на севере Швеции (Pritzkow et al., 2014) не выявили

значимых корреляционных связей средней плотности древесины с числом клеток в годичном кольце и шириной годичных колец.

В географических культурах сосны обыкновенной в данном исследовании отмечаются различия в коэффициентах корреляции Пирсона между числом клеток в годичных кольцах и средней плотностью древесины. Так у всех северных климатипов (кандалакшского, пинежского и плесецкого) этот коэффициент около нуля ($r = 0.06-0.07$), наибольшее значение отмечается для енисейского климатипа ($r = 0.18$), для богучанского, балгазынского и чемальского значение коэффициента корреляции возрастает и становится отрицательным ($r = -0.21; -0.27; -0.28$). Значимый отрицательный коэффициент корреляции отмечается только у кяхтинского климатипа ($r = -0.41; p < 0.01$). Значимых различий по числу клеток и доле поздней древесины между енисейским и кяхтинским климатипами не отмечается, поэтому разная корреляционная связь между плотностью древесины и числом клеток может проявляться в особенностях плотности древесины на отдельных этапах вегетационного периода. Использование нормированного ряда трахеид к 30 клеткам в годичном кольце позволяет сравнить климатипы по изменению плотности древесины за вегетационный период. На Рисунке 4.9 представлены усредненные показатели плотности древесины внутри годичного кольца.

На графиках видно, что в начале годичного кольца средняя плотность кяхтинского климатипа немного уступает енисейскому, а во второй половине годичного кольца отмечаются более высокие показатели плотности древесины в клетках у кяхтинского климатипа по сравнению с енисейским. Исключением является конец вегетационного периода, когда у кяхтинского климатипа, как у остальных южных климатипов, отмечается относительно более продолжительный и резкий спад плотности древесины, по сравнению с остальными климатипами.

Так, например, у пинежского климатипа, имеющего наименьшие показатели плотности во второй половине годичного кольца, незначительный спад отмечается только в 29 клетке нормированного ряда, а у балгазынского климатипа с 26 по 29 клетку отмечается стабильный спад плотности древесины.

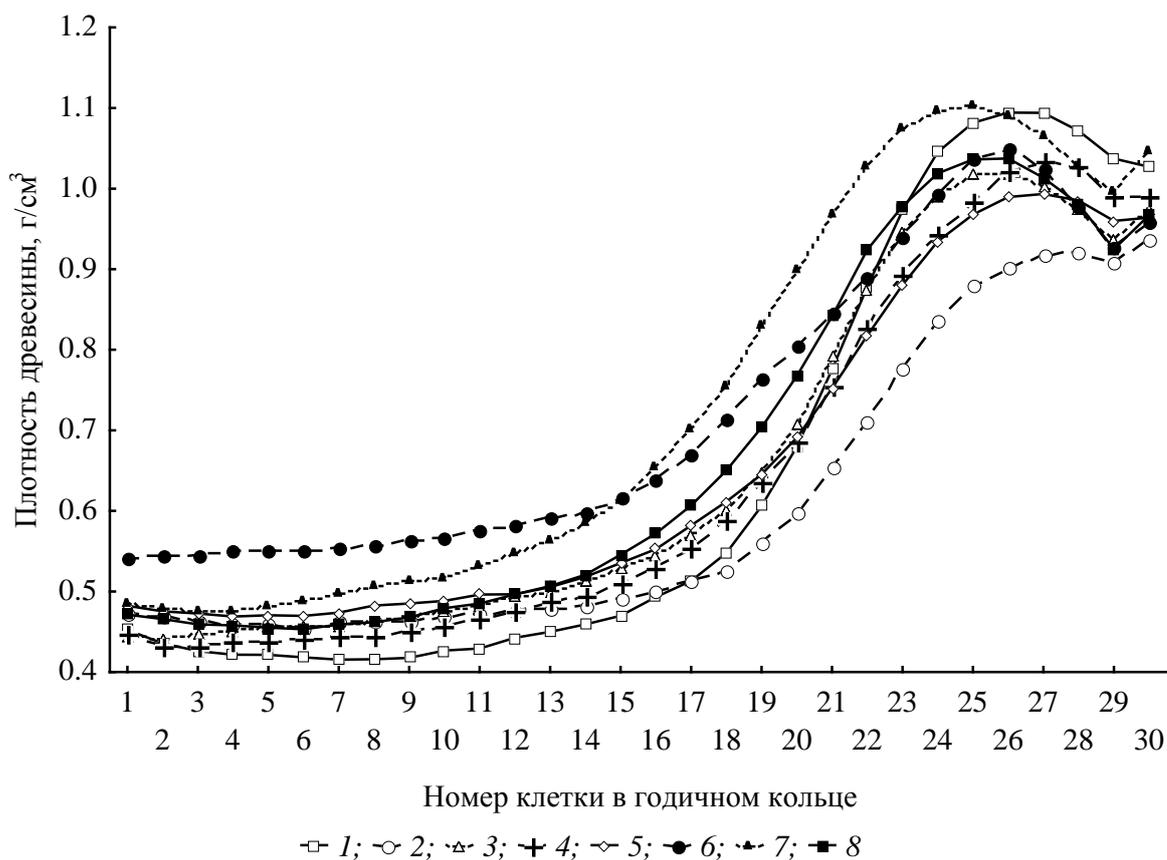


Рисунок 4.9 – Динамика средней плотности древесины нормированном ряду годового кольца у восьми климатипов (1 – кандалакшский; 2 – пинежский; 3 – плесецкий; 4 – богучанский; 5 – енисейский; 6 – чемальский; 7 – балгазынский; 8 – кяхтинский)

В целом, график динамики плотности древесины в годовом кольце демонстрирует наличие индивидуальных особенностей у отдельных климатипов. Южные климатипы характеризуются самым ранним началом роста плотности древесины в годовом кольце. У балгазынского климатипа с 5 клетки начинается стабильное увеличение плотности древесины. У кандалакшского до 8 клетки отмечается снижение плотности, при этом показатели плотности древесины в конце нормированного годового кольца превышают показатели балгазынского климатипа. Таким образом, можно отметить компенсацию низкой плотности в начале вегетационного периода у северных климатипов более резким ее увеличением или отсутствием длительных и значительных спадов этого показателя во второй половине и конце вегетационного периода.

4.3. Влияние погодных условий на анатомические характеристики

Предполагая, что климатипы сохраняют в отклике на климатические изменения особенности сезонных ритмов, характерные для мест их происхождения, рассмотрим более детально различия в сезонной динамике основных исследуемых анатомических характеристик в годичных кольцах деревьев изучаемых климатипов в разные по погодным условиям годы.

По климатограммам Госсена–Вальтера были выбраны три характерных года: относительно холодный и сухой (1996 г.), относительно теплый и влажный (2002 г.) и относительно теплый и сухой (2003 г.) (Рисунок 4.10).

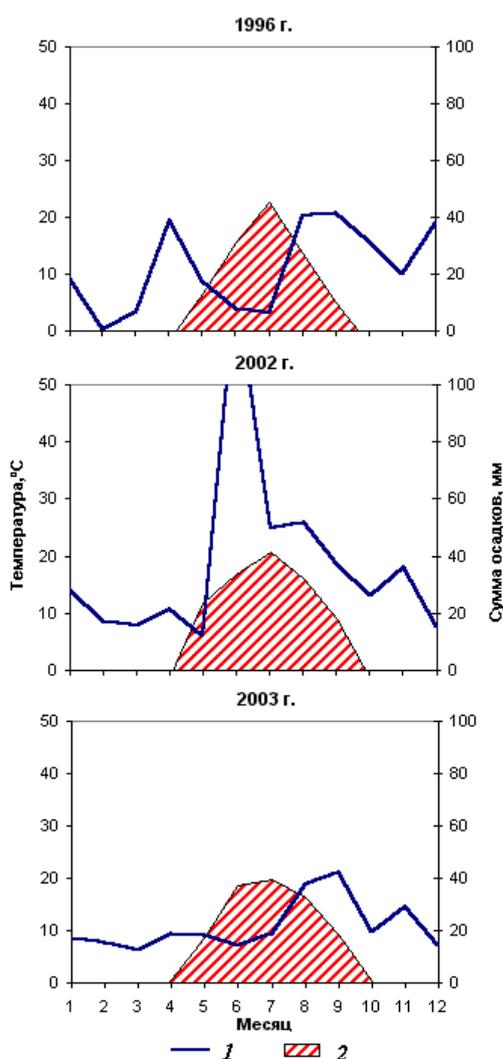


Рисунок 4.10 – Климатограммы разных лет: 1 – осадки, 2 – температура

По фрагментам переходной зоны в 2002 и 2003 гг. видно, что в сухой 2003 г. переход к сужению площади просвета трахеид происходит более резко (Рисунок

4.11). Динамика исследуемых анатомических характеристик в годичных кольцах соответствующих лет роста у трех контрастных климатипов приведена на Рисунке 4.12.

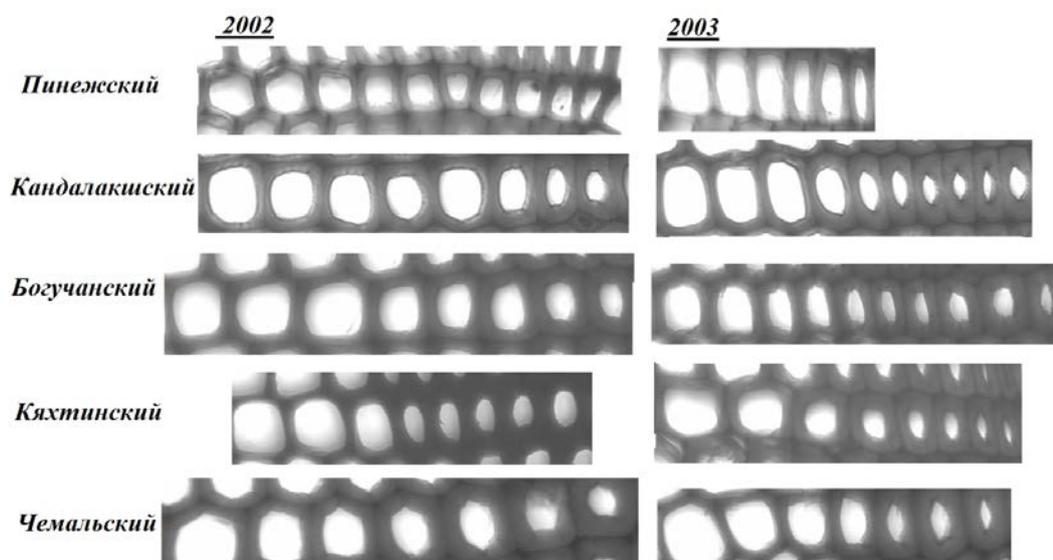


Рисунок 4.11 – Фрагменты переходной зоны в рядах трахеид 2002–2003 гг. у северных, местного и южных климатипов

Динамика радиального размера клеток весьма сходна у всех климатипов, однако в ранней древесине максимальных размеров клетки достигают в теплом и влажном 2002 г. Вне зависимости от условий года переход к формированию более утолщенных клеток отмечается раньше в годичных кольцах южного кяхтинского климатипа, затем у местного, запаздывает – у северного климатипа.

В сухой и холодный 1996 г. и сухой и теплый 2003 г. максимальные размеры толщины клеточной стенки в годичных кольцах разных климатипов достоверно не различаются (в пределах от 4.8 до 5.5 мкм), однако в оптимальный по условиям увлажнения и температуре 2002 г., различия между климатипами четко проявляются в максимальной толщине клеточной стенки в поздней древесине. Наибольшие величины характерны для южного климатипа (6,1 мкм), несколько меньше – у местного климатипа (около 5.5–5.6 мкм) и наименьшие – у северного климатипа (4.7–4.8 мкм). При этом отмечается смещение максимума размеров клеточной стенки среди климатипов: у южного – максимальных

размеров толщина клеточной стенки достигает для ранее произведенных клеток поздней древесины (23–25-я клетка в нормированных трахеидограммах), у местного – позднее (24–27-я клетка), у северного – практически к границе годичного кольца (27–28-я клетка).

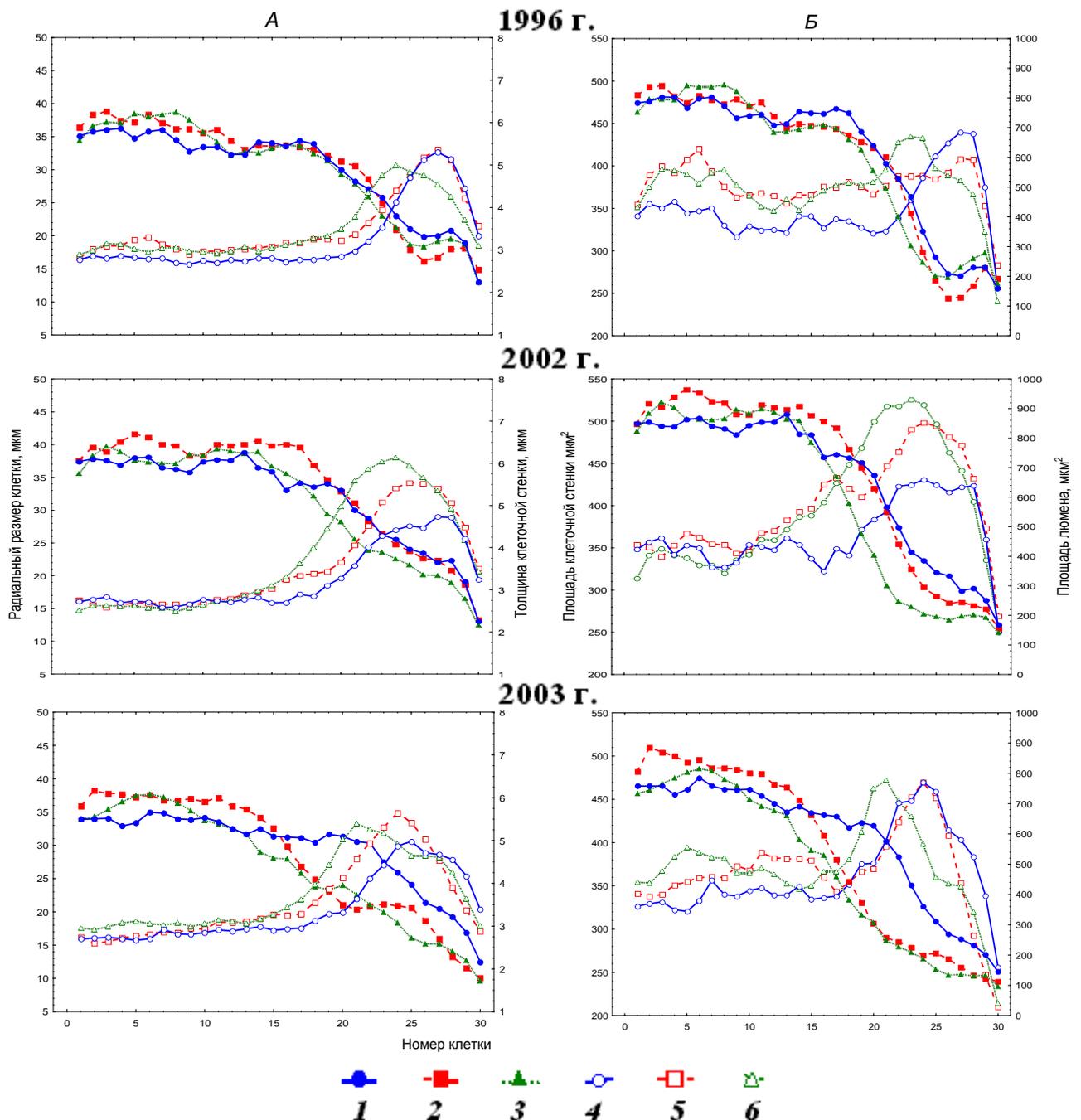


Рисунок 4.12 – Изменчивость радиального размера клетки и толщины клеточной стенки (А), площади клеточной стенки и площади люмена (Б) на примере трех лет: 1,2,3 – радиальный размер и площадь люмена пинежского (1), богучанского (2), кяхтинского (3) климатипов; 4,5,6 – толщина и площадь клеточной стенки пинежского (4), богучанского (5), кяхтинского (6)

Отмеченные закономерности в изменчивости радиальных размеров и толщины клеточной стенки еще более значительно проявляются в динамике площади клеточной стенки и площади люмена. В холодный и сухой год площадь клеточной стенки мало варьирует в течение сезона, но она больше по величине у местного и южного климатипов по сравнению с северным. В динамике площади клеточной стенки больше различий отмечается между ранней и поздней древесиной в теплый и сухой 2003 г. При этом, по сравнению с холодным и сухим годом, площадь клеточной стенки несколько меньше в ранней древесине, но превышает таковые значения для холодного и сухого года в поздней древесине. Наибольшие различия между климатипами динамика площади клеточной стенки и площади люмена показывает в теплый и влажный год, т.е. близкий к оптимальному по климатическим условиям. Аналогично динамике толщины клеточной стенки, площадь клеточной стенки или масса аккумулированного древесинного вещества возрастает раньше в течение сезона у южного (кяхтинского) климатипа и при этом достигает наибольших значений. Местный климатип по динамике этого показателя занимает промежуточное значение, а наименьшие величины характерны для северного климатипа. Так как наибольшие различия между климатипами выявлены в год с оптимальными климатическими условиями (Kuz'min, 2006; Кузьмин, Ваганов, 2007), то дальнейшее сравнение динамики анатомических признаков в годичном кольце проведено для 2002 г., вегетационный период которого был теплым (16.3 °C) и влажным (249 мм осадков за май-август). С помощью двумерных гистограмм сопоставлены нормированные к 30 клеткам ряды трахеид 2002 г., которые распределялись по радиальному размеру и толщине клеточной стенки (Рисунок 4.13). Эти признаки были выбраны из-за их меньшей изменчивости, по сравнению с площадью просвета и клеточной стенки.

Гистограммы показывают, что у северной группы климатипов распределение довольно четкое, большинство клеток в ранней древесине попадает в один диапазон значений, соответствующий клеткам с радиальными размерами 35–40 мкм и толщиной стенки 2.5–3.0 мкм.

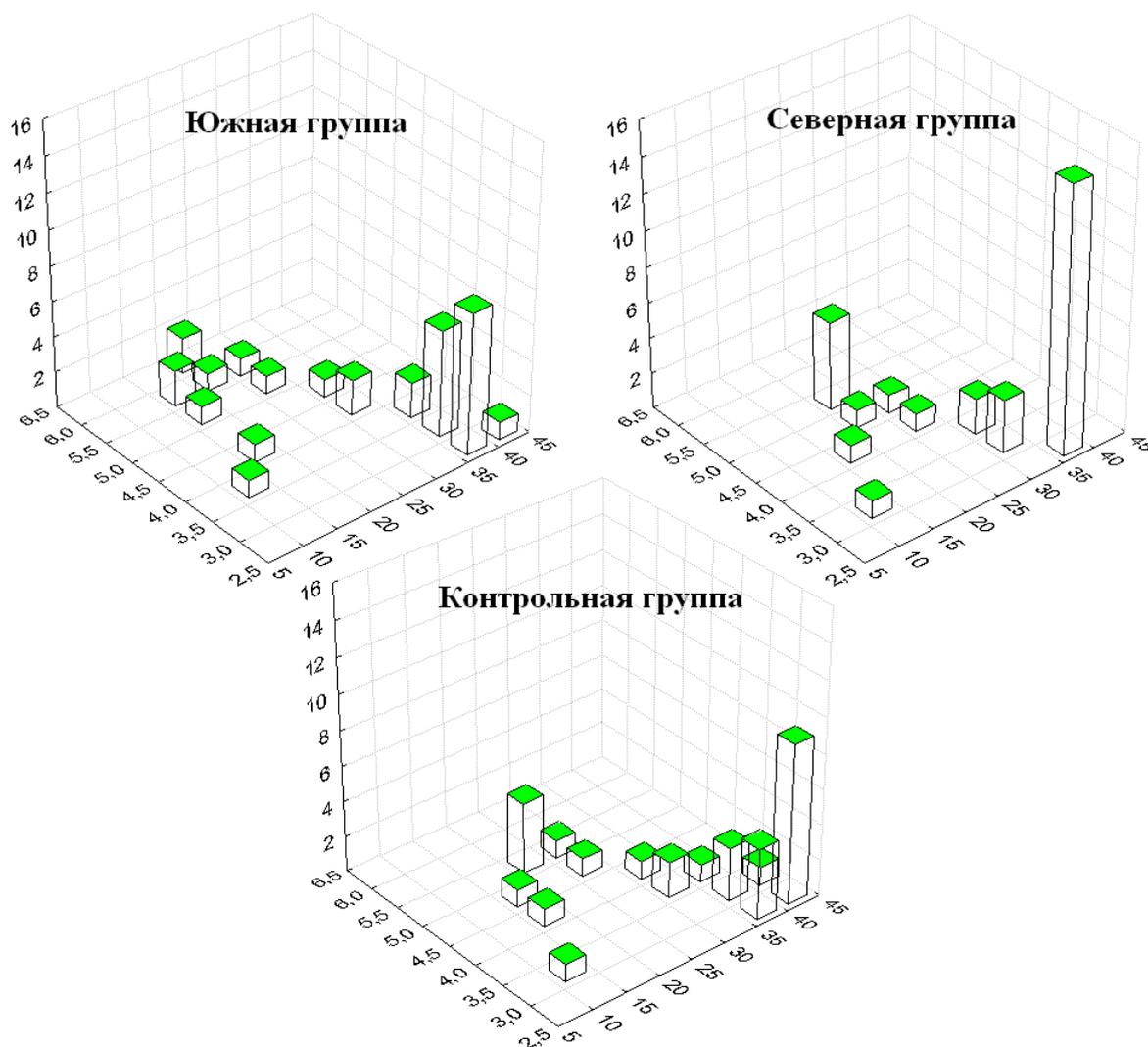


Рисунок 4.13 – Гистограммы распределения средних нормированных рядов трахеид по радиальному размеру клетки и толщине клеточной стенки у 3 групп климатипов. По оси абсцисс (правая) – радиальный размер трахеид, мкм. По оси ординат (левая) – толщина клеточной стенки, мкм. По оси аппликат (вертикальная) – число клеток, шт.

В поздней древесине большинство клеток также попадает в определенный диапазон, соответствующий клеткам с радиальными размерами 20-25 мкм с толщиной 5.0-5.5 мкм. Это свидетельствует о низкой изменчивости размеров клеток у северной группы климатипов, а также об устойчивости их генетической программы, которая является причиной формирования у северной группы климатипов клеток с определенным диапазоном значений, что согласуется с теорией об историческом расселении вида с северо-запада (европейская часть

России) на юго-восток (Mirov, 1967), и представляет климатипы с европейского севера в нашем эксперименте как более древние.

У южной группы климатипов наблюдаются два доминирующих диапазона значений в ранней древесине с одинаковыми радиальными размерами 35–40 мкм, но диапазон с большим числом клеток соответствует размерам клеточных стенок 2.5–3.0 мкм, второй диапазон соответствует клеточным стенкам 3.0–3.5 мкм. В поздней древесине распределение клеток по анатомическим признакам имеет равномерно рассеянную картину, что говорит о большой изменчивости признаков, обусловленной генетической реакцией потомств этих сосен на воздействие климатических факторов в пункте испытания.

Для контрольной группы климатипов, так же, как и для северной группы, характерен доминирующий диапазон значений в ранней древесине, но у них он отличается по радиальному размеру и соответствует клеткам с радиальными размерами 40–45 мкм и толщиной клеточной стенки 2.5–3.0 мкм. В поздней древесине также наблюдается наличие доминирующего диапазона, который совпадает с диапазоном северной группы климатипов и соответствует клеткам с радиальными размерами 20–25 мкм и толщиной 5.0–5.5 мкм.

Следует отметить, что у южной группы в этом диапазоне не встречается ни одной клетки. Это связано с формированием у южных климатипов толстостенных клеток с толщиной стенки более 5.5 мкм.

Особый интерес представляет реакция анатомической структуры поздней древесины на особенности внешних факторов среды за вегетационный период. В условиях избыточного увлажнения с июля по сентябрь у некоторых климатипов, чаще у южных, наблюдается эффект «ложного» кольца (Кузьмин и др., 2008). Проявляется это явление в падении параметров площади клеточной стенки и одновременном возрастании площади люмена в поздней древесине (т.е. после того, как просвет клеток и их радиальный размер уже начали уменьшаться, вновь идет увеличение просвета клеток как в ранней древесине). На Рисунке 4.14 представлена средняя динамика развития площади просвета и площади клеточной

стенки в поздней древесине в 1998 г. (сумма осадков с мая по июнь равна 77 мм, а с июля по август – 203 мм).

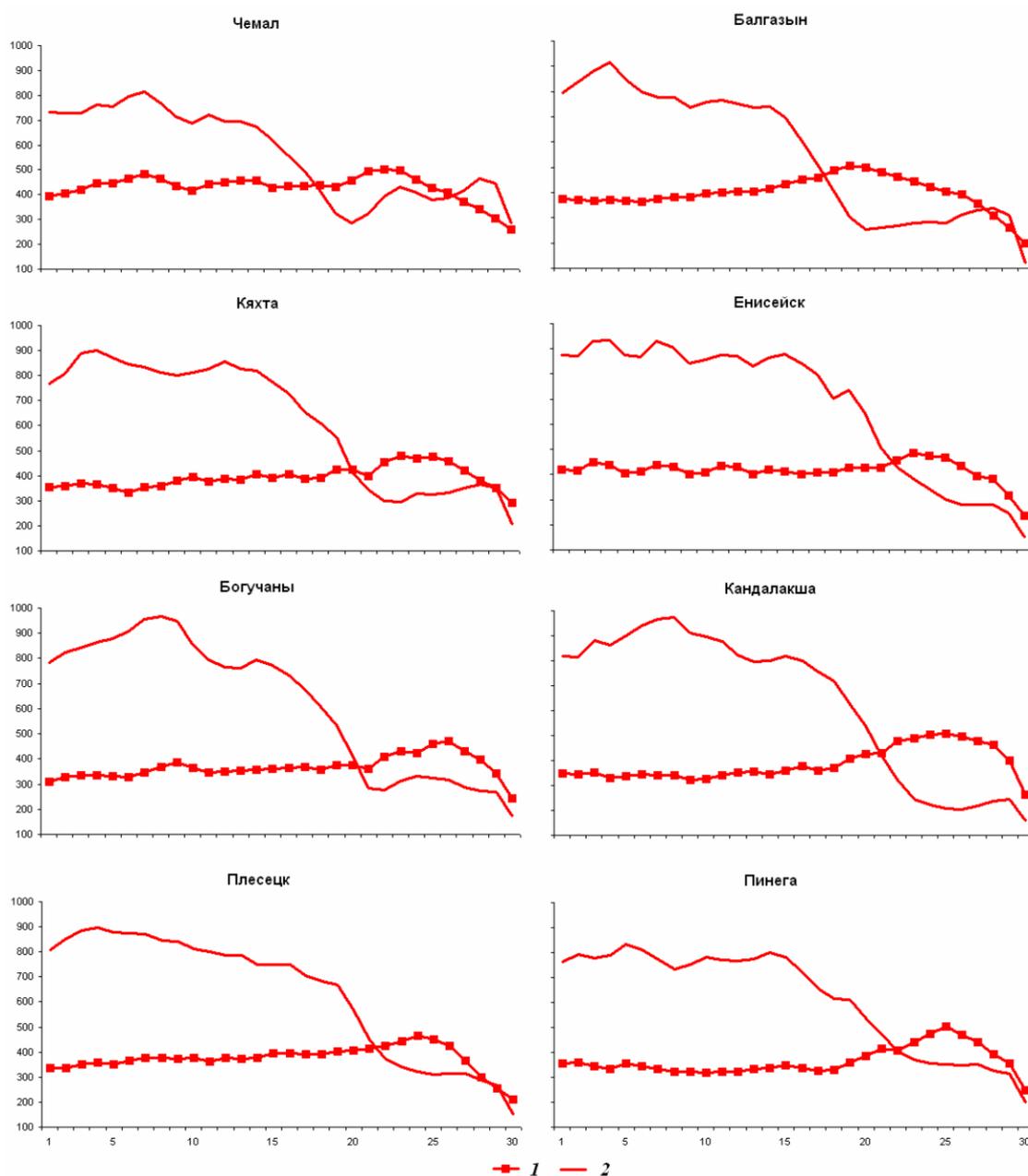


Рисунок 4.14 – Трахеидограммы площади клеточной стенки (1) и просвета клетки (2) (по оси абсцисс – номер клетки в нормированном ряду; по оси ординат – площадь, μm^2)

На Рисунке 4.15 можно видеть, как практически у всех деревьев чемальского климатипа в большей или меньше степени наблюдается эффект

ложного кольца, а у пинежского климатипа это либо не наблюдается, либо слабо заметно.

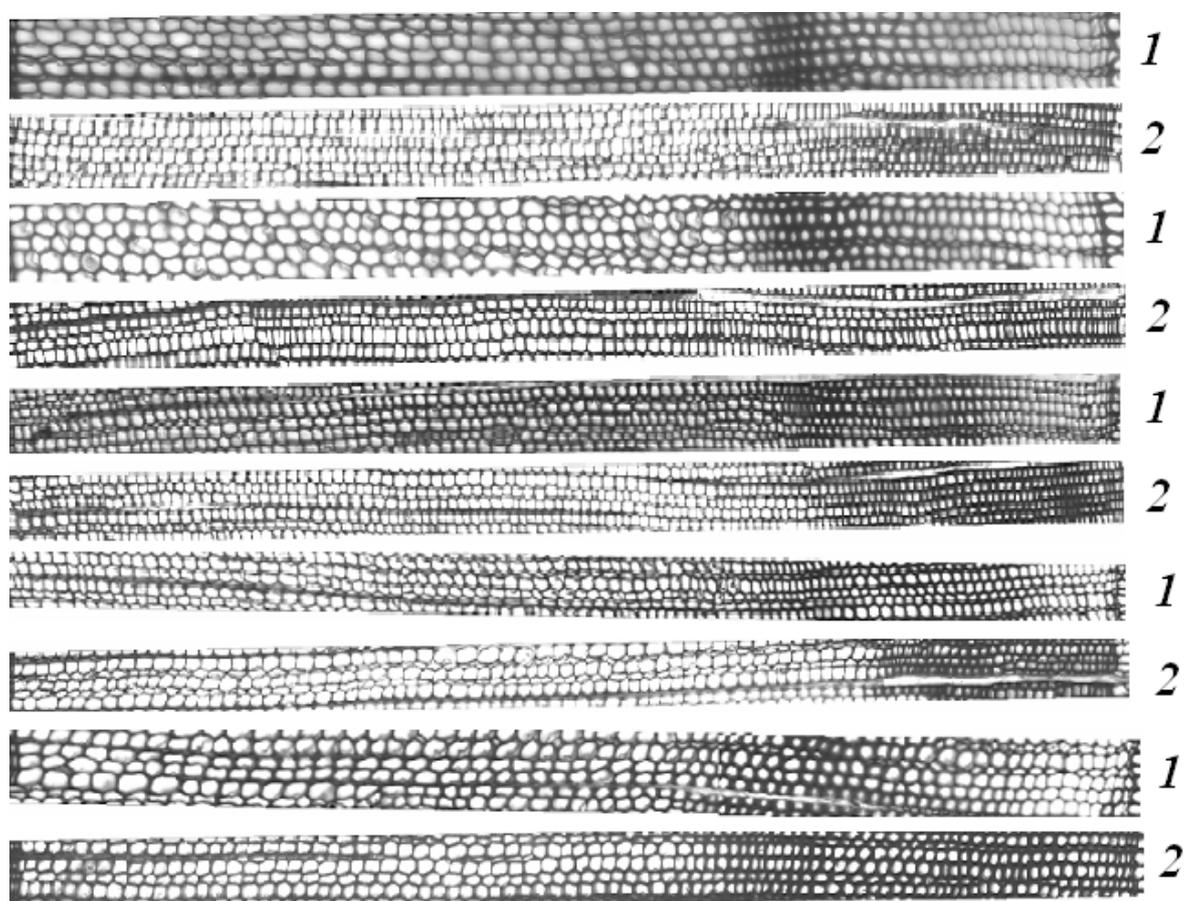


Рисунок 4.15 – Фотографии колец 1998 г. у пяти деревьев чемальского (1) и пинежского (2) климатипов

Проведенный кластерный анализ (Рисунок 4.16) для восьми климатипов по анатомическим признакам, которые не коррелируют друг с другом и с сохранностью высаженных деревьев (радиальный размер трахеид ранней древесины, толщина клеточной стенки ранней древесины и толщина клеточной стенки поздней древесины) показал разделение на два кластера.

В первый кластер вошли два южных климатипа: чемальский и балгазынский. Второй кластер разделился еще на два кластера, один объединяет северные климатипы: плесецкий и пинежский, другой, наиболее представительный кластер, объединил климатипы из разных лесорастительных зон, кандалакшский из северной тайги, богучанский и енисейский из южной тайги

и кяхтинский из лесостепи. Объясняется этот факт схожестью генетической изменчивости анатомических параметров, отражающей особенности места происхождения климатипов. Характерной и сходной особенностью мест происхождений этих климатипов являются относительно одинаковые значения продолжительности вегетационного периода (102–110 дней) и суммы осадков за вегетационный период (265–295 мм).

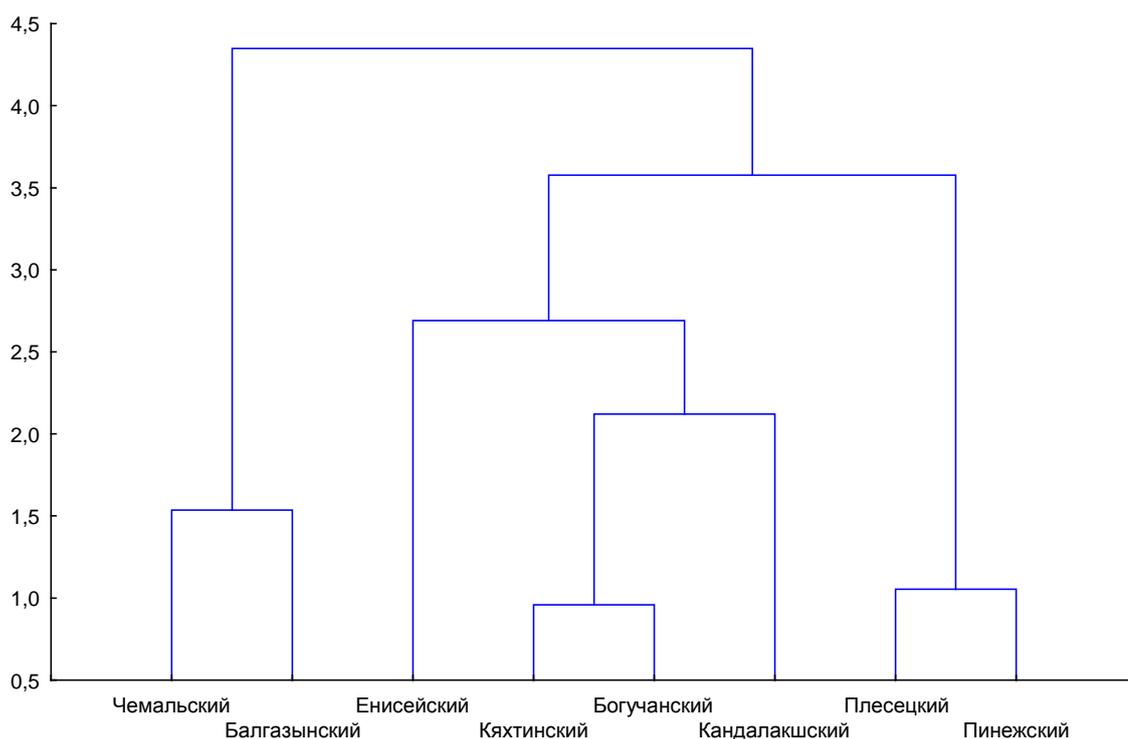


Рисунок 4.16 – Дендрограмма сходства по трем анатомическим признакам (радиальному размеру клеток ранней древесины, толщине клеточной стенки ранней и поздней древесины). По оси абсцисс – название климатипа. По оси ординат – Евклидово расстояние

Таким образом, сравнительный анализ анатомических характеристик древесины разных по месту происхождения климатипов выявил, что генетическая программа северных климатипов направлена на формирование тонкостенных, а южных – на формирование толстостенных клеток, что согласуется с литературными данными, отмечающими, что в направлении с юга на север у сосны обыкновенной наблюдаются изменения в составе метаболитов и запасных веществ (снижается их концентрация), приводящих к изменению интенсивности

процесса ксилогенеза (Милютин и др., 2004). Устойчивые различия в анатомических характеристиках годичных колец между климатипами и синхронность их изменения по годам свидетельствуют о том, что исследуемые анатомические характеристики, отражающие особенности сезонного роста деревьев, контролируются как внешними факторами, так и внутренними. Внутренние, генетические факторы, обусловленные местом происхождения, определяют устойчивые отличия в радиальных размерах и толщине клеточной стенки, площади клеточной стенки и площади просвета между климатипами на фоне межгодовых различий, вызванных климатическими условиями. При этом в поздней древесине может наблюдаться изменение в характере различий между климатипами по сравнению с ранней. Это хорошо согласуется с последними исследованиями дифференциальной активности генов, распределения гормонов и ассимилятов в камбии и зоне дифференцирующихся клеток в процессе их формирования (Uggla et al., 2001; Yang, Loopstra, 2005). Формирование вторичной клеточной стенки у трахеид поздней древесины занимает наибольший период времени, и требует согласования в активности большого числа генов, контролирующих производство молекул целлюлозы, лигнина и других элементов клеточной стенки (Cosgrove, 2005). Очевидно, в формировании вторичной клеточной стенки поздней древесины можно ожидать наибольшего проявления тех наследственных признаков, которые закрепились при произрастании деревьев в местах происхождения (в нашем случае, в северной тайге и в условиях степной зоны). Интересно, что наибольшие различия в анатомических характеристиках между климатипами наблюдаются в год с оптимальными климатическими условиями. И это также согласуется с тем, что генетически закреплённые различия более отчетливо проявляются в условиях отсутствия лимитирования по внешним факторам, которое тем самым маскирует проявление генетических различий (Кузьмин и др., 2008).

4.4. Структура древесины в разных пунктах географических культур

Объектом исследования являются шесть климатических экотипов сосны обыкновенной – плесецкий, енисейский, богучанский, сузунский, чемальский и балгазынский, тестируемые в 35-летних географических культурах в Западной и Средней Сибири (Кузьмин, Роговцев, 2016).

По средним значениям за многолетний период участки, расположенные на более богатых плодородных почвах, схожи между собой, а на участке с песчаной почвой средние значения радиального прироста в разы меньше, только после достижения 29-летнего возраста, средние значения на участке с песчаной почвой сравнялись с таковыми на двух других участках (Рисунок 4.17).

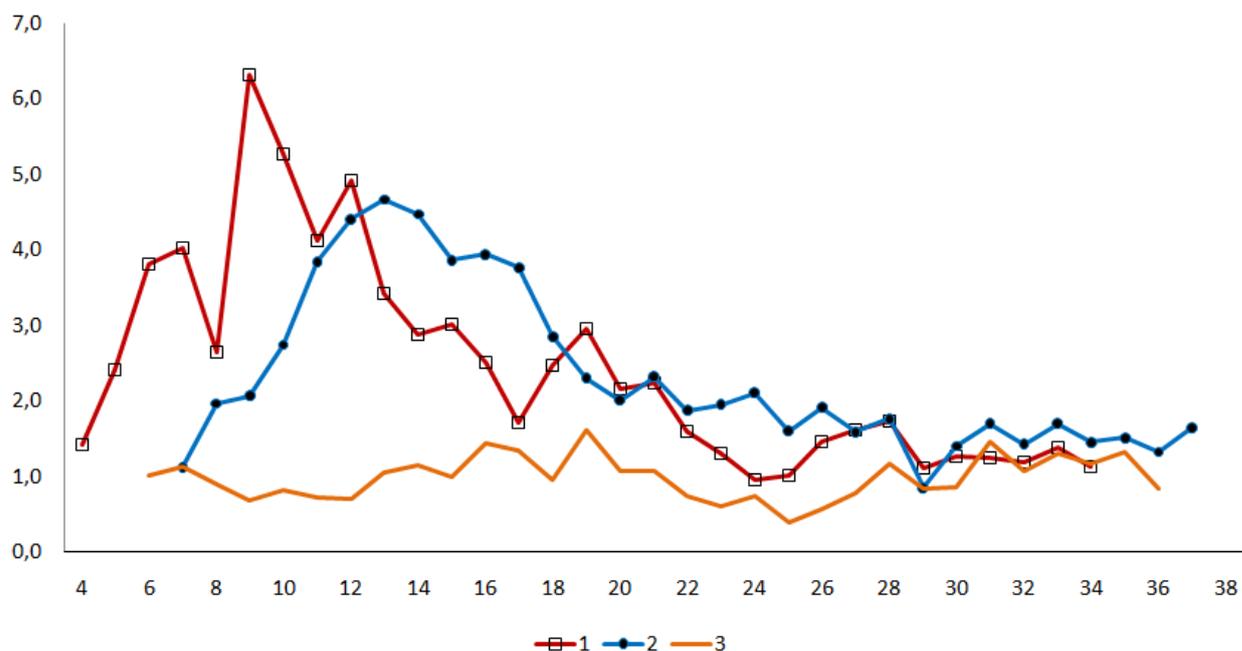


Рисунок 4.17 – Средние динамики радиального роста шести климатических экотипов сосны обыкновенной в географических культурах в лесостепной зоне в Западной Сибири (1) и в южной тайге Средней Сибири: на темно-серой лесной почве (2) и на песчаной (3) (ось ординат – ширина годичного кольца, мм; ось абсцисс – возраст деревьев, лет)

В сравнительном анализе ширины годичного кольца (ШГК) и доли поздней древесины (ДП) между лесостепью и южной тайгой не используются климатические экотипы, выращиваемые на песчаной почве, в связи с их поражением грибными патогенами, угнетением радиального роста и выпадением годичных колец.

Ширина годичного кольца в южной тайге. При сравнении ШГК у сосны разного происхождения необходимо иметь представление о динамике радиального роста, одним из важных моментов которой является возраст формирования максимальных приростов. В связи с этим, в ходе анализа радиального роста были выявлены максимальные значения ШГК у деревьев исследуемых климатипов. Деревья северных климатипов, плесецкого и богучанского, в условиях южной тайги формируют максимальные радиальные приросты в среднем на один год раньше, чем южные – чемальский и балгазынский, и на четыре года раньше, чем сузунский из лесостепи Западной Сибири (Рисунок 4.18).

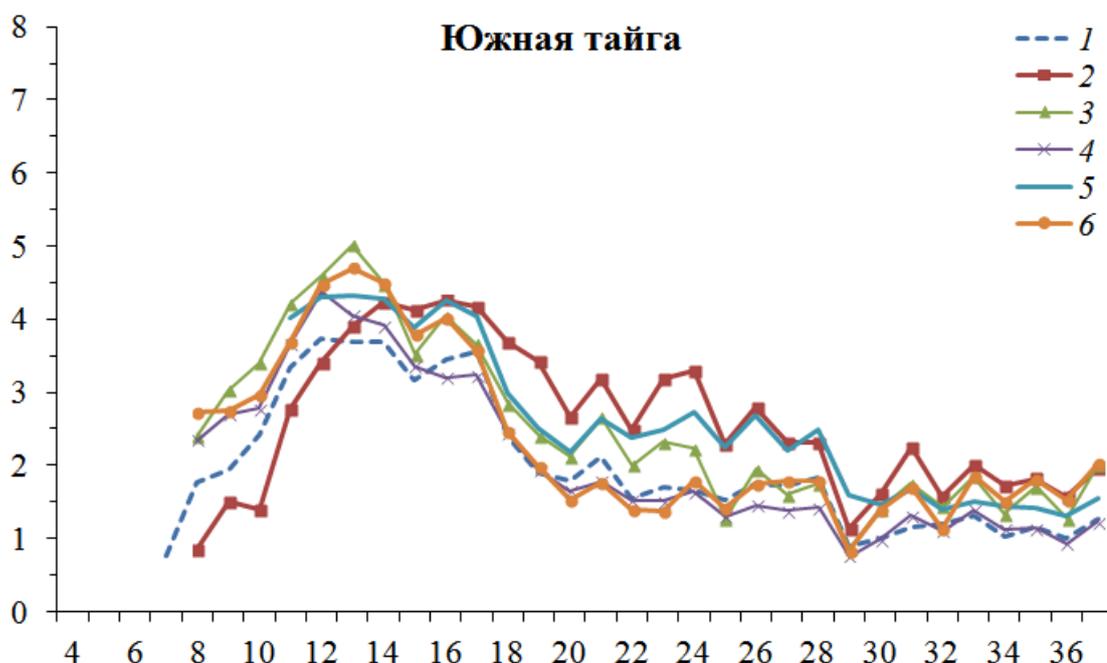


Рисунок 4.18 – Динамика ширины годичного кольца (ось ординат, мм) у климатипов (1 – богучанский; 2 – сузунский; 3 – чемальский; 4 – плесецкий; 5 – енисейский; 6 – балгазынский) в ГК в южной тайге (ось абсцисс – возраст деревьев, лет)

Средний возраст максимального радиального роста у плесецкого и богучанского составляет 12 лет, енисейского — 13 лет, при этом индивидуальное варьирование признака находится в пределах 11–17 лет. Средний возраст максимальных приростов у чемальского и балгазынского климатипов наступает в

13 лет, у сузунского – в 16 лет, с индивидуальным варьированием признака 12–17 лет.

Наибольшие средние значения ШГК за 23-летний период после достижения максимумов радиального прироста в онтогенезе отмечаются у сузунского (3.12 мм) и енисейского (2.61 мм) климатипов (Рисунок 4.19). Согласно ранговому дисперсионному анализу Краскера-Уоллиса, выборка сузунского климатипа достоверно отличается от остальных ($p < 0.001$). Енисейский климатип тоже имеет значимое ($p < 0.05$) превышение ШГК над остальными. Средняя ШГК у чемальского климатипа (2.45 мм) и богучанского (2.23 мм) занимает промежуточное значение, их выборки не отличаются значимо друг от друга, но чемальский климатип значимо ($p < 0.001$) отличается от плесецкого (1.99 мм) и балгазынского (2.17 мм).

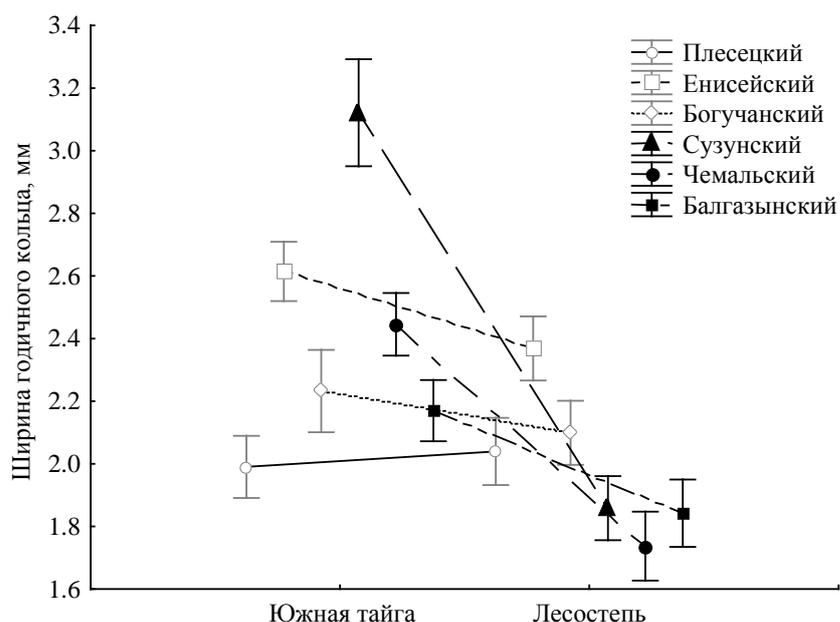


Рисунок 4.19 – Средняя ШГК (планки – 95% доверительный интервал)

Таким образом, наименьшая средняя ширина годичного кольца в южной тайге отмечается у самого северного из исследуемых – плесецкого климатипа.

Ширина годичного кольца в лесостепи. В географических культурах в лесостепи различий по возрасту формирования максимальных радиальных

приростов между климатипами не выявлено. Средний максимум у всех климатипов сосны отмечается в 9 лет (Рисунок 4.20).

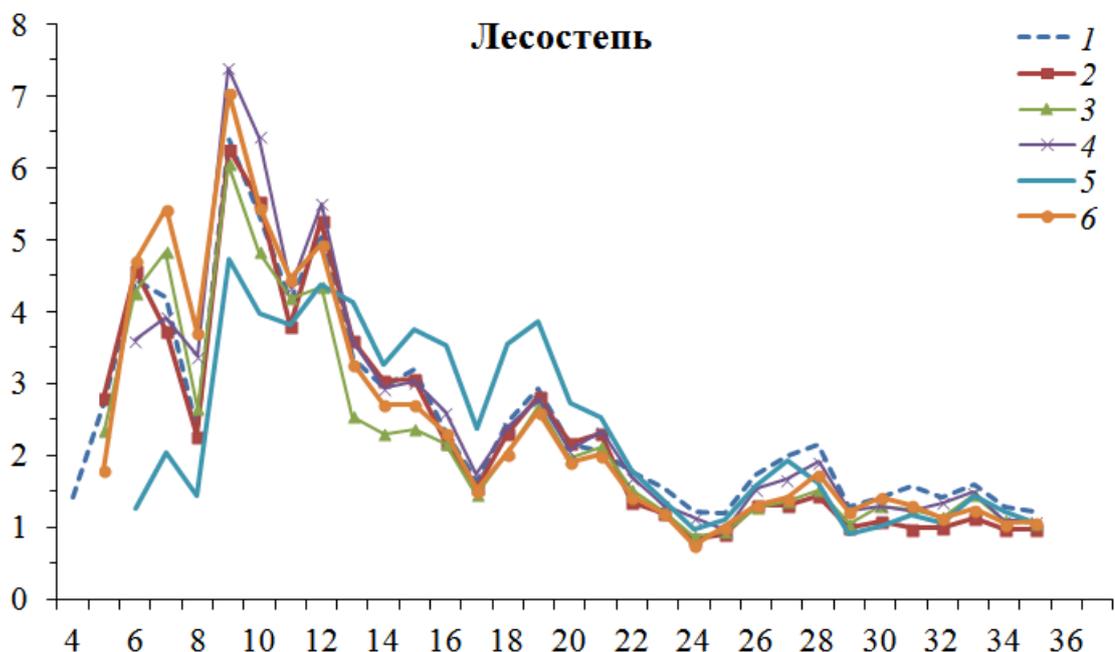


Рисунок 4.20 – Средняя ширина годичного кольца (ось ординат, мм) у климатипов (1 – богучанский; 2 – сузунский; 3 – чемальский; 4 – плесецкий; 5 – енисейский; 6 – балгазынский) в ГК в лесостепи (ось абсцисс – возраст деревьев, лет).

У северных климатипов (плесецкого, богучанского и енисейского) индивидуальные максимальные приросты отмечаются в 9–12 лет, у южных (сузунского, чемальского и балгазынского) в 6–12 лет. Наибольшие средние значения ШГК за 23-летний период отмечаются у енисейского (2.37 мм), богучанского (2.10 мм) и плесецкого (2.04 мм) климатипов. Все они значительно отличаются от контрольного сузунского климатипа и остальных южных климатипов (Рисунок. 4.19). Сравнительный анализ между двумя участками показал, что у всех климатипов в лесостепи ШГК достоверно меньше, чем в южной тайге, исключениями являются богучанский и плесецкий, у которых достоверных различий нет (Рисунок 4.19).

Связь ШГК с погодными условиями в южной тайге. В географических культурах в южной тайге у климатипов отмечаются существенные различия в

корреляционной связи между индексами средней ШГК и погодными условиями. При анализе связи с температурным фактором выявлено, что значимое положительное влияние температуры на ШГК проявляется в разной степени в апреле, мае и августе (Рисунок 4.21) (Кузьмин, 2020). На формирование ШГК плесецкого и сузунского климатипов достоверное влияние оказывает температура апреля. С температурой мая значимая связь проявляется у ШГК только северных климатипов. Достоверные связи выявлены с температурой августа у енисейского, контрольного богучанского, чемальского и балгазынского. При усреднении температуры нескольких месяцев высокие коэффициенты корреляции ($r = 0.40–0.55$; $p < 0.01–0.05$) выявлены со средними температурами: мая и августа у балгазынского, апреля и августа у сузунского, августа и сентября у чемальского, апреля, мая и августа у плесецкого, мая, августа и сентября у енисейского и богучанского климатипов.

Причиной значимой корреляции ШГК плесецкого климатипа с температурой апреля в южной тайге является его реакция на более теплые условия в пункте испытания по сравнению с местом его происхождения в средней тайге, которая выражается в раннем начале вегетации. Реакция сузунского климатипа, выраженная в наличии значимой положительной корреляционной связи индекса ШГК с температурой апреля показывает более широкую норму реакции у этого климатипа по сравнению с остальными климатипами из теплообеспеченных мест происхождения. Известно, что норма реакции популяций достигает максимального значения в более жестких для них экологических условиях, чем условия окружающей среды в пункте их происхождения (Матьяш, 1989). Вероятно, что благодаря этому деревья сузунского климатипа в условиях южной тайги способны демонстрировать относительно большую ширину годовичных колец.

Анализ связи ШГК с осадками в южной тайге показал значимые коэффициенты корреляции с осадками июня и июля у всех климатипов. Наибольшие коэффициенты корреляции выявлены с осадками июня для южных

климатипов и с осадками июля для северных ($r = 0.48–0.52$; $p < 0.01$) (Рисунок 4.21).

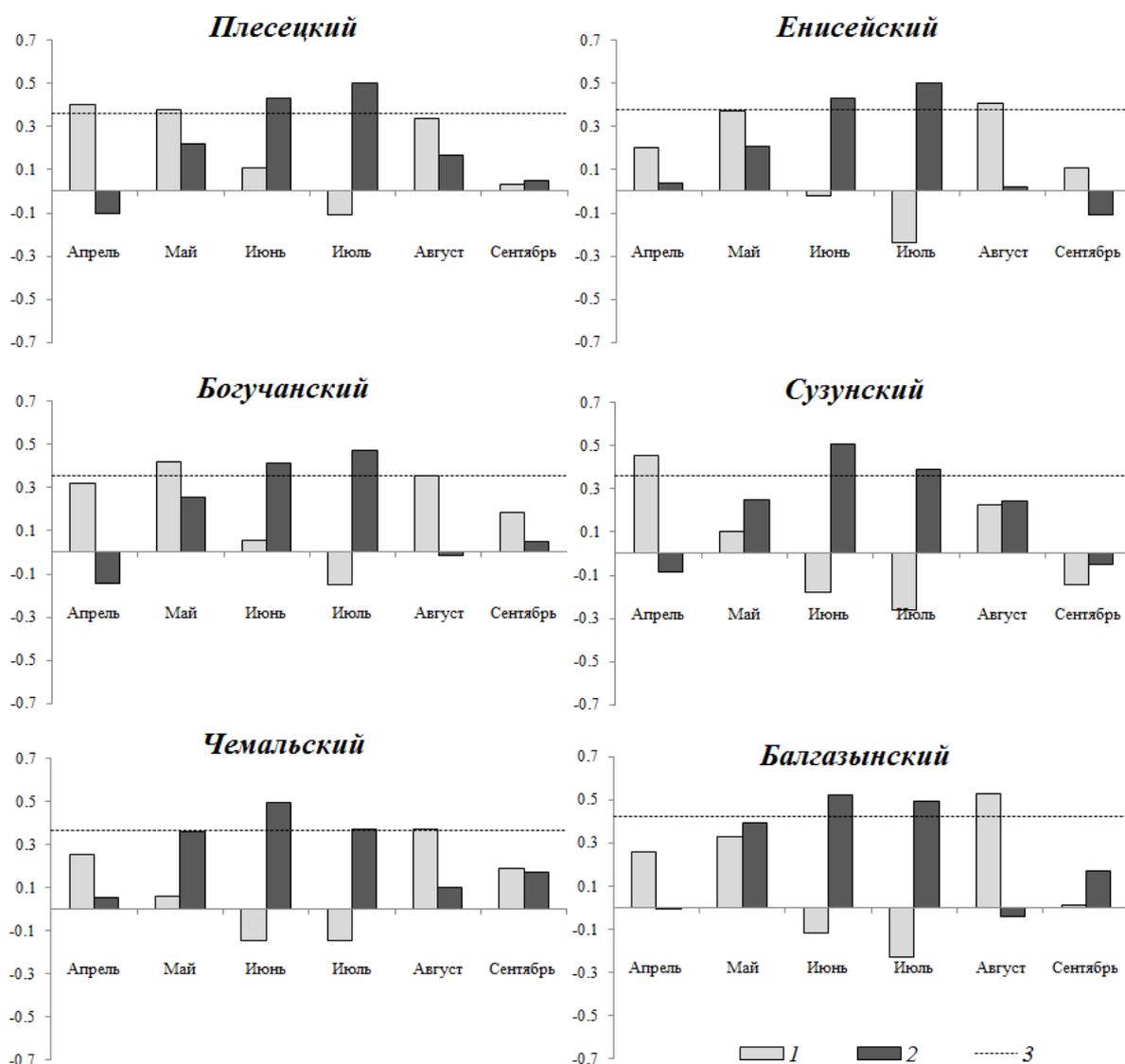


Рисунок 4.21 – Коэффициенты корреляции индексов ширины годичного кольца со среднемесячной температурой (1) и месячным количеством осадков (2) в условиях южной тайги (3 – уровень значимости, $p < 0.05$)

Высокие коэффициенты корреляции ($r = 0.61–0.77$; $p < 0.001$) выявлены между ШГК климатипов и суммой осадков, например: с мая по июль у богучанского, с апреля по июль у енисейского и балгазынского, с апреля по сентябрь у чемальского, с мая по август у плесецкого и сузунского.

Благодаря анализу средней ШГК у сосны в географических культурах и оценке ее связи с температурой и осадками в период вегетации за 23-летний период, можно объяснить особенности роста древесины у некоторых климатипов.

Сузунский климатип в южной тайге сохраняет способность к формированию большего количества трахеид в конце сезона благодаря генетической памяти о длинном вегетационном периоде в пункте происхождения. По сравнению с другими климатипами у сузунского отмечается наибольший коэффициент корреляции с осадками августа, очевидно, что условия увлажнения в южной тайге способствуют формированию широких годичных колец.

Северный плесецкий климатип, несмотря на высокие корреляции с температурой и осадками в начале вегетации, имеет наименьшую среднюю ширину годичного кольца. Причиной является общий не высокий темп роста в высоту и по диаметру, обусловленный генетическими особенностями, сформированными в пункте происхождения.

Связь ШГК с погодными условиями в лесостепи. В лесостепи у всех исследуемых климатипов отмечаются отрицательные коэффициенты корреляции между индексами ШГК и среднемесячными температурами (Рисунок 4.22).

Значимые отрицательные коэффициенты корреляции выявлены между средней температурой мая и индексами ШГК у плесецкого, богучанского, чемальского и балгазынского климатипов ($r = -0.38$ – -0.40 ; $p < 0.05$). Достоверная связь отмечается между ШГК и температурой сентября у плесецкого климатипа ($r = -0.40$; $p < 0.05$). При анализе средней температуры за пять месяцев (май–сентябрь) достоверные коэффициенты корреляции обнаружены у всех климатипов кроме плесецкого и енисейского.

По сравнению с условиями в южной тайге, в лесостепи корреляция индексов ШГК кольца и температуры только отрицательная, причиной является тот факт, что в данных условиях лимитирующим фактором роста деревьев являются осадки, повышение температуры усиливает дефицит влаги и оказывает негативное влияние на продолжительность формирования клеток ксилемы. Связь индексов ШГК исследуемых климатипов с осадками в лесостепи лучше всего

выражена с суммой осадков с мая по август ($r = 0.52-0.64$; $p < 0.01$) у всех климатипов за исключением енисейского, имеющего наибольшую связь с суммой осадков с апреля по август ($r = 0.52$; $p < 0.01$).

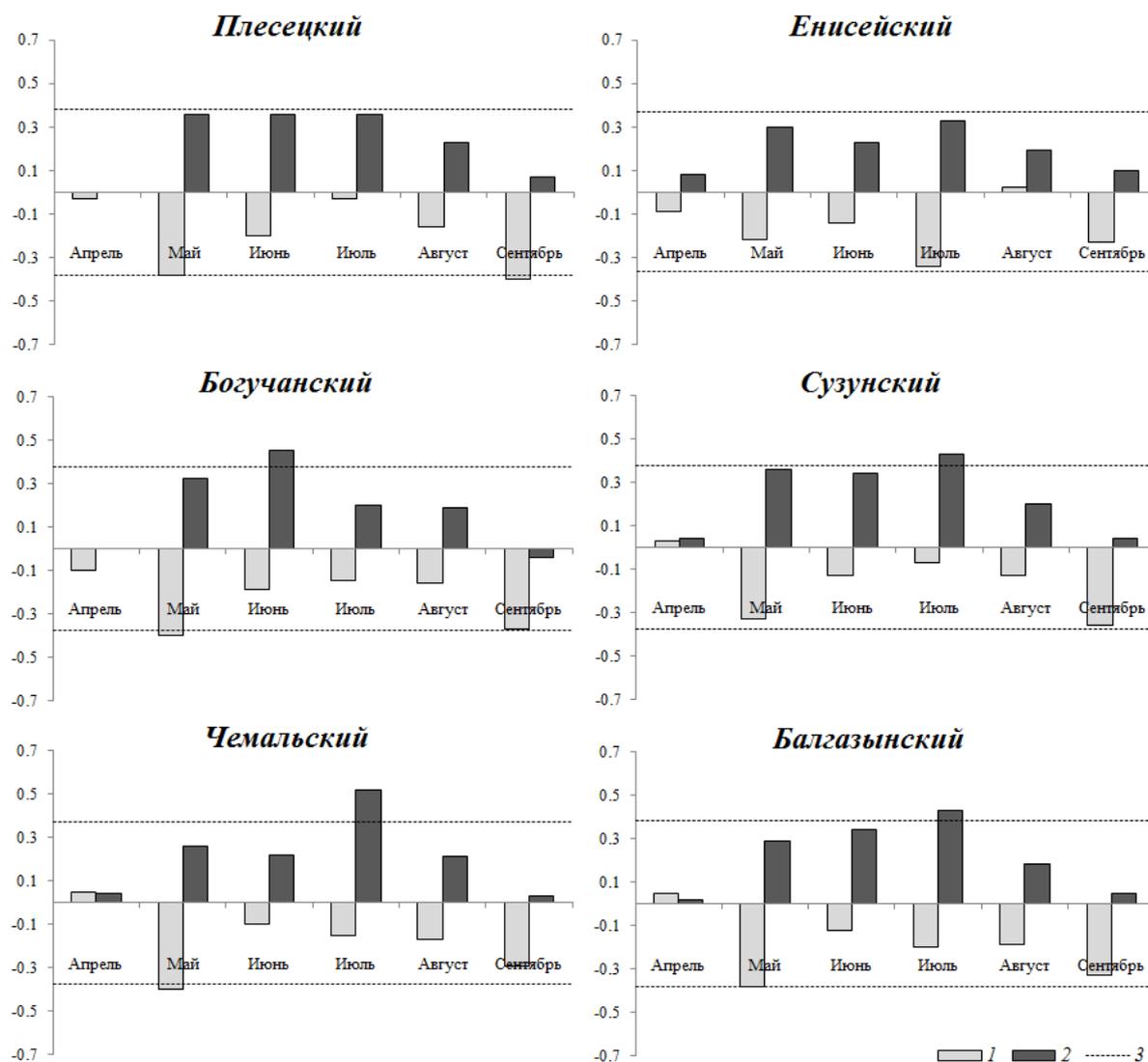


Рисунок 4.22 – Коэффициенты корреляции индексов ШГК со среднемесячной температурой (1) и месячным количеством осадков (2) в условиях лесостепи (3 – уровень значимости, $p < 0.05$)

Все три северных климатипа (плесецкий, енисейский и богучанский) в условиях лесостепи формируют в среднем более широкие годовые кольца по сравнению с южными, причиной этого является удлинение их вегетационного периода за счет раннего начала и позднего конца вегетации.

Доля поздней древесины. В этой части исследований трахеиды в радиальных рядах начинали относить к поздним, когда радиальный диаметр просвета клеток не превышал радиальную толщину клеточной стенки более чем в 4 раза (Park, Spieker, 2005).

Сравнительный анализ ДП у одних и тех же климатипов в разных географических культурах показал значимое ($p < 0.01$) увеличение значения признака в условиях лесостепи (Рисунок 4.23). Слабые различия между участками отмечаются у контрольных вариантов — богучанского и сузунского климатипов ($p < 0.05$).

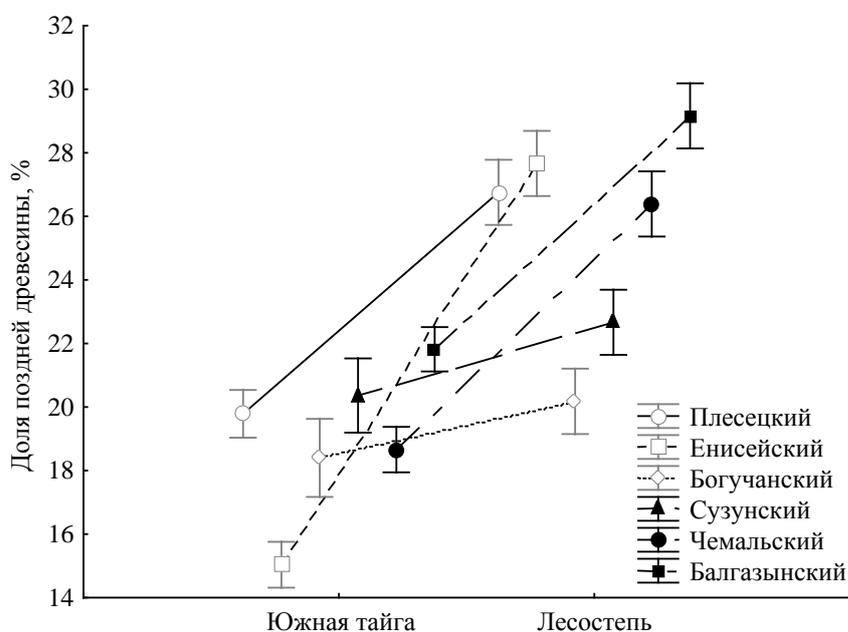


Рисунок 4.23 – Доля поздней древесины (планки погрешности – 95% доверительный интервал)

В лесостепных условиях у богучанского климатипа из южной тайги значение ДП достоверно меньше контрольного сузунского, остальные климатипы имеют ДП значительно выше. В географических культурах в южной тайге ДП енисейского климатипа меньше, чем у контроля и остальных климатипов. Достоверно большая ДП, как в условиях южной тайги, так и лесостепи, отмечается у балгазынского климатипа с юга ареала. Сузунский климатип в

качестве интродуцента в южной тайге достоверно отличается большей ДП от контроля.

Связь ДП с погодными условиями в южной тайге. В отличие от выявленных коэффициентов корреляций погодных условий с индексами ШГК, корреляции с индексами ДП у климатипов более разнообразны и показывают связи с разными этапами вегетации. В условиях южной тайги ДП всех климатипов имеет положительную связь с температурой августа. Отрицательные связи у большинства климатипов проявились с температурой июля, значимая связь отмечена только для контрольного богучанского (Рисунок 4.24). Он имеет достоверно высокую отрицательную корреляцию между индексом ДП и средней температурой июля ($r = -0.56$; $p < 0.01$), с осадками июля связь значимая положительная ($r = 0.41$; $p < 0.05$) (Рисунок 4.24). Вероятно, что именно в июле у богучанского климатипа происходит формирование дополнительных клеток, которые обладают характеристиками поздней древесины, поэтому более влажные условия способствуют увеличению их количества.

Достоверная корреляционная связь ДП отмечается у енисейского климатипа с комбинацией температуры и осадков (отношением средней температуры апреля и мая к количеству осадков апреля и мая ($r = 0.46$; $p < 0.05$)). Небольшие положительные температуры и высокое количество осадков в начале вегетационного периода увеличивают долю ранней древесины (ДР) у енисейского климатипа, уменьшая ДП. Значимого прямого влияния среднемесячной температуры во второй половине вегетационного периода на ДП у енисейского климатипа не выявлено, по сравнению с остальными климатипами, поэтому основная продукция клеток у этого происхождения в географических культурах в южной тайге связана с формированием клеток ранней древесины. У плесецкого климатипа во второй половине вегетационного периода отмечается достоверная корреляционная связь ДП с отношением средней температуры августа и сентября к количеству осадков за этот период ($r = 0.64$; $p < 0.001$). Высокие температуры и низкое количество осадков августа и сентября способствуют снижению

радиальных размеров трахеид и, тем самым, увеличивают ДП у плесецкого климатипа.

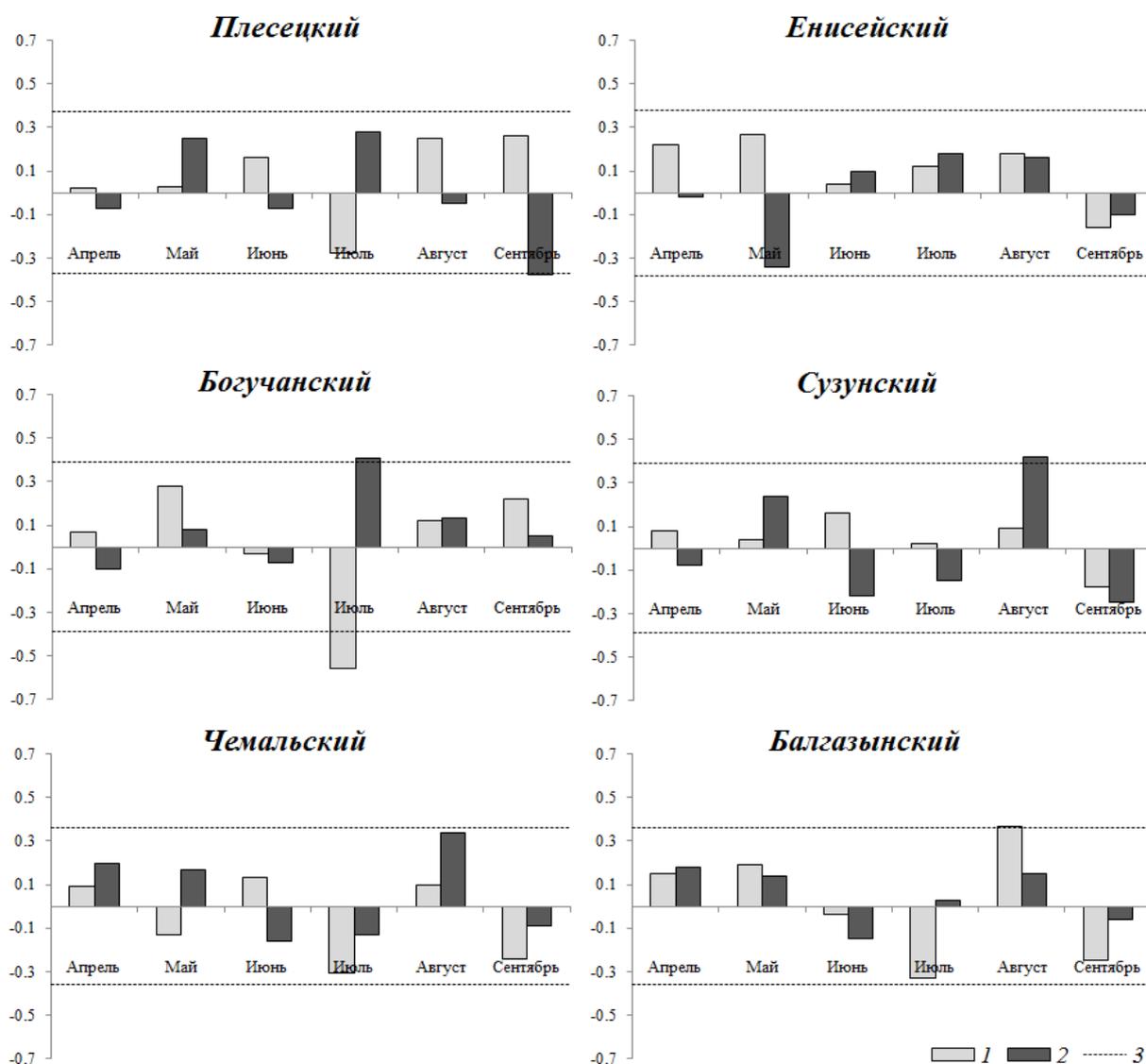


Рисунок 4.24 – Коэффициенты корреляции индексов доли поздней древесины со среднемесячной температурой (1) и месячным количеством осадков (2) в условиях южной тайги (3 – уровень значимости, $p < 0.05$)

Процессы развития поздних трахеид в южной тайге у сузунского климатипа протекают активно, чем больше выпадает осадков в августе, тем больше у этого климатипа ДП ($r = 0.42$; $p < 0.05$). В новых условиях роста у сузунского климатипа активное формирование ДП сдвинуто на более поздний срок по

сравнению с контрольным богучанским, у которого основное влияние на ДП оказывают погодные условия июля.

Отрицательная корреляционная связь отмечается у ДП южного чемальского климатипа со средней температурой двух месяцев — июля и сентября ($r = -0.42$; $p < 0.05$). У балгазынского климатипа отмечается положительная связь с отношением средней температуры августа к средней температуре июля и сентября ($r = 0.55$; $p < 0.05$). Низкие температуры июля обеспечивают условия формирования большего количества клеток, которые в последствии под воздействием высоких температур августа имеют уменьшенные радиальные размеры и более толстые стенки, соответствующие клеткам поздней древесины (Антонова, 1999; Fajstavr et al., 2019). Низкие температуры сентября позволяют клеткам поздней древесины формироваться с повышенным радиальным размером, способствуя увеличению общей доли поздней древесины.

Связь ДП с погодными условиями в лесостепи. В лесостепи у местного сузунского климатипа отмечается значимая положительная корреляционная связь ДП со средней температурой апреля (Рисунок 4.25). Достоверная связь ДП со средней температурой апреля и июня отмечается у богучанского климатипа ($r = 0.39$; $p < 0.05$), также у него отмечается значимая отрицательная корреляционная связь с осадками апреля. Сузунский климатип показывает значимую отрицательную корреляционную связь с осадками апреля и июня ($r = -0.50$; $p < 0.01$), как и балгазынский климатип ($r = -0.40$; $p < 0.05$). Через прямое влияние погоды на формирование числа клеток в ранней древесине проявляется косвенное влияние на ДП. Вероятно, из-за раннего начала вегетационного периода и высокой продуктивности ранней древесины в условиях лесостепи у богучанского и сузунского климатипов отмечается низкие показатели ДП по сравнению с остальными климатипами (Рисунок 4.23).

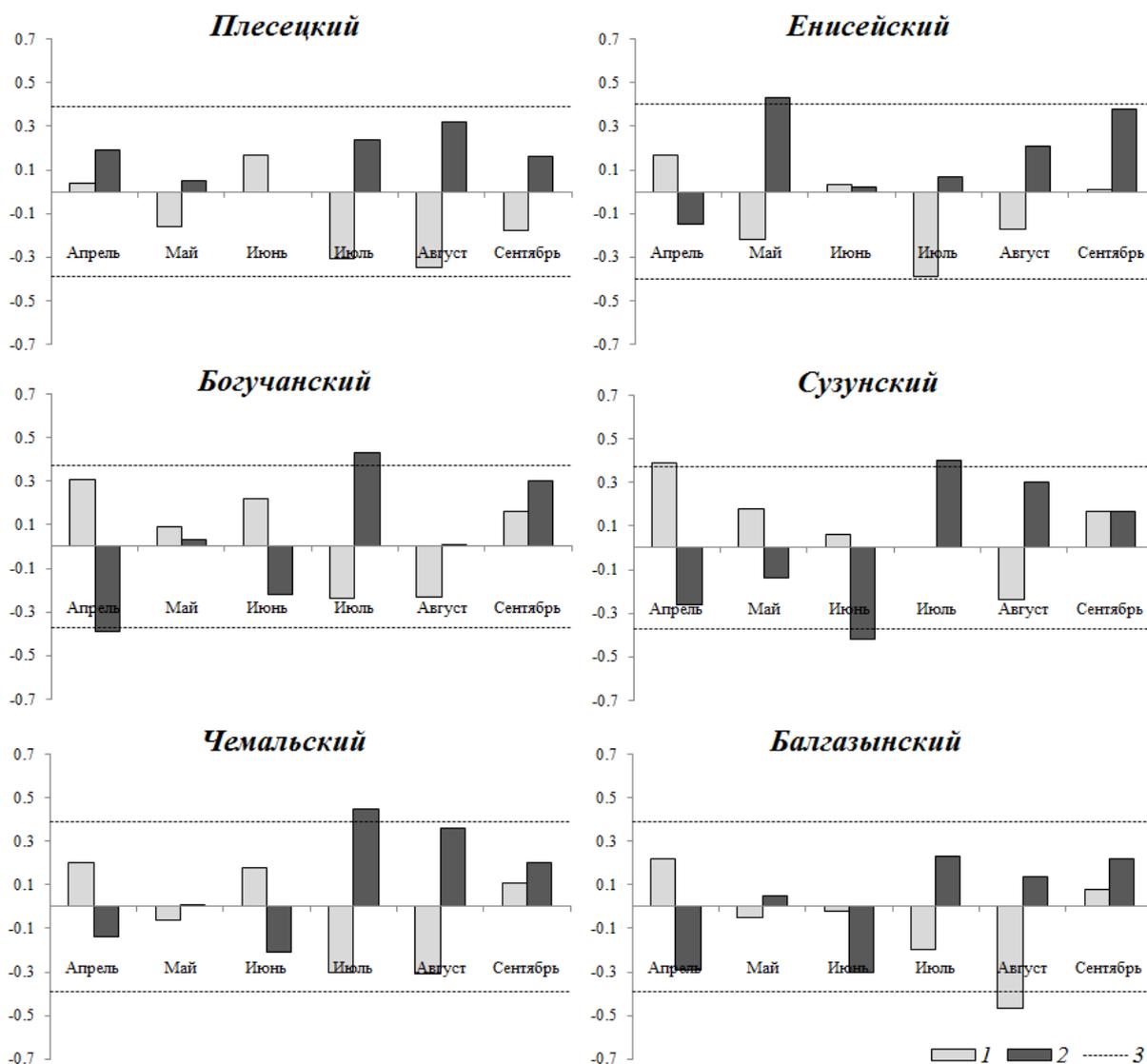


Рисунок 4.25 – Коэффициенты корреляции индексов доли поздней древесины со среднемесячной температурой (1) и месячным количеством осадков (2) в условиях лесостепи (3 – уровень значимости, $p < 0.05$).

Значимые отрицательные связи ДП со средними температурами летних месяцев у четырех климатипов имеют схожие значения ($r = -0.41$ – -0.47 ; $p < 0.05$). У енисейского климатипа связь отмечается с температурой мая и июля, у чемальского – июля и августа, у балгазынского – августа, у плесецкого – с температурой с июля по сентябрь. Дефицит влаги в условиях лесостепи приводит к более раннему переходу к поздней древесине, в связи с чем, высокие температуры отрицательно сказываются на количестве клеток в поздней древесине.

Положительное влияние осадков на долю поздней древесины у енисейского климатипа начинается раньше всех – в мае ($r = 0.43$; $p < 0.05$), объединенная сумма осадков мая и сентября показывает наибольшее значение связи ($r = 0.51$; $p < 0.01$). Причем с осадками сентября значимый коэффициент выявлен только для енисейского климатипа, что говорит о длительном формировании поздней древесины у этого климатипа в лесостепи. Для чемальского климатипа из лесостепной зоны Алтая наибольший коэффициент корреляции отмечается с суммой осадков с июля по август ($r = 0.55$; $p < 0.01$), так же как и у сузунского из лесостепи Западной Сибири ($r = 0.49$; $p < 0.05$). Плесецкий климатип из средней тайги европейского севера имеет корреляцию с суммой осадков с июля по сентябрь ($r = 0.37$; $p < 0.05$), богучанский из южной тайги – с суммой осадков июля и сентября ($r = 0.47$; $p < 0.05$).

У богучанского климатипа основную роль в ширине годичного кольца в лесостепи играют осадки июня, в этот месяц происходит развитие радиальных диаметров ранних трахеид, поздних — в июле (Антонова, 1999) поэтому доля поздней древесины у богучанского климатипа в лесостепи ниже, чем у остальных климатипов, у которых основное влияние на ширину годичного кольца оказывают осадки июля.

Среднее значение ШГК у климатипов с юга Сибири и енисейского из южной тайги Красноярского края в условиях географических культур в лесостепи достоверно меньше, чем в южной тайге. Увеличение ШГК в южной тайге происходит за счет ранней древесины, поэтому ДП в условиях южной тайги у всех исследуемых климатипов меньше, чем в лесостепи. Причина этих различий – климатические условия лесостепи, которые являются более сухими в течение вегетационного периода из-за более высоких среднесуточных температур.

ШГК климатипов, перемещенных из более теплого климата в южную тайгу, превышает или достигает ШГК контрольного климатипа и отличается от северных, в том числе и самого северного плесецкого, имеющего самые низкие значения за многолетний период. В южной тайге ШГК северных климатипов

имеют меньшие значения по сравнению с контролем, причиной является медленный характер роста, который наследуется в условиях южной тайги.

В условиях южной тайги ДП у всех климатипов сосны уменьшается относительно лесостепи в связи с адаптацией к более влажным условиям, при которых дефицит влаги, стимулирующий у деревьев переход к формированию поздних трахеид, наступает в южной тайге позднее. Наибольшими значениями ДП в южной тайге и лесостепи отличается балгазынский климатип, что свидетельствует о его наследственной реакции, способствующей раннему формированию поздней древесины по сравнению с остальными.

Реакция ШГК климатипов сосны на погодные условия в лесостепи и южной тайге различается. В лесостепи из-за дефицита влаги влияние среднемесячной температуры на ШГК в течение вегетационного периода отрицательное, в южной тайге (как в начале, так и в конце вегетационного периода) – положительное. В лесостепи у южных климатипов проявляется положительное влияние осадков июля, у северных – первых месяцев вегетации (апреля–июня). В южной тайге влияние количества осадков июня и июля на ШГК выявлено у всех климатипов, что свидетельствует об эффективном использовании влаги в течение более длительного времени по сравнению с лесостепью.

Реакция на погодные условия вегетационного периода у климатипов по ДП более сложная и разнообразная, так как связана с комплексным влиянием погоды всего сезона на этот показатель: отрицательная связь с количеством осадков и положительная с температурой в начале вегетационного периода; отрицательная с температурой и положительная с осадками во второй половине вегетационного периода. В южной тайге значимые корреляционные связи по отдельным месяцам отмечаются только во второй половине вегетационного периода, в лесостепи – как в первой, так и во второй его половине. Часть климатипов имеют схожие корреляционные связи, что говорит об их относительно одинаковой норме реакции, выровненной дефицитом влаги в географических культурах в лесостепи. По формированию ШГК и ДП у исследуемых климатипов сосны в условиях

географических культур для лесостепи и южной тайги наиболее генетически стабильным является богучанский климатип.

Полученные результаты исследований могут использоваться при отборе перспективных климатипов для создания лесных культур и плантаций в соответствующих лесорастительных условиях.

Заключение. Условия песчаной почвы, с частично удаленным гумусовым горизонтом при создании географических культур, приводят к существенным изменениям в годичных кольцах деревьев испытываемых климатипов, которые выражаются в снижении числа клеток в годичных кольцах. Общее угнетение радиального роста сказывается на выявлении у деревьев таких нарушений как выпадение отдельных годичных колец или продуцирование единичного числа трахеид за вегетационный период, а также встречаемость морозобойных повреждений в ксилеме. Для сравнительного анализа структуры древесины и комплекса анатомических характеристик подходят условия темно-серой лесной почвы, с достаточным количеством минеральных веществ и влаги в почве, что способствует высоким показателям радиального роста у сравниваемых климатипов и отсутствию нарушений роста.

Анатомические характеристики ранней древесины лучше подходят для выявления различий между климатипами по сравнению с поздней древесиной, так как поздняя древесина формируется уже под влиянием адаптации к условиям роста в течение вегетационного периода. Климат и погода вегетационного периода маскируют генетическую компоненту, влияние которой велико именно в начале вегетационного периода. Различия по толщине и площади клеточной стенки ранней древесины между климатипами являются наиболее выраженными.

По анатомическим характеристикам, таким как толщина и площадь клеточной стенки, различия проявляются между группами климатипов, которые можно отнести к северным и южным по месту происхождения. Южные климатипы значительно отличаются наибольшими показателями этих признаков, а северные наименьшими. По плотности древесины и доле поздней древесины, различия носят локальный характер и характерны для отдельных представителей

северной и южной групп климатипов. Наибольшие показатели плотности древесины и доли поздней древесины отмечаются у южных климатипов, а наименьшие – у северных.

Анализ погодичной изменчивости анатомических признаков и корреляции с погодными условиями показал, что северные климатипы способны реагировать на изменение погодных условий в более поздние временные периоды вегетационного периода по сравнению с южными, что позволяет представителям северных климатипов в поздней древесине превышать значения южных по радиальному диаметру трахеид и толщине клеточной стенки. Погодные условия оказывают влияние на выявление различий между контрастными по происхождению климатипами. Наиболее выражены различия в теплые и влажные погодные условия, они проявляются в период с момента начала утолщения клеточной стенки до достижения максимальных размеров внутри годичного кольца.

Сравнение одноименных климатипов в разных географических культурах, расположенных в условиях лесостепи и южной тайги, показало, что в условиях лесостепи у большинства климатипов доля поздней древесины увеличивается, и дифференциация между климатипами по этому показателю выражена сильнее.

4.5. Выводы

1. Толщина, площадь клеточной стенки и плотность древесины являются наиболее значимыми показателями в идентификации различий между климатипами сосны обыкновенной. Меньшие значения показателей отмечаются у северных климатипов, представляющих подвид сосны «лапландская», с коротким безморозным периодом в местах происхождения. Климатипы сосны из теплообеспеченных мест происхождения имеют относительно крупные размеры толщины, площади клеточной стенки и высокую плотность древесины.

2. Радиальный диаметр трахеид в древесине у климатипов сосны отражает адаптационную реакцию генотипа на погодные условия в пункте испытания, что подтверждает низкая изменчивость между климатипами, как в ранней, так и

поздней древесине, а также более высокая погодичная изменчивость этого показателя в поздней древесине по сравнению с толщиной клеточной стенки.

3. По структурным элементам поздней древесины отмечается высокая изменчивость и чувствительность к изменениям погодных условий. Характеристики трахеид поздней древесины зависят от соотношения количества влаги в первой и во второй половинах вегетационного периода.

4. Климатипы подвида сосны «кулундинская» более чувствительны к количеству влаги в течение всего вегетационного периода, что отмечается в формировании годичных колец по типу «ложных» при выпадении большого количества осадков во второй половине вегетационного периода.

5. Условия произрастания оказывают основное влияние на долю поздней древесины сосны. В географических культурах в условиях южной тайги доля поздней древесины у климатипов достоверно ниже, чем у тех же климатипов, тестируемых в лесостепи. Потомство балгазынского климатипа из Тывы имеет наибольшее значения доли поздней древесины, как в южной тайге Нижнего Приангарья, так и в лесостепной зоне Верхнего Приобья по сравнению с остальными климатипами.

Глава 5. ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ КЛИМАТИПОВ СОСНЫ ПО ПОКАЗАТЕЛЯМ АССИМИЛЯЦИОННОГО АППАРАТА И ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ

В пределах ареала сосны обыкновенной морфологические и физиолого-биохимические признаки хвои (длина хвои и продолжительность ее жизни, охвоенность побегов, плотность устьиц, глубина покоя, концентрации летучих веществ), а также признаки генеративных органов (морфология женских шишек, масса семян) имеют широкую амплитуду изменчивости. На них влияют многие факторы: тип побега и его размещение в кроне, возраст, место произрастания и условия обитания дерева (Каппер, 1954; Мамаев, 1973; Ирошников, 1977а, 1977б; Молотков и др., 1979; Чернодубов, 1994). Обобщая материал по изменчивости хвои, Л.Ф. Правдин (1964) отмечал, что длина хвои является существенным показателем при характеристике географической изменчивости и сохраняется при выращивании сосны в других физико-географических районах. При выделении подвидов сосны обыкновенной Л.Ф. Правдин (1964) использовал признаки ассимиляционного аппарата и генеративных органов в качестве ключевых. Длина и продолжительность жизни хвои занимают в диагностике внутривидовых таксонов сосны одно из главных мест, благодаря клинальной изменчивости признаков в естественных условиях, относительной доступности и простоте для анализа в любое время года, по сравнению с генеративными признаками.

5.1. Длина хвои в географических культурах

На участке с песчаной почвой, средняя длина трехлетней хвои (nl) в географических культурах (ГК) в выборке из 65 климатипов (1997 г.) варьирует от 18.3 до 36.3 мм, при индивидуальной изменчивости 15–32 %, географической 15 %. В выборке из 23 климатипа (1999 г.) длина варьирует от 27.2 до 50.1 мм, индивидуальная изменчивость – 12–22 %, географическая – 16 %. На участке с суглинистой почвой средняя длина трехлетней хвои в выборке из 36 климатипов (1999 г.) варьирует от 43.4 до 71.1 мм, коэффициенты индивидуальной

изменчивости – 11–24 %, географическая –12 % (Приложение 4 – Таблица П4.1). Результаты исследований длины хвои показали, что уровень индивидуальной изменчивости признака у климатипов в выборках на песчаной почве варьирует от низкого до высокого уровня, а географическая изменчивость находится на среднем уровне (Таблица 5.1). В выборке на суглинистой почве индивидуальная изменчивость соответствует низкому и повышенному уровню, а географическая находится на верхней границе низкого уровня. Такая изменчивость согласуется с мнением С.А. Мамаева (1973), отмечающим, что длина хвои является признаком, коэффициент индивидуальной изменчивости которого выше коэффициента географической изменчивости. Варьирование данного показателя определяется генотипическими особенностями деревьев. Основные статистические характеристики выборок представлены в Таблице 5.1.

Таблица 5.1 – Средние статистические показатели длины хвои (мм) сосны обыкновенной в разных выборках в ГК

Экспериментальный участок, год	Статистические показатели			
	n	$\bar{x} \pm m$, мм	σ	CV, %
Песчаная почва, 1997 г.	65	27.1±0.51	4.1	15
Песчаная почва, 1999 г.	23	38.6±1.31	6.3	16
Суглинистая почва, 1999 г.	36	58.0±1.13	6.8	12

Все выборки соответствуют нормальному распределению. Дисперсии между выборками хвои, собранной в один и тот же год на участках с песчаной и суглинистой почвой согласно тесту Левена являются гомогенными ($p = 0.7$), а различия по критерию Стьюдента значимыми ($t = 11$; $p < 0.001$). Дисперсии между выборками хвои, собранной на участке с песчаной почвой в разные годы согласно тесту Левена не гомогенны ($p < 0.05$), различия по тесту Манна-Уитни значимы ($p < 0.001$).

С помощью $\frac{1}{2}$ стандартного отклонения выборка 3-летней хвои, собранной у деревьев 65 климатипов на участке с песчаной почвой была разделена на три группы, которые значимо различаются между собой согласно однофакторному

дисперсионному анализу: $F(2, 62) = 154.27$ ($p < 0.001$). Группы по длине хвои представлены на Рисунке 5.1.

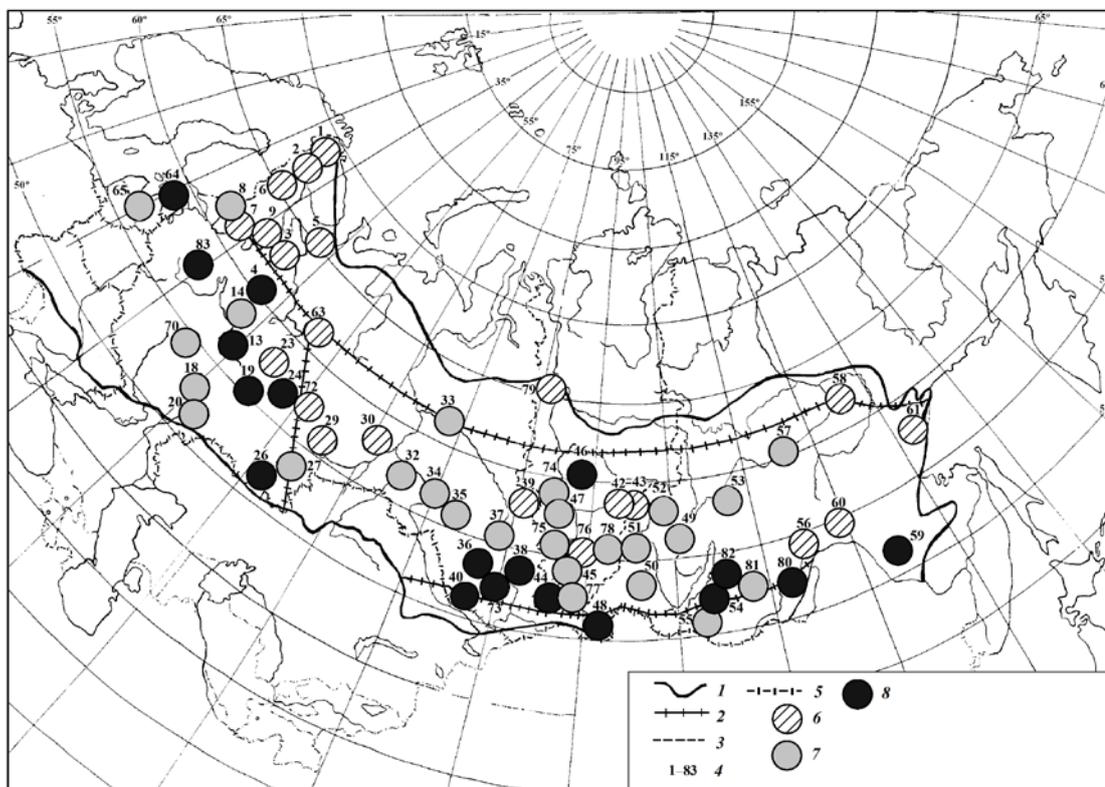


Рисунок 5.1 – Группы климатипов по длине 3-летней хвои (nl) в ГК на песчаной почве (1 – граница ареала вида; 2 – граница подвидов по Л.Ф. Правдину (1964); 3 – граница Красноярского края; 4 – номера климатипов; 5 – границы государств; группы по длине хвои: 6 – «короткая»; 7 – «средняя»; 8 – «длинная»)

Представители группы с короткой хвоей ($nl < 25.0$ мм) относятся по своему месту происхождения к северным территориям, они представляют северную, среднюю тайгу, южную тайгу и горно-таежные зоны на севере европейской части России, среднем и северном Урале, Западной, Средней, Восточной Сибири и на Дальнем Востоке. Места происхождения представителей группы климатипов со средней хвоей ($nl = 25.0-29.2$ мм) относятся к широкому диапазону типов природных зон – от средней тайги до степной зоны в европейской части России, так и от средней тайги до горно-таежных и подтаежных территорий в Сибири. Места происхождения климатипов из группы с длинной хвоей ($nl > 29.2$ мм) расположены в основном в южных территориях: от южной тайги в европейской

части России и горно-таежной зоны в Сибири, до горно-таежной зоны на юге Урала, ленточных боров Казахстана, горно-таежной, подтаежной и лесостепной зон Сибири и Дальнего Востока. Климатипы подвида сосна «лапландская» («северная лапландская») имеют значительно меньшую длину хвои по сравнению с остальными согласно дисперсионному анализу ($p < 0.001$) (Рисунок 5.2).

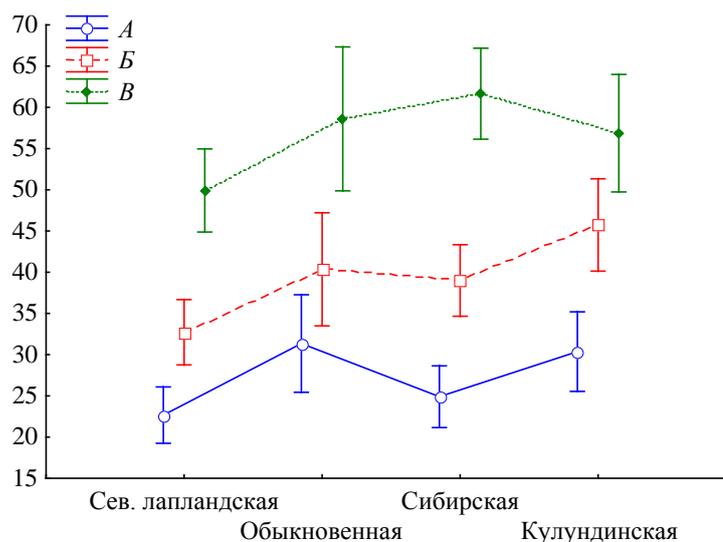


Рисунок 5.2 – Длина хвои (ось ординат, мм) у разных подвигов сосны в выборках: *A* – песчаной почва (1997 г.); *B* – песчаная почва (1999 г.); *B* – суглинистая почва (1999 г.); планки погрешностей – доверительный интервал – 95 %

В выборке 1997 г. ранжирование климатипов по длине хвои показывает, что наиболее короткая хвоя наблюдается у потомств сосны из наиболее северных регионов европейской части России, представляющих в основном подвид сосна «лапландская», представляющих подвид «обыкновенная» из средней тайги Карелии, и подвид сосна «сибирская» из северных районов Урала, Сибири и Дальнего Востока. Из европейской части России к этим климатипам относятся: печенгский, кандалакшский (Мурманская область), пинежский, плесецкий (Архангельская область), чупинский, пряжинский, пудожский (Карелия) и слободской (Кировская область); из Уральского региона (Предуралье и Зауралье): корткеросский (Коми), оханский (Пермский край), тавдинский и ревдинский (Свердловская область), из Средней и Восточной Сибири: колпашевский

(Томская область), туруханский, даурский, богучанский, проспихинский (Красноярский край), могочинский (Забайкальский край) и якутский (Якутия); из Дальнего Востока: урушинский (Амурская область) и аянский (Хабаровский край). Длинная хвоя отмечается у потомств из южных районов Сибири, представляющих подвиды сосны «сибирская» (сузунский – Новосибирская область, абазинский, северо-енисейский – Красноярский край, боровлянский – Алтайский край, гурьевский – Кемеровская область, заудинский, баргузинский – Бурятия, нерчинский – Забайкальский край и свободненский – Амурская область), «кулундинская» (балгазынский – Тыва, раkitовский – Алтайский край), «обыкновенная» из европейской части России (эльвасский – Эстония, городецкий – Нижегородская область, крестецкий – Новгородская область, зеленодольский – Татарстан, тотемский – Вологодская область, воткинский – Удмуртия, авзянский – Башкортостан). Различия по размерам хвои между отдельными северными и южными климатипами значимы, например, между туруханским (22.7 мм) и кяхтинским (28.2 мм), относящемуся к «средней» по длине хвои группе ($t = 8.2, p < 0.001$).

В выборке 1999 г. хвоя, с длиной более 45.1 мм, выявлена у климатипов с юга ареала, представляющих подвид «кулундинская»: балгазынский – Республика Тыва, раkitовский – Алтайский край. Естественный ареал сосняков этих происхождений находится южнее 50° с.ш. Климатипы: кяхтинский – Бурятия, чемальский – Алтай; долонский – Казахстан, относящиеся к подвиду «кулундинская» в географических культурах имеют хвою среднего размера. Хвоя средней длины характерна в основном для происхождений, представляющих подвиды «обыкновенная» и «сибирская». Длина хвои варьируют у них от 35.4 до 44.2 мм. У подвида сосна обыкновенная встречаются климатипы и с относительно длинной хвоей, например камский (Татарстан) – 46.9 мм. Короткая хвоя (менее 33 мм) характерна для климатипов подвида «лапландская»: печенгского, чупинского, туруханского, кандалакшского, места происхождения которых севернее 65° с.ш. Таким образом, по средней длине хвои четырех подвидов сосны, наиболее

достоверные различия наблюдаются только у подвида «лапландская» от подвигов «сибирская» ($t = 2.9; p < 0.05$) и «кулундинская» ($t = 3.9; p < 0.01$).

В ходе анализа выявлено, что многие северные климатипы (печенгский, плесецкий, пинежский, пряжинский, чупинский, сортовальский, туруханский) в двух выборках из трех подтверждают статус короткохвойных сосен, а климатипы сосны с юга ареала (раKITовский, боровлянский, балгазынский) подтверждают ранг сосны с относительно длинной хвоей.

Исследование размеров хвои в разные годы у сосны в географических культурах подтверждает изменчивость ее длины в зависимости от погодных условий вегетационных периодов. Так, вегетационный период 1997 г. был относительно прохладный и очень влажный (средняя температура 15 °С, сумма осадков 205 мм), а 1999 г. – относительно теплый и менее влажный (средняя температура 15.6 °С, сумма осадков 147 мм). В выборке из 19-ти климатипов достоверных различий между двумя группами классов Крафта различий не выявлено (Приложение 4 – Таблица П4.2).

Изменчивость длины хвои у сосны в географических культурах на разных экофонах и в разные вегетационные периоды показывает, что длина хвои является генетически закрепленным признаком, особенно ярко это демонстрируют климатипы из северных широт, имеющие в пунктах испытания короткую хвою.

Корреляционно-регрессионный анализ длины хвои с факторами мест происхождения. Регрессионным анализом, проведенным для 22 климатипов, расположенных в Сибири между 81° и 106° восточной долготы, установлена значимая линейная модель зависимости от географической широты ($y = 70.60 - 0.76 * x; r = -0.63; p < 0.01; R^2 = 0.40$), которая объясняет 40 % дисперсии признака (Рисунок 5.3). Для географических культур в Архангельской области получен схожий коэффициент корреляции (Наквасина, 2009).

Таким образом, с увеличением географической широты на 1° длина хвои уменьшается на 0.76 мм. Ранговым корреляционным анализом для выборки из 65 климатипов установлены значимые коэффициенты корреляции длины хвои с суммой температур > 10 °С ($r = 0.56; p < 0.001$), продолжительностью

вегетационного периода ($r = 0.42$; $p < 0.001$), продолжительностью безморозного периода ($r = 0.27$; $p < 0.05$), географической широтой ($r = -0.53$; $p < 0.001$) и массой исходных семян ($r = 0.52$; $p < 0.001$).

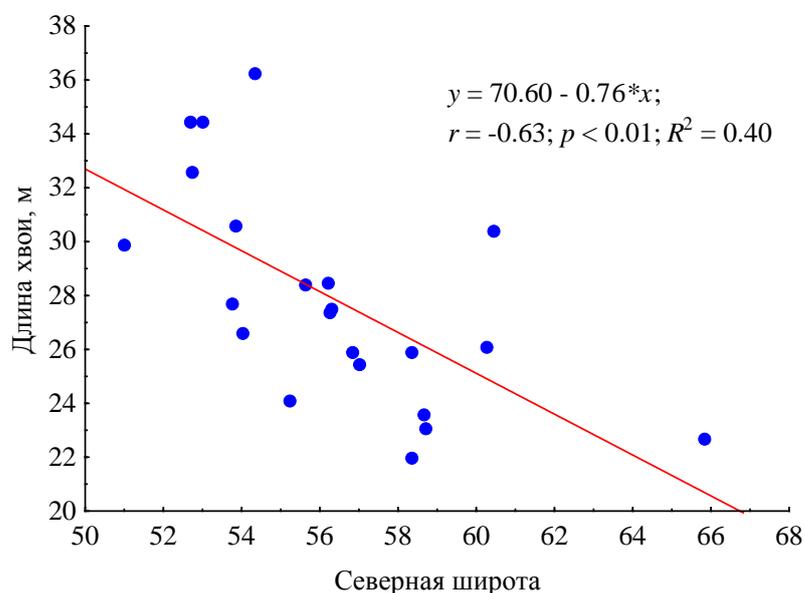


Рисунок 5.3 – Зависимость длины хвои от географической широты места происхождения

5.2. Эндогенная изменчивость плотности устьиц и размеров хвои

Исследование в 30-летних географических культурах в южной тайге на участке с темно-серой лесной почвой плотности устьиц у 10 контрастных по происхождению климатипов (Таблица 5.2), диапазон широт пунктов происхождения: $50^{\circ}27' - 69^{\circ}36'$; диапазон суммы температур $> 10^{\circ}\text{C}$: 801–2092, показал наличие градиента уменьшения плотности устьиц с увеличением широты места происхождения климатипа – 1.1 шт./мм² на 1° широты (Кузьмин и др., 2009). Уравнение линейной зависимости плотности устьиц от значения северной широты места имеет высокий уровень значимости ($y = 140.20 - 1.12 \cdot x$; $r = -0.91$; $p < 0.001$; $R^2 = 0.83$). При более широком широтном диапазоне (32.25° , что эквивалентно градиенту среднегодовой температуры в 13.7°C) исследований плотности устьиц сосны обыкновенной в естественных условиях в Европе (Marek et al., 2022), отмечается градиент уменьшения плотности устьиц в северном направлении по отношению к изменению среднегодовой температуры – 4 шт./мм² на 1 °C.

Данные по исследованию географических культур сосны обыкновенной, расположенных в Польше, показали наличие положительной связи между плотностью устьиц и среднегодовой температурой мест происхождения испытываемого потомства, что позволило характеризовать высокие значения плотности устьиц как адаптацию к высоким значениям температуры воздуха (Marek et al., 2022). По данным исследований на Урале (Мамаев, 1973), в теплых и засушливых местообитаниях сосна имеет более высокие показатели плотности устьиц, чем в холодных условиях, которые характерны для северных территорий. Уравнение линейной зависимости плотности устьиц от суммы активных температур мест происхождения по 10 климатипам в географических культурах в Богучанском районе Красноярского края ($y = 47.30 + 0.02 * x$; $r = 0.89$; $p < 0.001$; $R^2 = 0.80$) подтверждают значимое влияние наследственного фактора на плотность устьиц.

Таблица 5.2 – Координаты мест происхождения исследуемых по плотности устьиц климатипов и средние значения других признаков

Климатип	С.Ш./В.Д.	Плотность устьиц, шт./мм ²	Длина хвои, мм	Ширина хвои, мм	Высота деревьев, м	Диаметр деревьев, см
Печенгский	69°36′/31°13′	62±2.3	33±2.5	1.45±0.08	8.1±0.28	8.1±0.44
Кандалакшский	67°13′/32°20′	60±2.2	33±1.7	1.50±0.05	9.2±0.23	10.5±0.43
Пинежский	64°42′/43°22′	73±2.5	31±1.9	1.35±0.06	9.8±0.21	13.7±0.48
Плесецкий	62°41′/43°22′	69±2.8	39±0.8	1.34±0.05	11.4±0.27	9.9±0.41
Богучанский	58°39′/97°30′	81±2.7	57±5.1	1.31±0.05	11.7±0.14	11.7±0.28
Енисейский	58°20′/93°00′	74±1.3	50±3.5	1.42±0.09	10.5±0.14	12.8±0.38
Минусинский	53°45′/91°45′	79±3.8	44±3.7	1.27±0.06	12.2±0.21	11.0±0.39
Чемальский	51°29′/86°05′	85±2.8	52±3.9	1.38±0.06	11.2±0.15	14.2±0.45
Балгазынский	51°02′/95°09′	82±2.3	52±4.1	1.23±0.02	11.1±0.16	10.7±0.29
Кяхтинский	50°27′/106°28′	81±1.6	65±2.1	1.28±0.02	11.5±0.11	12.1±0.29

Данные по плотности устьиц, представленные в Таблице 5.2 сопоставимы с результатами исследований в природных популяциях. Согласно данным плотности устьиц у сосны обыкновенной из Финляндии (Luomala et al., 2005), которая географически близка к северным климатипам сосны – печенгскому и кандалакшскому из Мурманской области, число устьиц на выпуклой (верхней)

поверхности двухлетней хвои равно 66.4 шт./мм², на вогнутой (нижней) – 76.9 шт./мм². По данным И.В.Тихоновой (Тихонова, 2004) в сосняках на юге Красноярского края, на территории Минусинского и Ширинского регионов, сосна формирует хвою с плотностью устьиц от 87.7 шт./мм² до 95.7 шт./мм². Сравнение плотности устьиц в географических культурах и природных популяциях показывает, что в целом значения схожи, в географических культурах значения незначительно меньше, чем в природных популяциях.

Вероятно, что у климатипов в географических культурах происходит строгая реализация генетической программы, обусловленная факторами, которые связаны между собой – температурным режимом, продолжительностью вегетационного периода и длиной дня в местах происхождения. Данный вывод согласуется с работами по экспрессии генов, отвечающих за начало и окончание роста листвы или хвои (Bohlenius et al., 2006; Frewen et al., 2000; Howe et al., 1995, 1996, 1998). Если сравнивать работу генетиков с нашими результатами, то можно предполагать, что особенности морфологии и анатомия хвои, влияющие на плотность устьиц, находятся под генетическим контролем, а на уровне клеток и тканей функционирует механизм подобный отношению активности генов (CO/FT), контролируемый изменением длины дня (Bohlenius et al., 2006). Несмотря на существенные изменения условий роста климатипов этот механизм является устойчивым, что ограничивает адаптационные возможности климатипов устойчивостью генетического контроля над развитием ассимиляционного аппарата и изменениями в условиях роста (разница в продолжительности светового дня, средней температуре воздуха, продолжительности безморозного и вегетационного периода).

Между длиной хвои и плотностью устьиц отмечается значимый коэффициент корреляции Спирмена ($r = 0.81$; $p < 0.01$), для длины хвои отмечается градиент нарастания показателя с севера на юг, который составляет 0.89 мм на 1° широты ($n = 10$). Более длинная хвоя (52–65 мм) у южных климатипов, по сравнению с северными (31–33 мм), способствует вовлечению большего объема ассимилятов в обмен веществ. Это происходит благодаря тому,

что фотосинтез осуществляется большей поверхностью хвои. Для обеспечения пропорционального обмена веществ у южных климатипов отмечаются более высокие значения плотности устьиц. Большой объем ассимилятов может активно использоваться растениями для формирования толщины и площади клеточной стенки трахеид древесины с более крупными размерами, которые отмечается у южных климатипов по сравнению с северными (Кузьмин и др., 2008).

Погодичная изменчивость размеров хвои и плотности устьиц. Оценка погодичной изменчивости плотности устьиц, длины, ширины и тощины хвои проводилась для однолетней, двухлетней и трехлетней хвои, сформированной соответственно в вегетационные периоды 2007, 2008, 2009 гг. Отбор образцов хвои проводился в географических культурах у трех контрастных по месту происхождения климатипов: богучанского из Красноярского края (контрольный климатип, представляющий южную тайгу), печенгского из Мурманской области (северная тайга) и чемальского из Республики Алтай (горная тайга) с двух противоположных сторон кроны (юго-восток и северо-запад), в верхней, средней и нижней частях.

На Рисунке 5.4 (А) отмечаются значимые различия по длине 1-, 2- и 3-летней хвои между всеми тремя климатипами по критерию Манна-Уитни при $p < 0.001$. Чемальский климатип отличается от двух остальных наибольшими значениями длины хвои, которая в 3-летнем возрасте у него в среднем составила 5.6 см, у богучанского – 3.9 см, у печенгского – 3.4 см. Различия между средними значениями длины хвои, сформированной в разные годы у богучанского и печенгского климатипов значимые, но они не превышают 0.5 см, тогда как чемальский отличается по средней длине хвои от печенского и богучанского климатипов на 1–2 см (Кузьмин и др., 2012).

Общая закономерность для всех трех климатов – 3-летняя хвоя имеет наибольшие значения длины, 1-летняя хвоя – наименьшие. Различия между выборками хвои разных лет по длине отмечаются между всеми тремя годами только для чемальского климатипа. У него различия между 1-летней и 2-летней

хвоей отмечается при $p < 0.01$, различия между остальными годами отмечаются при более высоком уровне ($p < 0.001$).

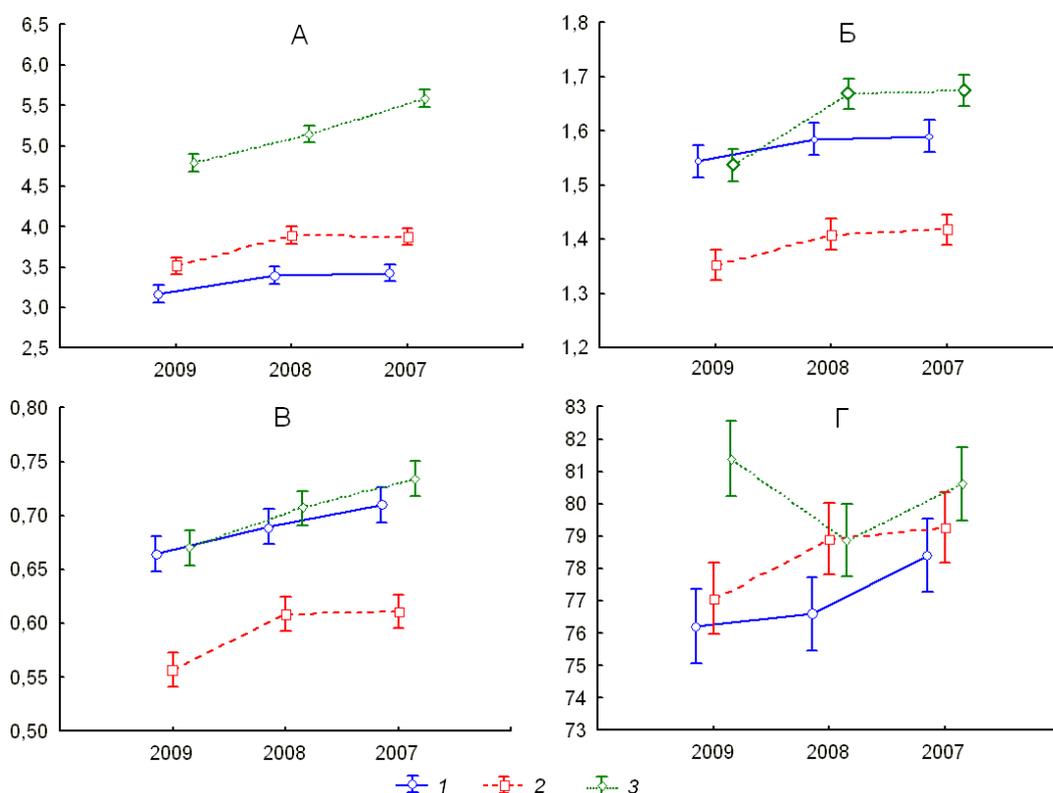


Рисунок 5.4 – Погодичная изменчивость показателей хвои у печенгского (1), богучанского (2) и чемальского (3) климатипов. По оси абсцисс – годы образования хвои, по оси ординат – длина хвои, см (А); ширина хвои, мм (Б); толщина хвои, мм (В); плотность устьиц, шт./мм² (Г); вертикальные планки – доверительные интервалы (95%)

Значимых различий по длине между 2-летней и 3-летней хвоей не отмечается для печенгского и богучанского климатипов. Различия между длиной хвои, сформированной в разные вегетационные периоды, слабее выражены у печенгского климатипа, так как только у него различия между 1-летней и 3-летней хвоей имеют меньший уровень значимости ($p < 0.01$), по сравнению с богучанским и чемальским климатипами ($p < 0.001$). Между 1-летней и 2-летней хвоей различия у печенгского климатипа имеют тот же уровень значимости, что и чемальский климатип ($p < 0.01$), у местного богучанского климатипа, различия

между длиной 1-летней и 2-летней хвои имеют высокий уровень значимости ($p < 0.001$).

Значимо наименьшие значения ($p < 0.001$) ширины хвои, независимо от ее возраста, отмечаются у богучанского климатипа по сравнению с печенгским и чемальским климатипами (Рисунок 5.4 (Б)). Чемальский климатип имеет значимо ($p < 0.001$) более широкую 2-летнюю и 3-летнюю хвою, чем печенгский. По ширине 1-летней хвои значимо они не различаются. По ширине между 2-летней и 3-летней хвоей значимых различий у всех климатипов не отмечается, но 1-летняя хвоя имеет значимо меньшие размеры, чем 2-летняя, это отмечается у чемальского ($p < 0.001$) и богучанского ($p < 0.01$) климатипов. У печенгского климатипа значимых различий между 1-летней, 2-летней и 3-летней хвоей по ширине не выявлено.

По толщине хвои значимо наименьшие значения отмечаются у богучанского климатипа, независимо от возраста хвои (Рисунок 5.4 (В)). Печенгский и чемальский климатипы различаются между собой только по толщине трехлетней хвои, у чемальского климатипа она значимо толще ($p < 0.01$). Различия отмечаются у печенгского и чемальского климатипов между всеми тремя годами формирования, трехлетняя хвоя достоверно толще однолетней ($p < 0.001$) и двухлетней ($p < 0.05$). Однолетняя хвоя чемальского климатипа имеет меньшую ширину, но большую плотность устьиц (81.4 ± 0.51 шт./мм²), чем двухлетняя и трехлетняя хвоя ($p < 0.05$) (Рисунок 5.4).

Таким образом, по длине и толщине хвои у климатипов отмечается некоторая синхронность в изменчивости по годам, но погодичная изменчивость плотности устьиц у южного чемальского климатипа значительно отличается от других климатипов.

Плотность устьиц и размеры хвои, расположенной с разных сторон кроны. В данной части работы анализируется плотность устьиц хвои, собранной в разных частях кроны деревьев, в том числе с юго-восточной и северо-западной сторон. Достоверные различия по плотности устьиц хвои с противоположных сторон кроны выявлены у печенгского из Мурманской области и богучанского

(контроль) климатипов (Рисунок 5.5). При выявлении значимости различий у северного печенгского климатипа использовался непараметрический критерий Манна-Уитни, так как только у этого климатипа обе выборки отличаются от нормального распределения и имеют неоднородные дисперсии согласно тесту Левена ($p < 0.05$). Критерий Манна-Уитни показал значимые различия для печенгского климатипа между сторонами света при очень высоком уровне значимости ($p < 0.0001$).

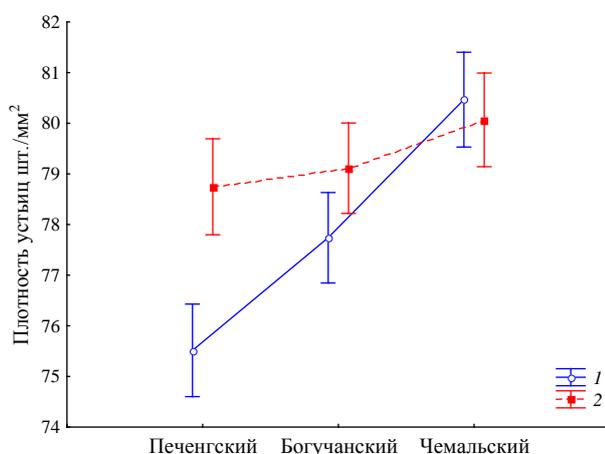


Рисунок 5.5 – Плотность устьиц у климатипов с разных сторон света (1 – юго-восток; 2 – северо-запад); вертикальные планки – доверительные интервалы (95%)

Между сторонами кроны различия по плотности устьиц у печенгского климатипа составляют 3.2 шт./мм², при этом на северо-западной стороне больше (78.7±0.47 шт./мм²), чем на юго-восточной (75.5±0.52 шт./мм²). У богучанского – хвоя северо-западного направления по плотности устьиц значимо не отличается (79.1±0.45 шт./мм²) от хвои юго-восточного направления (77.7±0.50 шт./мм²). Чемальский климатип не имеет значимых различий по плотности устьиц хвои между сторонами кроны.

Результаты исследования позволяют предполагать, что у сосны северного климатипа относительно большая длина хвои на северо-западной стороне кроны объясняется его наследственными особенностями. Большая длина светового дня в пункте происхождения северного климатипа способствует в пункте испытания

активизации обменных процессов во второй половине дня. Кроме того, температура воздуха во второй половине дня обычно повышается, что может способствовать также увеличению активности обменных процессов на северо-западной стороне кроны. Увеличение длины хвои и плотности устьиц у северного климатипа на северо-западной стороне кроны можно считать процессом, направленным на компенсацию относительно низких значений длины хвои и плотности устьиц, особенно с юго-восточного направления кроны.

У южного чемальского климатипа, длина светового дня в пункте его происхождения короче. Поэтому в пункте испытания активный рост хвои у него происходит в первую половину дня, что обеспечивает относительно большую длину и ширину хвои на юго-восточной стороне. Таким образом, результаты исследований показывают наследственный контроль размеров хвои и плотности устьиц, приобретенный в местах происхождения климатипов под действием температуры и продолжительности вегетационного периода, проявляющийся при формировании хвои в пункте испытания географических культур.

Плотность устьиц и размеры хвои, расположенной в разных частях кроны по вертикальному профилю. Морфологические признаки хвои зависят от места расположения ее в кроне дерева, в связи с тем, что освещенность и температура воздуха нарастают снизу-вверх, а относительная влажность воздуха уменьшается. В связи с этим, листья верхней части кроны деревьев обычно называют световыми, нижней – теневыми. Верхняя часть кроны испытывает трудности с транспортом воды и веществ, особенно в засушливые периоды, поэтому морфологические признаки хвои в кроне дерева изменчивы, так как зависят от многих факторов.

Изменчивость плотности устьиц и размеров хвои в кроне деревьев по вертикальному профилю, является главной составляющей эндогенной изменчивости и представляет особый интерес в связи с ее оценкой. В результате дисперсионного анализа выявлено, что у исследуемых климатипов длина, ширина и толщина хвои уменьшается от верхней части кроны к нижней. В верхней части кроны хвоя имеет значимо наибольшую длину ($p < 0.001$), чем в средней и

нижней частях кроны (Рисунок 5.6). Значительно меньшие, но достоверные различия отмечаются по длине хвои между средней и нижней частями кроны. Такая закономерность прослеживается у всех исследуемых климатипов.

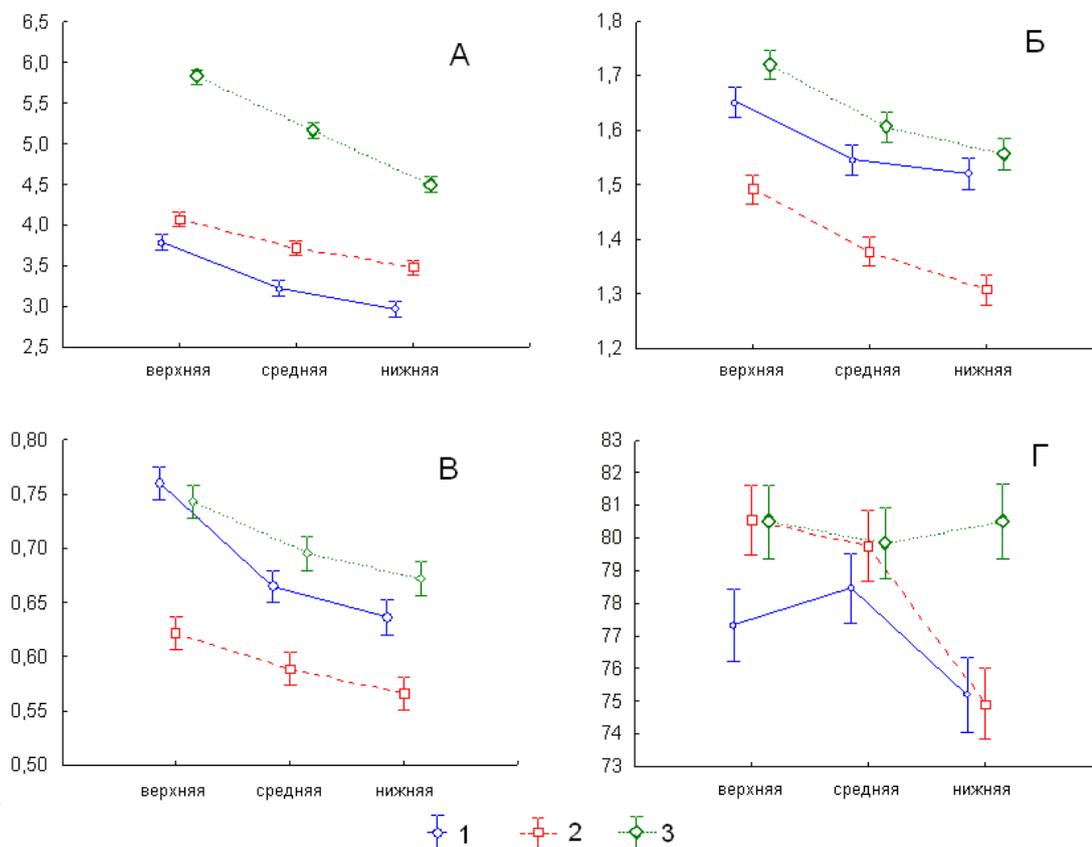


Рисунок 5.6 – Изменчивость размеров и плотности устьиц хвои в разных частях кроны у печенгского (1), богучанского (2) и чемальского (3) климатипов сосны. По оси абсцисс – часть кроны; по оси ординат – признаки: А – длина хвои, см; Б – ширина хвои, мм; В – толщина хвои, мм; Г – плотность устьиц, шт./мм²; вертикальные планки – доверительные интервалы (95%)

По ширине хвои в разных частях кроны у климатипов сосны сохраняются значимые различия в основном на том же уровне ($p < 0.001$), за исключением различий между средней и нижней частями кроны у северного печенгского климатипа. По толщине хвои наиболее значимые различия отмечаются между верхней и нижней частями кроны. Средняя толщина хвои у печенгского и чемальского климатипов (0.74–0.76 мм) в верхней части кроны значимо ($p < 0.001$) больше, чем в средней части (0.66–0.69 мм). Подобные различия прослеживаются у богучанского климатипа, но при меньшем уровне значимости

($0.62 > 0.58$ при $p < 0.01$). У всех климатипов хвоя в нижней части кроны значимо ($p < 0.05$) тоньше, чем в средней части.

По плотности устьиц хвои, в отличие от ее размеров, у климатипов сосны отмечается несколько другая картина изменчивости в связи с положением хвои по вертикальному профилю. Между верхней и средней частями кроны достоверных различий по плотности устьиц хвои у всех исследуемых климатипов не выявлено. В то же время плотность устьиц хвои нижней части кроны отличается от плотности устьиц хвои из верхней и средней частей кроны у богучанского и печенгского климатипов. Различия имеют очень высокий уровень значимости у богучанского климатипа ($p < 0.001$), менее значимые – у печенгского климатипа ($p < 0.01$). Чемальский климатип не имеет достоверных различий по плотности устьиц хвои, расположенной в разных частях кроны.

Различия в плотности устьиц хвои между нижней частью кроны с одной стороны, средней и верхней с другой, отмечается в хвое всех возрастов у богучанского климатипа и в однолетней хвое у печенгского климатипа (Рисунок 5.7). В двухлетней и трехлетней хвое, сформированной в 2007–2008 гг., у климатипов сосны печенгского и чемальского климатипов подобная закономерность не выявлена. Вероятно, что относительно меньшая плотность устьиц в верхней части кроны у печенгского и чемальского климатипов обеспечивает снижение потерь воды в сложившихся погодных и почвенных условиях среды, выразившихся в относительно высокой температуре воздуха, низкой относительной влажности воздуха и влажности почвы. Так, в мае средняя температура в 2007–2008 гг. на 1.7–2.2 °C выше, чем в 2009 г., а в июне относительная влажность воздуха ниже на 8.8–11 %.

Полученные достоверные статистические различия по плотности устьиц и размерам хвои между контрастными происхождениями сосны обыкновенной обусловлены специфичной адаптивной реакцией климатипов на изменения погодных условий и экологических факторов. Из трех анализируемых климатипов сосны у северного печенгского, более устойчивого к грибным патогенам, выявлена короткая, широкая хвоя с наименьшей плотностью устьиц. Деревья

южного чемальского климатипа, который в большей степени подвергся грибным заболеваниям, имеют крупные размеры хвои и большее число устьиц.

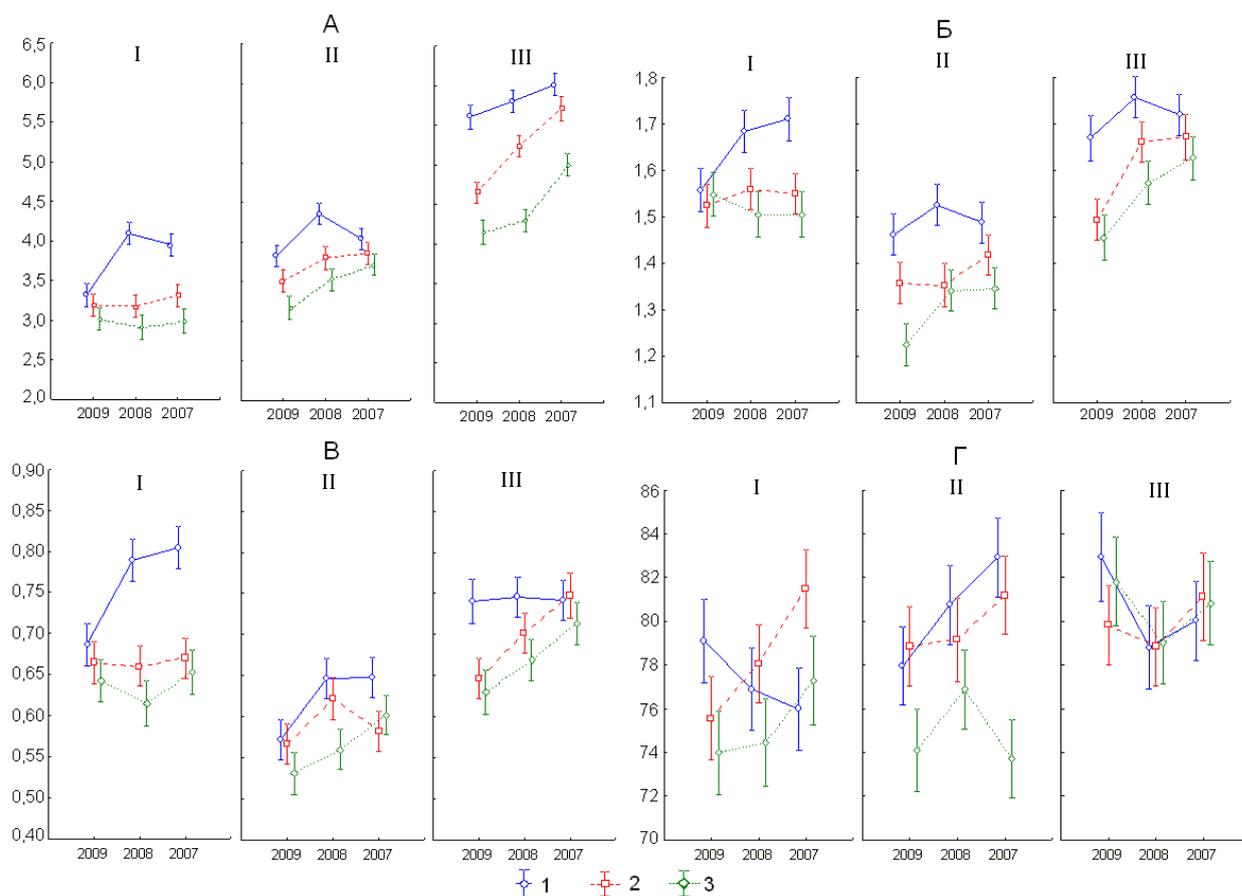


Рисунок 5.7 – Погодичная изменчивость размеров и плотности устьиц хвои разного возраста в верхней (1), средней (2) и нижней (3) части кроны у печенгского (I), богучанского (II) и чемальского (III) климатипа. По оси абсцисс – годы образования хвои. По оси ординат – признаки (А – длина хвои, см; Б – ширина хвои, мм; В – толщина хвои, мм; Г – плотность устьиц, шт./мм²); вертикальные планки – доверительные интервалы (95 %)

Исследование влияния фактора «части кроны по вертикальному профилю» на морфологию хвои показало, что с понижением освещенности длина, ширина и толщина хвои уменьшаются от верхней к нижней части кроны у всех исследуемых климатипов сосны. По плотности устьиц подобная закономерность достоверно отмечается у местного богучанского климатипа и в меньшей степени у интродуцентов. Так, у печенгского и чемальского климатипов эта связь нарушается в двух- и трехлетней хвое в верхней части кроны, в связи с реакцией на сухие погодные условия в период вегетации.

Дисперсионным анализом, выполненным на выборках климатипов сосны, отмечается погодичная изменчивость исследуемых признаков хвои. Выявлено, что размеры и плотность устьиц трехлетней хвои, сформированной в 2007 г., имеют высокие значения относительно последних лет, особенно 2009 г. Исключением является однолетняя хвоя чемальского климатипа, имеющая высокую плотность устьиц. Нестабильность различий по размерам хвои и плотности устьиц между хвоей, сформированной в разные годы, и нарушение отмеченной закономерности в изменчивости признаков в связи с частью кроны по вертикальному профилю, объясняются особенностями погодных условий вегетационных периодов, температурой и влажностью воздуха в первую очередь. Анализом показаны примеры, когда теневая хвоя, т.е. хвоя нижней части кроны, имела большее число устьиц, чем световая (хвоя верхней части кроны). Эти факты отмечаются у потомств сосны инорайонного происхождения. Подобные случаи с теневой хвоей отмечены в литературе для сосны веймутовой и ели колючей (Вернигора, 2008). Известно, что процесс формирования устьичного комплекса зависит от генетической программы растения и его реакции на условия среды. Очевидно, что при разных сложившихся погодных условиях в периоды формирования хвои, сухой теплый или влажный холодный период, у климатипов сосны происходят разные адаптивные изменения фотосинтетического аппарата, в связи с перераспределением силы влияния исследуемых факторов на эндогенную и индивидуальную изменчивости признаков.

Результаты исследования показывают, что плотность устьиц строго не привязана к определенным морфологическим параметрам хвои, имеющим схожие закономерности изменчивости у климатипов сосны. Ожидаемые закономерности изменения плотности устьиц хвои нарушаются из-за специфических адаптивных реакций климатипов сосны на изменение окружающей среды (продолжительность светлого времени суток, освещенность, температура, влажность и другие факторы). Основное влияние на варьирование размеров хвои в пределах кроны оказывает фактор «часть кроны по вертикальному профилю». В варьировании плотности устьиц основная доля влияния принадлежит «взаимодействию

исследуемых факторов» (часть кроны, направление кроны, возраст хвои или год ее формирования и фактор «дерево»). В общей дисперсии варьирования размеров хвои в географических культурах основная доля влияния на признаки принадлежит «климатипу», в дисперсии плотности устьиц – «взаимодействию» исследуемых факторов.

Анализ изменчивости размеров хвои и плотности устьиц в зависимости от расположения хвои по вертикальному профилю позволил выявить схожие закономерности и некоторые индивидуальные особенности у контрастных по месту происхождению климатипов сосны. Четкая закономерность проявляется по длине хвои у всех исследуемых климатипов. Выявлено уменьшение длины хвои всех исследуемых возрастов в кроне деревьев по вертикальному профилю от верхней части к нижней. Схожая с длиной хвои закономерность отмечается по изменчивости плотности устьиц у контрольного богучанского климатипа и в меньшей степени у интродуцентов. По ширине и толщине значимых различий между частями кроны для однолетней хвои северного печенгского климатипа и трехлетней хвои южного чемальского климатипов не отмечается, в остальных случаях признаки в верхней части кроны значимо больше, чем в нижней.

В связи с этим, важно отметить, что при оценке индивидуальной и популяционной изменчивости параметров хвои и плотности устьиц в естественных или искусственных насаждениях необходимо соблюдать методику сбора хвои, строго обращать внимание на возраст хвои, часть кроны по вертикальному профилю и направление кроны по сторонам света.

5.3. Продолжительность жизни хвои и охвоенность побегов

Исследования продолжительности жизни хвои (сохранность хвои), проведенные в географических культурах сосны обыкновенной в Богучанском лесничестве Красноярского края в 23–25-летнем возрасте, показали, что подвиды сосны «сибирская» и «лапландская» имеют более долгий срок жизни хвои в условиях песчаной почвы (3.7–4.0 года), чем «кулундинская» и «обыкновенная» соответственно (3.2–3.3 года) (Приложение 4 – Таблица П4.3). Это подтверждается

значимыми по критерию Манна-Уитни различиями между парами подвидов: «лапландская» и «обыкновенная» ($z = 2.97; p < 0.01$), «лапландская» и «кулундинская» ($z = 2.51; p < 0.05$), «сибирская» и «обыкновенная» ($z = 3.39; p < 0.001$) и «сибирская» и «кулундинская» ($z = 2.67; p < 0.01$). В условиях суглинистой почвы по сравнению с песчаной у всех климатипов отмечается значительное увеличение продолжительности жизни хвои, так на песчаной почве среднее значение этого показателя по всем климатипам составляет 3.5 года, на суглинистой почве это значение около 5 лет (4.9 ± 0.11), в отдельных случаях отмечаются значения более 6 лет (Кузьмин и др., 2004; Кузьмин, 2008). Различия между участками подтверждаются парным критерием Вилкоксона ($z = 4.54; p < 0.001$). На суглинистой почве средние значения признака по подвидам варьируют от 4.5 лет у «кулундинской» до 5 лет у «сибирской». У представителей подвида «сибирская» продолжительность жизни хвои варьирует от 4.3 до 7.0 лет, у «кулундинской» – от 4.1 до 4.9 лет. В целом, значимых различий между подвидами по продолжительности жизни хвои не отмечается, что в том числе связано с недостаточной выборкой климатипов внутри таких подвидов как «кулундинская» и «лапландская». Отсутствие значимых различий между подвидами «обыкновенная» и «сибирская» в условиях суглинистой почвы свидетельствует о выравнивании значений исследуемого показателя у климатипов в данных условиях испытания. Сравнение двух участков показало, что с улучшением условий произрастания продолжительность жизни хвои значительно увеличивается, при этом сохраняется тенденция на отличие представителей подвидов «лапландская» и «сибирская» более высокими значениями от ряда представителей подвидов «обыкновенная» и «кулундинская». Сопоставление этих данных с результатами в природных условиях (Правдин, 1964; Мамаев, 1973; Котов, 1982; Молотков и др., 1982; Цветков, 2002) позволяет говорить о наследовании соснами северного и сибирского происхождения наибольших показателей, а соснами из Европейской равнины – наименьших показателей.

Анализ сохранности хвои у сосны в географических культурах в связи с дифференциацией деревьев по классам роста не выявил тесной связи с классами

Крафта, так как только у 40 % исследуемых климатипов наблюдаются различия ($p < 0.05$), причем связь как положительная так и отрицательная (Приложение – Таблица П4.4).

В условиях песчаной почвы выявлены значимые отрицательные коэффициенты корреляции Спирмена между продолжительностью жизни хвои и характеристиками мест происхождения климатипов. К этим характеристикам относятся: сумма активных температур > 10 °C ($r = -0.76$; $p < 0.001$), продолжительность активного вегетационного периода ($r = -0.75$; $p < 0.001$), продолжительность безморозного периода ($r = -0.63$; $p < 0.001$), масса исходных семян ($r = -0.71$; $p < 0.001$). Положительные значимые коэффициенты корреляции отмечаются с северной широтой ($r = 0.54$; $p < 0.001$) и восточной долготой ($r = 0.31$; $p < 0.05$). Регрессионный анализ показал значимое увеличение продолжительности жизни хвои на песчаной почве на 0.05 года с увеличением северной широты на 1° ($y = 0.62 + 0.05*x$; $r = 0.53$; $p < 0.001$; $R^2 = 0.28$). Для выборки климатипов из Сибири ($n = 15$) (южнее 62° с.ш., в пределах 81° – 106° в.д.) с увеличением северной широты на 1° продолжительность жизни хвои увеличивается на 0.10 года ($y = -2.02 + 0.10*x$; $r = 0.72$; $p < 0.01$; $R^2 = 0.52$).

Проведенные ранее исследования продолжительности жизни хвои в географических культурах не анализировались в связи с оценкой влияния этого признака на продуктивность и устойчивость к грибным болезням. Регрессионный анализ показал значимое влияние продолжительности жизни хвои на запас древесины у климатипов в условиях песчаной почвы. С увеличением продолжительности жизни хвои отмечается увеличение запаса ($y = -58.81 + 29.15*x$; $r = 0.50$; $p < 0.001$; $R^2 = 0.25$) (Рисунок 5.8).

Высокая продолжительность жизни хвои положительно влияет на устойчивость климатипов к грибным патогенам в условиях географических культур. Так, отрицательные коэффициенты корреляции выявлены с долей сильно поврежденных деревьев в результате снежного шютте ($r = -0.63$; $p < 0.001$), долей деревьев с сильной и средней степенью повреждения в результате ценангиевого некроза ($r = -0.60$; $p < 0.001$). Чем выше продолжительность жизни хвои у

деревьев, тем, выше их сопротивляемость патогенам и ниже доля деревьев пострадавших от воздействия грибных патогенов.

На участке с темно-серой лесной суглинистой почвой уровень значимости коэффициентов корреляции между продолжительностью жизни хвой и характеристиками мест происхождения ниже, чем на песчаной почве. Отрицательные значимые коэффициенты корреляции отмечаются с массой семян материнских насаждений ($r = -0.58$; $p < 0.01$), суммой активных температур ($r = -0.50$; $p < 0.01$), продолжительностью безморозного периода ($r = -0.35$; $p < 0.05$), положительная связь отмечается с широтой места происхождения климатипов ($r = 0.43$; $p < 0.05$). Значимых корреляций с показателями стволовой продуктивности нет.

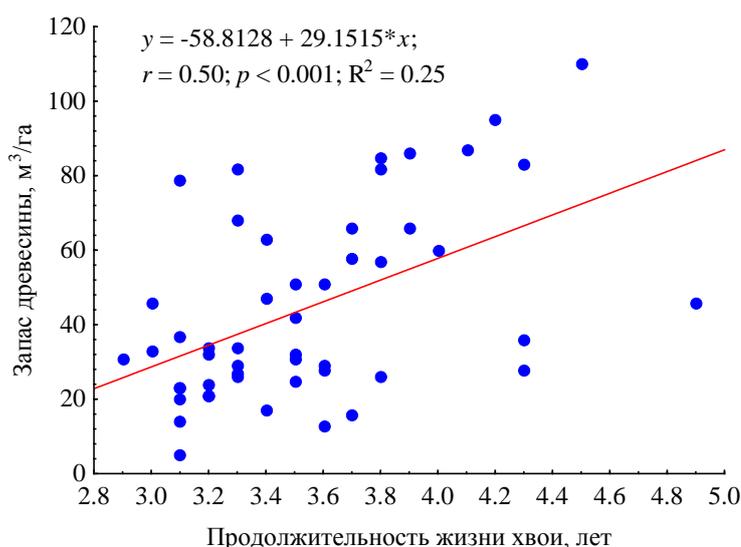


Рисунок 5.8 – Зависимость запаса древесины в условиях песчаной почвы от продолжительности жизни хвой

Данные результаты показывают, что продолжительность жизни хвой у климатипов сосны является наследственным признаком, по которому проявляются различия в пункте тестирования географических культур. Потомства северных климатипов сосны и климатипов из восточной части ареала, материнские древостои которых произрастают в относительно холодных условиях, в пункте испытания географических культур демонстрируют значимо большую продолжительность жизни хвой, чем потомства климатипов из теплых

климатических условий. Полученные зависимости продолжительности жизни хвой с широтой места происхождения климатипов на двух участках испытания согласуются с результатами исследования географических культур на Среднем Урале (Тишечкин, 2013), которые показали, что у сосны из Мурманской области хвоя живет до 6 лет, а у сосны из Оренбургской и Ульяновской областей продолжительность жизни хвой значительно меньше (от 2 до 3 лет). Корреляционный анализ с данными по степени поражения климатипов в результате заболеваний в условиях испытания свидетельствует о преимуществе климатипов с большей продолжительностью жизни хвой, которая повышает их устойчивость к грибным патогенам (Глава 6).

В условиях географических культур на песчаной почве выявлены значимые отрицательные коэффициенты корреляции Спирмена между продолжительностью жизни хвой и показателями продуктивности климатипов. К этим характеристикам относятся: средняя высота деревьев ($r = 0.41; p < 0.01$), средний диаметр ствола ($r = 0.45; p < 0.001$), средний объем ствола ($r = 0.45; p < 0.001$), запас древесины ($r = 0.50; p < 0.001$). Принимая во внимание тот факт, что для сосновых насаждений Соловецких островов с увеличением высоты и диаметра деревьев отмечалось уменьшение продолжительности жизни хвой (Соболев, Феклистов, 2016), можно сделать вывод, что экологические условия произрастания определяют характер связи между продолжительностью жизни хвой и таксационными показателями. Вероятно, что отхождение от общей географической закономерности, отмечаемой в природных популяциях, по которой более продуктивные деревья имеют меньшую продолжительность жизни, связано с адаптацией климатипов к новым условиям среды, включая комплекс не только абиотических факторов, но и таких биотических факторов как воздействие грибных патогенов.

Охвоенность побегов является лабильным показателем, варьирующим в зависимости от условий жизни и прироста дерева, а также от места расположения побегов. На охвоенность побегов сильное влияние оказывают погодные условия. По данным С.А. Мамаева (1973) женские и ростовые побеги сосны мало различаются по продолжительности жизни хвой и степени охвоенности.

Количество хвои всегда меньше на мужских побегах (на 30–40 %) чем на женских и ростовых. В различных природно-климатических зонах Урала у сосны обыкновенной охвоенность однолетних побегов колеблется от 16.5 до 24.1 шт./см (Мамаев, 1973). Исследование охвоенности побегов в географических культурах сосны на примере модельных деревьев выявило, что значимо ($p < 0.05$) более высокая охвоенность (5.72 шт./см) 2-летних побегов отмечается на ветке нижней мутовки относительно верхней (4.19 шт./см) (Кузьмин, Карпюк, 2018). Среднее число брахибластов на 3-летнем побеге у различных климатипов на участке с песчаной почвой варьирует от 7 до 10 шт./см ($CV = 12–30\%$). По среднему значению охвоенности побегов выделены группы климатипов с помощью 0.5σ . Группа климатипов с высокой охвоенностью (9.1–10.0 шт./см), значимо ($p < 0.05$) отличается от группы – с низкой охвоенностью (7.2–8.2 шт./см) (Таблица 5.3).

Таблица 5.3. Ранговое положение климатипов сосны по среднему количеству брахибласт на 1 см трехлетнего побега

Название климатипа – регион (подвид*)	\bar{x} , шт.	m	σ	CV, %	Группы
1. Чупинский– Карелия (1)	10.0	0.37	2.18	22	$> \bar{x} + 1/2\sigma$
2. Долонский – Казахстан (4)	9.8	0.42	2.08	22	
3. Туруханский – Красноярский (1)	9.7	0.39	1.89	19	
4. Чемальский– Алтай (4)	9.4	0.42	1.59	17	
5. Костромской – Костромская (2)	9.2	0.32	1.68	18	
6. Печенгский – Мурманская (1)	9.1	0.32	1.82	20	
7. Камский – Татарстан (2)	9.1	0.32	1.41	15	
8. Ракистовский – Алтайский край (4)	8.9	0.27	1.33	15	$\bar{x} \pm 1/2\sigma$
9. Свободненский – Амурская (3)	8.7	0.24	1.22	14	
10. Зеленодольский– Татарстан (2)	8.6	0.33	1.79	21	
11. Соргавальский – Карелия (1)	8.4	0.31	1.70	20	
12. Кандалакшский – Мурманская (1)	8.3	0.35	1.69	20	
13. Аянский – Хабаровский (3)	8.3	0.45	2.38	29	
14. Вихоревский – Иркутская (3)	8.2	0.18	1.03	13	$< \bar{x} - 1/2\sigma$
15. Кяхтинский – Бурятия (4)	8.1	0.20	1.04	12	
16. Даурский – Красноярский (3)	8.0	0.23	1.23	15	
17. Богучанский – Красноярский (3)	8.0	0.27	1.44	18	
18. Балгазынский – Тыва (4)	8.0	0.44	2.42	30	
19. Северо-Енисейский – Красноярский (3)	7.8	0.25	1.33	17	
20. Пудожский – Карелия (1)	7.7	0.20	1.08	14	
21. Проспихинский – Красноярский (3)	7.2	0.21	1.14	16	

*Примечание: подвиды: 1 – «лапландская»; 2 – «обыкновенная»; 3 – «сибирская»; 4 – «кулундинская»

Анализ охвоенности побегов по подвидам сосны показал, что по средним значениям, варьирующим от 8.8 шт./см до 9.0 шт./см у четырех подвидов различий не отмечается. Значимые различия по тесту Манна-Уитни ($p < 0.05$) отмечаются между климатипами подвидов сосны «обыкновенная» и «сибирская». Различие между медианами выборок этих подвидов составляет 1 шт./см. Отдельные климатипы подвидов «северная лапландская» и «кулундинская» в ранжированном ряду охвоенности имеют как высокие значения признака, так и низкие. Это свидетельствует о том, что внутри выделенных групп климатипов подвидов «северная лапландская» и «кулундинская» отмечается значительная дифференциация между климатипами по охвоенности в условиях испытания, что является их особенностью при проявлении генетической адаптации к факторам окружающей среды в пункте испытания.

Повышенный и высокий уровень изменчивости у отдельных климатипов свидетельствует о высокой чувствительности признака к изменениям микроэкологических условий, которые могут быть различными у деревьев в насаждении, в связи с индивидуальными особенностями по освещенности и морфологии кроны деревьев. Чувствительность признака выражается в более высоких значениях изменчивости по подвидам «северная лапландская» и «кулундинская» (9–10 %) по сравнению с подвидами «обыкновенная» и «сибирская» (4–6 %), а также в высоких значениях индивидуальной изменчивости у отдельных представителей подвидов «лапландская» и «кулундинская».

Выявлены значимые коэффициенты корреляции Спирмена между охвоенностью и показателями поражения деревьев грибными патогенами в период эпифитотий в географических культурах. Отмечаются положительные значимые связи с общей долей поврежденных деревьев снежным шютте ($r = 0.45$; $p < 0.05$) и долей деревьев с сильной и средней степенью повреждения ценангиевым некрозом ($r = 0.74$; $p < 0.05$). Очевидно, что высокая охвоенность является фактором, увеличивающим уязвимость деревьев к заражению спорами грибов через устьяца, что приводит к массовому распространению грибных патогенов в кроне деревьев, отмиранию хвои, и в итоге приводит дальнейшему

снижению продуктивности деревьев. Отмечаются значимые отрицательные коэффициенты корреляции охвоенности с характеристиками стволовой продуктивности климатипов в условиях географических культур. Значимые отрицательные связи отмечаются с высотой деревьев ($r = -0.72$; $p < 0.001$), диаметром ($r = -0.61$; $p < 0.01$), объемом ствола ($r = -0.61$; $p < 0.01$), запасом ($r = -0.77$; $p < 0.001$), а также с сохранностью хвои ($r = -0.52$; $p < 0.05$).

По сравнению с продолжительностью жизни хвои, влияние охвоенности объясняет большую долю дисперсии (44 %) запаса древесины (Рисунок 5.9). Высокая охвоенность отмечается у климатипов с низкими показателями запаса и других характеристик продуктивности. При возникновении условий, способствующих распространению грибных патогенов, высокая охвоенность увеличивает количество устьиц, что может приводить к увеличению степени повреждения хвои в кроне и сказываться на ослаблении деревьев в связи с высокой концентрацией патогенов в кроне дерева.

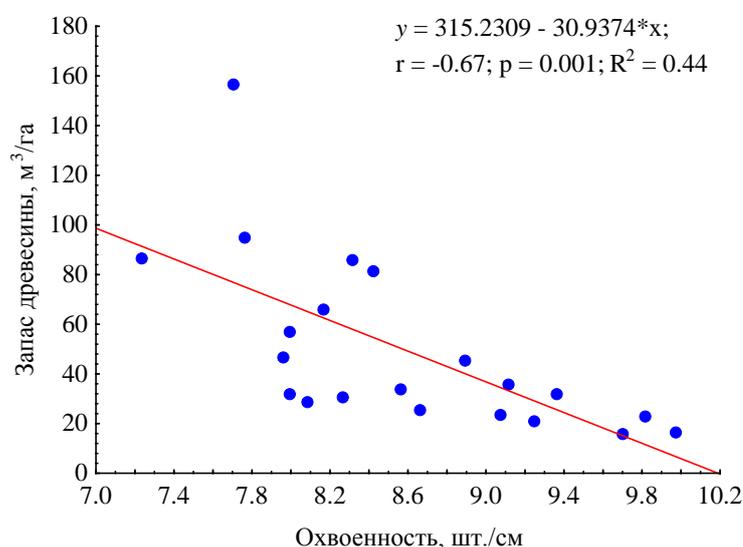


Рисунок 5.9 – Зависимость запаса древесины в условиях песчаной почвы от продолжительности жизни хвои

Таким образом, высокая охвоенность побегов у деревьев некоторых климатипов приводит к массовому распространению грибных патогенов в кроне

деревьев и в насаждении, что в итоге приводит к замедлению ростовых процессов.

5.4. Особенности фенологии у контрастных по месту происхождения климатипов сосны

Изучение фотосинтетической активности в осенне-зимний период у сосны разного происхождения в географических культурах представляет определенный научный интерес с точки зрения дифференциации климатипов в связи их генетической адаптацией к экологическим факторам в пункте испытания. По литературным данным, в условиях изменения климата и повышения осенне-зимних температур у растений возможно уменьшение глубины зимнего покоя и возможно повреждение растений во время зимних оттепелей (Третьякова и др., 2008). Исследования морфологических показателей хвои выявили значимые различия между климатипами и группами климатипов, особенно северного и южного происхождения. Поэтому, для получения полной информации по дифференциации климатипов и оценке закономерностей изменчивости проведено исследование фенологических фаз формирования хвои у сосны разного географического происхождения. Исследования 15 климатипов показали, что значительная дифференциация проявилась у контрастных по месту происхождения климатипов, кандалакшского климатипа из северной тайги Мурманской области, богучанского из южной тайги Красноярского края и балгазынского из подтаёжного пояса Республики Тывы. Фенологические наблюдения за началом роста побегов и развертыванием хвои на 31 мая 2011 г. выявили значительные различия по состоянию вегетативных побегов у трех контрастных по месту происхождения климатипов. В пункте испытания географических культур (с. Богучаны Красноярского края) сумма эффективных температур $> 5^{\circ}\text{C}$ на эту календарную дату составляла 466°C . Брахибласты кандалакшского и богучанского климатипов к этому времени уже освободились от кроющих чешуек, причем у богучанского климатипа они были сильнее

прижаты к оси. В это же время брахибласты балгазынского климатипа были густо покрыты кроющими чешуйками (Рисунок 5.10, (А)).

В конце июня продолжается отставание в росте и разворачивании хвои у балгазынского климатипа (Рисунок 5.10, (Б)). Таким образом, в прохождении данных фенологических фаз отмечаются значимые различия в календарных сроках между балгазынским и другими климатипами, достигающие от 7 до 10 дней. Очевидно, что более раннее начало вегетационного периода у северных климатипов происходит при достижении меньших значений сумм температур воздуха, чем у южных.

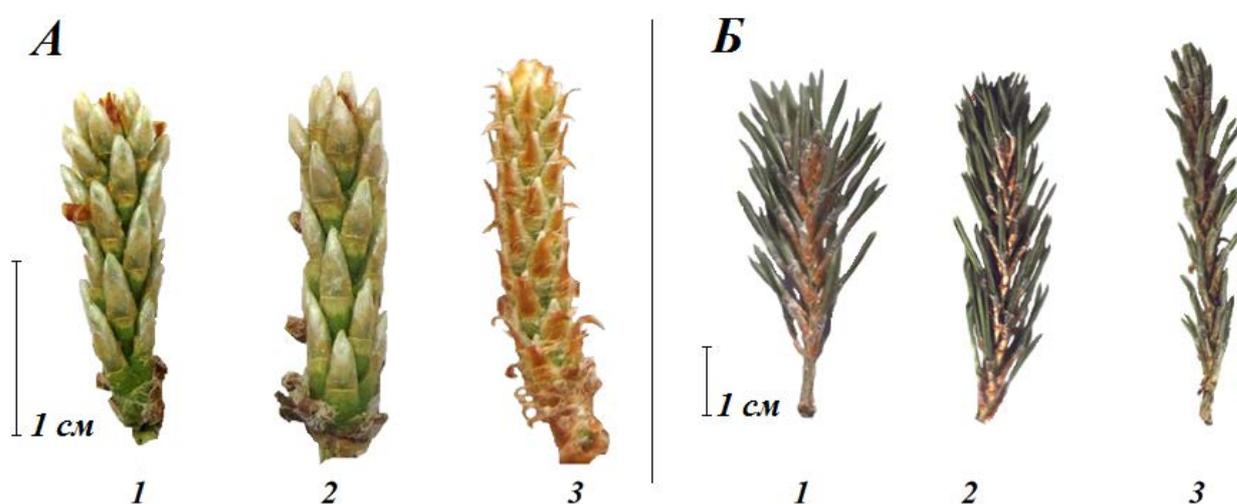


Рисунок 5.10 – Фенологические особенности состояния молодых побегов у трех климатипов сосны обыкновенной (1 – кандалакшский; 2 – богучанский; 3 – балгазынский): А – фото 31 мая 2011 г.; Б – фото 21 июня 2011 г.

Выявленные различия по фенологии хвои между контрастными по месту происхождения климатипов сосны подтверждаются исследованиями о продолжительности покоя у этих же климатипов Н.В. Пахарьковой с соавторами (Пахарькова и др., 2014). В работе отмечается, что причиной позднего развития ассимиляционного аппарата у балгазынского климатипа является большая глубина покоя, благодаря большему содержанию гормона – абсцизовой кислоты. Накопление абсцизовой кислоты у растений является необходимым фактором для успешного перенесения низких температур (Feurtado et al., 2004; Duan et al., 2007).

5.5. Состав и относительные концентрации летучих веществ в хвое

Изучение особенностей компонентного состава летучих веществ у климатических экотипов сосны обыкновенной в географических культурах представляет особый интерес, так как позволяет оценить их генетическую реакцию на воздействие экологических факторов, в том числе биотического характера. Эпифитотии, вызываемые грибными патогенами, являются экологическим стрессом, влияющим на рост и сохранность деревьев.

Регулярный фитопатологический мониторинг географических культур позволил выявить климатипы с разной степенью поражения хвои в результате заболеваний, вызванных снежным шютте и ценангиевым некрозом. Поэтому, оценка особенностей качественного и количественного состава летучих веществ у климатипов сосны, в связи с разной устойчивостью к грибным патогенам, выявленной в период эпифитотий, является актуальной при отборе перспективных климатипов для лесовыращивания. Исследования летучих соединений в хвое сосны проводились у климатипов, выделенных в две группы – устойчивые и неустойчивые к грибным патогенам (Таблица 5.4). Более подробно устойчивость в период эпифитотий, вызванных грибными патогенами, рассматривается в Главе 6.

Исследование компонентного состава летучих веществ в хвое у климатипов сосны выявило 64 вещества: 60 обнаружены в газовой фазе, 49 – в эфирном масле. Из них по 18 веществам, обнаруженным в газовой фазе, установлены значимые различия между устойчивыми и неустойчивыми климатипами (Кузьмин и др., 2020). Эти вещества представлены в Таблице 5.5. Большая часть из них имеет небольшую концентрацию, менее 1 %. В эфирном масле у некоторых климатипов они не встречаются.

Различия между группами климатипов с разной устойчивостью отмечаются в эфирном масле по двум летучим соединениям. По относительным концентрациям кариофиллена и лимонена устойчивые климатипы имеют достоверно большие значения.

Таблица 5.4 – Характеристика мест происхождения и доля деревьев у климатипов, поврежденных снежным шютте и ценангиевым некрозом в ГК

Название климатипа	Северная широта, °	Лесорастительный пояс (Коротков, 1994)	Доля деревьев, с повреждениями разной степени тяжести, %			
			снежное шютте		ценангиевый некроз	
			сильная	средняя и слабая	сильная	средняя
Устойчивые к патогенам						
Печенгский	69.67	лесотундра	0	25	1	79
Кандалакшский	67.00	северная тайга	1	17	2	39
Пинежский	64.75	северная тайга	1	56	9	13
Богучанский	58.65	южная тайга	2	33	9	19
Енисейский	58.33	южная тайга	1	14	0	7
Усть-Кутский	56.83	подтайга	3	11	2	8
Неустойчивые к патогенам						
Сузунский	53.83	лесостепь	19	58	40	23
Боровлянский	52.70	лесостепь	54	36	63	31
Чемальский	51.47	подтайга	49	42	80	15
Балгазынский	51.00	горная тайга	7	28	61	27
Долонский	50.67	степь	62	19	56	32

Таблица 5.5 – Различия между группами климатипов по концентрации летучих веществ

Вещество	Устойчивые климатипы				Неустойчивые климатипы			
	газовая фаза		эфирное масло		газовая фаза		эфирное масло	
	x_{cp}	CV	x_{cp}	CV	x_{cp}	CV	x_{cp}	CV
α -пинен	52.59*	19	27.27	8	40.55	31	25.82	20
3-карен	4.751	144	4.395	48	13.18*	63	8.729	27
Камфен	4.672	28	2.780	14	5.713*	29	2.955	23
Кариофиллен	1.797**	45	4.772*	10	1.482	47	3.266	27
β -мирцен	1.445	34	0.913	7	1.727*	24	0.863	27
Трициклен	1.292	30	0.646	15	1.536*	28	0.727	17
Терпинолен	0.610	96	0.446	32	1.299*	52	<i>n</i>	<i>n</i>
Лимонен	1.199**	51	1.256**	28	0.966	33	0.782	35
α -кубебен	0.093**	56	0.444	15	0.074	64	0.395	8
Сабинен	0.135	160	<i>n</i>	<i>n</i>	0.414*	72	0.200	25
β -бурбонен	0.113	60	0.317	20	0.154**	55	0.332	21
Δ -кадинол	0.034	71	0.304	11	0.047**	70	<i>n</i>	<i>n</i>
Борнеол	0.111	94	<i>n</i>	<i>n</i>	0.208**	91	<i>n</i>	<i>n</i>
τ -терпинен	0.086	80	<i>n</i>	<i>n</i>	0.183*	49	<i>n</i>	<i>n</i>
α -туйен	0.110	79	<i>n</i>	<i>n</i>	0.147*	46	<i>n</i>	<i>n</i>
α -терпинен	0.056	91	<i>n</i>	<i>n</i>	0.122*	51	<i>n</i>	<i>n</i>
α -фелландрен	0.027	63	<i>n</i>	<i>n</i>	0.047*	38	<i>n</i>	<i>n</i>
2-ундеканон	0.021	100	<i>n</i>	<i>n</i>	0.032**	93	<i>n</i>	<i>n</i>

Примечание: * – большее значение при высоком уровне значимости различий ($p < 0.001$); ** – большее значение при низком уровне значимости различий ($p < 0.05$); x_{cp} – средние концентрации летучих веществ; CV – коэффициент вариации, %; *n* – не обнаружено у одного или нескольких климатипов в группе

Одним из нестабильно встречающихся веществ у климатипов является фитол (ациклический одноненасыщенный дитерпеновый спирт). В газовой фазе он обнаружен у единичных деревьев неустойчивых климатипов – чемальского и у 50 % исследуемых деревьев балгазынского. Значительно чаще фитол с более высокими концентрациями, чем у вышеназванных происхождений, встречается у 60–73 % деревьев печенгского и кандалакшского климатипов, выделенных в группу устойчивых.

Самым бедным по разнообразию веществ в эфирном масле оказался неустойчивый сузунский климатип, у него отсутствует 18 из 49 выявленных веществ. Самыми богатыми по составу являются контрастные по географическому происхождению климатипы – кандалакшский и долонский, у которых отсутствуют только по четыре вещества.

Редко встречаемыми веществами у климатипов сосны являются эвкалиптол, обнаруженный в газовой фазе у одного дерева енисейского климатипа (0.027 %), и β -фарнезен, обнаруженный в газовой фазе у 40 % исследуемых деревьев самого северного – печенгского климатипа. Концентрации β -фарнезена у деревьев варьируют от 0.024 до 0.053 %. Камфора – терпеноид, который полностью отсутствует у печенгского климатипа, а также у некоторых деревьев остальных климатипов, за исключением боровлянского, у которого концентрация камфоры по деревьям варьирует от 0.036 до 0.058 %. Предполагается, что выявленные различия по встречаемости веществ у климатипов связаны в первую очередь с их генетическими особенностями, сформированными в местах происхождения климатипов сосны.

Исследование концентраций монотерпенов, по которым отмечаются различия между группой устойчивых и неустойчивых климатипов, показало наибольшую относительную концентрацию от общего количества веществ у α -пинена и 3-карена (Таблица 5.5). Анализ концентраций этих веществ в связи с географическим местом происхождения климатипов (широтой) выявил, что у южных происхождений отмечается увеличение концентрации 3-карена и уменьшение концентрации α -пинена относительно северных климатипов.

Согласно фитопатологическому мониторингу в период эпифитотий, примерно 15 и 30 лет назад, все северные климатипы по степени повреждения хвои в кроне деревьев были выделены в группу устойчивых, а все южные – в группу неустойчивых. На Рисунке 5.11 климатипы расположены в порядке уменьшения географической широты и возрастания суммы температур $> 10\text{ }^{\circ}\text{C}$ в местах их происхождения (печенгский – 801, кандалакшский – 1046, пинежский – 1177, усть-кутский – 1456, енисейский – 1640, богучанский – 1682, балгазынский – 1695, чемальский – 2010, сузунский – 2050, боровлянский – 2368, долонский – 2570). С этим климатическим параметром отмечаются противоположные по знаку коэффициенты корреляции Спирмена у концентрации α -пинена ($r = -0.66$; $p < 0.05$) и 3-карена ($r = 0.75$; $p < 0.01$).

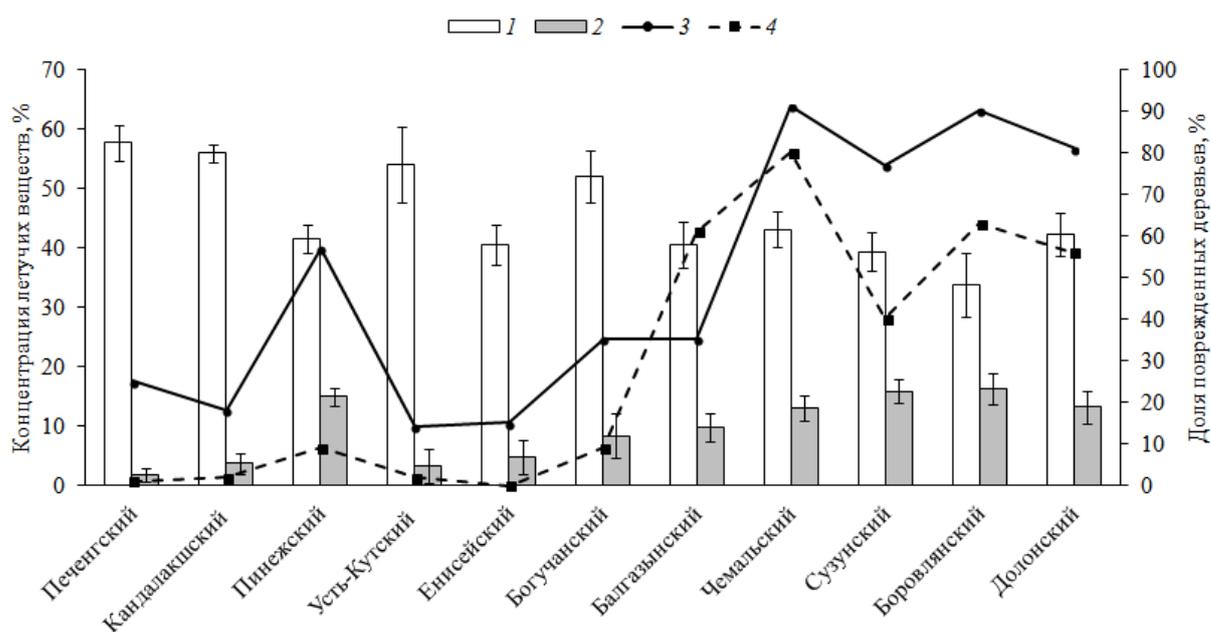


Рисунок 5.11 – Доля (%) α -пинена (1) и 3-карена (2) от общего количества летучих веществ в хвое (левая ось) и общая доля поврежденных деревьев в результате снежного шютте (3) и доля сильно поврежденных деревьев в результате целангиевого некроза (4) (правая ось) у климатипов (планки погрешностей – стандартная ошибка)

Уменьшение концентрации 3-карена и увеличение концентрации α -пинена у северных климатипов, имеющих меньшие значения суммы температур $> 10\text{ }^{\circ}\text{C}$, подтверждают исследования летучих веществ в хвое и древесине, проведенные

ранее другими исследователями в естественных условиях, в географических культурах и тестовых объектах в европейской части ареала сосны обыкновенной (Чудный, Проказин, 1973; Nerg et al., 1994; Manninen et al., 2002).

В ходе работы проведен корреляционный анализ между разной степенью поражения грибными патогенами у климатипов сосны и выявленными относительными концентрациями летучих веществ. В анализе использованы общая доля поврежденных деревьев по каждому заболеванию и доля деревьев с сильной степенью поражения хвои в кроне от снежного шютте и ценангиевого некроза. Такой подход позволил получить дополнительную информацию для сравнительного анализа устойчивых и неустойчивых климатипов с учетом внутривидовой изменчивости степени повреждения ассимиляционного аппарата и концентрации летучих веществ у сосны в географических культурах.

Наиболее тесная связь обнаружена между общей долей деревьев, поврежденных в результате снежного шютте, и концентрациями летучих веществ. Самые высокие и достоверные значения ($p < 0.001$) коэффициентов корреляции у этого заболевания выявлены с монотерпенами: τ -терпиненом, сабиненом и α -фелландреном ($r = 0.85-0.92$), с меньшим уровнем значимости ($p < 0.01$) отмечается связь с α -терпиненом и терпиноленом ($r = 0.78-0.82$). С долей деревьев с сильной степенью повреждения ценангиевым некрозом у этих веществ отмечаются значимые с высоким уровнем ($p < 0.01$) коэффициенты корреляции для сабинена и α -фелландрена ($r = 0.87-0.88$), меньший уровень значимости ($p < 0.05$) отмечается для α -терпинена и терпинолена ($r = 0.72-0.83$). Для монотерпенового спирта борнеола значимый коэффициент корреляции отмечается только с долей деревьев с сильной и средней степенью повреждения ценангиевым некрозом ($r = 0.72; p < 0.05$) (Рисунок 5.12) (Кузьмин и др., 2020).

Значимые положительные корреляции выявлены между общей долей поврежденных деревьев в результате снежного шютте и средней концентрацией 3-карена ($r = 0.82; p < 0.01$). В ходе анализа выявлены вещества, у которых связь отмечается с двумя заболеваниями, но большие значения коэффициента корреляции отмечаются с ценангиевым некрозом. Например, между долей

деревьев с сильной и средней степенью повреждения ценангиевым некрозом и концентрациями камфена и трициклена отмечаются наибольшие значения значимых коэффициентов корреляции ($r = 0.75$; $p < 0.01$), для β -мирцена наибольший значимый коэффициент корреляции отмечается с общей долей деревьев поврежденных снежным шютте ($r = 0.68$; $p < 0.05$) (Рисунок 5.13).

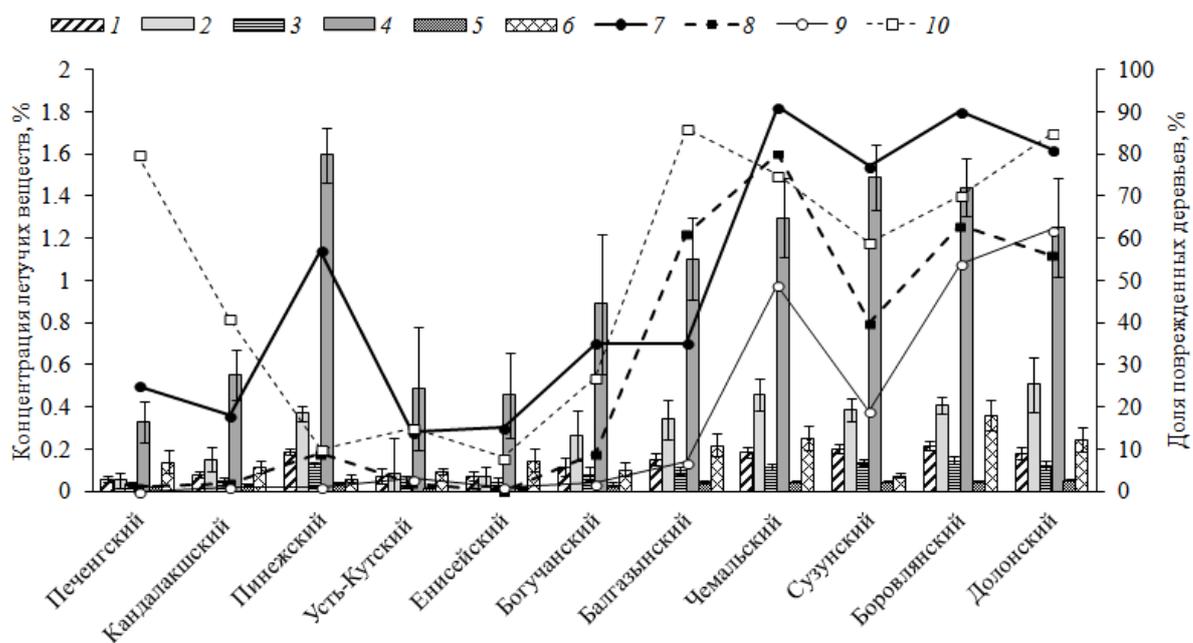


Рисунок 5.12 – Доля (%) τ -терпинена (1), сабинена (2), α -терпинена (3), терпинолена (4), α -фелландрена (5) и борнеола (6) от общего количества летучих веществ в хвое (левая ось), и общая доля поврежденных деревьев (правая ось) снежным шютте (7), доля деревьев сильно поврежденных ценангиевым некрозом (8), снежным шютте (9) и доля сильно и средне поврежденных деревьев в результате ценангиевого некроза (10) у климатипов

Таким образом, полученные достоверные корреляции показывают, что выявленные концентрации проанализированных летучих веществ могут быть косвенно связаны с устойчивостью климатипов к рассматриваемым в работе грибным патогенам. Различия по средней концентрации τ -терпинена между группой устойчивых и неустойчивых климатипов значимы по критерию Манна–Уитни ($p < 0.001$): в среднем у деревьев неустойчивых климатипов относительные концентрации этого монотерпена в два раза выше по сравнению с устойчивыми. По остальным веществам достоверные корреляционные связи отмечаются только

с одним из видов заболевания. Так, общая доля поврежденных снежным шютте деревьев имеет значимую положительную корреляцию с концентрацией терпеноида борнилацетата ($r = 0.70$ при $p < 0.05$).

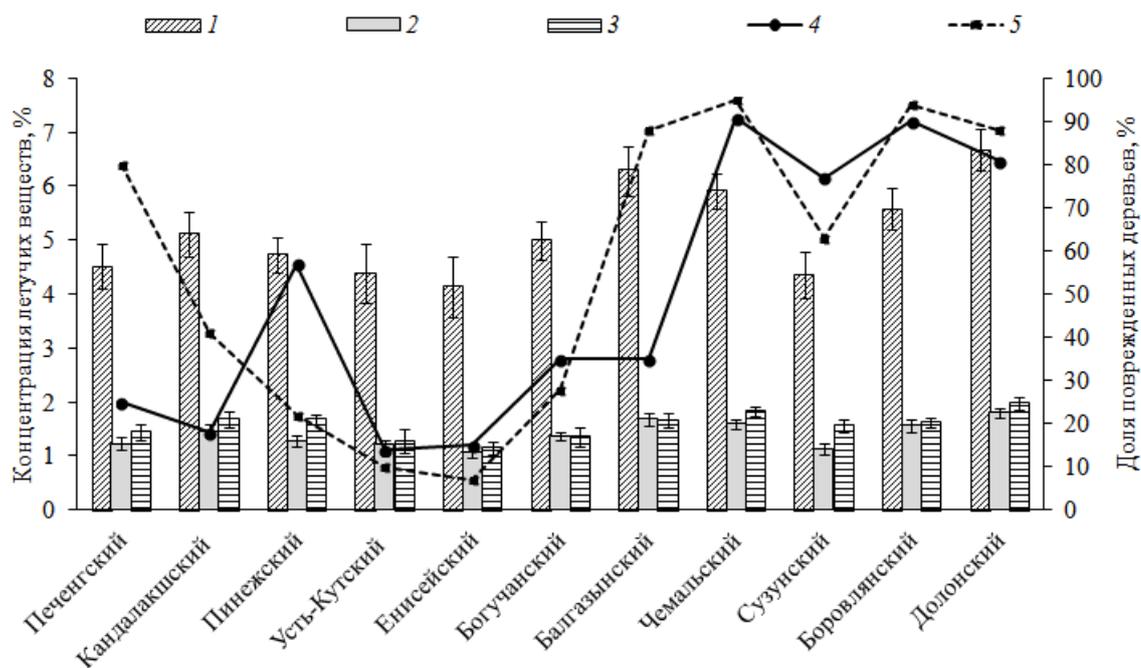


Рисунок 5.13 – Доля (%) камфена (1), трициклена (2) и β-мирцена (3) от общего количества летучих веществ в хвое, и общая доля поврежденных деревьев в результате снежного шютте (4) и доля сильно и средне поврежденных деревьев в результате цангиевого некроза (5) у климатипов

Среди выявленных летучих веществ выделяются некоторые сесквитерпены, концентрации которых имеют значимые корреляционные связи с долей поврежденных деревьев сильной и средней степени в результате цангиевого некроза. К ним относятся α-кубебен ($r = -0.73$; $p < 0.05$) и α-копаен ($r = -0.61$; $p < 0.05$) (Рисунок 5.14).

Самые устойчивые климатипы к этому патогену – енисейский и усть-кутский, отличающиеся от остальных достоверно ($p < 0.05$) наибольшими значениями концентраций по этим сесквитерпенам. Например, по α-кубебену усть-кутский климатип имеет достоверно бóльшие концентрации, чем кандалакшский и балгазынский. По α-копаену енисейский климатип имеет

бóльшие концентрации, чем кандалакшский, печенгский, чемальский, балгазынский и долонский. По аромандрену и эудесма-4(14),11-диену енисейский климатип отличается от кандалакшского, печенгского и балгазынского. Вероятно, что высокие значения концентрации целой группы сесквитерпенов у усть-кутского и енисейского климатипов способствовали повышению их устойчивости к ценангиевому некрозу. У северных климатипов – кандалакшского и печенгского меньшие значения концентраций целого ряда сесквитерпенов компенсируются наибольшими значениями концентраций α -пинена.

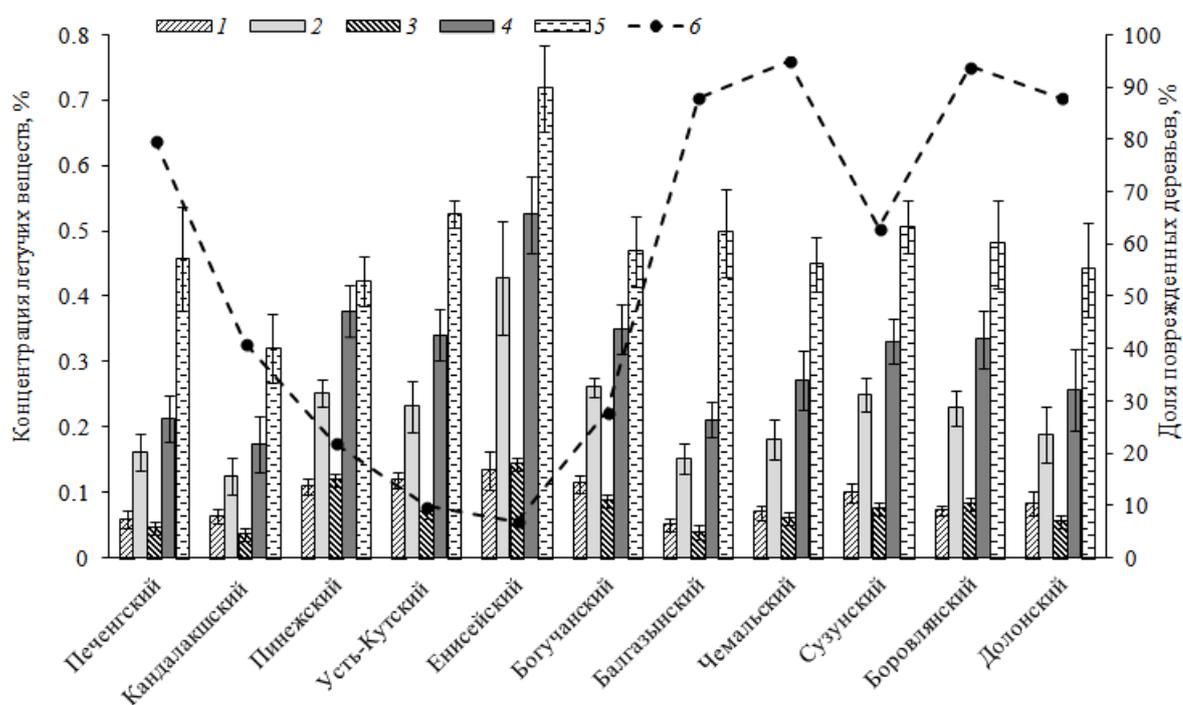


Рисунок 5.14 – Доля (%) α -кубебена (1), α -копаена (2), аромандрена (3), эудесма-4(14),11-диена (4), и α -мууролена (5) от общего количества летучих веществ в хвое, и доля сильно и средне поврежденных деревьев в результате ценангиевого некроза (6) у климатипов

Причиной различий между климатипами, принадлежащими к одной группе по устойчивости к патогенам, могут быть генетические особенности климатических экотипов, обусловленные климатическими и экологическими факторами в местах их происхождения. Например, по терпинолену пинежский

климатип из северной тайги Архангельской области, достоверно отличается от печенгского климатипа из лесотундры Мурманской области бóльшим значением концентрации. Эти данные дополняются и результатами повышенной концентрации 3-карена в эфирном масле у пинежского климатипа (7.104 %) по сравнению с остальными устойчивыми климатипами (2.204–4.894 %). При участии пинежского климатипа в выборке по эфирному маслу различие между устойчивыми и неустойчивыми климатипами отсутствует, однако при исключении данных по пинежскому климатипу неустойчивые климатипы достоверно отличаются бóльшим средним значением содержания 3-карена по сравнению с устойчивыми. Объяснением этого может быть то, что у пинежского относительно других устойчивых климатипов отмечается наибольшая доля (56 %) деревьев с повреждениями хвои слабой и средней тяжести в результате снежного шютте. В пределах кроны деревьев повреждения хвои носили слабый характер, что выражалось в пожелтении около 20 % хвои. Сильных повреждений у пинежского климатипа не отмечалось, поэтому он был отнесен к группе устойчивых. В связи с этим можно отметить, что даже слабая степень повреждения хвои снежным шютте отличает климатип от неповрежденных деревьев увеличением концентрации некоторых летучих соединений. Например, в группе неустойчивых сузунский климатип, имея низкую долю деревьев с сильной и средней степенью повреждения ценангиевым некрозом (59 %) по сравнению с остальными неустойчивыми (70–86 %), достоверно отличается меньшими концентрациями камфена и трициклена от других представителей группы – балгазынского и долонского (Рисунок 5.13).

Кластерный анализ, проведенный методом Уорда по 16 летучим веществам с концентрациями по деревьям 0.008–7 %, по которым были получены достоверные различия между группами при анализе в газовой фазе, показал разделение климатипов на два кластера (Рисунок 5.15).

В первый вошли четыре неустойчивых климатипа (балгазынский, долонский, чемальский, боровлянский). Все они с юга ареала сосны и представляют сосну «кулундинскую». Во втором кластере представлены

устойчивые климатипы и сузунский климатип. Как отмечалось выше, среди неустойчивых климатипов, сузунский имеет относительно низкую долю сильно пораженных деревьев снежным шютте и ценангиевым некрозом (Таблица 5.4). Кластерный анализ подтверждает наличие отличительных особенностей по концентрации летучих соединений у климатипов сосны обыкновенной, различающихся географическим местом происхождения и устойчивостью к снежному шютте и ценангиевому некрозу.

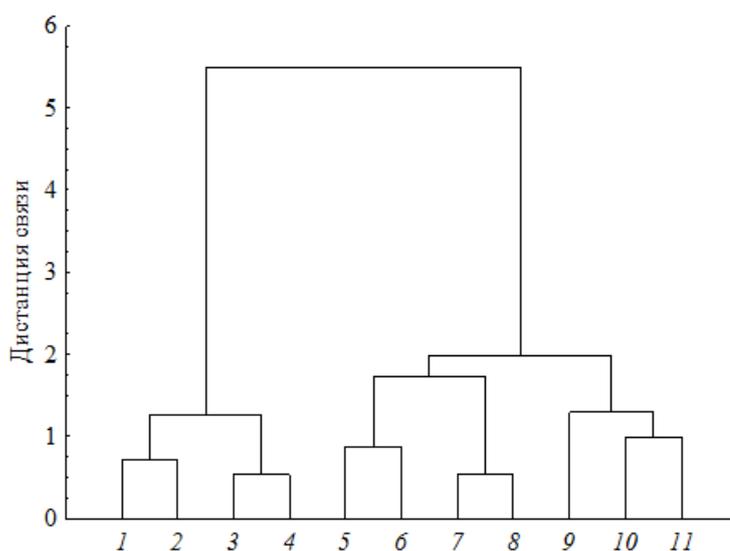


Рисунок 5.15 – Кластерный анализ разделения климатипов (1 – балгазынский, 2 – долонский, 3 – чемальский, 4 – боровлянский, 5 – печенгский, 6 – кандалакшский, 7 – енисейский, 8 – усть-кутский, 9 – пинежский, 10 – сузунский, 11 – богучанский) проведенный методом Уорда по данным для 14 летучих веществ (дистанция связи – Евклидово расстояние)

Таким образом, результаты исследований показывают, что выявленные разные концентрации летучих веществ у северных и южных климатипов являются их генетическими особенностями и могут быть показателями устойчивости к грибным патогенам. Относительно высокая концентрация 3-карена, выявленная у южных климатипов, и α -пинена – у северных, согласуется с литературными данными, указывающими на подобное соотношение α -пинена и 3-карена у контрастных по географическому происхождению популяций и наследование этого соотношения (Nerg et al., 1994). Разная устойчивость климатипов сосны к

снежному шютте и ценангиевому некрозу, помимо их химических особенностей, определяется и другими биологическими свойствами, генетически закрепленными у потомств каждого климатипа в местах происхождения (в материнских насаждениях) и разной их реакцией на климатические и экологические факторы в пункте испытания в Богучанском лесничестве. Важное значение в период развития и распространения болезней имеют физиологические, фенологические и морфолого-анатомические особенности климатипов, показанные ранее при исследовании хвои (Пахарькова и др., 2014; Кузьмин, Кузьмина, 2015). По всем этим показателям климатипы из северных районов ареала сосны имеют преимущество перед климатипами из южных районов. Северные климатипы отличаются меньшей глубиной физиологического покоя, более ранним (на 7–10 дней) формированием хвои и более выгодными с точки зрения защитных функций морфолого-анатомическими показателями. Относительно высокие концентрации 3-карена и других веществ, выявленные в эксперименте у южных климатипов, вероятно компенсируют их более уязвимые особенности ассимиляционного аппарата (большая поверхность хвои с большим числом устьиц на единицу длины и др.). В связи с этим можно отметить, что при оценке потенциальной устойчивости сосны, особенно в искусственных насаждениях, помимо концентрации летучих веществ необходимо учитывать место происхождения и другие биологические характеристики климатических экотипов.

Выявленные в хвое в газовой фазе различия между климатипами по компонентному составу летучих веществ связаны с их разным географическим происхождением и устойчивостью к грибным патогенам. Устойчивые к снежному шютте и ценангиевому некрозу северные климатипы – кандалакшский из северной тайги и печенгский из лесотундры в пункте испытания отличаются большей встречаемостью фитола и наличием у печенгского β -фарнезена. Исследование эфирного масла показало наименьшее количество летучих веществ у сузунского климатипа из лесостепной зоны Западной Сибири. Больше разнообразие веществ

выявлено у кандалакшского и долонского климатипов из контрастных условий происхождения с точки зрения географии и климата.

Определение концентрации летучих веществ в газовой фазе выявило достоверные различия по 18 веществам между устойчивыми и неустойчивыми климатипами. Значительные различия отмечаются по двум веществам с наибольшими концентрациями – α -пинену и 3-карену. Северные устойчивые климатипы сосны отличаются относительно большим содержанием α -пинена и меньшим – 3-карена, их соотношение в среднем составляет 11:1. Концентрация α -пинена у южных неустойчивых климатипов по отношению к устойчивым значительно меньше, но содержание 3-карена увеличивается, и их соотношение составляет 3:1. Выявленное соотношение концентраций у северных устойчивых и южных неустойчивых климатипов к грибным патогенам в пределах пункта испытания является наследственной особенностью этих климатипов.

Анализ концентрации летучих веществ у климатипов сосны, в зависимости от отмеченных поражений грибными инфекциями в период возможных эпифитотий, показал, что климатипы с сильной степенью повреждений хвои и большой долей пораженных растений имеют относительно более высокие концентрации у половины летучих веществ, выявленных в газовой фазе. К этим веществам относятся: 3-карен, камфен, α -терпинен, τ -терпинен, сабинен, терпинолен, α -феландрен, трициклен, β -мирцен. Высокие значения концентраций сесквитерпенов, обнаруженных у усть-кутского и енисейского климатипов из южной тайги Сибири, способствовали повышению их устойчивости к ценангиевому некрозу. При этом меньшие значения концентраций целого ряда сесквитерпенов у самых северных климатипов – печенгского из лесотундры и кандалакшского из северной тайги компенсируются наибольшими значениями концентраций α -пинена.

Таким образом, компонентный и количественный состав летучих соединений в хвое климатипов сосны обыкновенной связан с их генетическими особенностями, сформированными под действием климатических и экологических факторов в местах происхождения, и оказывает влияние на

устойчивость климатипов сосны к грибным патогенам в пункте испытания. Выявленные концентрации летучих веществ у климатипов сосны являются дополнительными показателями при оценке их устойчивости к снежному шютте и ценангиевому некрозу. Результаты исследований использовались при отборе перспективных климатипов в географических культурах.

5.6. Дифференциация климатипов сосны по морфологии шишек и массе семян

В урожаях разных лет, учитываемых с 20-летнего возраста в географических культурах Богучанского лесничества, средняя длина шишек варьируют от 33.4 мм у якутского климатипа до 46.2 мм у тарского климатипа из Омской области. Средняя ширина шишек варьирует от 16.6 мм до 22.9 мм (Приложение 4 – Таблица П4.5). Исследования в разные годы выполнялись на выборках от 10 до 50 деревьев. Коэффициент индивидуальной изменчивости длины шишек 58 климатипов сосны варьирует от 3 до 16 %, ширины – от 4 до 15 %, индекса формы шишки (ФС) от 2 до 19 %. Географическая изменчивость длины шишки составляет 6 %, ширины шишки – 7 %.

По литературным данным в географических культурах в Архангельской области размеры шишек варьируют: длины – от 35.8 мм до 44.8 мм, ширины – 17.5 мм до 22.8 мм, индекса формы шишки – от 1.8 мм до 2.1 мм (Чупров и др., 2021). В этот же период исследований в географических культурах в Красноярском крае размеры шишек у потомства тех же климатипов сосны варьируют: длина – от 37.1 мм до 42.0 мм, ширина – от 17.9 мм до 22.9 мм, индекс формы – от 0.46 до 0.54. В нашем эксперименте уменьшилась длина шишек у климатипов сосны из Карелии, Мурманской и Кировской областей, а также у климатипов восточного происхождения, по сравнению с их размерами в географических культурах Архангельской области.

По средним многолетним размерам мелкие шишки (длина шишки меньше 39.1 мм) отмечаются у климатипов сосны из северных и центральных регионов европейской части ареала, северных районов Урала, Якутии. Крупные шишки, с

длиной более 41.5 мм, имеют климатипы, представляющие в основном таежные леса Восточной Сибири, а также лесостепной пояс и горно-таежные леса этого региона. Часть климатипов с крупными шишками представляют таежную и лесостепную зону Западной Сибири (Кузьмина, Кузьмин, 2007а). Крупные шишки имеют также два климатипа из северо-западной части России, из северной тайги Архангельской области и южной тайги Вологодской области, и два климатипа с восточной части ареала сосны – с территории Хабаровского края и Амурской области (Рисунок 5.16).

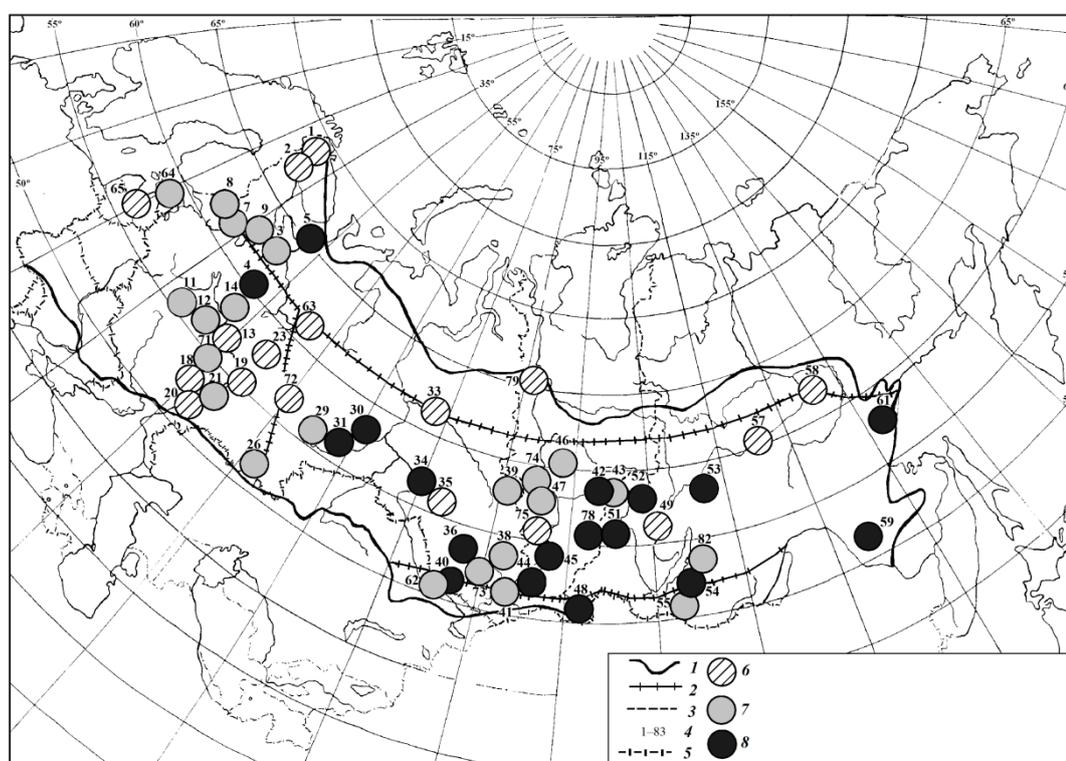


Рисунок 5.16 – Дифференциация климатических экотипов сосны по длине шишек (ДШ) в ГК (1–5 – см. Рисунок 6.1; 6 – мелкие шишки (ДШ < 39.1 мм); 7 – средние шишки (ДШ = 39.1–41.5 мм); 8 – крупные шишки (ДШ > 41.5 мм)

Уровень значимости различий между отдельными климатипами, имеющими мелкие и крупные шишки отмечается очень высокий, например, между туруханским (38.7 мм) и балгазынским (43.8 мм) из Средней Сибири ($p < 0.001$).

Изучение морфологии шишек на участках с разными лесорастительными условиями выявило, что размеры шишек в условиях дерново-подзолистой

песчаной почвы значительно меньше, чем в условиях темно-серой лесной суглинистой, результаты согласуются с исследованиями, проведенными в разных почвенных условиях в природных популяциях (Каппер, 1954; Правдин, 1964). Различия между экспериментальными участками по длине шишек значимы у всех сравниваемых климатипов. По ширине и индексу формы шишки не у всех климатипов сосны отмечаются значимые различия (Таблица 5.6).

Таблица 5.6 – Уровень значимости различий по тесту Краскела-Уоллиса между средними значениями морфологии шишек на участках с песчаной (I) и суглинистой (II) почвами

Климатип		Длина шишки, мм			Ширина шишки, мм			Индекс формы шишки		
№	Название	I	II	<i>p</i> -level	I	II	<i>p</i> -level	I	II	<i>p</i> -level
1	Печенгский	31.3	37.1	0.01	18.1	19.5	–	0.58	0.53	0.01
2	Кандалакшский	28.3	39.0	0.001	16.3	22.9	0.001	0.58	0.59	–
3	Плесецкий	32.2	40.3	0.001	16.5	18.6	0.05	0.52	0.46	0.05
4	Тотемский	32.0	41.6	0.001	18.9	20.2	–	0.60	0.49	0.001
55	Кяхтинский	29.4	40.3	0.01	17.1	22.1	0.01	0.60	0.55	–
79	Туруханский	30.6	38.7	0.001	15.4	19.0	0.001	0.51	0.50	–

Анализ корреляционной связи размеров шишек с географическими координатами мест происхождения климатипов выявил значимые коэффициенты корреляции Спирмена с широтой ($r = -0.33$; $p < 0.05$) и долготой ($r = 0.34$; $p < 0.05$), что свидетельствует о том, что северные и восточные климатипы в данном анализе имеют в основном более длинные шишки, чем остальные.

По литературным данным в природных насаждениях сосны обыкновенной на территории Костромской области на размеры шишек большее влияние оказывает географическое положение. Так, на длину шишек влияние географического положения составляет 42 %, на ширину – 52 %, на форму шишек – 28 % (Иванов, 2011). В нашем эксперименте с географическими культурами коэффициенты детерминации размеров шишек с широтой и долготой существенно ниже, составляют 7–10 %, что можно объяснить широким градиентом представленности сосны разного географического происхождения.

Средний индекс шишки у климатипов варьирует от 0.45 до 0.59 при среднем значении 0.50. По форме шишек выделены три группы: конические с небольшим индексом ($\PhiШ < 0.48$), средние ($\PhiШ = 0.48-0.52$) и округлые – с индексом более 0.52. Климатипы с конической формой представляют в основном таежную и лесостепную зону Восточной Сибири. К ним относятся проспихинский и канский климатипы (№№ 43, 78) из Красноярского края, усть-кутский, катангский, мамский (№№ 49, 52, 53) из Иркутской области, балгазынский (№ 48) из Тывы, баргузинский (№ 82) из Бурятии (Рисунок 5.17).

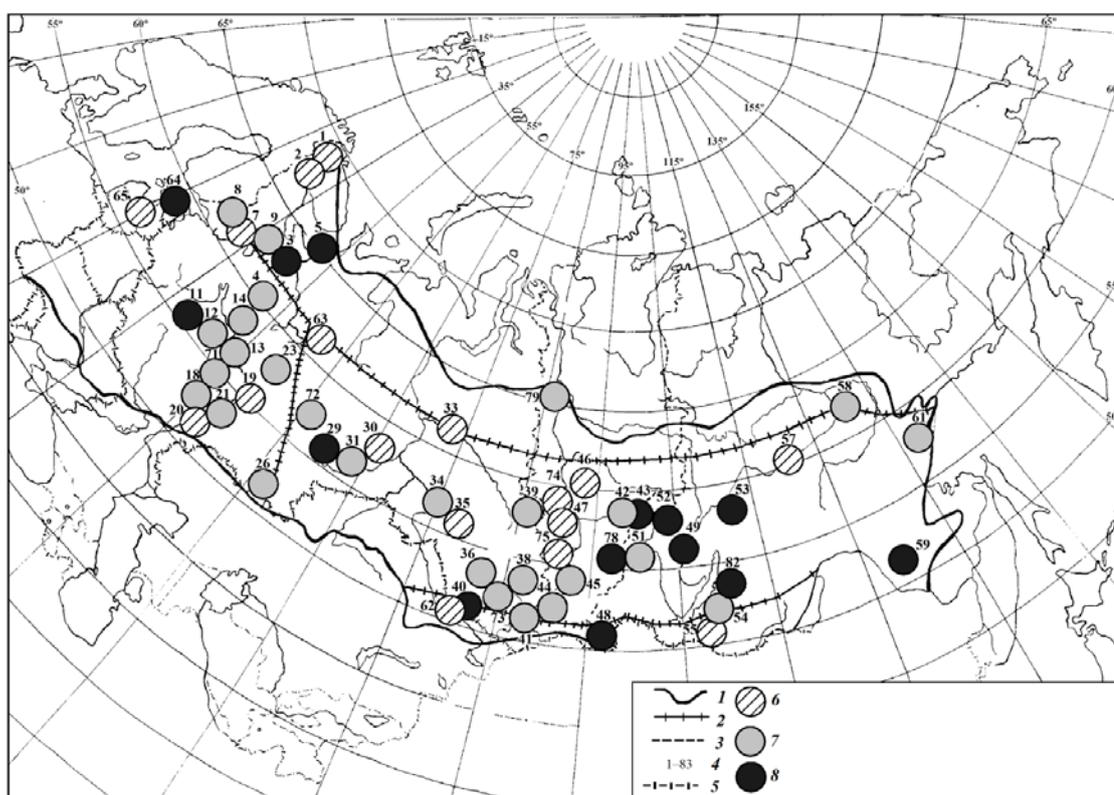


Рисунок 5.17 – Дифференциация климатических экотипов сосны по форме шишек ($\PhiШ$) в географических культурах (1–5 – см. Рисунок 5.1; 6 – $\PhiШ > 0.52$; 7 – $\PhiШ = 0.48-0.52$; 8 – $\PhiШ < 0.48$)

Также, коническая форма шишек отмечается у климатипов из средней и северной тайги Европейского Севера (плесецкий и пинежский (№№ 3, 5)), таежной и подтаежной зон Эстонии и Московской области (эльвасский, куровский (№№ 64, 11)), горной тайги Среднего Урала (ревдинский (№ 29)),

ленточных боров Алтайского края (ракитовский (№ 40)) и лесостепи Дальнего Востока (свободненский (№ 59)).

Шишки с относительно большим индексом (округлая форма, ФШ > 0.52) имеют климатипы сосны из различных лесорастительных зон в Европейской части ареала: из лесостепи Саратовской области и Татарстана (вольский и зеленодольский (№№ 19, 20)), северной, средней тайги и широколиственно-хвойных лесов (печенгский, кандалакшский, пряжинский, корткеросский, яунелгавский (№№ 1, 2, 7, 63, 65)). Округлая форма шишки отмечается у климатипов сосны из средней, южной тайги и лесостепной зоны Западной и Средней Сибири (сургутский (№ 33), тавдинский (№ 30), кыштовский (№ 35), северо-енисейский (№ 46), нижне-енисейский (№ 74), енисейский (№ 47), ачинский (№ 75)), а также из сухого бора в северо-восточной части Казахстана (долонский (№ 62)). Восточными представителями этой группы являются климатипы из подтаежной зоны Якутии (олекминский (№ 57)) и Бурятии (кяхтинский (№ 55)).

Значимые различия по форме шишек отмечаются между климатипами, географически близкими по месту происхождения, на территории Средней Сибири. В частности, между северо-енисейским (с округлыми шишками, среднее значение ФШ = 0.54) и богучанским (средняя группа, среднее значение ФШ = 0.49) климатипами. Согласно тесту Краскела-Уоллиса, между ними отмечается значимое отличие с большим значением ФШ ($p < 0.01$). О значимых различиях по форме шишек между хорологически близкими популяциями сосны обыкновенной на северо-востоке Восточно-Европейской равнины отмечается в работе А.И. Видякина с соавт. (Видякин и др., 2010). Очевидно, изменчивость по ширине, и особенно по форме шишек, носит локально мозаичный характер не только в природных насаждениях, но проявляется и в географических культурах у климатипов сосны с разным географическим происхождением. По среднему индексу формы шишек в географических культурах не выявлено значимой связи с географическими координатами. На территории средней тайги Республики Коми А.И. Видякин с соавт. (Видякин и др., 2010) отмечают, что средний индекс формы

равен 0.46–0.47 на примере большой выборки популяций. Согласно данным В.Ф. Коновалова с соавт. (Коновалов и др., 2017), на территории двух лесничеств Башкирского Предуралья этот показатель составляет 0.37–0.40. В географических культурах богучанского эксперимента климатипы с этих территорий имеют индекс шишек значительно больше и между собой почти не отличаются (0.52 и 0.54 соответственно).

Большинство климатипов, имеющие относительно низкие значения индекса формы шишек в результате формирования более длинных шишек, относятся к региону географически близко расположенному к пункту испытания.

По нашим данным между средней высотой деревьев на участке с суглинистой почвой и формой шишек, собранных с этих деревьев, отмечается значимая корреляционная связь ($r = -0.34$; $p < 0.05$). Чем больше средняя высота деревьев у климатипов, тем более коническая форма шишек у них в географических культурах. Значимых корреляционных связей между погодными условиями мест происхождения и параметрами шишек в условиях географических культур не выявлено.

Анализ климатипов, представляющих разные подвиды по Л.Ф. Правдину (1964) выявил значимые различия по длине и ширине шишек. Средняя длина шишек подвида «обыкновенная» (38.9 ± 0.46 мм) значимо меньше, чем у подвигов «сибирская» (41.0 ± 0.49 мм) и «кулундинская» (41.8 ± 0.78 мм), ($p < 0.01$ и 0.05 соответственно). Средняя ширина шишек подвида «обыкновенная» (19.5 ± 0.28 мм) значимо ($p < 0.05$) меньше, чем у «сибирской» (20.3 ± 0.29 мм) и «кулундинской» (21.2 ± 0.51 мм) (Таблица 5.7). В четырех группах климатипов, представляющих подвиды, встречаются шишки с разным индексом формы.

Известно, что масса семян отражает географическую и экологическую изменчивость и является стабильным популяционным признаком, отражающим наследственный эволюционно-приспособительный характер вида (Некрасова, 1960; Правдин, 1964; Пихельгас, 1971; Мамаев, 1972; Мишуков, 1966; Ирошников, 1974; Патлай, 1974; Кузьмина, 1978; Черепнин, 1980). В этой связи, изучение этого показателя в условиях географических культур, имеющих

однородный экологический и возрастной фон, имеет преимущество при оценке внутривидовой дифференциации.

Таблица 5.7 – Средние размеры шишек у подвидов сосны обыкновенной в географических культурах

Подвиды сосны	Длина, мм		Ширина, мм	
	$\bar{x} \pm m$	CV, %	$\bar{x} \pm m$	CV, %
Северная лапландская	39.8±0.60	4	20.1±0.46	7
Сибирская	41.0±0.49	6	20.4±0.27	7
Обыкновенная	38.9±0.46	5	19.4±0.32	7
Кулундинская	41.8±0.78	4	21.2±0.51	5

Масса семян материнских или исходных насаждений (ИМС), тестируемых в географических культурах климатипов сосны, варьирует от 3.27 до 9.18 г. Средняя масса семян составила 5.84 г, стандартное отклонение (σ) – 1.15 г, географическая изменчивость – 20 %. Дифференциация климатипов сосны на группы проведена с помощью 0.5σ , выделены группы с легкими, средними и тяжелыми по массе семенами. Климатипы средней группы имеют массу семян в пределах от 5.26 до 6.42 г. Эту группу представляют климатипы из южной тайги и широколиственно-хвойных лесов Прибалтики, зоны широколиственных лесов Украины, сосновых лесов центральной части России, лесостепных и горно-таежных лесов Урала, лесостепных и подтаежных лесов Западной и Средней Сибири, горно-таежной зоны Забайкалья и один климатип из подтаежно-лесостепной зоны Дальнего Востока (Рисунок 5.18). Легкие по массе семена (ИМС < 5.26 г) отмечаются у климатипов сосны из северной и средней тайги Карелии, Мурманской, Архангельской и Тюменской областей, Якутии (№№ 1–3, 5–8, 33, 58), подтайги Томской, Иркутской областей, Якутии (№№ 39, 49, 57), лесостепи Омской, Иркутской областей и Красноярского края (№ 34, 50, 51, 78), южной тайги Красноярского края (№ 42, 43, 47, 74), горной тайги Красноярского края, Иркутской области, Забайкальского края, Амурской области, Хабаровского и края и Бурятии (№№ 46, 53, 56, 60, 61, 82). Тяжелые по массе семена (ИМС > 6.42 г) имеют климатипы из зоны сосновых и лесостепных лесов Украины и

Беларуси, подзоны южной тайги, лесостепи и степи, преимущественно южной части центральной России, подтаежных лесов Алтая, ленточных боров Казахстана и Алтайского края, подтаежных и лесостепных лесов Красноярского края, Тывы и Бурятии (№№ 16–18, 20, 21, 23, 25, 28, 40, 41, 44, 45, 48, 54, 55, 62, 67, 68).

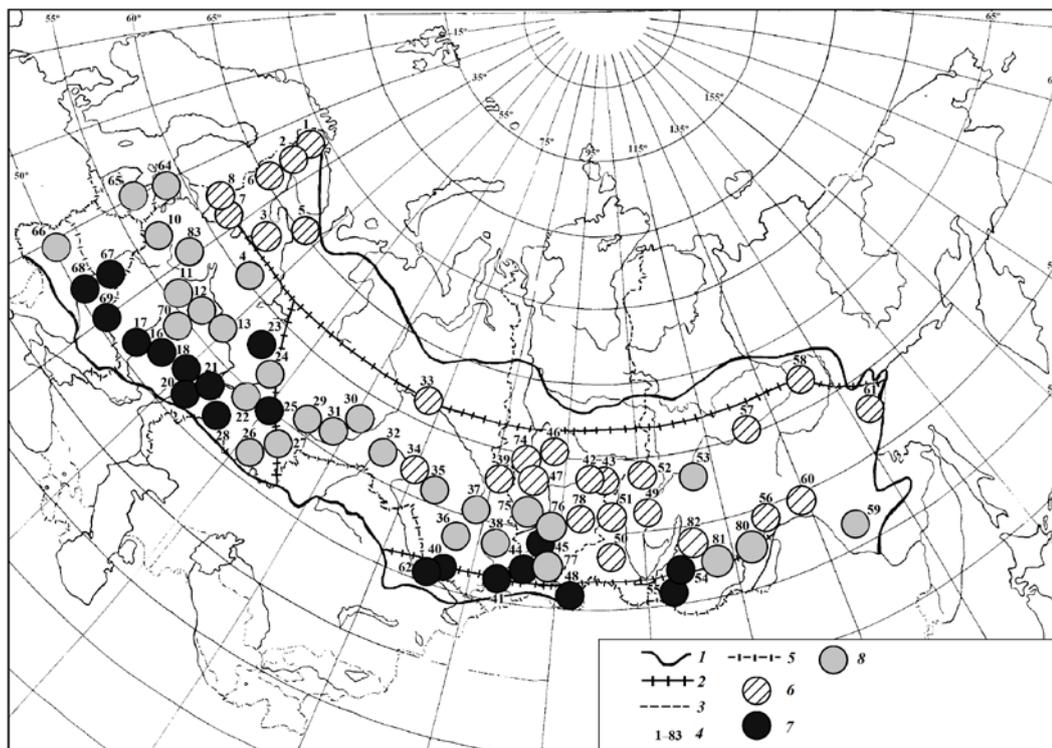


Рисунок 5.18 – Группы климатипов по массе семян (6 – легкие; 7 – тяжелые; 8 – средние) материнских насаждений климатипов сосны (1–5 – см. Рисунок 5.1)

Исследования в шведских семенных садах сосны обыкновенной также показали, что масса семян на юге выше, чем на севере (Prescher et al., 2005). Средняя масса (5.84 г) исходных семян разного географического происхождения в богучанских географических культурах, близка по значению средней массе семян разных происхождений сосны в Финляндии (Mikola, 1980), у которых масса семян варьирует от 3.1 до 9.2 г, при среднем значении 5.2 г. Масса семян исходных насаждений климатипов сосны, тестируемых в географических культурах Богучанского лесничества, использовалась для прогноза изменения массы семян сосны при изменении климата (Parfenova et al., 2021). В литературе отмечалось, что связь между массой семян материнских деревьев и относительной скоростью роста сеянцев из них является противоречивой (Castro et al., 2008).

При оценке влияния массы семян на рост и устойчивость сосны разного происхождения установлена положительная значимая связь массы семян материнских насаждений с высотой деревьев климатических экотипов в условиях суглинистой почвы в 6-летнем ($r = 0.39; p < 0.01$) и 25-летнем ($r = 0.29; p < 0.05$) возрасте. Таким образом, наши данные подтверждают мнение исследователей о влиянии массы семян на интенсивность роста в раннем возрасте, и его уменьшении с увеличением возраста деревьев (Ковалев, Шутяев, 1980). В другие возрастные периоды роста географических культур, как в ранние, так и в более поздние годы, значимых корреляций между исходной массой семян и средней высотой не отмечается, что свидетельствует об индивидуальных особенностях роста климатипов в зависимости от погодных условий.

Исходная масса семян климатических экотипов по Спирмену имеет значимо отрицательную связь с географической широтой ($r = -0.72; p < 0.001$) пункта заготовки, но с долготой значимой корреляции не отмечается. Коэффициент корреляции Спирмена вычислен с целью проверки связи, в связи с тем, что выборка широт не соответствует критериям нормальности. Однако согласно тесту Колмогорова-Смирнова выборку значений широт, можно считать нормальной, поэтому возможно проведение регрессионного анализа. Согласно регрессионному анализу множественный коэффициент корреляции линейной зависимости между широтой и массой исходных семян является значимым ($r = -0.64; p < 0.001$). Уравнение имеет вид $y = 15.96 - 0.18 * x$ (где y – масса 1000 шт. семян, а x – географическая широта). Скорректированный коэффициент детерминации (R^2) этого уравнения равен 0.40, таким образом, 40 % дисперсии массы семян объясняется данным уравнением. С увеличением широты на 1° , масса семян уменьшается на 0.18 г.

При разделении климатипов на две группы – западную и восточную по 60 градусу восточной долготы (Урал) получены следующие зависимости. Для группы западных климатипов уравнение имеет вид: $y = 16.59 - 0.18 * x$ ($r = -0.73; p < 0.001; R^2 = 0.52$), для группы восточных: $y = 19.33 - 0.24 * x$ ($r = -0.72; p < 0.001; R^2 = 0.50$). Таким образом, для восточных климатипов увеличение массы 1000 шт.

семян с уменьшением на 1° широты больше на 0.06 г, чем для западных, что не является существенным. Для сибирских климатипов, в пределах 81° – 106° в.д. ($n = 21$), масса семян уменьшается на 0.27 г с увеличением широты на 1° ($y = 20.26 - 0.27 * x$; $r = -0.78$; $p < 0.001$; $R^2 = 0.61$). Влияние долготы на массу семян не отмечается. Положительные значимые ($p < 0.001$) корреляционные связи по Спирмену отмечаются с продолжительностью безморозного ($r = 0.59$) и активного вегетационного периодов ($r = 0.75$), а также с суммой температур $> 10^\circ\text{C}$ ($r = 0.83$) пункта заготовки семян. Согласно регрессионному анализу коэффициент корреляции линейной зависимости между суммой температур мест происхождения и ИМС является значимым ($r = 0.75$; $p < 0.001$; $R^2 = 0.56$), уравнение имеет вид $y = 2.1419 + 0.002 * x$ (где y – масса 1000 шт. семян, а x – сумма активных температур). С увеличением суммы температур на 100°C ИМС увеличивается на 0.2 г. Таким образом, чем теплее в пунктах происхождения климатипов сосны, тем больше у них масса семян (Кузьмина и др., 2020).

Между массой исходных семян материнских насаждений климатипов сосны, и массой семян, собранных в географических культурах отмечается положительный коэффициент корреляции Пирсона с высоким уровнем значимости ($r = 0.59$; $p < 0.001$; $n = 37$). Чем больше масса семян материнских насаждений у климатипов, тем больше средняя масса семян, собранных у потомства этих климатипов в графических культурах, что говорит о наследуемости этого показателя.

В абсолютных значениях масса семян, собранных в 20–30-летнем возрасте, в географических культурах у климатипов сосны превышает массу семян их материнских спелых (V–VI класса возраста) насаждений (исключением являются несколько климатипов с юга ареала на территории Сибири), что косвенно подтверждает мнение некоторых исследователей об уменьшении массы семян с увеличением возраста сосны (Каппер, 1954; Пихельгас, 1971; Ковалев, Шутяев, 1980; Kaliniewicz et al., 2013). Также, данные свидетельствуют о том, что условия произрастания климатипов в условиях географических культур в Богучанском районе Красноярского края являются благоприятными для некоторых климатипов

с точки зрения формирования массы семян по сравнению с естественными условиями произрастания в местах происхождения.

Индивидуальная изменчивость массы семян, собранных у климатипов сосны в географических культурах (МС) достигает 26 %. Уровень географической изменчивости составляет 13 %, что находится в пределах изменчивости признака, выявленной в естественных насаждениях региона по литературным данным. Климатипы с легкими (МС < 5.97 г) и частично средними (МС = 5.9–6.8 г) семенами представляют среднюю тайгу и южную тайгу Европейского Севера, лесостепные районы Центральной России, а также южно-таежную зону центральной части Красноярского края, Иркутской и Читинской областей (Рисунок 5.19). Максимальные пределы массы семян у некоторых климатипов сосны из северной и средней тайги в некоторые годы достигали 6.4 г.

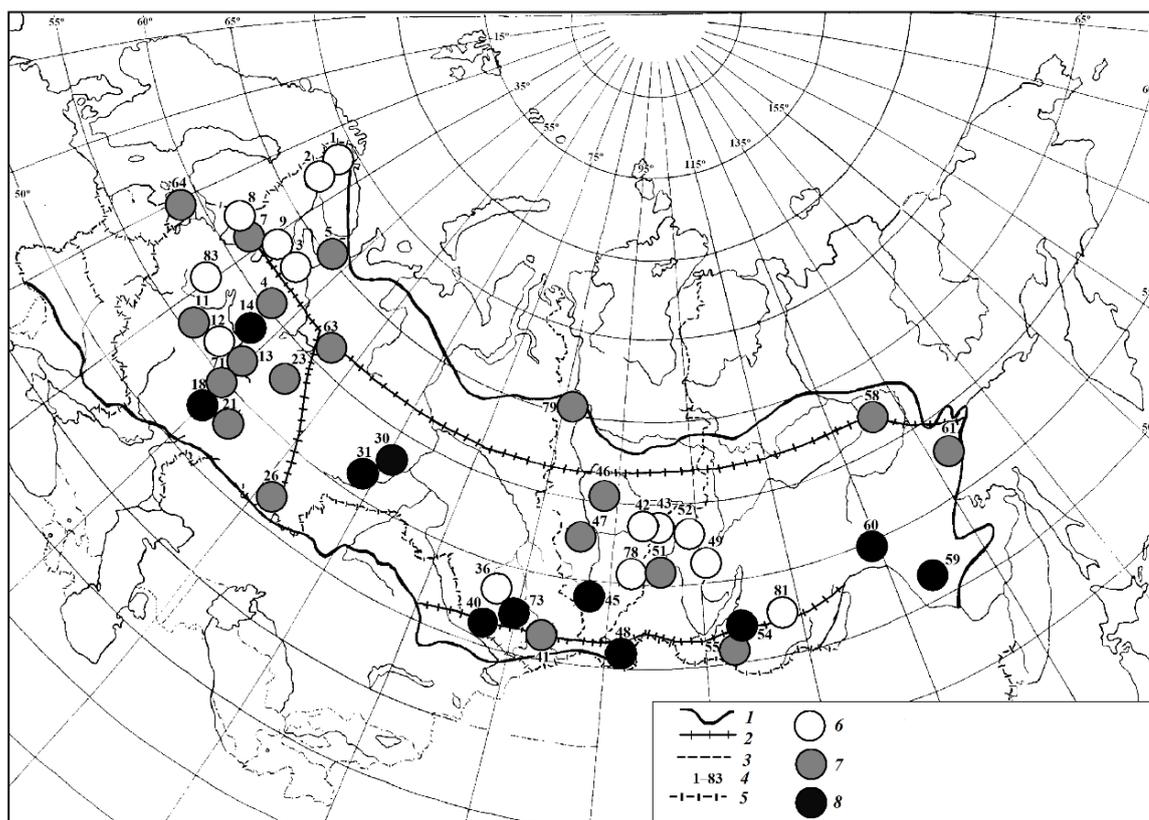


Рисунок 5.19 – Дифференциация климатических экотипов сосны по массе семян (мс) в географических культурах (1–5 – см. Рисунок 5.1; 6 – МС < 5.9 г; 7 – МС = 5.9–6.8 г; 8 – МС > 6.8 г)

Относительно тяжелые семена ($MS > 6.8$ г) имеют климатипы с юга центральной части России, лесостепной зоны Западной Сибири, подтаежных и таежных лесов с южной территории Сибири, Алтая и Алтайского края, Амурской области). Максимальная масса семян у климатипов сосны с юга ареала, из южной тайги и лесостепных боров достигала 8.2 г (Кузьмина и др., 2020).

Сравнительный анализ массы семян одних и тех же климатипов на участках с разными почвами (песчаная и темно-серая лесная) показал существенные различия между ними. Различие в массе семян одноименных климатипов сосны между исследуемыми участками достоверно при $p < 0.05-0.001$. Тесную связь массы семян с географической широтой места происхождения климатипов подтверждается значимым отрицательным коэффициентом корреляции между ними ($r = -0.65$; $p < 0.01$). Также, отмечается корреляционная связь массы исходных семян с длиной хвои ($r = 0.68$; $p < 0.01$).

Результаты изучения массы семян в географических культурах сосны обыкновенной показывают, что этот признак зависит от погодных условий вегетационного периода, условий произрастания и генетических особенностей климатипов, обусловленных местом происхождения, а также подтверждают, что масса семян является наследственным географо-популяционным признаком. Каждому климатипу сосны свойственна определенная амплитуда изменчивости признака, которая зависит от многих факторов и передается потомству.

Заключение. Сравнительный анализ морфолого-анатомических и биохимических показателей хвои, шишек и массы семян сосны разного происхождения в географических культурах показал значимые различия между климатипами. Длина хвои, плотность устьиц, длина шишек и масса семян контролируются как генетическими, так и внешними факторами. К внешним факторам относятся в первую очередь условия произрастания. Различие между средними значениями длины хвои на участках с песчаной и суглинистой почвой достигает 114 %. В пределах экспериментального участка на песчаной почве различие между средними значениями хвои разных лет составляет 45 %, что свидетельствует о влиянии погодных условий на рост хвои.

Наследственные особенности морфологических показателей хвои, шишек и семян у климатипов сосны обусловлены экологией их мест происхождения и являются определяющими в устойчивом различии северных климатипов сосны от южных. Климатипы сосны северных регионов, местом происхождения которых является лесотундра, северная и средняя тайга отличаются ранним формированием хвои (на 7–10 дней), меньшей глубиной физиологического покоя и более выгодными с точки зрения защитных функций, морфолого-анатомическими показателями: короткой хвоей, небольшой плотностью устьиц, высокой концентрацией летучих веществ. Климатипы сосны из лесостепных и южно-таежных районов Поволжья, Урала, и Сибири имеют средние размеры хвои и шишек. Климатипы сосны Ангаро-Обского бассейна (подзона южной тайги Красноярского края и Иркутской области) отличаются морфологической однородностью по хвое, шишкам и семенам. Сосна этого региона в географических культурах имеет средние размеры хвои, относительно крупные размеры шишек с конической и средней формой, легкие и средние по массе семена и представляют один лесосеменной район по комплексу селекционно-лесоводственных показателей в данной работе. Климатические экотипы с юга ареала (балгазынский из Тывы, ракистовский и боровлянский из Алтайского края, чемальский из Республики Алтай, минусинский из Красноярского края) имеют максимальные параметры хвои, большую глубину покоя, обусловленную высоким содержанием абсцизовой кислоты, максимальное число устьиц, меньшую концентрацию летучих веществ, средние размеры шишек и тяжелые по массе семена.

Корреляционный анализ выявил значимые связи между высотой деревьев климатипов сосны и морфологическими показателями хвои, шишек и семян. В условиях суглинистой почвы выявлены положительные связи высоты деревьев с длиной хвои и шишек и отрицательная связь с охвоенностью побегов. В условиях песчаной почвы значимая положительная связь отмечается между высотой деревьев и продолжительностью жизни хвои и отрицательная – с охвоенностью побегов. Климатипы сосны, имеющие относительно высокую охвоенность в

условиях песчаной почвы, больше страдают из-за дефицита влаги и сильнее уязвимы при поражении грибными заболеваниями. Длинная хвоя также не способствует устойчивости к стрессовым факторам в сухих условиях песчаной почвы, что подтверждается отсутствием значимой корреляции высоты деревьев с размером хвои, в отличие от условий с суглинистой почвой, где климатипы с длинной хвоей имеют более высокие показатели средней высоты деревьев. Выявлена корреляционная положительная достоверная связь массы семян с высотой выращенных из них деревьев и массой семян, собранных с этих деревьев.

Среди морфологических признаков хвои и генеративных органов наиболее информативным маркером генетической обособленности северных, южных и других климатипов в географических культурах является длина хвои, плотность устьиц и масса семян. Полученные результаты использовались при анализе заболеваний климатипов сосны, вызванных грибными патогенами и уточнении лесосеменных районов сосны обыкновенной в регионах Сибири.

5.7. Выводы

1. Дифференциация климатических экотипов сосны в географических культурах по морфолого-анатомическим и химическим показателям хвои и генеративным органам обусловлена наследственными особенностями, сформированными под действием экологических факторов в местах происхождения и разной генетической адаптивной реакцией на экологические факторы в пункте испытания.

2. Генетический контроль длины хвои, подверженный модифицирующему влиянию почвенных и погодных условий в разные вегетационные периоды, четко проявляется в эксперименте по сравнению с другими показателями хвои, и подтверждается значимыми различиями между климатипами сосны, особенно между северными и южными. Плотность устьиц и длина хвои связаны между собой значимой положительной корреляционной связью, с шириной хвои выявлена значимая отрицательная связь.

3. Оценка размеров хвои разного возраста и плотности устьиц в пределах кроны выявила общие и специфические закономерности изменчивости по вертикальному профилю и с разных сторон кроны у климатических экотипов сосны. В пределах кроны у северного, южного и контрольного климатических экотипов сосны с понижением освещенности хвои по вертикальному профилю уменьшаются длина, ширина и толщина хвои от верхней к нижней части кроны у всех исследуемых климатических экотипов сосны. Климатический экотип сосны из северного региона имеют большую длину хвои и плотность устьиц на северо-западной стороне кроны, по сравнению с юго-восточной. Климатический экотип с юга ареала сосны имеет относительно большие размеры хвои на юго-восточной стороне.

4. В географических культурах отмечается клинальная изменчивость параметров морфологических показателей хвои, шишек и массы семян сосны обыкновенной, согласно географическому месту происхождения климатических экотипов сосны. В направлении с юга на север в Сибири градиент уменьшения длины хвои на 1 градус широты составляет 0.76 мм, массы семян – 0.27 г, продолжительность жизни хвои увеличивается на 0.1 года. В широком диапазоне восточной долготы плотность устьиц у климатических экотипов в географических культурах уменьшается на 1.1 шт./мм².

5. Климатические экотипы сосны обыкновенной из лесостепных регионов южной части ареала и смешанных и широколиственных лесов центральной европейской частей России в географических культурах отличаются повышенной охвоенностью побегов, что служит дополнительным фактором риска повышенного заражения и распространения ценангиевого некроза и других грибных инфекций в период эпифитотий в условиях дерново-подзолистой песчаной почвы эксперимента.

6. В географических культурах по морфологическим показателям хвои, шишек и семян выделяются северные климатические экотипы, представляющие в основном подвид сосны северная лапландская. Северные климатические экотипы имеют короткую хвою, относительно меньшую плотностью устьиц и относительно небольшие параметры шишек и семян. Климатические подвидов сосны «кулундинская», «сибирская» и

отдельные климатипы подвида «обыкновенная» имеют меньшую охвоенность побегов, более крупные параметры хвои, шишек и массу семян. По продолжительности жизни хвои сосна в географических культурах дифференцируется на две группы: к первой группе, с более продолжительным сроком жизни хвои, относятся климатипы подвидов «лапландская» и «сибирская», ко второй, с небольшим сроком жизни, – «обыкновенная» и «кулундинская».

7. Компонентный и количественный состав летучих соединений климатипов сосны обыкновенной, связанный с их генетическими свойствами, являются дополнительными показателями устойчивости к грибным патогенам в пункте испытания. Относительно разнообразный компонентный состав летучих веществ, особенно у южных климатипов, служит одним из механизмов компенсации таких уязвимых особенностей ассимиляционного аппарата как большая плотность устьиц и меньшая продолжительность жизни хвои.

8. Выявлены неоднозначные корреляционные связи между показателями хвои, шишек, массой семян с одной стороны и средней высотой деревьев сосны с другой, обусловленные разными лесорастительными условиями в географических культурах. Положительные значимые связи выявлены между длиной хвои, шишек и средней высотой деревьев климатипов сосны в условиях суглинистой почвы. В условиях песчаной почвы выявлены положительная значимая связь между продолжительностью жизни хвои и высотой деревьев. Отрицательная значимая связь отмечается между охвоенностью побегов и высотой деревьев, означающая, что с увеличением интенсивности роста увеличивается длина побегов и уменьшается их охвоенность. Выявлена значимая положительная связь между массой семян материнских насаждений климатипов сосны и высотой 6-летних растений, выращенных из этих семян, с увеличением возраста связь становится менее значимой. Между массой семян материнских насаждений климатипов сосны и массой семян, собранных в географических культурах, выявлена положительная корреляционная связь с высоким уровнем значимости.

Глава 6. УСТОЙЧИВОСТЬ КЛИМАТИПОВ СОСНЫ К ГРИБНЫМ ПАТОГЕНАМ В ГЕОГРАФИЧЕСКИХ КУЛЬТУРАХ

6.1. Обыкновенное шютте в географических посевах

Многолетний опыт географических культур в мировой науке показывает, что сосна разного географического происхождения в экспериментах очень сильно различается по восприимчивости к патогенам. Высокую устойчивость к разным видам шютте, вызываемых сумчатыми грибами (*Lophodermium pinastri* Chev. и *Phacidium infestans* Karst.), часто отмечают у потомств сосны северного происхождения, низкую – у потомств, родина которых далеко находится от пункта испытания в южном и восточном направлениях (Björkman, 1964; Martinsson, 1979; Пихельгас, 1982; Проказин, Куракин, 1983; Крутов, 1989).

Первое заболевание, у сосны разного географического происхождения, отмечалось в двухлетнем возрасте на питомнике в Богучанском лесничестве. Заболевание диагностировано И.С. Кассинской, фитопатологом Института леса, как обыкновенное шютте, вызванное сумчатым грибом *Lophodermium pinastri* Chev. в стадии *Leptestroma pinastri* Desm. (Кузьмина, Кузьмин, 2007б; 2009). В период развития заболевания хвоя пораженных сеянцев желтела, затем постепенно засыхала и опадала. Элиминация пораженных болезнью двухлетних сеянцев варьировала у климатипов сосны от 1 до 38 %, у контроля составляла 4 %. В трехлетнем возрасте количество погибших сеянцев увеличилось до 20 % у контроля и от 5 % до 85 % у остальных климатипов. Средняя доля погибших составляла 26% (медиана – 23 %), коэффициент изменчивости – 61 % (Приложение 5 – Таблица П5.1).

Ряд распределения значений доли погибших сеянцев от обыкновенного шютте имеет правостороннюю асимметрию, о чем свидетельствует ее положительный коэффициент (1.80 ± 0.27), пик распределения острый, что подтверждается высоким коэффициентом эксцесса (4.11 ± 0.53) (Рисунок 6.1). Ряд распределения показывает, что у пяти климатипов отмечается свыше 50 % погибших сеянцев, при этом имеется широкий диапазон доли погибших (59–85

%). Низкую долю погибших семян (5–9 %) имеют 7 климатипов. Наиболее часто встречающиеся значения доли погибших семян у климатипов варьируют от 15 до 26 %, эти значения отмечаются у 46 % исследуемых климатипов.

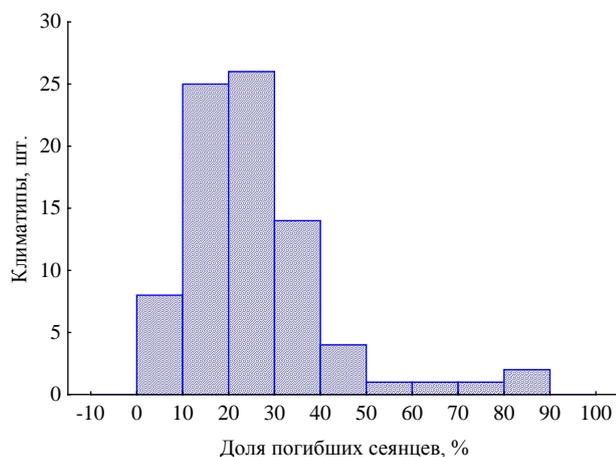


Рисунок 6.1 – Распределение климатипов сосны по доле погибших семян в результате заболевания обыкновенным шютте в условиях питомника

Наименьшая элиминация семян (5 %) отмечалась у ниже-енисейского климатипа Красноярского края из Западно-Сибирского южно-таежного равнинного лесного района. В основном, небольшая элиминация семян от обыкновенного шютте отмечалась у климатипов, представляющих восточную часть ареала сосны, с территории Алтая, Иркутской и Амурской областей, Забайкальского и Хабаровского края (Рисунок 6.2). Отпад семян у потомства сосны с европейского севера варьировал от 9 до 35 %. Элиминация семян из таежной зоны с территорий Тюменской и Иркутской областей, Красноярского края и Якутии была в пределах от 7 до 38%. Одинаковая доля погибших семян с контрольным вариантом отмечается у представителей Тюменской (сургутский) и Иркутской областей (вихоревский и мамский), Красноярского края (ермаковский). Основная часть климатипов имеет превышение доли погибших семян над контрольным вариантом в пределах 21–39 % (Кузьмина и др., 2014).

Как правило, места происхождения этих климатипов значительно отдалены от пункта испытания в западном, юго-западном направлениях от пункта

испытания. В частности, к ним относятся климатические экотипы с территорий Московской, Владимирской, Тамбовской областей, а также с Урала и Поволжья: Саратовская и Свердловская области, Татарстан, Удмуртия, Башкортостан.

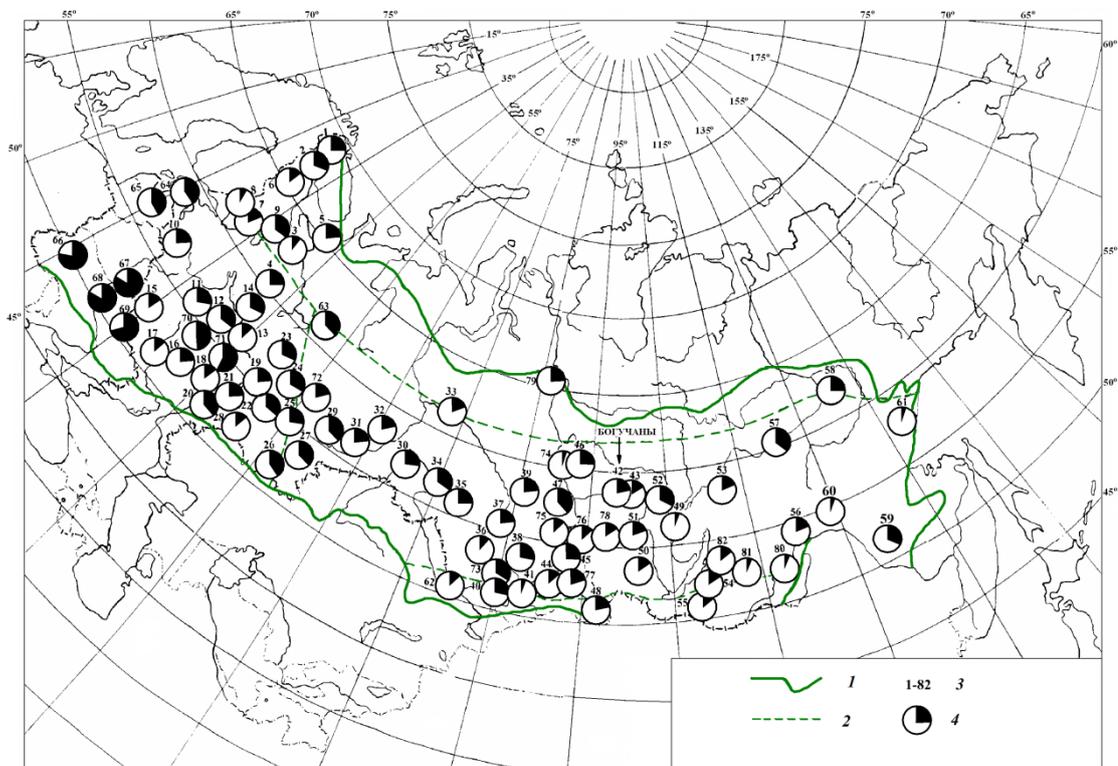


Рисунок 6.2 – Элиминация семян в 3-летнем возрасте у потомства климатипов сосны при заболевании обыкновенным шютте (1 – граница ареала сосны; 2 – граница подвидов по Правдину (1964); 3 – авторские номера климатипов; 4 – доля погибших семян (%), выделенная черным цветом)

Из восточной части ареала сосны превышение по элиминации семян над контролем имеют: катангский климатип (№ 52) из Иркутской области, олекминский и якутский (№№ 57, 58) из Якутии и свободненский (№ 59) – из Амурской области. Значительная доля погибших семян (40–59 %), по отношению к контрольному варианту, отмечалась у некоторых представителей Южного Урала и Предуралья (Башкортостан), центральной части Русской равнины (Рязанская область), среднего Поволжья (Ульяновская область), а также Прибалтики (потомства из Эстонии и Латвии) (Рисунок 6.2). Большая доля погибших семян (70–85%) отмечается у климатипов сосны из зоны смешанных лесов Белорусского поlessья (ленинский Гомельской области), Украинского

полесья (дубровицкий Ровенской и свесский Сумской) и из лесостепной зоны Приднепровской низменности (бориспольский Киевской области).

Анализ литературных данных показал, что наши результаты согласуются с выводами А.Е. Проказина и Б.Н. Куракина (Проказин, Куракин, 1983) об устойчивости семян северной сосны – кандалакшского климатипа Мурманской области (№ 2), плесецкого Архангельской области (№ 3) и сортавальского из Карелии (№ 8). Также, подтверждается связь между степенью устойчивости климатипов сосны и факторами, связанными с климатическими характеристиками мест происхождения климатипов: с температурой, включая длину активного вегетационного периода. Выявлены положительные связи (коэффициенты корреляции Спирмена) доли погибших семян от обыкновенного шютте с продолжительностью активного вегетационного и безморозного периодов ($r = 0.35$ и 0.31 соответственно; $p < 0.01$). Отмечается значимая отрицательная связь с долготой ($r = -0.41$; $p < 0.001$).

Таким образом, влияние географического происхождения на устойчивость к заболеваниям начинает проявляться у потомств сосны с первых лет жизни семян в питомнике. Большая доля погибших растений имеет выраженную географическую привязку к юго-западной части представленного ареала сосны. Результаты оценки распространения шютте обыкновенного в географических культурах, выявленные корреляционные связи с климатическими и географическими факторами, послужили основой для оценки ареала патогена в связи с изменением климата в Средней Сибири (Чебакова и др., 2016; Tchebakova et al., 2016).

6.2. Снежное шютте в географических культурах

Снежное шютте или фацидиоз является одним из опасных заболеваний хвойных видов в первые годы их жизни. Болезнь поражает только хвою, находящуюся зимой под снегом. Возбудителем является сумчатый гриб *Gremmenia infestans* (P. Karst.) Crous = *Phacidium infestans* Karst. (базионим). Ареал снежного шютте в основном занимает ту часть ареала растений-хозяев, где

они преобладают в насаждениях, а средняя многолетняя высота снежного покрова не менее 40 см (Коссинская, 1974).

В географических культурах Богучанского лесничества в возрасте 8 лет произошло заболевание сосны, вызванное снежным шютте. Признаками заболевания была серовато-белая пленка мицелия, плотно покрывающая саженцы сосны. Заболевание снежным шютте 8-летних саженцев сосны не привело к сильной элиминации географических культур, но сказалось на годичном приросте в высоту в связи с повреждением ассимиляционного аппарата у многих климатипов. Данный факт рассматривалось в Главе 4 при анализе динамики годичных приростов.

Снежное шютте отмечалось на двух экспериментальных участках географических культур, но культуры на участке с дерново-подзолистой песчаной почвой (ПП) оказались более подвержены этому заболеванию по двум причинам. Первая причина заключалась в сухих лесорастительных условиях экспериментального участка, вторая – связана с высотой 8-летних сосен существенно уступающим в росте культурам, тестируемым в условиях темно-серой лесной суглинистой почвы. Пределы средней высоты у 8-летних сосен разного происхождения в условиях песчаной почвы составляли 28–70 см, в условиях темно-серой лесной – 49–95 см (Кузьмина, 1999). Результаты учета заболевания, вызванного снежным шютте в географических культурах сосны обыкновенной, согласуются с исследованиями И.С. Коссинской (Коссинская, 1974) в природных условиях.

Характер повреждений в результате заболевания снежным шютте у деревьев был различным. Сильно поврежденные деревья имели более 50 % отпавшей хвои в кроне и засыхание верхушечной почки. Элиминация хвои у деревьев со средней тяжестью повреждений варьировала от 20 до 40 %. Отпад хвои у слабо поврежденных деревьев не превышал 20 % (Приложение 5 – Таблица П5.2).

Исследование заболевания снежным шютте показало, что степень и доля поврежденных деревьев в культурах зависят от географического происхождения

сосны. Средняя доля поврежденных деревьев по всем климатипам составила 62 %, медиана – 70 %, коэффициент вариации очень высокий – 50 %. Распределение климатипов по доли поврежденных деревьев имеет левостороннюю асимметрию с тупым пиком, отмечаются отрицательные коэффициенты асимметрии (-0.54 ± 0.26) и эксцесса (-1.11 ± 0.53) (Рисунок 6.3).

Данный ряд распределения свидетельствует не только о выделении основной группы климатипов, имеющих высокую долю поврежденных деревьев, но и группы климатипов с низкой долей поврежденных деревьев в результате заболевания снежным шютте. Доля поврежденных деревьев с разной степенью поражения кроны у контрольного климатипа составила 35 %, что значительно ниже среднего. Сильная степень повреждения кроны отмечалась у 100 % деревьев бориспольского и свесского климатипов из Украины, гаваньского из Брянской области и челнавского из Тамбовской области.

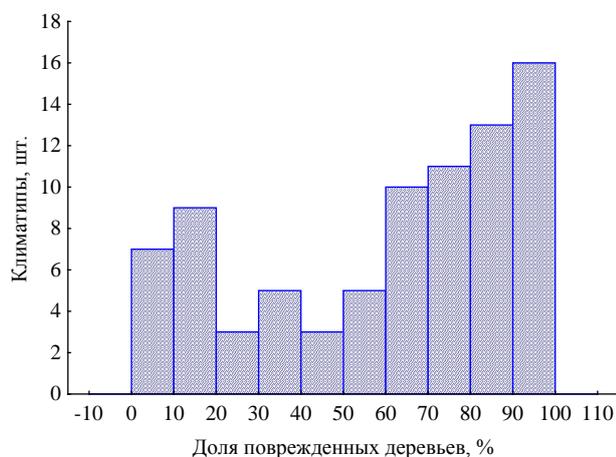


Рисунок 6.3 – Распределение климатипов сосны по доле деревьев с разной степенью повреждения снежным шютте в условиях ПП

Повреждения разной интенсивности, охватившие более 50 % деревьев у каждого климатипа, отмечались в основном у потомств сосны из западных и юго-западных и центральных районов ареала сосны (около 2/3 всех климатипов) (Рисунок 6.4). К ним относятся климатические экотипы с территории Прибалтики, Украины, Белоруссии, Европейской части России и Карелии. Климатические экотипы с Урала (Башкортостан, Свердловская область и Пермский край),

Казахстана (Семипалатинская область) и южных и лесостепных районов Сибири (Омская, Новосибирская области, Алтайский край, Алтай, юг Красноярского края) также имели в своем составе от 50 до 90 % пораженных деревьев. Деревья этих климатипов имели повреждения кроны в виде элиминации верхушечной почки и более 60% хвои. Относительно устойчивыми к снежному шютте оказались в основном климатипы сосны Центральной и Восточной Сибири и климатипы с европейского севера. Большая доля здоровых деревьев (более 60 %) отмечалась у сосны некоторых потомств Красноярского края, Якутии, Иркутской области, Забайкальского и Хабаровского края, а также Мурманской области и Республики Коми (Кузьмина, Кузьмин, 2007б).

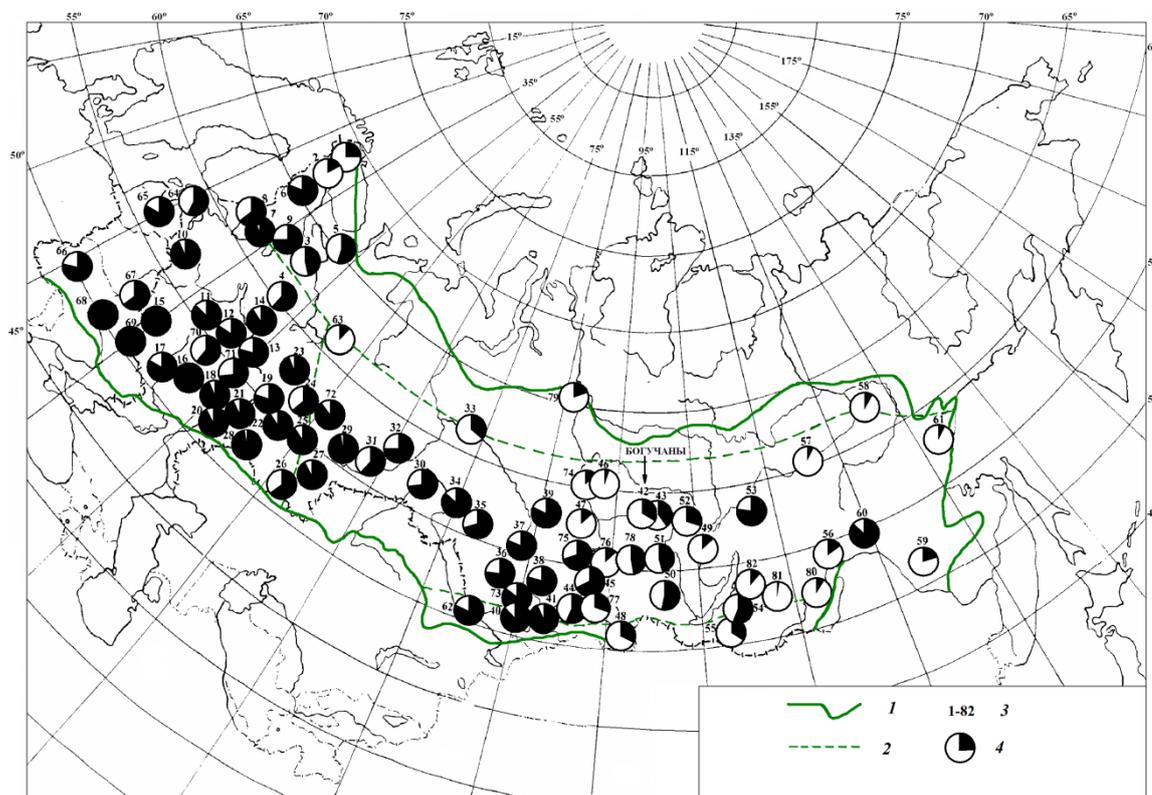


Рисунок 6.4 – Доля поврежденных деревьев снежным шютте у климатипов сосны в 8-летнем возрасте в географических культурах в условиях ПП (1–3 – подписи как на Рисунке 6.2; 4 – доля деревьев с разной степенью повреждения (%), выделенная черным цветом)

Повреждение географических культур снежным шютте сказалось на их сохранности и дальнейшем росте. В последующие годы после болезни отмечались низкие показатели прироста у поврежденных деревьев, особенно у климатипов

сосны подвидов «сосна обыкновенная» из европейской части России и «сосна кулундинская» из ленточных и степных боров Казахстана и Южной Сибири. В связи с элиминацией более 50 % хвои и усыханием верхушечных почек центрального и боковых побегов у деревьев сосны неустойчивых к заболеванию климатипов происходило замещение центрального побега живым побегом из нижней мутовки. В дальнейшем некоторые из этих растений приобретали кустистую форму. Такая форма ствола отмечается на участке с песчаной почвой у потомств сосны из Европейской части России, представляющих подвид «обыкновенная», и из ленточных и степных боров Казахстана и Южной Сибири, представляющих подвид «кулундинская».

Восприимчивость к заболеванию снежным шютте, рассмотренная на примере доли поврежденных деревьев, связана с характеристиками материнских насаждений, что позволяет отметить косвенный характер наследования устойчивости климатипов к этому заболеванию, по сравнению устойчивостью к обыкновенному шютте. Связь доли здоровых деревьев в год заболевания снежным шютте с характеристиками места происхождения климатипов имеет высокий уровень значимости. Так, значимые отрицательные коэффициенты корреляции Спирмена отмечаются с массой семян материнских насаждений ($r = -0.52$; $p < 0.001$), продолжительностью безморозного периода ($r = -0.58$; $p < 0.001$), периода с температурами $> 10\text{ }^{\circ}\text{C}$ ($r = -0.66$; $p < 0.001$), суммой температур $> 10\text{ }^{\circ}\text{C}$ ($r = -0.64$; $p < 0.001$) и суммами осадков мая–июня ($r = -0.25$; $p < 0.05$), положительные коэффициенты отмечаются с географическими долготой ($r = 0.55$; $p < 0.001$) и широтой ($r = 0.25$; $p < 0.05$) Данные корреляционные связи подтверждают закономерность в изменчивости показателя в географических культурах в связи с географическими и климатическими характеристиками мест происхождения климатипов. Регрессионным анализом (Рисунок 6.5) установлено, что с увеличением длины периода с температурой $> 10\text{ }^{\circ}\text{C}$ места происхождения на 10 дней, доля здоровых деревьев снижается на 8 %.

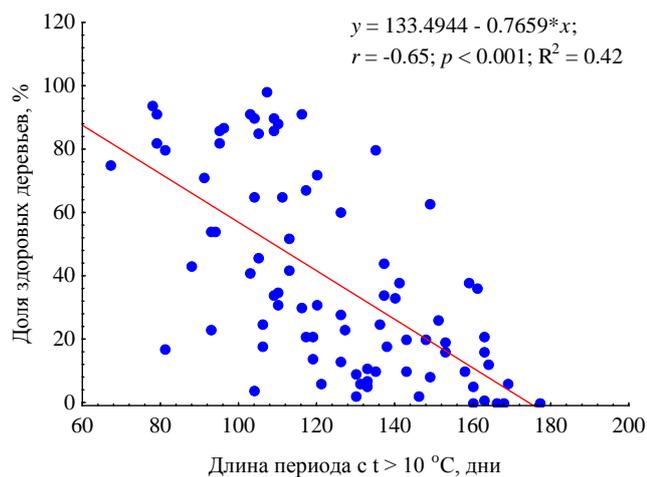


Рисунок 6.5 – Зависимость доли здоровых деревьев при вспышке снежного шютте от длины периода с температурой > 10 °С в месте происхождения.

6.3. Ценангиевый некроз в географических культурах

В условиях дерново-подзолистой песчаной почвы географических культур в возрасте 23–25-лет было зафиксировано повреждение хвои у сосны разного происхождения, вызванное ценангиевым некрозом. Возбудителем заболевания являлся *Cenangium ferruginosum* Fr. (= *C. abietis* (Pers.) Rehm) в конидиальной стадии *Dothichiza ferruginosa*. Характер повреждений выражался в пожелтении и покраснении хвои молодых побегов. Фотографии поврежденных деревьев у климатипов, а также восстановление зеленой хвои в последующие годы после заболевания показаны в Приложении 6. Таксационные характеристики в этом возрасте у климатипов на участке варьировали: средняя высота от 2.7 до 6.5 м, диаметр от 2.2 до 7.9 см.

Оценка состояния вегетативных частей кроны, методом сплошного учета деревьев, выявила разную степень поражения этим патогеном климатических экотипов сосны. Поврежденные деревья были разделены на четыре группы. К первой группе относились деревья со слабым повреждением хвои, которое проявлялось в пожелтении и покраснении до 30% хвои в кроне. Деревья второй группы имели повреждения средней тяжести, покраснение отмечалось от 30 до 50% хвои. К третьей группе отнесены деревья с сильным повреждением, охватившим от 50 до 90 % хвои в кроне, часть этих деревьев поддерживала свое

жизненное состояние за счет двух-трех нижних мутовок, имеющих зеленую, здоровую хвою. В четвертую группу вошли сильно угнетенные деревья с фрагментарным присутствием живой хвои или полным ее отсутствием (Приложение 5 – Таблица П5.3). Проведенная дифференцировка деревьев сосны обыкновенной по степени поврежденности хвои выявила различия у климатипов по резистентности к ценангиевому некрозу (Рисунок 6.6).

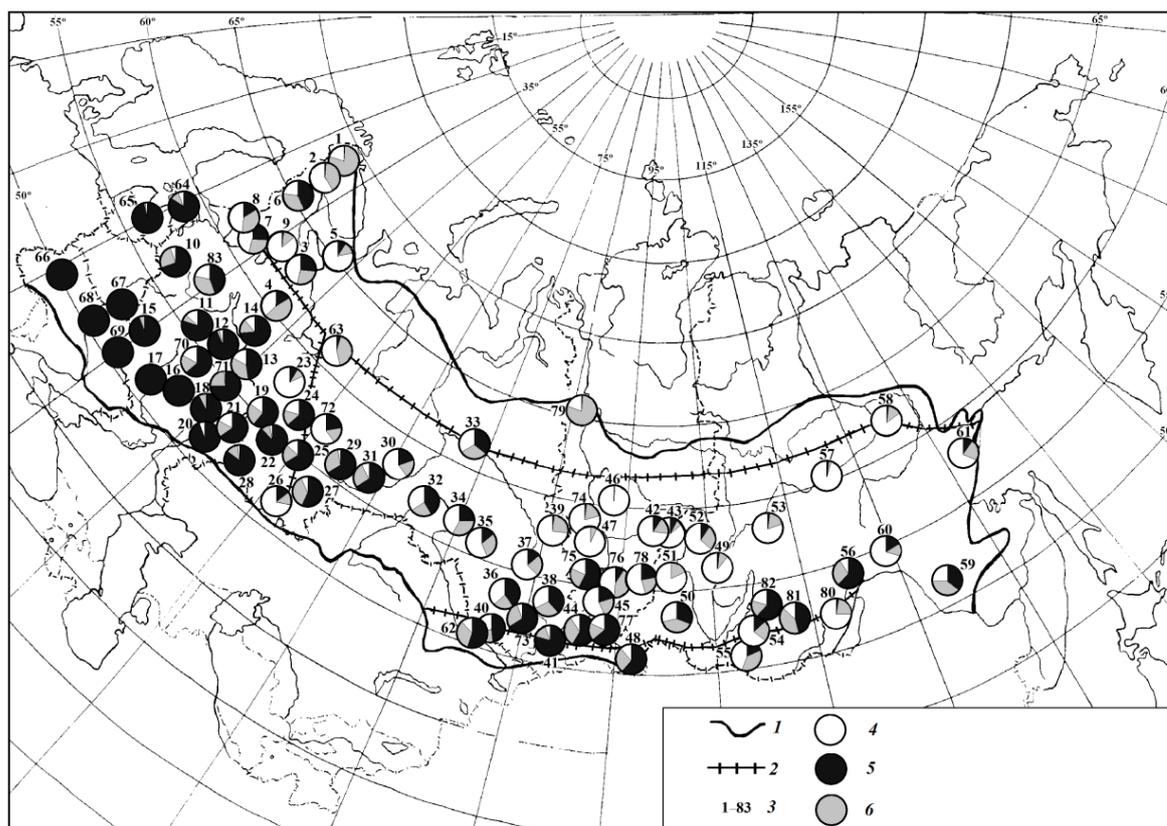


Рисунок 6.6 – Устойчивость климатических экотипов сосны обыкновенной по степени повреждения кроны ценангиевым некрозом в условиях ПП (1–3 – подписи как на Рисунке 6.2; 4 – доля здоровых деревьев, %; 5 – доля сильно поврежденных деревьев, %; 6 – доля средне поврежденных деревьев, %)

Лучшей сопротивляемостью отличались климатические экотипы из районов европейского севера (Мурманской и Архангельской областей, Карелии, республики Коми, Кировской области) и Сибири (Красноярского края, Иркутской области, Забайкальского края и Якутии). В пределах от 50 % до 90 % деревьев этих климатипов имели здоровую или слабо поврежденную хвою. Состояние кроны богучанского и енисейского климатипов показано в Приложении 6

(Рисунок П6.2 и Рисунок П6.4) Менее устойчивыми климатипами с сильной и средней степенью повреждения хвои являются потомства сосны из центральных районов России, ряда районов Поволжья и Урала, а также из южных районов Сибири. Встречаемость поврежденных деревьев у них варьирует от 50 % до 80 % особей. Состояние кроны балгазынского климатипа показано в Приложении 6 – Рисунок П6.3.

Самая низкая устойчивость к патогену отмечалась у некоторых климатипов сосны из Прибалтики, Украины, Беларуси (№№ 64–69), южных районов России (№№ 10–20), а также у сосны с Урала и Поволжья (№№ 19–25, 27–29). Климатипы этой группы имели массовый характер поражения хвои сильной и средней степени тяжести (от 80 до 100 % пораженных деревьев). Состояние кроны никольского климатипа показано в Приложении 6 – Рисунок П6.1.

Анализ сопротивляемости климатипов сосны к ценангиевому некрозу по подвидам сосны обыкновенной, рассматриваемых в работе, выявил, что наиболее высокая резистентность к ценангиевому некрозу отмечается у потомств сосны обыкновенной подвидов «лапландская» и «сибирская» из южно-таежной подзоны. Низкая устойчивость к патогену отмечается у потомств сосны подвидов – «кулундинская», «обыкновенная» и «сибирская» с территорий южных районов Сибири (Кузьмина, Кузьмин, 2007а, 2009). Так как исследуемые потомства 83 климатических экотипов в пункте испытания тестируются в одинаковых экологических условиях, то можно сделать вывод, что выявленные различия сосны по устойчивости к патогенам обусловлены наследственными особенностями, сформированными в определенных экологических условиях в местах происхождения.

Для расчета общей статистики и проведения корреляционно-регрессионного анализа рассматривались материалы учета по доли деревьев с сильной и средней степенью повреждения ценангиевым некрозом. Среднее значение этого показателя у климатипов сосны в географических культурах составляет 64 %, пределы варьирования – 1–100 %, средний коэффициент изменчивости очень высокий – 48 %, медиана – 72 %. Ряд распределения значений имеет

отрицательные коэффициенты асимметрии (-0.46 ± 0.26) и эксцесса (-1.17 ± 0.52) (Рисунок 6.7).

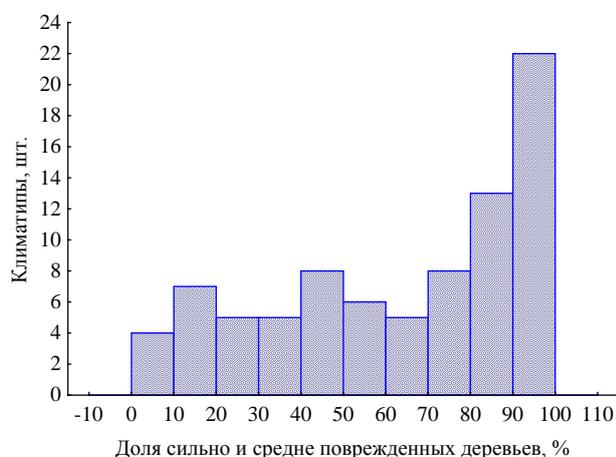


Рисунок 6.7 – Распределение климатипов сосны по доле деревьев с сильной и средней степенью повреждения ценангиевым некрозом в условиях ПП

Сравнение рядов распределения повреждений деревьев ценангиевым некрозом и обыкновенным шютте показывает, что ценангиевый некроз затронул серьезными повреждениями значительно большее количество климатипов. Доля здоровых деревьев во время вспышки ценангиевого некроза, как и в случае со снежным шютте, проявляет себя как признак, связанный с генетическими особенностями климатипов, сформированными в местах их происхождения. Ранговый корреляционный анализ Спирмена показал значимую отрицательную связь этого признака с длиной периода с температурой $> 10\text{ }^{\circ}\text{C}$ ($r = -0.70$; $p < 0.001$) в пунктах происхождения. Значимые отрицательные корреляционные связи доли здоровых деревьев отмечаются и с другими климатическими характеристиками мест происхождения климатипов сосны. В частности: с суммой температур $> 10\text{ }^{\circ}\text{C}$ ($r = -0.68$; $p < 0.001$), с продолжительностью безморозного периода ($r = -0.56$; $p < 0.001$), с массой исходных семян ($r = 0.51$; $p < 0.001$). Эти результаты означают, что наследственные особенности климатипов по устойчивости к болезням обусловлены климатическими и географическими факторами в местах их происхождения.

Связь показателя с географическими координатами, широтой ($r = 0.51$; $p < 0.001$) и долготой ($r = 0.52$; $p < 0.001$) места происхождения показывает закономерную изменчивость устойчивости климатипов сосны. Климатипы удаленные от пункта испытания в северном и восточном направлениях характеризуются большей долей здоровых деревьев во время вспышки ценангиевого некроза по сравнению с южными и западными.

Регрессионным анализом (Рисунок 6.8) установлено, что с увеличением длины периода с температурой $> 10\text{ }^{\circ}\text{C}$ места происхождения на 10 дней, доля здоровых деревьев во время вспышки ценангиевого некроза снижается на 8 %.

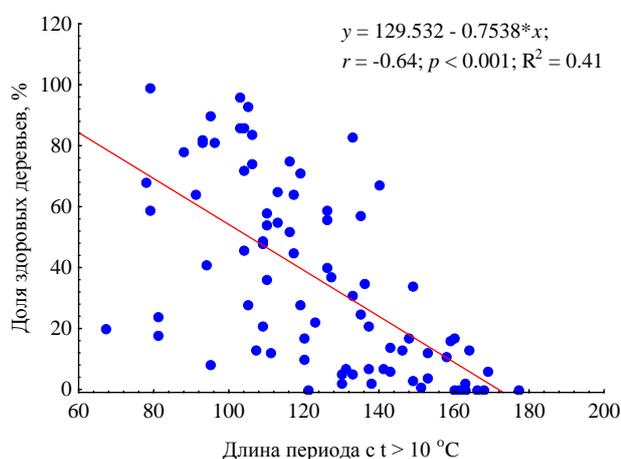


Рисунок 6.8 – Зависимость доли здоровых деревьев при вспышке снежного шютте от длины периода с температурой $> 10\text{ }^{\circ}\text{C}$ в месте происхождения

6.4. Заболевание сосны обыкновенной раком-серянкой (смоляным раком) в географических культурах

Грибы-ржавчинники (*Cronartium flaccidum* (Alb. et Schw.) Wint. и *Peridermium pini* (Pers.) Lev. et Kleb.), являются наиболее опасными представителями семейства *Cronartiaceae*, вызывающими заболевание ветвей и стволов различных видов сосны, называемое «пузырчатой ржавчиной» или «раком-серянкой». В настоящее время эти отдельные названия рассматриваются как синонимы и один вид – *Cronartium pini* (Wijesinghe et al., 2019). Болезнь распространена в средневозрастных и приспевающих сосновых древостоях на

территории России и в странах Западной Европы. Ареал данного патогена совпадает с ареалом сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). Грибы отмечены в Крыму, на Кавказе, в азиатских странах с умеренным климатом, в Северной Америке (Купревич, Траншель, 1957; Азбукина, 1974, 2001). Самое северное местонахождение этих патогенов выявлено в Мурманской обл. на границе лесной зоны и лесотундры (между 69° и 70° с.ш.). Они повсеместно встречаются в северной и средней подзонах тайги (Крутов, 1972, 1989). Широко распространены эти патогены в Европе, в частности они отмечаются в Финляндии, Великобритании и Италии (Kaitera et al., 1994, 1999).

В опытах, проведенных в Западной Европе и в России, выявлена разная устойчивость сосны к грибам-ржавчинникам. В литературе отмечается, что восприимчивость к поражению сосны «пузырчатой ржавчиной» наследуется (Pike et al., 2018). Одним из эффективных методов селекции сосны на устойчивость против этих патогенов является метод прямого отбора не подвергающихся заболеванию отдельных форм, особей и популяций. В этой связи удобным объектом являются географические культуры, представляющие разновозрастное внутривидовое разнообразие на однородном экологическом фоне и позволяющие выявить устойчивые особи и климатипы к различным патогенам.

В географических культурах на экспериментальном участке с темно-серой лесной суглинистой почвой (СП) в последние 20–25 лет отмечаются повреждения сосны раком-серянкой. Заболевание вызывается грибами-ржавчинниками (*Cronartium pini*). Последствием повреждений являются язвы на стволах деревьев, локализация которых чаще отмечается на высоте 0.5–1.0 м от поверхности почвы, реже – на высоте 1.5–2.5 м. В эксперименте отмечается четкое различие в резистентности потомств отдельных климатипов сосны обыкновенной к смолянному раку. Поражаются этим патогеном деревья различного роста и развития. Максимальное количество (доля) пораженных деревьев этим патогеном в пределах древостоев, исследуемых климатипов сосны в географических культурах, составляет 10.4 %, минимальное – 0.2 % (Кузьмина, Кузьмин, 2009).

Среднее значение доли поврежденных раком-серянкой деревьев у 64 обследованных климатипов составляет 2 %. Медиана составляет 1.1 %, коэффициент изменчивости очень высокий – 116 %. Ряд распределения имеет правостороннюю асимметрию с острым пиком: коэффициент асимметрии положительный (2.87 ± 0.30), коэффициент эксцесса положительный с высоким значением (10.07 ± 0.59) (Рисунок 6.9).

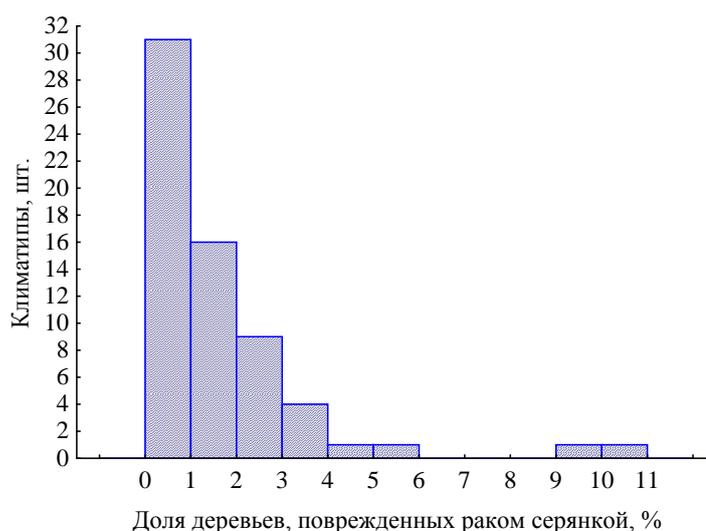


Рисунок 6.9 – Распределение климатипов сосны по доле деревьев, поврежденных раком-серянкой в условиях СП

Относительно высоких значений по количеству поврежденных деревьев смоляным раком у исследуемых климатипов не отмечается. Доля поврежденных деревьев у контрольного климатипа не превышает 1.0 %. Относительно максимальную долю пораженных деревьев (4–10%) имеют потомства сосны из степных, лесостепных районов Поволжья, юга Урала, Казахстана и юга Сибири. К ним относятся следующие климатипы: бузулукский (№ 28) из Оренбургской области, дюртюлинский (№ 25) из Башкортостана, курганский (№ 31) из Курганской области, долонский (№ 62) из Казахстана, кяхтинский (№ 55) из Бурятии, ракистовский (№ 40) с Алтайского края, минусинский (№ 45) из Красноярского края.

Меньшая встречаемость пораженных деревьев (1–3 %) отмечается у климатипов сосны из южно-таежной подзоны (Рисунок 6.10). К ним относятся климатипы из европейской части России, в частности, из Тамбовской, Костромской, Ульяновской областей, Татарстана, Удмуртии, Башкортостана и Томской области (№№ климатипов: 14, 16, 19: 21, 24, 26, 35). Потомства сосны некоторых сибирских климатипов из Красноярского края и Иркутской области (катагский (№ 52) и енисейский (№ 47)) имеют 2–4 % пораженных деревьев этим патогеном. Минимальное количество пораженных деревьев отмечается у климатипов с территории северной, средней и южной тайги Европейского Севера (№№ климатипов 1–9, 63).

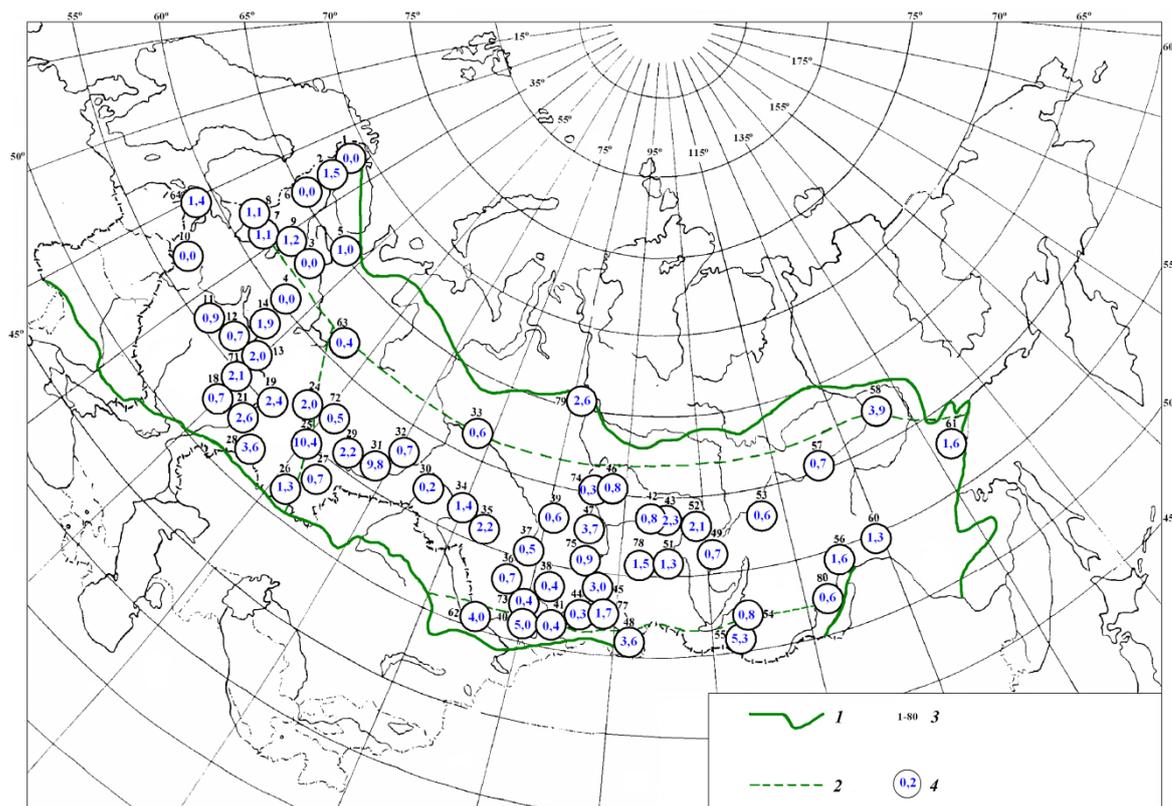


Рисунок 6.10 – Доля деревьев (%), поврежденных грибами-ржавчинниками у климатипов сосны обыкновенной в географических культурах (1 – граница ареала вида; 2 – граница подвидов; 3 – авторский номер климатипов; 4 – доля поврежденных деревьев)

Полученные результаты исследований подтверждают мозаичный характер очагов патогенов в ареале сосны обыкновенной. Подобные результаты получены

в географических культурах, созданных под руководством А.И. Ирошникова в Красноярской и Ужурской лесостепи в Сибири (Ирошников, 2001).

При анализе корреляции доли поврежденных деревьев с географическими, климатическими и другими характеристиками мест происхождения климатипов выявлена значимая отрицательная связь с суммой годовых осадков ($r = -0.40$; $p < 0.01$). Так как, первичное заражение сосны патогенном происходит при проникновении базидиоспор через устьица хвои (Ragazzi, Dellavalle Fedi, 1992), то это может объяснить значимую связь доли поврежденных раком-серянкой деревьев с суммой годовых осадков места происхождения. Растения из более влажных условий в пункте испытания могут потенциально испытывать дефицит влаги, приводящий к снижению тургора замыкающих клеток и закрытию устьиц, что снижает риски проникновения базидоспор через устьичный аппарат таких растений.

Другим существенным фактором, способствующим заражению растений патогеном, является влажность среды. При повышенной влажности происходит открытие устьиц и хвоя становится более уязвимой к проникновению спор патогена, чем больше устьиц, тем активнее проходит заражение. В литературе на примере марьяника (*Melampyrum*), одного из хозяев гриба-ржавчинника *Cronartium flaccidum* было показано (Kaitera et al., 2011), что инфицированные растения в основном расположены на влажных участках, при этом авторы утверждают, что риск эпидемии выше на влажных и богатых питательными веществами участках. В нашем эксперименте смоляной рак развивается на участке с темно-серой лесной почвой с относительно благоприятными условиями, как почвенной влаги, так и плодородного гумусового слоя. На участке с сухими лесорастительными условиями (дерново-подзолистая песчаная почва) до настоящего времени повреждений деревьев смоляным раком не отмечается, что в данном случае согласуется с литературой.

Результаты корреляционного анализа подтверждают, что потомства растений из регионов с большим количеством осадков приобрели иммунитет и

поэтому более приспособлены к влажному климату и хорошо адаптируются в пункте испытания к контакту с грибными патогенами.

6.5. Кластерный анализ климатипов сосны по устойчивости к заболеваниям, вызванным грибными патогенами

С помощью кластерного анализа климатипы сосны в условиях песчаной почвы разделены по степени устойчивости к трем зафиксированным заболеваниям на пять кластеров (№№ 1–5) методом *k*-средних (Рисунок 6.11). Стандартизированные данные, используемые в анализе, представляют разницу между показателями климатипов сосны и средними значениями выборок, выраженную в стандартных отклонениях. Кластерный анализ выполнен по трем признакам: доле погибших деревьев в результате обыкновенного шютте, общей доле поврежденных деревьев в результате снежного шютте и доле деревьев с высокой и средней степенью повреждений ценангиевым некрозом.

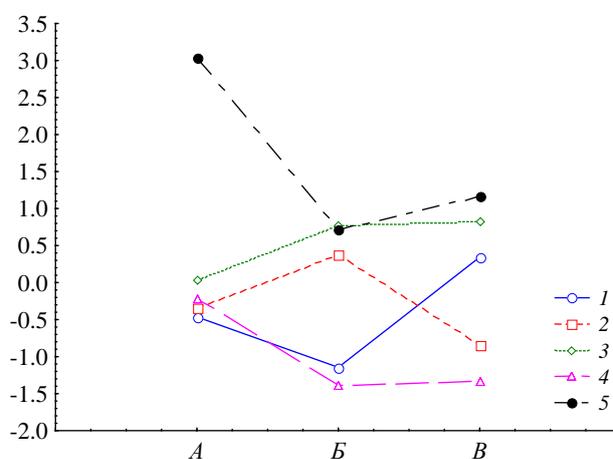


Рисунок 6.11 – Средние значения кластеров (№№: 1–5), выраженные в стандартных отклонениях (ось ординат), на основе доли поврежденных (погибших) деревьев в результате трех заболеваний (*A* – обыкновенное шютте; *B* – снежное шютте; *B* – ценангиевый некроз)

Наиболее уязвимые климатипы к болезням вошли в кластер № 5, так как имеют наибольшую долю погибших растений от обыкновенного шютте (59–85%). Различия с остальными кластерами у них имеют высокий уровень значимости ($p <$

0.001), согласно тесту Манна-Уитни. Кластер № 5 представляют пять климатипов (№№ 66–69, 71) с юго-западной части ареала сосны обыкновенной, представляющие регионы с самыми теплыми и длинными вегетационными периодами, в частности: дубровицкий, бориспольский, свесский климатипы с территорий Ровенской, Киевской и Сумской областей Украины, ленинский из Гомельской области Белоруссии и сурский из Ульяновской области России. У этих климатипов отмечаются самые высокие доли поврежденных деревьев в результате снежного шютте (64–100 %) и ценангиевого некроза (99–100 %). По снежному шютте их показатели схожи с показателями кластеров №№ 2 и 3, значимые отличия большей долей поврежденных деревьев отмечаются только от кластеров №№ 1 и 4 ($p < 0.01$). По ценангиевому некрозу доля поврежденных деревьев у них значимо ($p < 0.01$) выше, чем у кластеров №№ 1–4.

Кластер № 3 представлен наибольшей группой (30 климатипов), имеющей значимо ($p < 0.05$) бóльшую долю погибших деревьев в результате обыкновенного шютте, чем у кластеров №№ 1–2, значимых отличий от кластера № 4 нет. По снежному шютте представители кластера № 3 значимо ($p < 0.001$) отличаются от кластеров №№ 1, 4, а также от кластера № 2 ($p < 0.01$) большей долей поврежденных деревьев снежным шютте. Кластер № 3 имеют относительно бóльшую долю деревьев с высокой и средней степенью повреждения ценангиевым некрозом (66–100 %), значимо ($p < 0.01$) отличающуюся от кластеров №№ 1, 2 и 4 ($p < 0.001$). К нему отнесены некоторые климатипы: из Карелии, Татарстана, Удмуртии, Башкортостана, Алтайского края, Республики Алтай, Красноярского края, а также ряд климатипов из Центральной части России, Зауралья, Западной Сибири, Казахстана, Эстонии и Латвии. В основном они представляют регионы с более теплым и мягким климатом, по сравнению с пунктом испытания.

Кластер № 1 представляют 13 климатипов: печенгский из Мурманской, плесецкий из Архангельской, сургутский из Тюменской, зиминский из Иркутской, свободненский из Амурской областей, кяхтинский и баргузинский из Бурятии, могочинский и читинский из Забайкальского края, даурский,

ермаковский и туруханский из Красноярского края, балгазынский из Тывы. Климатипы имеют средние показатели повреждаемости в период болезней, это значимо меньше, чем у представителей кластеров №№ 3 и 5 по обыкновенному шютте, а также значимо ($p < 0.001$) меньше чем у кластеров №№ 2, 3, 5 по снежному шютте. Кластер № 1 значимо ($p < 0.001$) имеет бóльшую долю деревьев с серьезными повреждениями ценангиевым некрозом (51–92 %) по сравнению с кластером № 2 (14–65 %) и кластером № 4 (1–46 %).

Климатипы кластера № 2 имеют значимо ($p < 0.05$) меньшую долю деревьев погибших от обыкновенного шютте (8–42%, медиана – 21%), чем климатипы третьего кластера (8–49%, медиана – 28.5%), но не отличаются от кластеров №№ 1 и 4. По снежному шютте кластер № 2 достоверно ($p < 0.001$) отличается большей долей пораженных деревьев (48–96%, медиана – 73.5%) от кластеров №№ 1 и 4 (6–46%, медиана – 13.5%). Климатипы этого кластера значимо ($p < 0.001$) меньше поражаются ценангиевым некрозом, чем климатипы кластеров №№ 1, 3, 5. Кластер № 2 представляют 20 климатипов: пряжинский, сортавальский и пудожский из Карелии, проспихинский, ачинский и канский из Красноярского края, авзянский из Башкортостана, заудинский из Бурятии, тотемский из Вологодской, пинежский из Архангельской, слободской из Кировской, тавдинский из Свердловской, оханский из Пермской, заводоуковский из Тюменской, кыштовский, сузунский и болотнинский из Новосибирской, колпашевский из Томской, мамский из Иркутской и урушинский из Амурской областей.

Наиболее устойчивые климатипы по всем трем анализируемым заболеваниям на песчаной почве представляют кластер № 4 (14 климатипов). К ним относятся климатические экотипы региона пункта испытания, а также из ряда других: богучанский, минусинский, северо-енисейский, енисейский, нижнее-енисейский из Красноярского края, усть-кутский, вихоревский, катангский (Иркутская область), олекминский, якутский (Якутия), аянский (Хабаровский край), корткеросский (Коми), нерчинский (Забайкальский край) и кандалакшский (Мурманской области). По ценангиевому некрозу климатипы этого кластера

достоверно отличаются от остальных, в том числе от кластера № 2 ($p < 0.05$) меньшей долей сильно поврежденных деревьев.

Климатипы, имеющие в условиях суглинистой почвы наибольшие значения доли деревьев с заболеванием раком-серянкой (3.9–10.4%), являются представителями кластеров №№ 1 и 3. Они имеют высокую долю поврежденных деревьев ценангиевым некрозом, что может свидетельствовать о схожих механизмах устойчивости к раку-серянке на суглинистой почве и ценангиевому некрозу на песчаной почве. В то же время часть климатипов, устойчивых к снежному шютте, являются уязвимыми к ценангиевому некрозу, что свидетельствует о разной устойчивости климатипов в зависимости от вида грибного патогена.

Таким образом, кластерный анализ показывает разделение климатипов сосны на группы в зависимости от устойчивости к грибным патогенам. Самыми устойчивыми на песчаной почве по комплексу грибных патогенов являются климатипы из региона испытания и близкие по месту происхождения из Красноярского края и Иркутской области, а также представляющие северные регионы (Мурманская область, Коми и Якутия) и восточные регионы, приуроченные к горным территориям (Забайкальский и Хабаровский края).

Оценка связи устойчивости климатических экотипов к заболеваниям с характеристиками хвои. В результате анализа фитопатологического состояния сосны в период заболеваний выявлены группы климатипов с разной степенью устойчивости к грибным патогенам. При заболевании снежным шютте к устойчивым отнесены климатипы сосны, имеющие не более 20 % деревьев с сильной и средней степенью поражения хвои. К неустойчивым отнесены климатипы с большей долей (свыше 20 %) сильно пораженных деревьев. При ценангиевом некрозе к устойчивым относились климатипы имеющие менее 35 % деревьев с сильной степенью поражения хвои, к неустойчивым – климатипы имеющие свыше 35 % сильно пораженных деревьев. На примере устойчивых и неустойчивых климатипов методом сравнительного анализа выявлены существенные различия между ними по морфологическим показателям хвои. В

качестве устойчивых климатипов были взяты печенгский с севера Архангельской области, кандалакшский из Карелии, енисейский и богучанский (контроль) из Красноярского края и неустойчивых – чемальский с Алтая, минусинский с юга Красноярского края, балгазынский из Тывы и кяхтинский из Бурятии.

Ранее показаны различия между климатипами, имеющими разную устойчивость к грибным патогенам по концентрации летучих веществ в хвое. Неустойчивые климатипы имеют низкие значения отношения относительных концентраций монотерпена α -пинена к монотерпену 3-карену в хвое по сравнению с устойчивыми климатипами (Таблице 6.1). Все неустойчивые к патогенам климатипы имеют относительно длинную хвою и меньшую продолжительность жизни. Так, средняя длина двухлетней хвои у деревьев неустойчивых климатипов в годы без заболеваний варьирует от 52 мм до 65 мм, продолжительность жизни хвои составляет 3.1–3.2 года. Средние параметры этих показателей у деревьев устойчивых климатипов составляют соответственно 33–50 мм и 3.8–4.3 года (Кузьмин, Кузьмина, 2015). Материал в таблице (Таблица 6.1) демонстрирует, что продолжительность жизни хвои у деревьев устойчивых климатипов достоверно больше, а длина хвои короче ($r = -0.73$; $p < 0.001$).

Таблица 6.1 – Показатели хвои климатипов сосны обыкновенной с разной устойчивостью к снежному шютте и ценангиевому некрозу

Название климатипа	Среднее отношение концентрации α -пинен / 3-карен	Размеры хвои, мм		Плотность устьиц, шт./мм ²	Продолжительность жизни хвои, лет
		Длина	Ширина		
Устойчивые					
Печенгский	33.2	33±2.4	1.45±0.08	62±2.3	4.3±0.11
Кандалакшский	15.2	33±1.7	1.50±0.05	60±2.2	3.9±0.09
Енисейский	8.6	50±1.5	1.42±0.09	74±1.3	4.0±0.10
Богучанский	6.3	49±2.1	1.31±0.05	81±2.7	3.8±0.09
Неустойчивые					
Чемальский	3.3	52±1.9	1.38±0.06	85±2.8	3.2±0.12
Минусинский	—	54±1.7	1.27±0.06	79±3.8	3.2±0.12
Балгазынский	2.3	52±2.1	1.23±0.02	82±2.3	3.1±0.09
Кяхтинский	—	65±2.1	1.28±0.02	81±1.6	3.3±0.11

Необходимо отметить, что в период эпифитотий повреждения, вызванные патогенами, сокращают продолжительность жизни хвои. Полная или частичная дефолиация хвои приводит к замедленному росту деревьев или полной его остановке. Очень часто у угнетенных растений этими патогенном после болезни отмечается замещение центрального побега, что ухудшает форму ствола.

Существенные различия между климатипами сосны отмечаются по плотности устьиц хвои. У более устойчивых климатипов сосны к грибным болезням: печенгского, кандалакшского, енисейского, богучанского плотность устьиц хвои колеблется от 60 шт./мм² до 81 шт./мм², в среднем составляет 69 шт./мм² при длине хвои 33–50 мм. Неустойчивые климатипы к грибным болезням: чемальский, минусинский, балгазынский, кяхтинский имеют плотность устьиц в пределах 79–85 шт./мм² при длине хвои 52–65 мм. Среднее значение плотности устьиц хвои у неустойчивых климатипов составляет 82 шт./мм², что на 19 % выше, чем у устойчивых. Между длиной хвои и плотностью устьиц выявлена корреляционная связь ($r = 0.84$; при $p < 0.01$). Очевидно, что чем больше устьичных щелей, тем выше возможность поражения патогеном, приводящим к серьезным последствиям.

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о влиянии не только морфологических, но и физиолого-биохимических особенностей хвои на устойчивость к грибным заболеваниям.

Заключение. Результаты оценки устойчивости климатипов сосны обыкновенной в географических культурах к заболеваниям в пределах разных экспериментальных участков показали генетическую неоднородность вида, обусловленную влиянием эколого-климатических факторов в местах происхождения и их реакцией на новые условия в пункте испытания. На разных экологических фонах у одних и тех же климатипов отмечается неодинаковая устойчивость к грибным патогенам. На бедной сухой почве (дерново-подзолистая, тип леса сосняк толокнянковый, песчаная почва) географические культуры сосны подвергались заболеваниям хвои, вызванным обыкновенным и снежным шютте, ценангиевым некрозом. На более богатой и влажной почве

(темно-серая лесная, тип леса сосняк разнотравный, суглинистая почва) климатические экотипы поражаются смоляным раком, вызываемым грибами-ржавчинниками. В естественных сосняках фацидиоз встречается на северной границе леса, так как в северной подзоне тайги имеются благоприятные условия для развития и распространения патогенов. В литературе отмечается, что негативное действие патогенов усиливается с повышением широты местности, по мере ухудшения почвенно-климатических условий и усугубляется значительной продолжительностью зимнего периода с устойчивым снежным покровом (Мороз, 1961; Коссинская, 1974; Минкевич, 1982, 1986; Крутов, 1989). В пункте испытания географических культур у потомств климатипов сосны обыкновенной из северных территорий, представляющих подвиды «северная лапландская» и «сибирская» выявлена более высокая устойчивость к снежному шютте. Похожие закономерности отмечаются у представителей этих подвидов по устойчивости к ценангиевому некрозу и смоляному раку. Климатипы из мест с большим годовым количеством осадков имеют меньшее количество поврежденных деревьев ценангиевым некрозом и смоляным раком. Можно предположить, что у потомств этих климатических экотипов выработалась сопротивляемость к патогенам.

У климатипов сосны из западных, центральных и южных районов ареала (подвидов «кулундинская» и «обыкновенная»), в местах их происхождения не сформировалась резистентность к болезням, вызываемыми грибными патогенами, поэтому в пункте испытания они являются более уязвимыми к ним. После заболевания снежным шютте и ценангиевым некрозом у климатипов сосны, с сильной степенью поражения хвои, отмечалось нарушение линейного роста. Это связано с элиминацией более 50 % хвои в кронах деревьев, засыханием верхушечных почек центрального и боковых побегов и в дальнейшем замещением центрального побега живым побегом из нижней мутовки. В этих случаях растение приобретало кустистую форму, в других случаях ослабленные, угнетенные деревья погибали, что сказалось на сохранности климатипов сосны в географических культурах.

Заболевание сосны ценангивым некрозом в более старшем возрасте оказало негативное влияние на величину годовых приростов в высоту и по диаметру, а также на структуру древесного кольца, рассмотренных в Главах 3 и 4. Исследованиями установлено, что устойчивые к грибным болезням потомства климатипов сосны имеют короткую хвою с меньшим числом устьиц, относительно большей продолжительностью жизни и большим значением отношения α -пинена к 3-карену. Некоторые из перечисленных особенностей хвои выявлены у деревьев сосны из северных регионов: печенгского, кандалакшского, корткеросского, туруханского, енисейского, северо-енисейского, нижне-енисейского, богучанского, усть-кутского, катангского, олекминского и аянского. Они в меньшей степени подвержены грибным заболеваниям по сравнению с климатипами из западных и южных районов ареала сосны обыкновенной.

Степень поражения географических культур грибными патогенами сказывается на выживаемости растений, особенности роста, качестве ствола. Показатель устойчивости является одним из важных, на основании которого судят о целесообразности использования климатипа в плантационном лесоразведении. Поэтому, при отборе на стволовую продуктивность перспективных климатипов, тестируемых в данном эксперименте и рекомендуемых в сорта-популяции, строго учитывались результаты данного анализа.

6.6. Выводы

1. В географических культурах отмечается дифференциация климатипов сосны по степени устойчивости к заболеваниям, вызванным грибными патогенами: обыкновенным и снежным шютте, ценангиевым некрозом, смоляным раком. Значимые различия отмечаются между климатипами сосны из таежных зон северных регионов и климатипами из широколиственных, смешанных, лесостепных и степных лесов, как европейской, так азиатской частей ареала.

2. Шютте обыкновенное представляет серьезную опасность при выращивании сосны из инорайонных семян, особенно западного и южного

происхождения. Выявлена большая доля погибших сеянцев сосны от этого патогена у климатипов с территорий с коротким безморозным периодом, из зоны широколиственных и лесостепных лесов. К ним относятся климатипы сосны из западных и юго-западных регионов ареала сосны (из Прибалтики, Украины и Беларуси) и некоторые климатипы с Восточно-Европейской равнины и юга Урала (из Рязанской, Саратовской, Ульяновской, Ковровской областей, Башкортостана).

3. Степень поражения снежным шютте и ценангиевым некрозом у климатипов сосны связана с клинальным характером изменчивости температурного фактора в ареале вида. Климатипы сосны из южных широт с высокими температурами и более продолжительным вегетационным периодом имеют низкую адаптацию к грибным заболеваниям в пункте испытания. Климатипы из северных широт более устойчивы к грибным патогенам. Наиболее высокая резистентность к ценангиевому некрозу отмечается у потомств сосны обыкновенной подвидов «лапландская» и «сибирская» из южно-таежной подзоны. Низкая устойчивость к патогену отмечается у потомств сосны подвидов – «кулундинской», «обыкновенной» и «сибирской» с территорий южных районов Сибири и европейской части России.

4. Резистентность климатипов сосны к смоляному раку зависит от экологических условий, как в пункте испытания, так и пункте происхождения семян. Отмечается значимая отрицательная связь доли пораженных деревьев с годовым количеством осадков. Более влажные условия в местах происхождения сформировали у потомства защитную реакцию к заболеванию смоляным раком в условиях экспериментального участка с темно-серой лесной суглинистой почвой в пункте испытания.

5. Сопротивляемость климатипов сосны к воздействию грибных патогенов зависит от комплекса показателей. Важными из них являются наследственные морфологические и биохимические особенности ассимиляционного аппарата сосны, в связи с разным географическим происхождением климатипов сосны и разной адаптацией к экологическим и климатическим факторам в пункте испытания. Морфологическими особенностями, способными противостоять

грибным заболеваниям являются: более короткая и широкая хвоя с меньшим числом устьиц, более продолжительный срок жизни хвои, разнообразие и большее количество летучих соединений в хвое.

6. Выявленная разная степень восприимчивости климатипов сосны к грибным патогенам, влияет на сохранность растений, годовые приросты в высоту и по диаметру, качество древесины. Климатипы с низкой сопротивляемостью к болезням имеют низкую сохранность, слабый рост в высоту и по диаметру, и остановку роста в результате массовой элиминации хвои в кроне деревьев.

7. Более устойчивыми к трем грибным заболеваниям в пункте испытания являются климатипы сосны с территории Европейского Севера (печенгский и кандалакшский из Мурманской области; пинежский из Архангельской области; пудожский из Карелии; корткеросский из республики Коми), с территорий Средней, Восточной Сибири и Дальнего Востока (туруханский, енисейский, северо-енисейский, ниже-енисейский из Красноярского края; усть-кутский, катангский, вихоревский из Иркутской области; якутский и олекминский из Якутии; аянский из Хабаровского края; нерчинский и читинский из Забайкальского края, урушинский из Амурской области).

Глава 7. ВЫДЕЛЕНИЕ ЛЕСОСЕМЕННЫХ РАЙОНОВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В СИБИРИ НА ОСНОВЕ ОЦЕНКИ РОСТА ГЕОГРАФИЧЕСКИХ КУЛЬТУР

Согласно методике и программе исследования, созданных ВНИИЛМ (Изучение имеющихся ..., 1972), результаты роста сосны обыкновенной в географических культурах, достигших II класса возраста, являются научной основой для разработки предварительных рекомендаций по перемещению семян в регионе и отбору перспективных происхождений. Окончательная оценка географических культур должна проводиться по достижению $\frac{1}{2}$ возраста спелости географических культур. В Красноярском крае этот возраст соответствует 60–70 годам. Географические культуры в Богучанском лесничестве находятся в зоне повышенной пожарной опасности, поэтому в возрасте 37–40 лет проведена комплексная оценка основных селекционных показателей с целью объективного отбора перспективных климатипов (показаны в Главе 3) и уточнения лесосеменного районирования сосны обыкновенной в регионе. При сравнительном анализе абсолютные значения основных исследуемых показателей климатипов сосны оценивались в процентном отношении к контролю и в долях стандартного отклонения от среднего значения на участке (Кузьмина, Кузьмин, 2017; Кузьмин, Кузьмина, 2020а, 2020б). Такой подход позволяет определить средний селекционный показатель роста и состояния каждого климатипа в разных лесорастительных условиях и в разных пунктах испытания.

7.1. Кластерный анализ по комплексу показателей

Методом k-средних проведен кластерный анализ сходства и различий 33 климатипов по комплексу показателей их роста и состояния. Использовались 13 морфологических показателей в единицах стандартного отклонения на участках с суглинистой (СП) и песчаной (ПП) почвами: средняя высота, запас стволовой древесины, сохранность, доля прямоствольных деревьев, доля здоровых деревьев в период заболеваний снежным шютте и ценангиевым некрозом на ПП, длина и

продолжительность жизни хвои (ПЖХ) на ПП, масса исходных семян. В результате было выделено 6 кластеров (*a–e*) (Рисунок 7.1).

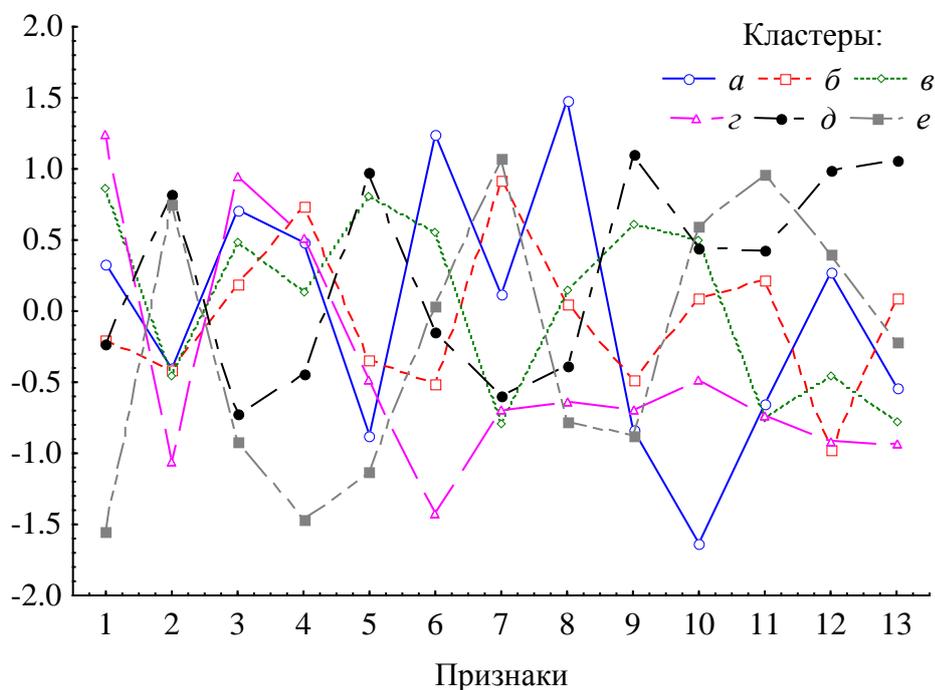


Рисунок 7.1 – Средние значения кластеров (*a–e*) в единицах стандартного отклонения от среднего (ось ординат) по 13 признакам (1 – длина хвои на песчаной почве (ПП); 2 – продолжительность жизни хвои на ПП; 3 – масса исходных семян; 4 – высота на суглинистой почве (СП); 5 – высота на ПП; 6 – сохранность на СП; 7 – сохранность на ПП; 8 – запас на СП; 9 – запас на ПП; 10 – доля прямоствольных на СП; 11 – доля прямоствольных на ПП; 12 – доля неповрежденных деревьев снежным шютте на ПП; 13 – доля неповрежденных деревьев ценангиевым некрозом на ПП)

Дисперсионный анализ показал, что все 13 признаков являются значимыми при выделении кластеров. Наибольший уровень значимости ($p < 0.001$) отмечается для длины хвои и высоты деревьев на ПП, сохранности на двух участках, запаса на ПП, доли прямоствольных на СП и доли неповрежденных деревьев снежным шютте и ценангиевым некрозом на ПП.

Кластер «а» имеет высокие средние значения сохранности (1.24) и запаса (1.49) на СП, массы исходных семян (0.71), но низкие – доли прямоствольных деревьев на СП (–1.63) и ПП (–0.65), высоты (–0.87) и запаса (–0.83) на ПП, выраженные в единицах стандартного отклонения от среднего по 33 климатипам.

Кластер включает пять климатипов, представляющих южные популяции лесостепных зон Средней Сибири, Забайкалья и Дальнего Востока (Рисунок 7.2). Исключением является тавдинский климатип (№ 30) из южной тайги Западной Сибири, соседствующий с лесостепной зоной и отличающийся от других представителей кластера средними показателями доли прямоствольных деревьев на СП (0.01) и массы исходных семян (0.08). Для кластера «а» отличительным признаком является самый высокий запас стволовой древесины на СП.

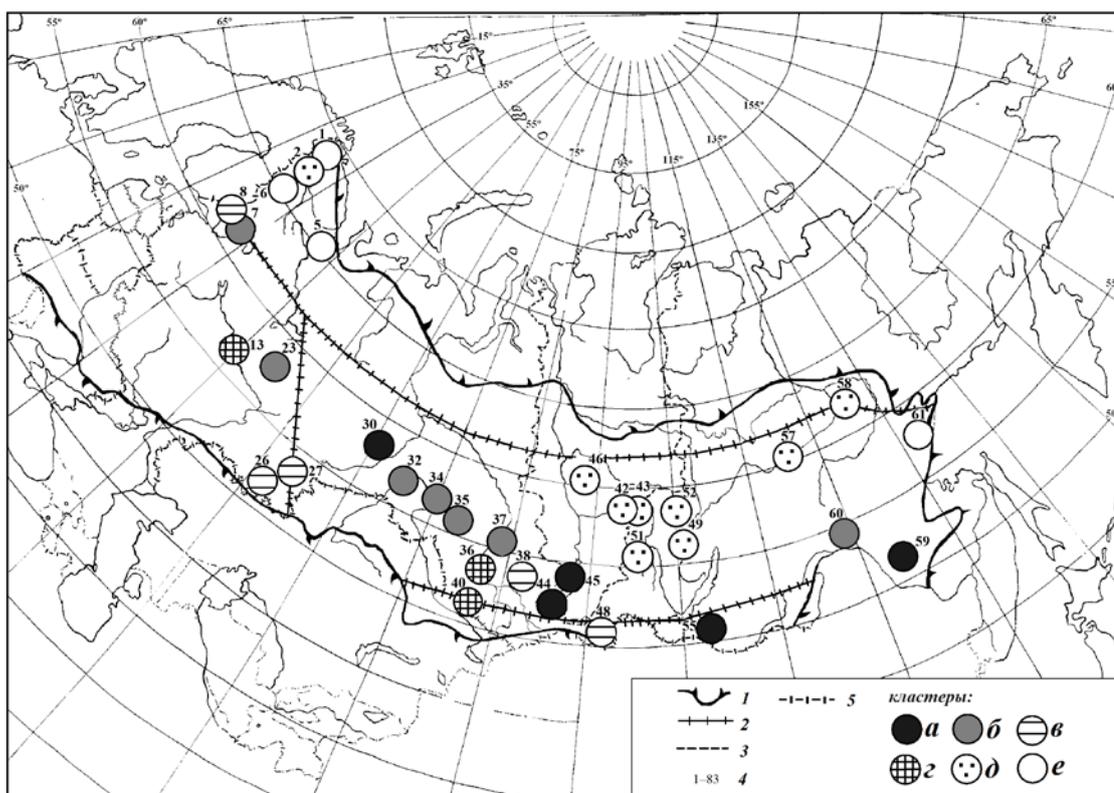


Рисунок 7.2 – Выделенные кластеры по 13 признакам (1 – граница ареала вида; 2 – граница подвидов по Л.Ф. Правдину (1964); 3 – граница Красноярского края; 4 – авторские номера климатипов; 5 – граница государств; кластеры: а – е)

Кластер «б» по квадрату Евклидова расстояния (Е.р.) расположен ближе других к кластеру «а» (0.96), но имеет от него ряд отличий. Кластер состоит из семи климатипов, имеющих в среднем высокие показатели высоты на СП (0.73) и сохранности на ПП (0.92), но отличающихся низкими показателями сохранности на СП (−0.51), запаса на ПП (−0.48) и доли неповрежденных деревьев снежным шютте (−0.98). К кластеру относятся климатипы из средней тайги Карелии,

южной тайги Кировской области, лесостепи Западной Сибири, а также урушинский климатип (№ 60) из горно-таежной зоны Амурской области, имеющий низкие показатели высоты на СП (-0.22) и сохранности на ПП (0.26).

Кластер «в» расположен близко к кластеру «б» по квадрату Е.р. (0.79), представлен пятью климатипами, имеющими в среднем относительно высокие значения длины хвои (0.86), высоты (0.81) и запаса (0.62) на ПП, и низкие показатели на ПП: сохранности (-0.79), доли прямоствольных деревьев (-0.76), доли неповрежденных деревьев снежным шютте (-0.45) и ценангиевым некрозом (-0.78). Кластер представлен в основном южными климатипами, приуроченными к горным территориям (Южный Урал, лесостепная зона в предгорьях Салаирского кряжа и горно-таежная зона в Тыве). Исключением является сортавальский климатип (№ 8) из средней тайги Карелии, имеющий высокий показатель доли прямоствольных деревьев на ПП (0.75).

Кластер «г» близко расположен к кластеру «б» (0.72) и «в» (0.77) по квадрату Е.р. Представляют кластер три климатипа: городецкий (№ 13) из подтайги Тамбовской области, сузунский климатип (№ 36) из лесостепи Новосибирской области и ракистовский климатип (№ 40) из ленточных боров Алтайского края. Климатипы данного кластера имеют длинную хвою ($0.87-1.44$), короткую продолжительность ее жизни ($-1.59-0.22$), низкую сохранность деревьев на СП ($-1.82-1.09$) и низкие доли деревьев неповрежденных деревьев снежным шютте ($-1.15-0.74$) и ценангиевым некрозом ($-1.35-0.61$). Ракистовский климатип отличается высокой массой исходных семян, (2.67 в единицах стандартного отклонения), по сравнению с сузунским (0.35) и городецким (-0.19).

Кластер «д» относительно остальных кластеров близко расположен к кластеру «в» (0.96) и дальше расположен от кластеров «а» (2.03) и «г» (2.01). Кластер состоит из 9 климатипов, места происхождения которых приурочены к горно-таежной и южной-таежной зонам Красноярского края и южной тайге, подтайге и лесостепи Иркутской области, горно-таежной зоне и средней тайге Якутии, а также средней тайге Мурманской области. Климатипы сосны кластера

«д» в среднем имеют в среднем высокие показатели продолжительности жизни хвои (0.82), высоты (0.97) и запаса стволовой древесины (1.11) на ПП, доли деревьев неповрежденных снежным шютте (0.98) и ценангиевым некрозом (1.06). Сосна данного кластера имеет относительно низкий показатель массы семян (-0.72) и сохранности на ПП (-0.59). Отличительными признаками кластера является относительно высокие показатели стволовой продуктивности и хорошая устойчивость к грибным патогенам.

Кластер «е» ближе всех расположен к кластеру «б» (1.06) по квадрату Е.р. и дальше всего от кластера «г» (2.33). Кластер «е» представлен четырьмя климатипами, представляющими по происхождению северные широты – лесотундру Мурманской области, северную тайгу Архангельской области и Карелии и горную тайгу Дальнего Востока. Климатипы сосны кластера в среднем имеют небольшую длину хвои (-1.54) и высокую продолжительность ее жизни (0.75), низкие показатели массы семян (-0.92) и высоты на СП (-1.46) и ПП (-1.13). Также, у них отмечаются высокие показатели сохранности на ПП (1.08) и доли прямоствольных деревьев на СП (0.60) и ПП (0.96), низкие запасы стволовой древесины на СП (-0.78) и ПП (-0.87). По восприимчивости к снежному шютте популяции сосны данного кластера имеют относительно хороший показатель устойчивости (0.40). Отличительными характеристиками кластера является короткая хвоя и низкая стволовая продуктивность у климатипов сосны.

Кластерный анализ по 13 признакам подтверждает разную адаптацию климатипов из северных и южных широт в разных лесорастительных условиях. Климатипы северных широт, в том числе представители подвида «лапландская», хорошо растут и устойчивы к грибным патогенам в условиях дерново-подзолистой песчаной почвы (ПП) и значительно хуже – на темно-серой лесной суглинистой почве (СП). Южные климатипы, в том числе популяции сосны, относящиеся к кулундинскому подвиду по Л.Ф.Правдину, наоборот, плохо растут на ПП, восприимчивы к грибным патогенам, поражающим хвою, но лучше адаптированы к условиям СП. Иногда эта закономерность нарушается, и обнаруживаются хороший рост и продуктивность климатипов из южных регионов

в условиях ПП. Например, климатипы с юга Урала – авзянский и белорецкий из Башкирии и курганский из Курганской области, имеют хорошие показатели стволовой продуктивности относительно контроля и средних значений на экспериментальном участке. Очевидно, что эти климатипы имеют более широкую норму адаптивной реакции и меньше ограничений в пункте испытания. Во-вторых – в географических культурах до 40-летнего возраста отмечается нестабильность роста в высоту. В связи с этим, можно предположить, что к 60–80-летнему возрасту у некоторых изменится структура древостоя и сменится ранговое положение. В любом случае, эти климатипы требуют более продолжительных наблюдений.

Основой кластерного анализа, повлиявшей на результат, является взаимосвязь морфолого-анатомических показателей ассимиляционного аппарата с другими показателями роста и состояния деревьев у климатипов. Например, устойчивость климатипов к патогенам тесно связана с морфологией хвои и концентрацией летучих веществ, а высота, продуктивность и структура древесины – с сохранностью растений и морфологическими особенностями ассимиляционного аппарата. Сохранность деревьев, и в меньшей степени высота деревьев у климатипов, зависят от массы семян материнских насаждений, что подтверждается корреляционными связями, показанными в предыдущих главах. Таким образом, кластерный анализ по комплексу таксационно-лесоводственных и морфологических показателей хвои демонстрирует дифференциацию климатипов, и их пространственную сгруппированность на разных территориях лесорастительных зон в ареале сосны обыкновенной.

7.2. Итоговая оценка роста климатипов сосны в географических культурах

Усредненный показатель по комплексу признаков, выраженных в долях стандартного отклонения от средних значений сохранности, высоты, диаметра, объема ствола, запаса древесины, доли прямоствольных деревьев и фитопатологического состояния в период эпифитотии является итоговой оценкой роста и состояния климатипов сосны в географических культурах.

По средним значениям, как отдельных селекционных показателей (см. Главу 3), так и по усредненному показателю комплекса признаков, названного «критерием успешности роста» (КУР), выделены группы климатипов с близкими значениями исследуемых признаков, и представляющие определенные географические территории. На Рисунке 7.3 эти территории условно выделены линиями и обозначены римскими цифрами.

Климатипы с территории № I. Климатипы из Мурманской области (№№ 1, 2), северной тайги Карелии (№ 6) и Архангельской области (№ 5) имеют относительно близкие значения КУР, особенно в условиях экспериментального участка с темно-серой лесной почвой, представляют кластер «e». Среди климатипов этой группы выделяется кандалакшский климатип (№ 2) с относительно высоким КУР (+1.1 σ) в условиях ПП, относится к кластеру «d». Особенности роста, морфологии хвои и массы семян кандалакшского климатипа подтверждает кластерный анализ. По результатам исследований географических культур на ПП кандалакшский климатип выделяется в группу перспективных.

Климатипы с территории № II. Большинство климатипов из средней тайги Карелии (№№ 7–9), Архангельской области (№ 3) и Республики Коми (№ 63), а также из зоны южной тайги Вологодской (№ 4) и Кировской (№ 23) областей имеют близкие положительные значения КУР. На участке с ПП отмечаются в основном существенные превышения по показателю успешности над средним, за исключением пряжинского (№ 7) и плесецкого (№ 3), у которых КУР находится на уровне среднего значения. На участке с СП у всех представителей отмечаются превышения над средним значением.

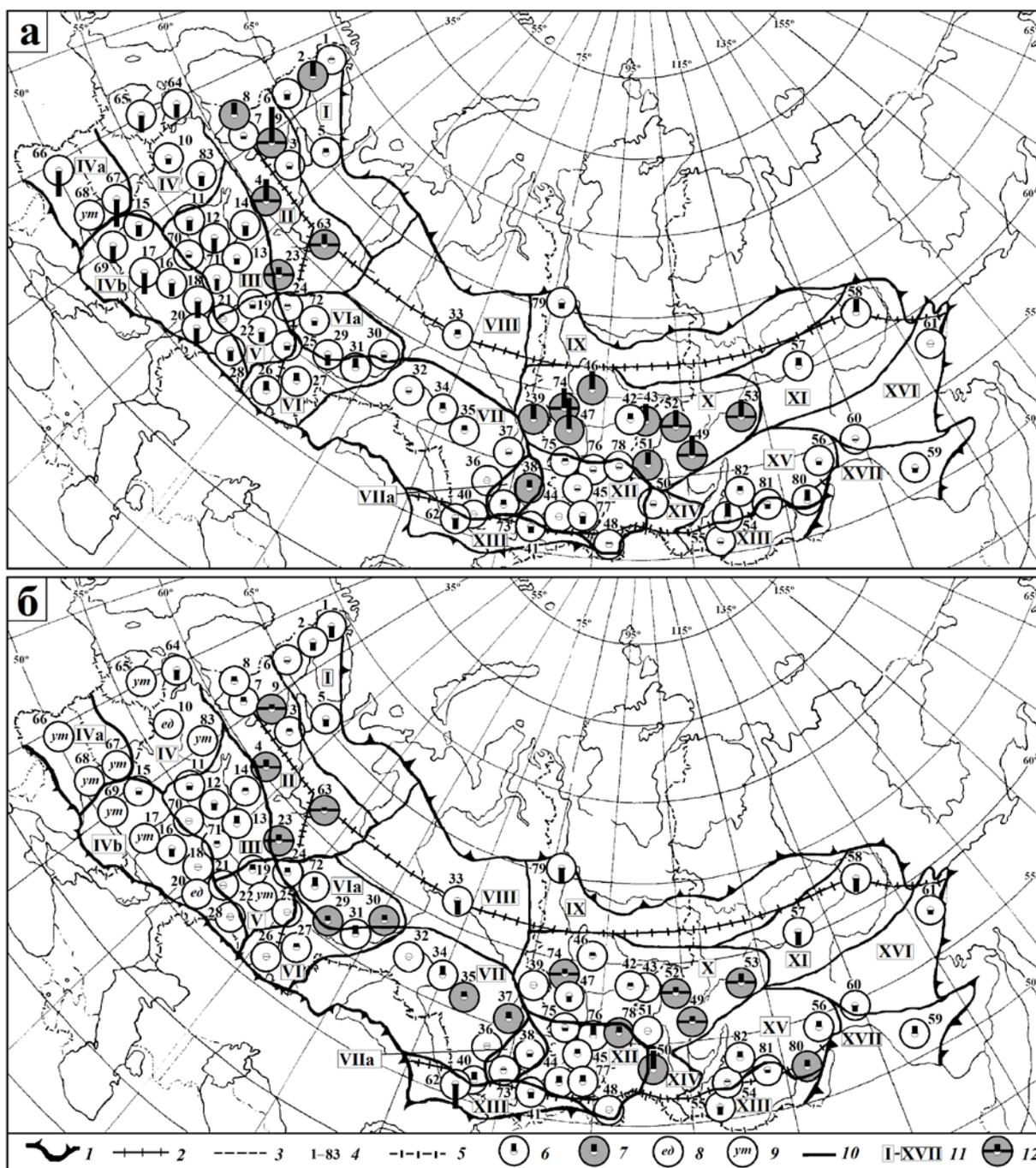


Рисунок 7.3 – Успешность роста климатипов по комплексу признаков в долях стандартного отклонения (σ) от среднего значения на песчаной (а) и суглинистой (б) почвах (1–5 – см. Рисунок 7.2; 6 – отклонение критерия успешности от среднего (вверх – положительное, вниз – отрицательное; радиус внешней окружности – 1σ); 7 – перспективные климатипы на одном участке; 8 – единично сохранившиеся деревья; 9 – утраченные климатипы; 10 – границы групп климатипов; 11 – номера территорий выделенных групп; 12 – перспективные климатипы на двух участках.

Климатипы с территории № III. Группа климатипов сосны из центральных регионов: Нижегородская (№ 13), Московская (№ 11), Костромская

(№ 14), Владимирская (№ 12), Рязанская (№ 70) области, а также из северо-западной части Ульяновской области (№ 71) – в основном имеют сходные позиции по итоговой оценке, особенно в условиях ПП. Относительно усредненной итоговой оценки успешности роста эти климатипы значительно отстают, особенно на экспериментальном участке с ПП. В условиях СП у некоторых климатипов КУР достигает уровня среднего значения. Многие климатипы с этой территории представляют 4-й кластер. Климатипы этого кластера имеют относительно длинную хвою (50–65 мм) и короткую ПЖХ – 3 года на ПП и 4 года на СП.

Климатипы с территорий № IV, IVa и IVb. Схожесть значений основных исследуемых показателей климатипов, имеющих значительное отставание по росту в высоту от контроля и среднего показателя, а также низкие значения КУР отмечаются у сосны с территории западной и юго-западной частей ее ареала. **Территорию № IV** составляют климатипы сосны из зоны смешанных лесов Латвии (№ 65), подтаежных лесов Псковской области (№ 10) и южной тайги Эстонии (№ 64) и Новгородской области (№ 83). При этом наименьшим значением КУР (–1.0) отличается яунелгавский климатип (№ 65). **В территорию № IVa** вошли юго-западные климатипы сосны из широколиственных и смешанных лесов и лесостепей Украины (№№ 66, 68) и Беларуси (№ 67). Самыми минимальными значениями КУР среди всех климатипов на песчаной почве отличаются дубровицкий (№ 66) и ленинский климатипы (№ 67) (–1.7 и –1.8 соответственно), бориспольский климатип (№ 68) является полностью утраченным из-за низкой сохранности. **К территории № IVb** относятся климатипы из сосново-широколиственных лесов Сумской области Украины (№ 69), лесостепных территорий Брянской (№ 15), Воронежской (№ 17), Тамбовской (№ 16), Пензенской (№ 18) областей, а также степной зоны Саратовской (№ 20) и Оренбургской (№ 28) областей. Климатипы с этих территорий отличаются низкими сходными показателями сохранности, средней высоты и устойчивости к грибным патогенам, особенно на участке с ПП.

Климатипы с территории № V. К этой группе относится сосна из южных районов Предуралья (зона лесостепей и степей): южные климатипы из Татарстана (зеленодольский и камский №№ 19 и 22), восточной части Ульяновской области (мелекесский № 21) и Башкортостана (дюртюлинский № 25). Эти популяции сосны имеют близкие значения КУР, отстающие от среднего значения.

Климатипы с территориями №№ VI и VIa. Группа климатипов с Южного и Среднего Урала (зоны лесостепи, подтайги, таежных горных лесов) – авзянский № 26 и белорецкий № 27 из Башкирии и курганский № 31 с Зауралья имеют сходные значения КУР. Средняя высота, сохранность и стволовая продуктивность отмечается у них на уровне контроля и выше. В природных насаждениях Южного Урала и Приуралья В.П. Путенихиным (Путенихин, 2000а, 2000б) выделены три популяции сосны, дифференциация которых подтверждена и генетическими исследованиями З.Х. Шигапова (Шигапов, 2005). В географических культурах дюртюлинский климатип (№ 25), выделенный в территорию № V, отличается по успешности роста от авзянского (№ 26) и белорецкого (№ 27), выделенных в группу климатипов с территории № VI, что согласуется с выделенными В.П. Путенихиным «равнинно-плоскогорной популяции», к которой отнесен дюртюлинский климатип, и «горной южноуральской», представителями которой являются авзянский и белорецкий климатипы. Происхождения сосны в северной части территории, расположенные в зоне подтайги, горной и южной тайги (воткинский, ревдинский, тавдинский, оханский (№№ 24, 29, 30, 72), имея сходные значения по КУР, уступают контролю на песчаной почве. На суглинистой почве критерий успешности у них выше контрольного варианта. Эти климатипы отнесены к территории № VIa.

Климатипы с территории № VII. Относительно успешным ростом выделяются происхождения сосны с территории Западной Сибири (подзона лесостепи, №№ климатипов: 32, 34–37, 40, 73), представляют в основном кластер «б», климатип № 36 представляет кластер «г». По квадрату Е.р. кластеры близки между собой. Показатели роста в высоту и сохранности климатипов кластера «б»,

имеют схожий характер и соответствуют средним значениям или выше среднего на экспериментальных участках с разными лесорастительными условиями.

Климатипы с **территории № VIIa** расположены в предгорных лесостепных условиях Салаирского кряжа (гурьевский климатип № 39) и Предалтайской равнины (боровлянский климатип № 73). По сравнению с климатипами из соседних территорий у них отмечаются относительно высокие показатели КУР на песчаной почве, а в условиях суглинистой почвы, они находятся на среднем уровне и уступают климатипам из соседних территорий.

К **территории № VIII** относится Сургутский климатип (№ 33) из средней тайги, имеющий показатель успешности роста выше среднего на песчаной почве, но в условиях суглинистой почвы этот показатель очень низкий (−0.9).

Климатип с территории № IX. Сосна из северной тайги Красноярского края, туруханский климатип (№ 79), в разных лесорастительных условиях географических культур имеет относительно низкие значения по средней высоте, запасу стволовой древесины, размерам хвои и относительно высокую продолжительность жизни (5 лет), относится к северным соснам.

Климатипы с территории № X. Группа, состоящая из климатических экотипов сосны из центральных районов Красноярского края (№№ 42, 43, 46, 47 и 74), Иркутской (№№ 49, 51, 52 и 53) и Томской (№ 39) областей, очень успешна в росте, имеет близкие значения по высоте, сохранности и устойчивости к патогенам. Все климатипы этой группы представляют один тот же кластер «д». Выделенная территория охватывает центральную часть Средней Сибири, западную часть Иркутской области в верхнем течении р. Лены с подтаежными, южно-таежными и лесостепными лесами. Особенно высокие показатели успешности роста у климатипов данной группы отмечаются в условиях дерново-подзолистой песчаной почвы.

Климатипы с территории № XI. Близкие значения в росте и сохранности выявлены у климатипов с территории Якутии (олекминского и якутского: №№ 57 и 58). Сосне этого региона А.И. Ирошников (Ирошников, 1974) придает статус климатического экотипа, что подтверждают результаты наших исследований. На

участке с дерново-подзолистой песчаной почвой у сосны с этой территории отмечается успешный рост, но в условиях темно-серой лесной суглинистой почвы, КУР значительно ниже среднего.

Климатипы с территории № XII. Представляют группу популяции сосны с юга Сибири, из лесостепных и подтаежных лесов Алтая-Саянской горной системы (№№, 75, 76, 78, 45, 77), Хакасии (№ 44), Тывы (№ 48). Климатипы №№ 44 и 45 (абазинский и минусинский) относятся к одному и тому же кластеру «а», к данной территории по КУР также относится балгазынский климатип (№ 48) из Республики Тыва (кластер «в»). В условиях суглинистой почвы климатипы с территории № XII имеют в ряде случаев успешные показатели роста относительно Ангаро-Ленского лесосеменного района (ЛСР) (территория № X). В условиях песчаной почвы популяции отличаются близкими и явно менее успешными итоговыми показателями роста и устойчивости. В пределах группы климатипов данной территории выделяется балгазынская популяция (№ 48), отнесенная Л.Ф. Правдиным к кулундинскому подвиду. Из всех популяций, относящихся к кулундинской сосне, показатель успешности роста балгазынского климатипа отмечается на уровне среднего значения в условиях песчаной и суглинистой почв, поэтому он отнесен к территории № XII. Особенности роста балгазынского климатического экотипа в географических культурах и выявленные отличия в природных популяциях генетическими исследованиями (Экарт и др., 2014), показывают его дифференциацию и подтверждают отношение к «кулундинской группе сосен» и особое положение на территории № XII. Высокими показателями средней высоты и запаса древесины, длиной хвоей и меньшей ее продолжительностью жизни отличаются ермаковская и минусинская популяции в условиях суглинистой почвы. Дифференциация минусинской сосны показана А.К. Экартом с соавторами в генетических исследованиях природных популяций (Экарт и др., 2014).

Климатипы с территории № XIII. Представляют территорию климатипы с юга ареала: из степной зоны бывшей Семипалатинской области Казахстана (№ 62), горно-таежной зоны Алтая (№ 41), подтаежной зоны Бурятии (№ 55) и горно-

таежной зоны Забайкальского края (№ 81). Места происхождения этих климатипов расположены южнее 52° с.ш., кроме климатипа № 81, расположенного в пределах 4 минут от 52° с.ш. В основном перечисленные климатипы по Л.Ф Правдину относятся к кулундинской сосне. По его мнению, сосна, произрастающая в Азии южнее 52° с.ш. относится к подвиду «кулундинская» (Правдин, 1964, стр. 150). Данные климатипы сосны имеют низкие показатели роста и запаса древесины в разных лесорастительных условиях географических культур.

Климатип с территории № XIV. Высокие показатели роста и стволовой продуктивности отмечаются у климатипа № 50, представляющего продуктивные сосняки из лесостепной зоны Иркутской области. В условиях дерново-подзолистой песчаной почвы у данного климатипа отмечается средний показатель успешности, а на темно-серой лесной суглинистой почве выявлено очень высокое значение КУР, что отличает его от других происхождений сосны в этом регионе.

Климатипы с территории № XV. Неоднозначные значения усредненного показателя по комплексу признаков отмечаются у климатипов из Бурятии и Забайкальского края. Климатические экотипы из подтаежных и лесостепных районов Бурятии (№№ 54, 82) и подтаежных лесов Забайкальского края (№ 80) имеют относительно высокие или на уровне контроля показатели успешности роста, особенно на суглинистой почве. Сниженная успешность роста относительно среднего значения в условиях песчаной почвы отмечается у могочинского климатипа из Забайкальского края (№ 56) из горно-таежной зоны на границе с Амурской областью. Нерчинский климатип (№ 80) из Забайкальского края выделяется высокими показателями КУР в разных почвенных условиях географических культур. Климатипы данной территории требуют дальнейшего мониторинга. Для уточнения лесосеменных районов этого региона требуется учитывать результаты исследований географических культур, созданных в Бурятии.

Климатипы сосны с территории № XVI из горно-таежных районов Амурской области (№ 60) и Хабаровского края (№ 61) имеют сходные, на уровне

среднего значения показателей успешности роста на песчаной и низкие – на суглинистой почве.

Территорию № XVII представляет свободненский климатип (№ 59) из лесостепной зоны Амурской области. Показатель успешности роста этого климатипа ниже контроля и среднего в условиях песчаной почвы и выше контроля в условиях СП.

Таким образом, на основе сходства усредненного показателя по комплексу признаков (КУР), отмечается внутривидовая дифференциация сосны обыкновенной в географических культурах. В условиях песчаной почвы КУР у климатипов варьирует от -1.8 до $+2.1$, у контроля составляет $+0.4$, в условиях суглинистой – от -1.5 до $+1.1$, у контроля $+0.3$ (Рисунок 7.3). Выделена 21 группа климатипов сосны, имеющих близкие значения усредненного показателя. Между выделенными группами отмечаются различия по итоговой оценке. Климатипы сосны на территории европейской части России выделены в шесть групп (I–IV, IVa, IVb), достигая на юге территорию Южного Предуралья (IVb); на территории Урала – в три (V, VI, VIa); в Западной Сибири – в три (VII, VIIa, VIII); в Средней и частично Восточной Сибири – в шесть (IX–XIV) групп. Климатипы из Забайкалья и Дальнего Востока представляют три группы (XV–XVII). На выделенных территориях можно успешно перемещать семена сосны обыкновенной, особенно это относится к территориям №№ X–XIV.

В пределах некоторых выделенных групп отмечаются климатипы сосны, имеющие специфические особенности по морфологии роста и устойчивости в связи с меньшими ограничениями при адаптации в пункте испытания. В пределах некоторых выделенных групп отмечаются климатипы с успешным ростом и устойчивостью, в связи с меньшими ограничениями при адаптации в пункте испытания. Среди выделенных 16 перспективных климатипов на песчаной почве и 15 – на суглинистой, отобраны восемь климатипов, отличающихся широкой нормой адаптивной реакции к экологическим факторам в географических культурах. К ним относятся: № 9 пудожский из Карелии, № 63 корткеросский – Республики Коми, № 4 тотемский – Вологодской области, № 23 слободской –

Кировской области, № 49 усть-кутский, № 52 катангский и № 53 мамский – Иркутской области, № 74 ниже-енисейский – Красноярского края. Данные климатипы имеют высокие или на уровне контроля показатели роста и устойчивости в разных почвенных условиях в географических культурах. Положительный КУР на песчаной почве у них варьирует от 0.6 до 2.1, на суглинистой: от 0.3 до 0.6 (Рисунок 7.3). Средние значения основных показателей перспективных климатипов показаны в Таблице 7.1.

Анализ критерия успешности роста по комплексу исследуемых показателей позволил выделить пять лесосеменных районов (ЛСР) на территории Красноярского края, Иркутской области, Якутии, Хакасии и Тывы. Их представляют следующие лесосеменные районы: 1. Туруханско-Эвенкийский, 2. Ангаро-Ленский, 3. Саянский, 4. Иркутский, 5. Якутский (Рисунок 7.4).

«Туруханско-Эвенкийский» лесосеменной район занимает территории Туруханского, Эвенкийского, Байкитского и Тунгусско-Чунского лесничеств Красноярского края и северную и среднюю часть Катангского лесничества Иркутской области, что соответствует ЛСР № 40 с подрайонами (а-г) по районированию 1982 г. По действующему районированию (2015 г.) рассматриваемая территория является частью ЛСР № 10 и № 11.

«Ангаро-Ленский» ЛСР в сравнении с районированием 1982 г. (Лесосеменное ..., 1982) представляет собой расширенную территорию № 56 Ангаро-Илимского ЛСР за счет частично прилегающих к нему районов и подрайонов: № 47 – Средне-Енисейского (а, б); № 48 – Тунгусского (а, б, в); № 57 – Верхне-Ленского (а); № 58 – Южно-Ангарского (а, б); № 55 – Томского (б, г). Основанием для этого расширения является успешный рост и устойчивость климатипов сосны (№№ 39, 74, 42, 43, 47, 46, 52, 51, 49, 53) с присоединенных территорий в пункте испытания географических культур (Кузьмина, Кузьмин, 2012; Кузьмин, Кузьмина, 2020б). Сходные значения КУР у климатипов Ангаро-Ленского района, подтвержденные кластерным анализом (Рисунок 7.2) являются основанием для выделения района в категорию климатического экотипа.

Таблица 7.1. Средние значения основных показателей перспективных климатипов сосны – кандидатов в сорта-популяции*

Климатип		Показатели						
№	Название (лесничество, область, край или республика), единый инвентарный номер)	С	В	Д	П	О	З	Ц
		%	$\bar{X} \pm m$, м	$\bar{X} \pm m$, см	%	дм ³	м ³ /га	%
В условиях песчаной почвы								
2	Кандалакшский, Мурманская, 2	63	7.4±0.21	6.9±0.22	100	14.9	86	59
4	Тотемский, Вологодская, 9	62	8.8±0.25	7.5±0.36	92	20.7	104	36
8	Сортавальский, Карелия, 16	63	7.4±0.21	6.7±0.23	92	14.1	82	48
9	Пудожский, Карелия, 17	71	9.7±0.30	8.4±0.32	100	28.3	157	84
23	Слободской, Кировская, 68	85	6.8±0.20	5.5±0.30	88	8.8	63	83
38	Гурьевский, Кемеровская, 89	62	7.5±0.21	6.4±0.30	84	13.0	66	28
39	Колпашевский, Томская, 88	85	7.5±0.26	6.5±0.22	94	11.4	78	74
42	Богучанский Красноярский, 94	76	6.3±0.20	5.6±0.22	87	8.5	57	72
43	Проспихинский, Краснояр., 101	69	7.8±0.30	6.8±0.32	93	15.2	87	86
46	С.-Енисейский, Краснояр., 102	78	8.2±0.14	6.3±0.25	91	13.7	95	99
47	Енисейский, Краснояр., 103	79	9.1±0.24	7.9±0.30	100	23.6	162	93
49	Усть-Кутский, Иркутская, 106	73	8.3±0.20	7.1±0.30	86	17.6	110	90
51	Вихоревский, Иркутская, 108	50	7.9±0.33	7.0±0.33	75	16.3	66	82
52	Катангский, Иркутская, 109	56	8.2±0.23	7.4±0.30	96	18.9	85	64
53	Мамский, Иркутская, 110	84	8.2±0.25	6.4±0.40	94	14.1	84	81
63	Корткеросский, Коми, 10	65	7.2±0.21	6.2±0.28	100	11.8	69	54
74	Н.-Енисейский, Краснояр., 93	47	8.6±0.24	7.7±0.32	94	21.3	78	81
В условиях суглинистой почвы								
4	Тотемский, Вологодская, 9	21	17.3±0.15	17.0±0.56	88	196	343	-
9	Пудожский, Карелия, 17	23	16.0±0.29	16.5±0.58	92	172	346	
23	Слободской, Кировская, 68	26	16.8±0.22	15.6±0.53	95	161	353	
29	Ревдинский, Свердловская, 76	37	16.4±0.18	14.7±0.41	80	140	450	
30	Тавдинский, Свердловская, 77	60	15.6±0.18	12.2±0.35	88	92	457	
35	Кыштовский, Новосибирская, 85	38	16.4±0.24	14.5±0.57	90	136	347	
37	Болотнинский, Новосибирская, 87	26	16.7±0.30	15.9±0.58	88	166	351	
42	Богучанский Красноярский, 94	46	15.8±0.18	13.6±0.36	91	116	354	
49	Усть-Кутский, Иркутская, 106	37	15.7±0.23	15.0±0.52	89	140	388	
50	Зиминский, Иркутская, 107	36	17.1±0.20	18.1±1.02	88	220	502	
52	Катангский, Иркутская, 109	23	16.5±0.17	16.6±0.44	90	179	331	
53	Мамский, Иркутская, 110	29	18.2±0.20	15.9±0.51	88	180	412	
63	Корткеросский, Коми, 10	32	15.6±0.32	14.6±0.55	98	132	369	
74	Н.-Енисейский, Краснояр., 93	58	15.6±0.30	13.0±0.37	93	104	395	
78	Канский, Краснояр., 97	42	16.5±0.21	13.9±0.39	90	126	425	
80	Нерчинский, Забайкальский, 114	44	16.3±0.25	14.3±0.56	80	131	459	

*Примечание: № – авторский номер климатипа; С – сохранность; В – высота; Д – диаметр; П – доля прямоствольных деревьев; О – объем ствола; З – запас стволовой древесины; Ц – доля устойчивых к ценангиевому некрозу

«Саянский» лесосеменной район представляют сосновые леса юга Красноярского края, юго-западной части Иркутской области (южная часть Нижнеудинского лесничества), Хакасии и Тывы. Популяции этого района имеют

относительно успешные показатели роста в условиях суглинистой почвы и менее успешные (относительно климатипов Ангаро-Ленского ЛСР) в условиях песчаной почвы. Границы Саянского ЛСР примерно сохраняются в границах районирования 1982 г. за исключением северной границы, она проходит немного севернее, чем ранее в ЛСР № 60, ориентиром являются климатипы №№ 75 и 78. В Саянский ЛСР включены Минусинский (№ 71) и Центрально-Тувинский (№ 72) ЛСР. Относительно действующего лесосеменного районирования данная территория частично соответствует фрагментам четырех ЛСР (№№ 13, 14, 16, 17). Среди всех сосняков Саянского ЛСР выделяется популяция сосны балгазынского бора (территория Республики Тыва), представляющая кулундинский подвид сосны по Л.Ф Правдину. Критерий успешности роста балгазынского климатипа в условиях песчаной почвы отмечается на уровне контрольного варианта, и является лучшим результатом среди всех популяций Саянского ЛСР и популяций сосны кулундинского подвида сосны. Также, сосну балгазынского климатипа отличают относительно крупные по размеру шишки, собранные в географических культурах. Выявленные особенности балгазынского климатипа позволяют отнести его к категории климатического экотипа.

«Иркутский» лесосеменной район представляют сосновые леса юго-западной предбайкальской территории Иркутской области, что соответствует ЛСР № 18 действующего лесосеменного районирования. К «Якутскому» району, выделенному на территории Иркутской области, отнесены сосняки Бодайбинского лесничества, а также сосняки с территории Якутии – олекминский и якутский климатипы. Выделенная территория Якутского района является фрагментом ЛСР № 49–51 по районированию 1982 г. и фрагментом ЛСР № 20 действующего районирования.

Между лесосеменными районами отмечаются различия по КУР, длине и продолжительности жизни хвои, массе семян (Таблица 7.2). Так, значимые различия выявлены между популяциями сосны Ангаро-Ленского ЛСР и популяциями Саянского ЛСР по критерию успешности роста ($p < 0.001$), массе семян ($p < 0.001$), длине и продолжительности жизни хвои ($p < 0.05$).

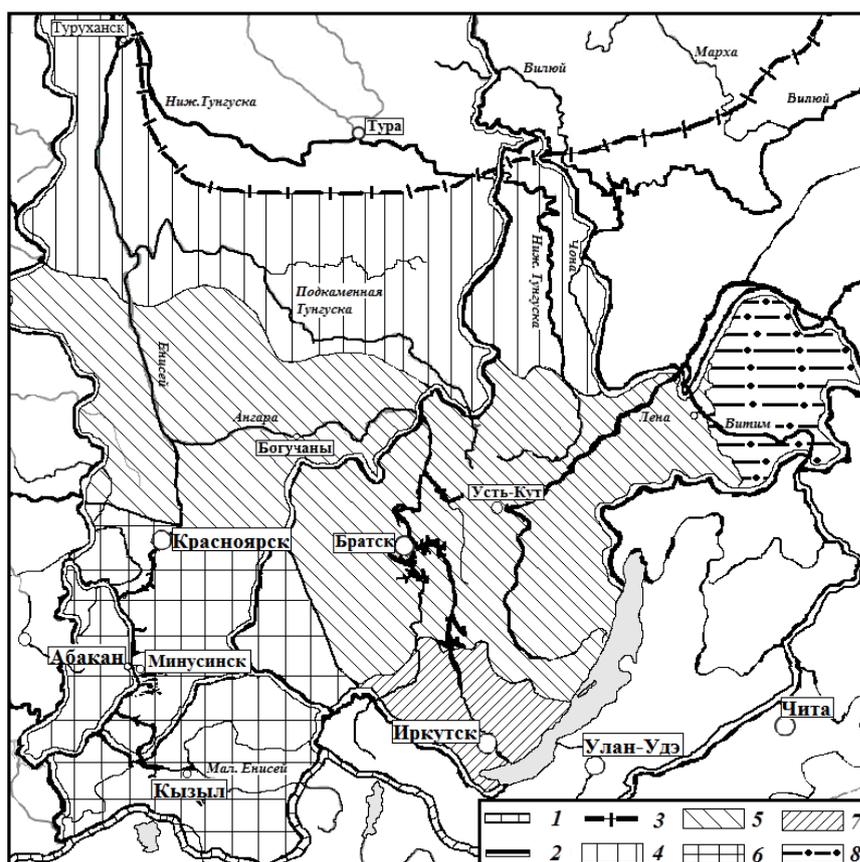


Рисунок 7.4 – Лесосеменные районы сосны обыкновенной в Сибири, выделенные на основе результатов исследования географических культур (1 – граница государств; 2 – граница регионов России; 3 – северная граница ареала сосны обыкновенной; районы: 4 – Туруханско-Эвенкийский; 5 – Ангаро-Ленский; 6 – Саянский; 7 – Иркутский; 8 – Якутский)

Таблица 7.2 – Средние значения показателей ЛСР на песчаной (ПП) и суглинистой (СП) почвах

ЛСР		КУР		Длина хвои, мм		ПЖХ, лет		ИМС, г
№	Название (количество климатипов)	ПП	СП	ПП	СП	ПП	СП	
1	Туруханско-Эвенкийский (1)	-0.40	-1.00	22.70	52.40	3.70	4.70	—
2	Ангаро-Ленский (10)	+1.14	+0.18	25.81	60.97	4.05	4.94	4.72
3	Якутский (2)	+0.75	-0.90	26.15	—	4.15	6.15	5.17
4	Иркутский (1)	-0.10	+1.10	26.60	—	—	—	4.54
5	Саянский (7)	-0.01	+0.30	29.26	67.20	3.54	4.60	6.05

Результаты оценки внутривидовой дифференциации сосны по критерию успешности роста, показателям хвои и массе семян в географических культурах позволяют уточнить состав климатических экотипов, выделенных А.И. Ирошниковым (Ирошников, 1977а) в Сибири. Так, на территории Средней и

частично Восточной Сибири рекомендуется Ангаро-Ленский климатический экотип взамен Ангарского и Верхнеленского. Среди популяций кулундинского климатического экотипа к обособленному выделению рекомендуется балгазынская популяция сосны.

Кластерный анализ 73 климатипов по двум экспериментальным участкам с применением комплекса признаков в основном подтверждает выделенные лесосеменные районы на территории Средней и частично Восточной Сибири. Так, все климатипы Ангаро-Ленского ЛСР (кроме контроля) представляют кластер № 2. Северные климатипы Якутского и Туруханско-Эвенкийского районов представляют кластер № 1. Климатипы (№№ 75, 76, 78, 45, 44, 77, 48) Саянского ЛСР представляют кластеры №№ 4, 5, 6. Климатипы данных кластеров имеют различия по сохранности и устойчивости к патогенам в условиях песчаной почвы (Рисунок 7.5).

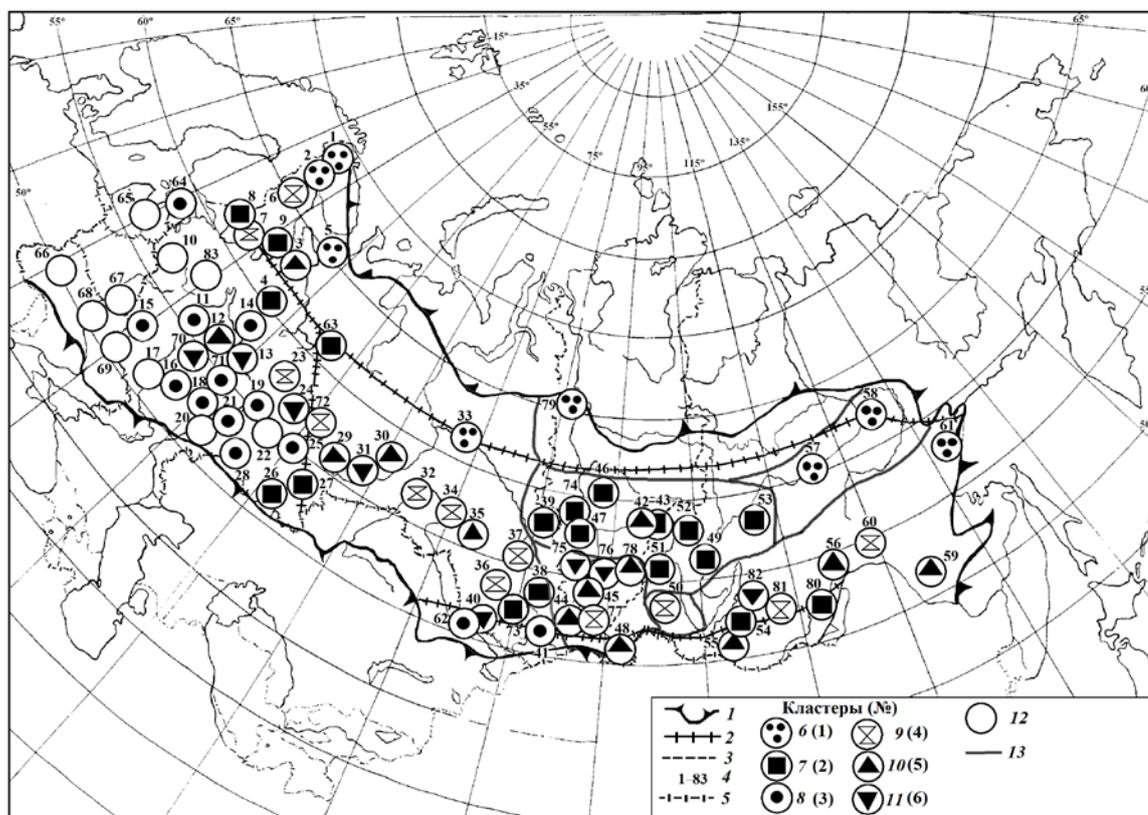


Рисунок 7.5 – Распределение климатипов по кластерам, выделенным методом средних по семи хозяйственно-ценным показателям на двух участках (1–5 – см. Рисунок 1; 6–11 – кластеры (№№ 1–6); 12 – утраченные или с единично сохранившимися деревьями; 13 – границы выделенных ЛСР)

Пересмотр границ перемещения семян является обычной мировой практикой в связи с появлением новых научных данных по испытанию происхождений в географических культурах. По данным Е.К. Моргенштерна на территории Канады после появления новых результатов испытаний число семенных зон в прибрежных районах сократилось с 15 до 4, в пределах внутриконтинентальных – с 42 до 21 зоны (Morgenstern, 1996). На территории России число лесосеменных районов сократилось (примерно) с 63 по данным ЛСР 1982 г. до 25 районов в настоящее время (по ЛСР 2015 г.). Очевидно, что с увеличением возраста географических культур и появлением новой информации по испытанию климатипов, уточнение лесосеменного районирования сосны обыкновенной в регионах может продолжаться.

7.3. Выводы

1. Усредненные базовые показатели – сохранность, высота и диаметр дерева, объем ствола, запас стволовой древесины, устойчивость к грибным патогенам, доля прямоствольных деревьев у сосны обыкновенной в географических культурах являются итоговым надежным критерием для оценки сходства и различий между климатипами и уточнения лесосеменного районирования.

2. В результате мониторинга динамики роста, сохранности и усредненного показателя по комплексу признаков, сравнительного анализа климатипов по морфологическим признакам хвои и массе семян сгруппированы климатипы с близкими значениями итоговой оценки, представляющие определенные природные территории. На основании этого анализа выделены климатические экотипы и лесосеменные районы на территории Красноярского края, Иркутской области, Хакасии и Тывы с целью рационального перемещения семян сосны обыкновенной лесными предприятиями.

ВЫВОДЫ

1. Рост в высоту и стволовая продуктивность сосны обыкновенной в пункте испытания географических культур зависят от лесорастительных условий экспериментальных участков и в первую очередь от почвенного плодородия. Одноименные климатипы сосны, тестируемые в условиях суглинистой и песчаной почв, имеют двукратные различия по высоте и более чем трехкратные – по запасу стволовой древесины. В пределах экспериментальных участков дифференциация сосны по росту обусловлена наследственными особенностями климатипов, сформированными под действием экологических факторов в местах происхождения и разной адаптивной реакцией на экологические факторы в пункте испытания.

2. Закономерности в изменчивости и дифференциации климатипов сосны по высоте и запасу стволовой древесины по-разному проявляются в условиях песчаной и суглинистой почв: чем севернее места происхождений климатипов, тем ниже средняя высота в условиях суглинистой почвы и выше высота и запас в условиях песчаной. С увеличением географической долготы места происхождения климатипов увеличивается запас стволовой древесины в разных почвенных условиях испытания, значимое увеличение остальных показателей отмечается на песчаной почве. Выявлено, что в условиях песчаной почвы увеличиваются высота и запас стволовой древесины у климатипов с меньшими суммами активных температур, осадков, меньшей продолжительностью вегетационного и безморозного периодов в местах их происхождения. В условиях суглинистой почвы значимых зависимостей высоты и запаса от климатических характеристик не выявлено.

3. Ранговая нестабильность по средней высоте у климатипов продолжает сохраняться до 40-летнего возраста в разных лесорастительных условиях. Процесс формирования структуры насаждения у климатипов имеет специфические особенности, связанные с наследственными свойствами и разной адаптивной реакцией на внешнюю среду. Относительно стабильный рост в

высоту, в последние 15–20 лет, отмечается у перспективных климатипов – кандидатов в сорта-популяции и у медленнорастущих, стабильно отстающих от контроля.

4. Сохранность сосны на песчаной почве более чем в два раза превышает сохранность на суглинистой, что связано с трудно учитываемыми факторами при посадке и уходе, в связи с разной степенью зарастания травянистой растительностью. Значимым фактором, влияющим на адаптацию и успешность выживания сосны, является степень соответствия климатических и лесорастительных условий места происхождения климатипов условиям в пункте их испытания. Сохранность на уровне контроля и выше отмечается у климатипов сосны с Европейского Севера России, Северного Урала, таежных и лесостепных районов Сибири, Забайкалья и Якутии. Низкая сохранность отмечается у сосны с территории западных, южных районов европейской части России и ближнего зарубежья.

5. Структурные элементы древесины – толщина, площадь клеточной стенки и плотность, являются значимыми показателями при оценке различий между климатипами сосны и отборе перспективных климатипов для селекционно-исследовательских работ. Меньшие показатели толщины и площади клеточной стенки выявлены у северных климатипов, представляющих подвид «лапландская». Высокая плотность ранней древесины отмечается у климатипов из предгорных территорий на юге ареала. Лесорастительные и климатические условия в пунктах испытания климатипов сосны оказывают значимое влияние на долю поздней древесины. В южной тайге доля поздней древесины у большей части климатипов значимо ниже, чем у тех же климатипов в условиях лесостепи.

6. Результаты дифференциации сосны по критерию успешности роста, показателям хвои и массе семян в географических культурах уточняют составы лесосеменных районов действующего лесосеменного районирования и климатических экотипов, выделенных ранее А.И. Ирошниковым в Сибири. Рекомендуются Ангаро-Ленский климатический экотип взамен Ангарского и Верхнеленского. Среди популяций кулундинского климатического экотипа к

обособленному выделению рекомендуется балгазынская популяция сосны. В соответствии с географическим происхождением климатипов на территории Сибири, в направлении с юга на север градиент уменьшения длины хвои на 1 градус широты составляет 0.76 мм, массы семян – 0.27 г, продолжительность жизни хвои увеличивается на 0.1 года.

7. По резистентности к заболеваниям, вызванным грибными патогенами, выявлены значимые различия между климатипами сосны из таежных зон северных регионов и климатипами из лесостепных и степных лесов, как европейской, так азиатской частей ареала. Степень поражения снежным шютте и ценангиевым некрозом у климатипов связана со степенью схожести между климатическими факторами их места происхождения и условиями пункта испытания. Климатипы сосны из южных широт с высокими температурами и продолжительным вегетационным периодом имеют высокую степень восприимчивости к болезням в пункте испытания. Устойчивыми в географических культурах являются климатипы сосны с территории Европейского Севера, Восточной Сибири и Дальнего Востока.

8. Сопротивляемость климатипов сосны к воздействию грибных патогенов зависит от комплекса факторов. Существенными из них являются морфологические и физиологические особенности хвои, состав и количество летучих соединений. Устойчивые северные климатипы отличаются относительно большим содержанием α -пинена и меньшим – 3-карена, их соотношение в среднем составляет 11:1, у неустойчивых южных климатипов – 3:1.

9. По высоте и стволовой продуктивности, форме ствола и устойчивости к патогенам отобраны перспективные климатипы сосны на песчаной и суглинистой почвах. Среди отобранных только восемь климатипов являются лучшими в разных лесорастительных условиях и рекомендуются в качестве кандидатов в сорта-популяции. В настоящее время часть из них проходят дополнительное испытание в Красноярской лесостепи. На основе итоговой оценки успешности роста климатипов проведено уточнение лесосеменных районов сосны обыкновенной на территории Средней и частично Восточной Сибири.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты исследования роста и устойчивости сосны обыкновенной в географических культурах демонстрируют внутривидовую дифференциацию, обусловленную генетическими особенностями климатических экотипов, эволюционно сформированных под действием экологических и климатических факторов в местах происхождения и разной адаптивной реакцией на условия в пункте испытания. Оценка динамики роста сосны в онтогенезе выявляет неустойчивое ранговое положение определенной части климатипов и обеспечивает объективный отбор стабильно перспективных климатипов по комплексу признаков. Степень успешности роста сосны в географических культурах ограничивается наследственными особенностями климатипов и экологическими факторами биотического и абиотического характера в пункте испытания. Выявленные различия по ствольной продуктивности у климатипов сосны в разных почвенных условиях географических культур подтверждают значимость соответствия лесорастительных условий в пункте испытания и местах происхождения семян для создания плантаций и лесных культур.

ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

В результате изучения географических культур предлагаются следующие рекомендации для лесного хозяйства региона:

1. В рамках уточнения действующего лесосеменного районирования на территории Средней и частично Восточной Сибири выделены пять лесосеменных районов: Туруханско-Эвенкийский, Ангаро-Ленский, Саянский, Иркутский и Якутский.

2. В случае хронического отсутствия семян сосны обыкновенной в регионе, поставщиками семян для создания плантаций и лесных культур целевого назначения, наряду с сосняками Богучанского района, могут использоваться материнские насаждения восьми климатипов, выделенных кандидатами в сорта-популяции. Их представляют сосняки четырех лесничеств из южно-таежных и подтаежных лесов с территории Красноярского края и Иркутской области (Нижне-Енисейское, Усть-Кутское, Катангское, Мамское) и четырех лесничеств из среднетаежных лесов Карелии и Республики Коми (Пудожское, Корткеросское) и южно-таежных лесов Вологодской и Кировской областей (Тотемское, Слободское).

3. Материнские насаждения 16 перспективных климатипов, отобранных в географических культурах на песчаной почве и 15, отобранных на суглинистой почве, рекомендуются для использования в качестве поставщиков семян для создания плантаций и лесных культур целевого назначения строго в соответствии с почвенными и лесорастительными условиями создаваемых объектов в регионе.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

ШГК	–	ширина годичного кольца
ДП	–	доля поздней древесины
ФШ	–	индекс формы шишки (отношение диаметра шишки к ее длине)
ДШ	–	длина шишки
ПКС	–	площадь клеточной стенки
ППК	–	площадь просвета (люмена) клетки
ТКС	–	толщина клеточной стенки
РД	–	радиальный диаметр
ТД	–	тангентальный диаметр
ИП	–	индекс площади клеточной стенки (ПКС/ППК)
р.д.	–	ранняя древесина
п.д.	–	поздняя древесина
ЛП	–	лесорастительная провинция
ЛО	–	лесорастительная область
ИМС	–	исходная масса семян (материнских насаждений)
МС	–	масса семян, собранных в географических культурах
ГК	–	географические культуры
nl	–	длина хвои
ПП	–	песчаная почва
СП	–	суглинистая почва
Е.р.	–	Евклидово расстояние
ПЖХ	–	продолжительность жизни хвои
КУР	–	критерий успешности роста

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агафонова, Г.В. Влияние происхождения семян сосны на рост семенного потомства в условиях Среднего Урала / Г.В. Агафонова // Повышение продуктивности лесов Урала. – Свердловск: Уральский лесотехнический институт, 1990. С. 106–109.
2. Азбукина, З.М. Ржавчинные грибы Дальнего Востока / З.М. Азбукина. – М.: Наука, 1974. – 528 с.
3. Азбукина, З.М. Распространение и значение ржавчинных грибов в лесных экосистемах российского Дальнего Востока / З.М. Азбукина // Классификация и динамика лесов Дальнего Востока. – Владивосток: Дальнаука, 2001. – С. 186–188.
4. Азбукина, З.М. Таксономические заметки о видах рода *Cronartium* (*Uredinales*), встречающихся в России / З.М. Азбукина // Микология и фитопатология. – 2008. – Т. 42. – Вып. 1. – С. 3–12.
5. Акимов, Л.М. Пространственно-временные закономерности атмосферных засух на территории Воронежской области в вегетационный период / Л.М. Акимов // Аридные экосистемы. – 2013. – Т. 19. – № 2 (55). – С. 15–20.
6. Алексеев, В.М. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев / В.М. Алексеев // Лесоведение. – 1989. – № 4. – С. 51–57.
7. Анучин, Н.П. Лесная таксация: Учебник для вузов. – 5-е изд., доп. / Н.П. Анучин. – М.: Лесная промышленность, 1982. – 552 с.
8. Айала, Ф. Введение в молекулярную и эволюционную генетику / Ф. Айала. – М.: Мир, 1984. – 230 с.
9. Аминев, П.И. Скорость развития шютте обыкновенной сосны в северо-западном регионе в зависимости от внешних факторов / П.И. Аминев // Микология и фитопатология. – 1982. – Т. 6. – Вып. 5. – С. 451–457.
10. Андриюшкявичене, И. Устойчивость к шютте потомств отдельных популяций и деревьев сосны / И. Андриюшкявичене // Труды Литовского НИИ лесного хозяйства. – Вильнюс, 1978. – Т. 18. – С. 52–57.

11. Антонова, Г.Ф. Сезонная динамика камбиальной активности и дифференциации трахеид в стволе сосны обыкновенной / Г.Ф. Антонова, В.В. Шебеко, Е.С. Малютина // Химия древесины. – 1983. – №1. – С. 16–22.
12. Антонова, Г.Ф. Формирование ксилемы хвойных. III. Динамика развития трахеид в зонах дифференциации / Г.Ф. Антонова, В.В. Шебеко // Лесоведение. – 1985. – № 5. – С. 71–74.
13. Антонова, Г.Ф. Анатомия развития клеточных стенок трахеид в процессе образования годичного слоя древесины сосны обыкновенной / Г.Ф. Антонова, В.В. Шебеко // Химия древесины. – 1986а. – №1. – С. 82–87.
14. Антонова, Г.Ф. Влияние внешних факторов на развитие вторичной стенки трахеид сосны обыкновенной / Г.Ф. Антонова, В.В. Шебеко // Лесоведение. – 1986б. – № 2. – С. 72–76.
15. Антонова, Г.Ф. Рост клеток хвойных / Г.Ф. Антонова. – Новосибирск: Наука, 1999. – 232 с.
16. Барнишкис, Э. Некоторые особенности роста сосны обыкновенной в географических культурах Литовской ССР / Э. Барнишкис // Лесоселекционные исследования: Тез. межресп. совещ. – Рига, 1978. – С. 43–44.
17. Бастаева, Г.Т. Исследование роста географических культур сосны обыкновенной в условиях Самарской области / Г.Т. Бастаева, А.Ю. Скрыльникова, Д.Ю. Мячина // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2012. – № 6. – С. 31–33.
18. Бауманис, И.И. Влияние географических эффектов на ювенильный рост потомства сосны обыкновенной в Латвийской ССР / И.И. Бауманис, В.М. Роне, Я.Я. Биргелис, М.Г. Паэгле // Географические опыты в лесной селекции Прибалтики. – Рига: ЗИНАТНЕ, 1982. – С. 17–41.
19. Белокопытова, Л.В. Трахеидограммы как инструмент анализа влияния внутренних и внешних факторов на формирование анатомической структуры годичных колец хвойных деревьев: дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08 / Белокопытова Лилиана Владимировна. – Абакан, 2020. – 157 с.

20. Бенькова, В.Е. Анатомия древесины растений России. Атлас для идентификации древесины деревьев, кустарников, полукустарников и деревянистых лиан России / В.Е. Бенькова, Ф.Х. Швейнгрубер. – Берн, Штуттгарт, Вена: Изд. Хаупт, 2004. – 456 с.
21. Бенькова, А.В. Применение дендрохронологического метода для изучения особенностей роста естественных и искусственных лесных насаждений / А.В. Бенькова, В.В. Тарасова, А.В. Шашкин // Лесоведение. – 2006. – № 2. – С. 3–8.
22. Бенькова, В.Е. Особенности строения древесины северных популяций сибирских видов лиственницы / В.Е. Бенькова, А.В. Бенькова // Лесоведение. – 2006. – № 4. – С. 28–36.
23. Бобров, Е.Г. Лесообразующие хвойные СССР / Е.Г. Бобров. – Л.: Наука, 1978. – 189 с.
24. Бузыкин, А.И. Густота и продуктивность древесных ценозов / А.И. Бузыкин, Л.С. Пшеничникова, В.Г. Суховольский. – Новосибирск: Наука, 2002. – 152 с.
25. Буреева, Н.Н. Многомерный статистический анализ с использованием ППП «STATISTICA». Учебно-методический материал по программе повышения квалификации «Применение программных средств в научных исследованиях и преподавании математики и механики» [Электронный ресурс] / Н.Н. Буреева. – Н. Новгород, 2007. – 112 с. – Режим доступа: <http://www.unn.ru/pages/issues/aids/2007/57.pdf>.
26. Буторова, О.Ф. Основы генетических исследований: Учебное пособие для студентов специальностей 2604, 2605 всех форм обучения / О.Ф. Буторова. – Красноярск: СибГТУ, 2000. – 52 с.
27. Вавилов, Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Линнеевский вид как система / Н.И. Вавилов. – Л.: Наука, 1967. – 92 с.
28. Ваганов, Е.А. Анализ роста дерева по структуре годичных колец / Е.А. Ваганов, И.А. Терсков. – Новосибирск: Наука. Сиб. Отделение, 1977. – 93 с.

29. Ваганов, Е.А. Гистометрический анализ роста древесных растений / Е.А. Ваганов, А.В. Шашкин, И.В. Свидерская, Л.Г. Высоцкая. – Новосибирск: Наука. Сиб. отделение, 1985. – 100 с.
30. Ваганов, Е.А. Погодные условия и структура годичного кольца деревьев: имитационная модель трахеидограммы / Е.А. Ваганов, И.В. Свидерская, Е.Н. Кондратьева // Лесоведение. – 1990. – № 2. – С. 37–45.
31. Ваганов, Е.А. Рост и структура годичных колец хвойных / Е.А. Ваганов, А.В. Шашкин. – Новосибирск: Наука, 2000. – 232 с.
32. Ведерников, Н.М. О возбудителях обыкновенного шютте сосны / Н.М. Ведерников // Лесное хозяйство. – 1990. – № 1. – С. 54–56.
33. Вересин, М.М. Лесное семеноводство / М.М. Вересин. – М.: Гослесбумиздат, 1963. – 158 с.
34. Вересин, М.М. Влияние происхождения семян сосны обыкновенной на рост культур / М.М. Вересин // Доклады ученых-участников Международного симпозиума по селекции, генетике и лесному семеноводству хвойных пород (19–25 июня 1972 г., Новосибирск). – Пушкино, 1972. – С. 38–48.
35. Вернигора, Е.Г. Морфологические реакции эпидермы хвойных пород на изменение климатических условий роста / Е.Г. Вернигора // Вестник КрасГАУ. – 2008. – № 4. – С. 122–130.
36. Вернодубенко, В.С. Особенности формирования ранней и поздней древесины сосны на торфяных почвах / В.С. Вернодубенко, Н.А. Дружинин // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. – 2014. – № 1 (337). – С. 54–61.
37. Видякин, А.И. Индексная оценка признаков популяционной структуры сосны обыкновенной / А.И. Видякин // Лесоведение. – 1991а. – № 1. – С. 57–62.
38. Видякин, А.И. Изменчивость формы шишек в популяциях сосны обыкновенной на востоке европейской части СССР / А.И. Видякин // Лесоведение. – 1991б. – № 3. – С. 45–52.
39. Видякин, А.И. Выделение фенотипов окраски семян сосны обыкновенной / А.И. Видякин // Лесоведение. – 2003. – № 2. – С. 69–73.

40. Видякин, А.И. Изменчивость индексов шишек сосны обыкновенной в популяциях Сысоло-Вычегодской равнины / А.И. Видякин, С.Н. Санников, И.В. Петрова // Теоретическая и прикладная экология. – 2010. – № 4. – С. 83–87.

41. Видякин, А.И. Распространение гаплотипов митохондриальной ДНК в популяциях сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на севере Европейской России / А.И. Видякин, В.Л. Семериков, М.А. Полежаева, О.С. Дымшакова // Генетика. – 2012. – Т. 48. – № 12. – С. 1440–1444.

42. Видякин, А.И. Внутрипопуляционная и межпопуляционная изменчивость относительного показателя числа смоляных каналов к длине хвои у сосны обыкновенной / А.И. Видякин, А.Г. Лебедев // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2014. – Т. 16. – № 5. – С. 210–213.

43. Войчаль, П.И. Некоторые вопросы районирования лесного семеноводства по материалам географических культур сосны в Архангельской области / П.И. Войчаль // В кн.: Лесная генетика, селекция и семеноводство. – Петрозаводск, 1970. – С. 411–415.

44. Гаврилова, О.И. Влияние минеральных удобрений на рост культур сосны обыкновенной на песчаных почвах южной Карелии / О.И. Гаврилова, И.Т. Кищенко // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. – 2003. – № 6. – С. 7–15.

45. Гаель, А.Г. Корневая система сосны *Pinus sylvestris* L. на песчаных почвах Казахстана и Дона / А.Г. Гаель, Н.А. Воронков // Ботанический журнал. – 1965. – Т. 50. – № 4. – С. 503–516.

46. Гирс, Г.И. Физиологические аспекты устойчивости хвойных растений к огневому повреждению / Г.И. Гирс // В кн.: Проблемы лесоведения Сибири. – М.: Наука, 1977. – С. 148–159.

47. Глотов, Н.В. Популяция как естественно-историческая структура / Н.В. Глотов // Генетика и эволюция природных популяций. – Махачкала, 1976. – Вып. 1. – С. 17–25.

48. Горбачев, В.Н. Почвы Нижнего Приангарья и Енисейского кряжа / В.Н. Горбачев. – М., 1967. – 158 с.

49. Горышина, Т.К. Фотосинтетический аппарат растений и условия среды / Т.К. Горышина. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1989. – 203 с.
50. Грант, В. Видообразование у растений / В. Грант. – М.: Мир, 1984. – 528 с.
51. Грант, В. Эволюционный процесс / В. Грант. – М.: Мир, 1991. – 488 с.
52. Грибанов, Л.Н. Степные боры Алтайского края и Казахстана / Л.Н. Грибанов. – М.; Л.: Гослесбумиздат, 1960. – 156 с.
53. Гродницкая, И.Д. Влияние географических культур кедров сибирского и кедров корейского на биологические свойства почвы юга Красноярского края / И.Д. Гродницкая, Г.В. Кузнецова, Г.И. Антонов, О.Э. Кондакова // Лесоведение. – 2016. – № 2. – С. 135–147.
54. Громовых, Т.И. Биологический контроль болезней семян хвойных в лесных питомниках Средней Сибири / Т.И. Громовых, Ю.А. Литовка, О.Н. Андреева. – Красноярск: СибГТУ, 2005. – 264 с.
55. Гурская, М.А. Распределение морозобойных колец в древесине хвойных деревьев / М.А. Гурская, С.Г. Шиятов // Экология. – 2006. – № 1. – С. 1–8.
56. Давыдов, В.А. Характеристика устьичного аппарата у моносомных линий пшеницы Chinese Spring / В.А. Давыдов // Генетика. – 1999. – Т. 35. – № 4. – С. 546–550.
57. Дворецкий, Г.Д. Опыт выращивания в Казахстане сосны обыкновенной из семян различного географического происхождения / Г.Д. Дворецкий, Н.С. Сидорова // Труды КазНИИЛХа. – Алма-Ата: Кайнар, 1967. – Т. 6. – С. 138–145.
58. Дворецкий, Н.И. Изменчивость сосны обыкновенной в Восточном Забайкалье: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 06.03.01 / Дворецкий Николай Иванович. – Красноярск, 1997. – 18 с.
59. Демиденко, В.П. Географические культуры сосны и ели на юге Западной Сибири / В.П. Демиденко, Ю.Б. Алексеев, В.М. Урусов // Лесное хозяйство. – 1984. – №3. – С.40–42.
60. Демина, Н.А. Уточнение границ лесосеменного районирования сосны на европейском Севере / Н.А. Демина, Д.Х. Файзулин, Е.Н. Наквасина, Н.Р.

Артемьева // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. – 2012. – № 3 (327). – С. 51–57.

61. Егоров, Е.В. Аллозимная географическая дифференциация популяций *Pinus sylvestris* L. в Средней Сибири и Забайкалье / Е.В. Егоров // Сибирский лесной журнал. – 2016. – № 5. – С. 12–20.

62. Ермаков, С.А. Лесоводственная оценка культур ели на разных типах почв в условиях Калининградской области: дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.02 / Ермаков Сергей Анатольевич. – Санкт-Петербург, 2019. – 127 с.

63. Ершов, Ю.И. Основы теории почвообразования / Ю.И. Ершов. – Красноярск: РИО КГПУ, 1999. – 384 с.

64. Ефремов, А.А. Компонентный состав эфирных масел хвойных растений Сибири / А.А.Ефремов, И.Д. Зыкова. – Красноярск: Сибирский федеральный университет, 2013. – 132 с.

65. Ефремов, С.П. Посевные качества семян болотных и суходольных экотипов *Pinus sylvestris* L. / С.П. Ефремов, А.В. Пименов // Хвойные бореальной зоны. – 2004. – Вып. 2. – С. 56–61.

66. Жарков, М.С. Что может дать количественная анатомия для кинетики ксилогенеза: анализ радиальных размеров клеток / М.С. Жарков, Л.В. Белокопытова, М.В. Фонти, Е.А. Бабушкина, Е.А. Ваганов // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. – 2021. – Т. 14. – № 1. – С. 84–96.

67. Жуков, А.Б. Леса Красноярского края / А.Б. Жуков, И.А. Коротков, В.П. Кутафьев // Леса СССР. – Т. 4. – М.: Наука, 1969. – С. 248–320.

68. Жуков, А.М. Опасные малоизученные болезни хвойных пород в лесах России / А.М. Жуков, Ю.И. Гниненко. – Пушкино: ВНИИЛМ, 2011. – 104 с.

69. Журова, П.Т. О поражении географических культур сосны обыкновенной шютте в пристепных борах УССР / П.Т. Журова, А.В. Лесовский // Лесоводство и агролесомелиорация. – Киев: Урожай. – 1984. – № 69. – С. 48-51.

70. Забуга, В.Ф. Зависимость радиального прироста сосны обыкновенной от факторов внешней среды в лесостепи Предбайкалья / В.Ф. Забуга, Г.А. Забуга // Лесоведения. – 2003. – № 5. – С. 30–37.

71. Завадский, К.М. Учение о виде / К.М. Завадский. – Л.: Издательство ЛГУ, 1961. – 254 с.
72. Завадский, К.М. Вид и видообразование / К.М. Завадский. – М.: Наука, 1968. – 390 с.
73. Загирова, С.В. Структура ассимиляционного аппарата и CO₂-газообмен у хвойных / С.В. Загирова. – Екатеринбург: Наука, 1999. – С. 108 с.
74. Загирова, С.В. Структура и фотосинтез хвои ели сибирской на Европейском Северо-Востоке / С.В. Загирова // Лесоведение. – 2007. – № 4. – С.36–43.
75. Залесов, С.В. Строение корневой системы растений сосны в ювенильном возрасте в засушливых условиях Южного Урала / С.В. Залесов, Л.И. Аткина, Л.П. Абрамова, Н.А. Луганский, Е.А. Жучков, Н.И. Стародубцева, А.С. Степанов // Леса Урала и хозяйство в них: сб. науч. тр. – Екатеринбург: УГЛТУ, 2004. – Вып. 24. – С. 46–51.
76. Залесов, С.В. Географические культуры сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в подзоне Зауральской лесостепи Западной Сибири / С.В. Залесов, У.С. Залесова, В.М. Третьяков // Сохранение лесных генетических ресурсов. – Материалы 5-ой международной конференции-совещания (02-07 октября 2017 г., г. Гомель, Республика Беларусь). – Гомель: ООО «Колордрук», 2017. – С. 49–50.
77. Зацепина, К.Г. Дифференциация популяций сосны обыкновенной в ленточных борах Алтайского края, выявленная с применением маркеров различной природы / К.Г. Зацепина, В.В. Тараканов, Л.И. Кальченко, А.К. Экарт, А.Я. Ларионова // Сибирский лесной журнал. – 2016. – № 5. – С. 21–32.
78. 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.
79. Изучение имеющихся и создание новых географических культур: Программа и методика работ / Под ред. Е.П. Проказина. – Пушкино: ВНИИЛМ, 1972. – 52 с.

80. Ильинов, А.А. Состояние генофонда сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. в Карелии / А.А. Ильинов, Б.В. Раевский // Сибирский лесной журнал. – 2016. – № 5. – С. 45–54.

81. Инге-Вечтомов, С.Г. Что мы знаем об изменчивости? / С.Г. Инге-Вечтомов // Экологическая генетика. – 2010. – Т. 8. – № 4. – С. 4–9.

82. Ирошников, А.И. Развитие селекции лесных древесных пород в СССР / А.И. Ирошников // Достижения лесной селекции за 50 лет. – Красноярск: Красноярское книжное издательство, 1967. – С. 232–256.

83. Ирошников, А.И. Итоги изучения структуры популяций хвойных в Сибири / А.И. Ирошников // Тезисы докладов совещания, итоги научных исследований по лесоведению и лесной биогеоценологии. – М.: Наука, 1973. – Вып. 3. – С. 57–59.

84. Ирошников, А.И. Полиморфизм популяций кедров сибирского / А.И. Ирошников // Изменчивость древесных растений Сибири. – Красноярск: ИЛИД СО АН СССР. – 1974. – С. 77–103.

85. Ирошников, А.И. Изучение, охрана и рациональное использование генофонда лесов / А.И. Ирошников // Биосфера и человек: сборник статей. – М.: Наука, 1975. – С. 60–62.

86. Ирошников, А.И. Географические культуры хвойных в южной Сибири / А.И. Ирошников // Географические культуры и плантации хвойных в Сибири. – Новосибирск: Наука. Сибирское отделение, 1977а. – С. 4–110.

87. Ирошников, А.И. Полиморфизм хвойных Сибири / А.И. Ирошников // Проблемы лесоведения Сибири. – М.: Наука, 1977б. – С. 98–123.

88. Ирошников, А.И. Дифференцированное поражение грибами-ржавчинниками потомства локальных популяций сосны обыкновенной в географических культурах / А.И. Ирошников // Классификация и динамика лесов Дальнего Востока. Материалы международной конференции (Владивосток, 5–7 сентября 2001 г.). – Владивосток: Дальнаука, 2001. – С. 219–221.

89. Исаева, Л.Н. Физико-механические свойства древесины основных пород Сибири / Л.Н. Исаева. – Красноярск: Институт леса и древесины им. В.Н. Сукачева СО АН СССР, 1975. – 310 с.
90. Исаева, Л.Н. Физико-механические свойства древесины в различных типах леса южной тайги / Л.Н. Исаева, З.М. Бабинцева // Современные проблемы лесоведения. Тез. докл. Всесоюз. конф. (Красноярск, 22–24 сентября 1987 г.). – Красноярск, 1987. – С. 65–67.
91. Исаева, Л.Н. Свойства древесины сосны обыкновенной в географических культурах Средней Сибири / Л.Н. Исаева, В.Л. Черепнин // Лесоведение. – 1982. – № 6. – С. 79–82.
92. Исаева Л.Н. Качество древесины географических культур сосны обыкновенной в средней Сибири / Л.Н. Исаева, В.Л. Черепнин // Лесоведение. – 1991. – № 2. – С. 80–83.
93. Исакова, Н.И. Влияние веса семян на рост сосны и ели в первые годы / Н.И. Исакова // Роль науки в создании лесов будущего: тез. докл. всес. конф. молодых ученых, посвящ. XXVI съезду КПСС, г. Пушкино, 5–7 мая 1981 г. / Лен. НИИЛХ; редкол.: А.Н. Чукичев [и др.]. – Л., 1981. – С. 81.
94. Калниньш, А.И. Связь свойств древесины с условиями произрастания / А.И. Калниньш // Труды Института леса АН СССР. – 1949. – Т. IV. – С. 98–101.
95. Каппер, О.Г. Хвойные породы / О.Г. Каппер. – М: Гослесбумиздат, 1954. – 302 с.
96. Кищенко, И.Т. Сезонный рост побегов и хвои сосны в разных частях кроны / И.Т. Кищенко // Лесоведение. – 1983. – № 3. – С. 27–32.
97. Кищенко, И.Т. Формирование клеточных оболочек трахеид ствола сосны в южной Карелии / И.Т. Кищенко // Лесоведение. – 1988. – № 6. – С. 80–82.
98. Кищенко, И.Т. Анатомическое строение годичного кольца *Pinus sylvestris* L. в разных типах леса таежной зоны / И.Т. Кищенко. Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. – 2016. – № 4 (352). – С. 61–70.
99. Кобзарь, А.И. Прикладная математическая статистика. Для инженеров и научных работников / А.И. Кобзарь. – М.: ФИЗМАТЛИТ, 2006. – 816 с.

100. Ковалев, Л.С. Рост культур сосны в зависимости от географического происхождения семян / Л.С. Ковалев, А.М. Шутяев // Селекция, генетика и семеноводство древесных пород как основа создания высокопродуктивных лесов. Тезисы докладов и сообщений (1–5 сентября 1980, Ленинград). – М., 1980. – С. 226–228.

101. Ковалев, А.Г. Влияние интенсивности света на анатомо-морфологическое строение хвои сосны / А.Г. Ковалев, О.В. Антипова // Лесоведение. – 1983. – № 1. – С. 29–34.

102. Козлов, В.А. Плотность древесины лесных культур, созданных на осушенных болотах / В.А. Козлов, В.А. Матюшкин, Т.Н. Макарова // Современные проблемы лесоведения. Тезисы докладов Всесоюзной конференции (22–24 сентября 1987 г., Красноярск). – Красноярск, 1987. – С. 59–61.

103. Козловская, В.А. (Сенашова В.А.). Видовое разнообразие грибов-патогенов хвои на территории Красноярского края / В.А. Козловская (В.А. Сенашова) // Экология и проблемы защиты окружающей среды: тезисы докладов VIII Всероссийской студенческой конференции (25–27 апреля 2001 г., Красноярск). – Красноярск: Красноярский государственный университет, 2001. – С. 68–77.

104. Коновалов, Н.А. Основы лесной селекции и сортового семеноводства / Н.А. Коновалов, Е.А. Пугач. – М.: Лесная промышленность, 1978. – 173 с.

105. Коновалов, В.Ф. Изменчивость биометрических показателей шишек сосны обыкновенной на лесосеменных плантациях Башкирского Предуралья / В.Ф. Коновалов, Э.Р. Насырова, Д.А. Абубякярова // Вестник Башкирского государственного аграрного университета. – 2017. – № 4 (44). – С. 114–118.

106. Коржинский, С.И. Флора востока Европейской России в ее систематическом и географическом отношениях / С.И. Коржинский // Известия Томского университета. – 1893. – Кн. 5. – С. 81–299.

107. Коротков, И.А. Лесорастительное районирование России и республик бывшего СССР / И.А. Коротков // Углерод в экосистемах лесов и болот России / Под ред. В.А. Алексеева, Р.А. Бердси. – Красноярск: ТОО Экос, 1994. – С. 29–47.
108. Коски, В. Семенные плантации *Pinus sylvestris* в Финляндии / В. Коски // Доклады ученых-участников Международного симпозиума по селекции, генетике и лесному семеноводству хвойных пород. – Пушкино, 1972. – С. 117–127.
109. Коссинская, И.С. Фацидиоз сосны / И.С. Коссинская. – Новосибирск: Наука, 1974. – 90 с.
110. Котов, М.М. Организация лесосеменной базы / М.М. Котов. – М.: Лесная промышленность, 1982. – 136 с.
111. Крамер, П.Д. Физиология древесных растений / П.Д. Крамер, Т.Т. Козловский. – М.: Лесная промышленность, 1983. – 464 с.
112. Краснобаева, К.В. Дендроклиматологический анализ роста сосны обыкновенной в географических культурах / К.В. Краснобаева, С.Ю. Митяшина // Лесоведение. – 2006. – № 4. – С. 45–51.
113. Круклис, М.В. Лиственница Чекановского / М.В. Круклис, Л.И. Милютин. – М.: Наука, 1977. – 212 с.
114. Крутов, В.И. Пузырчатая ржавчина – болезнь сосновых молодняков на вырубках Севера / В.И. Крутов // Научная конференция биологов Карелии, посвященная 50-летию образования СССР: Тезисы докладов. – Петрозаводск, 1972. – С. 127–128.
115. Крутов, В.И. Влияние удобрений на сохранность культур сосны и распространение грибных болезней и энтомовредителей / В.И. Крутов, И.П. Волкова, С.Н. Кивиниеми, А.Ф. Тимофеев // Повышение эффективности лесовосстановительных мероприятий на Севере. – Петрозаводск: КФАН СССР, 1977. – С. 93–113.
116. Крутов, В.И. О влиянии минеральных удобрений на устойчивость сосны к снежному шютте и сосновому вертуну / В.И. Крутов, А.Ф. Тимофеев; под ред. В.И. Шубина // Удобрения и гербициды в лесных питомниках и культурах. – Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1987. – С. 127–140.

117. Крутов, В.И. Грибные болезни хвойных пород в искусственных ценозах таежной зоны Европейского Севера СССР / В.И. Крутов. – Петрозаводск: Издательство Карельского филиала АН СССР, 1989. – 208 с.

118. Кузьмин, С.Р. Внутривидовая изменчивость морфологических признаков хвои у сосны обыкновенной в географических культурах Приангарья / С.Р. Кузьмин, Н.А. Кузьмина, Л.И. Милютин, Е.Н. Муратова // Вестник ТГУ. Приложение. – 2004. – № 10. – С. 41–44.

119. Кузьмин, С.Р. Анатомические характеристики годичных колец у сосны обыкновенной в географических культурах Приангарья / С.Р. Кузьмин, Е.А. Ваганов // Лесоведение. – 2007. – № 4. – С. 3–12.

120. Кузьмин, С.Р. Влияние географического происхождения сосны обыкновенной на морфо-анатомические признаки культур в Приангарье: дис. ... канд. с.-х. наук: 03.00.16 / Кузьмин Сергей Рудольфович. – Красноярск, 2008. – 166 с.

121. Кузьмин, С.Р. Особенности трахеид древесины у климатипов *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) в географических культурах / С.Р. Кузьмин, Е.А. Ваганов, Н.А. Кузьмина, Л.И. Милютин // Ботанический журнал. – 2008. – Т. 93, № 1. – С. 10–21.

122. Кузьмин, С.Р. Плотность устьиц хвои сосны обыкновенной в географических культурах Приангарья / С.Р. Кузьмин, Е.А. Ваганов, Н.А. Кузьмина, Л.И. Милютин, П.П. Силкин // Лесоведение. – 2009. – № 2. – С. 35–40.

123. Кузьмин, С.Р. Реакция хвойных на изменение почвенной влаги: результаты эксперимента / С.Р. Кузьмин, Н.А. Кузьмина, Т.В. Пономарева, Г.В. Кузнецова // Хвойные бореальной зоны. – 2010. – Т. XXVII. – № 1–2. – С. 108–114.

124. Кузьмин, С.Р. Влияние контролируемых изменений почвенной влаги на рост и анатомию древесных видов хвойных / С.Р. Кузьмин, Н.А. Кузьмина, Е.А. Ваганов, Т.В. Пономарева, Г.В. Кузнецова // Лесоведение. – 2011. – № 4. – С. 30–38.

125. Кузьмин, С.Р. Динамика радиального роста сосны обыкновенной в географических культурах на дерново-подзолистой песчаной почве / С.Р. Кузьмин // Хвойные бореальной зоны. – 2012. – Т. XXX. – № 1–2. – С. 106–110.

126. Кузьмин, С.Р. Плотность устьиц хвои в разных частях кроны *Pinus sylvestris* (Pinacea) / С.Р. Кузьмин, Н.А. Кузьмина, Е.А. Ваганов // Ботанический журнал. – 2012. – Т. 97. – № 2. – С. 145–160.

127. Кузьмин, С.Р. Динамика роста сосны обыкновенной в географических культурах / С.Р. Кузьмин, Н.А. Кузьмина, Е.А. Ваганов // Лесоведение. – 2013. – № 1. – С. 30–38.

128. Кузьмин, С.Р. Морфологические особенности хвои у сосны обыкновенной с разной устойчивостью к грибным болезням / С.Р. Кузьмин, Н.А. Кузьмина // Экология. – 2015. – № 2. – С. 156–160. [Kuzmin, S.R. Morphological distinctions of needles in Scots pine with various resistance levels to fungal diseases / S.R. Kuzmin, N.A. Kuzmina // Russian Journal of Ecology. – 2015. – Vol. 46. – №. 2. – P. 209–212.]

129. Кузьмин, С.Р. Радиальный рост и доля поздней древесины у сосны обыкновенной в географических культурах в Западной и Средней Сибири / С.Р. Кузьмин, Р.В. Роговцев // Сибирский лесной журнал. – 2016. – № 6. – С. 113–125.

130. Кузьмин, С.Р. Связь комплекса показателей ассимиляционного аппарата с анатомическими характеристиками древесины побегов сосны обыкновенной / С.Р. Кузьмин, Т.В. Карпюк // Хвойные бореальной зоны. – 2018. – Т. XXXVI, – № 4. – С. 312–315.

131. Кузьмин, С.Р. Реакция ширины годичного кольца и доли поздней древесины у сосны обыкновенной на погодные условия в географических культурах / С.Р. Кузьмин // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. – 2020. – № 5 (377). – С. 64–80.

132. Кузьмин, С.Р. Летучие вещества в хвое сосны обыкновенной с разной устойчивостью к грибным патогенам в условиях географических культур / С.Р. Кузьмин, А.А. Анискина, Г.В. Пермьякова // Лесоведение. – 2020. – № 4. – С. 346–356.

133. Кузьмин, С.Р. Отбор перспективных климатипов сосны обыкновенной в географических культурах разных лесорастительных условий / С.Р. Кузьмин, Н.А. Кузьмина // Лесоведение. – 2020а. – № 5. – С. 451–465.

134. Кузьмин, С.Р. Лесосеменные районы сосны обыкновенной на основе оценки роста географических культур в Сибири / С.Р. Кузьмин, Н.А. Кузьмина // Сибирский лесной журнал. – 2020б. – № 6. – С. 3–15.

135. Кузьмин, С.Р. Дифференциация климатипов лиственниц (*Larix* spp.) в географических культурах в лесостепи Средней Сибири / С.Р. Кузьмин, А.В. Рубцов, А.П. Барченков, Т.В. Карпюк // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2021. – № 56. – С. 170–188.

136. 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.

137. Кузьмина, Н.А. Особенности роста географических культур сосны обыкновенной в Приангарье / Н.А. Кузьмина // Лесоведение. – 1999. – № 4. – С.23–29.

138. Кузьмина, Н.А. Дифференциация сосны обыкновенной по росту и выживаемости в географических культурах Приангарья / Н.А. Кузьмина, С.Р. Кузьмин, Л.И. Милютин // Хвойные бореальной зоны. – 2004. – Выпуск 2. – С. 48–56.

139. Кузьмина, Н.А. Оценка стволовой продуктивности сосны обыкновенной на песчаной почве в географических культурах Приангарья / Н.А. Кузьмина // Лесная таксация и лесоустройство. – 2005. – № 2(35). С. 416–419.

140. Кузьмина, Н.А. Особенности генеративных органов сосны обыкновенной разного происхождения в географических культурах / Н.А. Кузьмина, С.Р. Кузьмин // Хвойные бореальной зоны. – 2007а. – Т. XXIV. – № 2–3. – С. 225–234.

141. Кузьмина, Н.А. Устойчивость сосны обыкновенной разного происхождения к грибным патогенам в географических культурах Приангарья /

Н.А. Кузьмина, С.Р. Кузьмин // Хвойные бореальной зоны. – 2007б. – Т. XXIV. – № 4–5. – С. 454–460.

142. Кузьмина, Н.А. Селекция сосны обыкновенной по устойчивости к грибным патогенам в географических культурах / Н.А. Кузьмина, С.Р. Кузьмин // Хвойные бореальной зоны. – 2009. – Т. XXVI. – № 1. – С. 76–81.

143. Кузьмина, Н.А. Отбор перспективных климатипов сосны обыкновенной в географических культурах в Красноярском Приангарье / Н.А. Кузьмина, С.Р. Кузьмин // Хвойные бореальной зоны. – 2010. – Т. XXVII. – № 1–2. – С. 115–119.

144. Кузьмина, Н.А. Анализ лесосеменного районирования сосны обыкновенной в Средней Сибири / Н.А. Кузьмина, С.Р. Кузьмин // Хвойные бореальной зоны. – 2012. – Т. XXX. – № 1–2. – С. 111–113.

145. Кузьмина, Н.А. Распространение шютте в насаждениях сосны обыкновенной в Средней Сибири / Н.А. Кузьмина, В.А. Сенашова, С.Р. Кузьмин // Лесоведение. – 2014. – № 6. – С. 49–55. [Kuzmina, N.A. Distribution of *Lophodermium* needle cast agents in Scots pine stands in Middle Siberia / N.A. Kuzmina, V.A. Senashova, S.R. Kuzmin // Contemporary problems of Ecology. – 2015. – Vol. 8. – № 7. – P. 909–915.]

146. Кузьмина, Н.А. Анализ динамики роста климатипов сосны обыкновенной в географических культурах в Средней Сибири / Н.А. Кузьмина, С.Р. Кузьмин // Сибирский лесной журнал. – 2017. – № 2. – С. 31–39.

147. Кузьмина, Н.А. Внутривидовая изменчивость сосны обыкновенной в географических культурах по морфологическим признакам генеративных органов / Н.А. Кузьмина, С.Р. Кузьмин, Т.В. Карпюк // Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений. – 2020. – Т. 23. – С. 54–57.

148. Кузьмичев, Е.П. Болезни древесных растений. Справочник. [Болезни и вредители в лесах России. Том 1] / Е.П. Кузьмичев, Э.С. Соколова, Е.Г. Мозолевская. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2003. – 226 с.

149. Купревич, В.Ф. Ржавчинные грибы. Вып. 1. Семейство Мелампсоровые / В.Ф. Купревич, В.Г. Траншель // Флора споровых растений СССР. Т. 4. – М.–Л.: Издательство АН СССР, 1957. – 420 с.

150. Кухта, А.Е. Влияние температуры и осадков на годичный линейный прирост сосны обыкновенной на берегах Кандалакшского залива / А.Е. Кухта // Лесной вестник. – 2009. – № 1. – С. 61–67.
151. Лакин, Г.Ф. Биометрия / Г.Ф. Лакин. – М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
152. Лацевич, А.В. Изучение макроскопических признаков и плотности древесины второго поколения климаэкотипов сосны обыкновенной / А.В. Лацевич // Леса Евразии – Белые ночи: матер. III междунар. конф. молодых ученых. – М.: МГУЛ, 2003. – С. 105–107.
153. Лащинский, Н.Н. Структура и динамика сосновых лесов Нижнего Приангарья / Н.Н. Лащинский. – Новосибирск: Наука, 1981. – 272 с.
154. Лебедеико, Л.А. Деятельность камбия лиственницы в связи с энергией роста / Л.А. Лебедеико // Научно-исследовательские работы по лесному хозяйству Ленинградского НИИ лесного хозяйства. – Л., 1969. – Вып.2. – С. 149–167.
155. Левонтин, Р. Генетические основы эволюции / Р. Левонтин. – М.: Мир, 1978. – 352 с.
156. Легощина, О.М. Изменчивость анатомической структуры хвои *Pinus obovata* Ledeb. в условиях влияния выбросов промзоны г. Кемерово / О.М. Легощина, О.А. Неверова, А.А. Быков // Сибирский экологический журнал. – 2013. – Т. 20. – № 5. – С.733–739.
157. Лесосеменное районирование основных лесобразующих пород в СССР. – М.: Лесная промышленность, 1982. – 368 с.
158. Лесотаксационный справочник для южно-таежных лесов Средней Сибири / С.Л. Шевелев, В.В. Кузьмичев, Н.В. Павлов, А.С. Смольянов. – М.: ВНИИЛМ, 2002. – 166 с.
159. 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.: Издательство АН СССР, 1962. – С. 187–222.
160. Литовка, Ю.А. Фитопатогенные микромицеты семян хвойных в лесопитомниках Средней Сибири / Ю.А. Литовка, Т.И. Громовых, В.А.

Козловская (В.А. Сенашова) // Современная микология России: Тезисы докладов I съезда микологов России (11–13 апреля 2002, Москва). – М.: Издательство Национальной академии микологии, 2002. – С. 67.

161. Любавская, А.Я. Лесная селекция и генетика / А.Я. Любавская. – М.: Лесная промышленность, 1982. – 288с.

162. Мамаев, С.А. О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. II. Амплитуда изменчивости / С.А. Мамаев // Закономерности формообразования и дифференциации вида у древесных растений. – Свердловск, 1969. – С. 3–38.

163. Мамаев, С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства *Pinaceae* на Урале) / С.А. Мамаев. – М.: Наука, 1973. – 284 с.

164. Мамаев, С.А. О закономерностях внутривидовой изменчивости древесных растений / С.А. Мамаев // Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород: Труды Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. – Свердловск, 1974. – Вып. 90. – С. 3–12.

165. Мамаев, С.А. Изучение популяционной структуры древесных растений с помощью метода морфофизиологических маркеров / С.А. Мамаев, А.К. Махнев // Фенетика популяций. – М.: Наука, 1982. – С. 140–149.

166. Мамаев, С.А. Использование методов фенетики при изучении популяционной структуры и сохранении генофонда у видов древесных растений / С.А. Мамаев, А.К. Махнев // Фенетика природных популяций. – М.: Наука, 1988. – С. 92–98.

167. Мамаев, С.А. Проблема биологического разнообразия и его поддержания в лесных экосистемах / С.А. Мамаев, А.К. Махнев // Лесоведение. – 1996. – № 5. – С. 3–10.

168. Майр, Э. Популяция, виды и эволюция / Э. Майр. – М.: Мир, 1974. – 460 с.

169. Матьяш, Ч. Генетические и экологические ограничения адаптации / Ч. Матьяш // Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений:

Материалы Международного симпозиума (Воронеж, 25–30 сентября 1989 г.) – М., 1989. – С. 60–67.

170. Матюшкина, А.П. Свойства целлюлозы из древесины сосны с повышенным приростом / А.П. Матюшкина, М.К. Агеева, В.А. Козлов // Влияние условий произрастания и лесохозяйственных мероприятий на свойства древесины и целлюлозы. – Петрозаводск, 1980. – С. 71–87.

171. Мелехов, И.С. Значение структуры годичных слоев и ее динамики в лесоводстве и дендроклиматологии / И.С. Мелехов // Известия вузов. Лесной Журнал. – 1979. – № 4. – С. 6–14.

172. Мелехов, В.И. Комплексная оценка качества древесины хвойных пород в культурах: монография / В.И. Мелехов, С.А. Корчагов, Н.А. Бабич. – Архангельск: ИПЦ САФУ, 2013. – 130 с.

173. Мельник, П.Г. Результат выращивания климатипов сосны в географических культурах северо-восточного Подмосковья / П.Г. Мельник, М.Д. Мерзленко // Лесотехнический журнал. – 2014. – Т. 4. – № 4 (16). – С. 36–44.

174. Мерзленко, М.Д. Значение географических лесных культур в сохранении биологического разнообразия древесных растений / М.Д. Мерзленко, П.Г. Мельник // Биологическое разнообразие лесных экосистем. – Тезисы всероссийского совещания, 12–15 ноября 1995, Москва. – М.: Типография Россельхозакадемии, 1995. – С. 325–327.

175. Мерзленко, М.Д. Результаты выращивания провениенций сосны обыкновенной в географических посадках Серебряноборского опытного лесничества / М.Д. Мерзленко, Ю.Б. Глазунов, П.Г. Мельник // Лесоведение. – 2017. – № 3. – С. 176–182.

176. Методы дендрохронологии. Часть I. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации: Учебно-методическое пособие / С.Г. Шиятов [и др.]. – Красноярск: КрасГУ, 2000. – 80 с.

177. Милютин, Л.И. О генетико-селекционных факторах повышения продуктивности лесов / Л.И. Милютин // Продуктивность и стабильность лесных экосистем: Тез. докл. Междунар. симпоз. – Красноярск, 1982. – С. 50.

178. Милютин, Л.И. О внутривидовых таксонах древесных растений / Л.И. Милютин // Вестник ТГУ. Приложение. – 2004. – № 10. – С. 57–58.
179. Милютин, Л.И. О внутривидовой систематике *Pinus sylvestris* (*Pinacea*) / Л.И. Милютин, С.Р. Кузьмин, Н.А. Кузьмина, Т.Н. Новикова // Ботанический журнал. – 2010. – № 12. – С. 1755–1762.
180. Милютин, Л.И. Сосна степных и лесостепных боров Сибири / Л.И. Милютин, Т.Н. Новикова, В.В. Тараканов, И.В. Тихонова. – Новосибирск: Академическое изд-во “Гео”, 2013. – 127 с.
181. Милютина, И.Л. Особенности метаболизма сосны обыкновенной в различных лесорастительных зонах енисейского меридиана / И.Л. Милютина, Н.Е. Судачкова, Г.П. Семенова // Хвойные бореальной зоны. – 2004. – Выпуск 2. – С. 38–47.
182. Минкевич, И.И. География распространения и вредоносность болезней лесных пород: Учеб. пособие по лесной фитопатологии для студентов специальности 1512 / И.И. Минкевич. – Л.: ЛТА, 1982. – 48 с.
183. Минкевич, И.И. Эпифитотии грибных болезней древесных пород / И.И. Минкевич. – Л.: Изд-во Ленинградского университета, 1986. – 116 с.
184. Михальченко, Г.Ф. Рост сосны в географических посадках лесной опытной дачи ТСХА / Г.Ф. Михальченко // Лесоведение. – 1989. – №2. – С.31–35.
185. 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 / Мишуков Николай Петрович. – Свердловск, 1966. – 26 с.
186. Мишуков, Н.П. Изменчивость семян сосны обыкновенной в Западной Сибири / Н.П. Мишуков // Биология семенного размножения хвойных Западной Сибири. – Новосибирск: Наука, 1974. – С. 75–87.
187. Молотков, П.И. Изменчивость некоторых морфолого-анатомических признаков сосны обыкновенной реликтового происхождения в Карпатах / П.И. Молотков, Р.М. Яцык, Л.Л. Мольченко // Лесоводство и агролесомелиорация. – Киев: Урожай, 1979. – Вып. 54. – С. 14–22.

188. 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.

189. Мороз, В.К. О заболевании сосны обыкновенной шютте / В.К. Мороз // Восстановление и защита леса в Карельской АССР. – 1961. – Вып. 25. – С. 146–160.

190. Мосин, В.И. Географическая и популяционная изменчивость сосны обыкновенной в Казахстане / В.И. Мосин, В.А. Бударагин, В.В. Шульга // Труды Казахского НИИ лесного хозяйства и агролесомелиорации, 1976. – Т. IX. – С. 87–97.

191. Мосин, В.И. Влияние происхождения семян на рост сосны в географических культурах Северного Казахстана / В.И. Мосин, Н.С. Сидорова // Защитное лесоразведение и вопросы селекции в Северном Казахстане. Научные труды. – 1980. – Т.2. – С. 88–98.

192. Москалева, С.А. Влияние рубок ухода на плотность формирующейся древесины / С.А. Москалева, В.Н. Поротов // Материалы годичной сессии по итогам НИР за 1981 г. – Архангельск, 1982. – С. 29–31.

193. Наквасина, Е.Н. Семенные плантации северных экотипов сосны обыкновенной / Е.Н. Наквасина, Т.В. Бедрицкая. – Архангельск: Изд-во Поморского госуниверситета, 1999. – 143 с.

194. Наквасина, Е.Н. Влияние интенсивности роста деревьев на семеношение у потомства северных происхождений на ранних этапах репродукции / Е.Н. Наквасина, Т.В. Бедрицкая // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. – 2000. – № 1. – С. 46–52.

195. Наквасина, Е.Н. Селекционная оценка климатипов сосны обыкновенной в географических культурах Архангельской области / Е.Н. Наквасина, Т.В. Бедрицкая, О.А. Гвоздухина // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. – 2001. – № 3. – С. 27–34.

196. Наквасина, Е.Н. Оценка состояния и роста географических культур сосны и ели в Архангельской области / Е.Н. Наквасина, О.А. Гвоздухина //

Проблемы лесоведения и лесоводства: материалы третьих Мелеховских чтений, посвященных 100-летию со дня рождения И.С. Мелехова (г. Архангельск, 15–16 сентября, 2005 г.). – Архангельск: АГТУ, 2005. С. 58–63.

197. Наквасина, Е.Н. Географические культуры в ген-экологических исследованиях на европейском севере / Е.Н. Наквасина, О.А. Юдина, Н.А. Прожерина, И.И. Камалова, Н.С. Минин. – Архангельск: Северный (Арктический) федеральный университет имени М.В. Ломоносова, 2008. – 308 с.

198. Наквасина, Е.Н. Ассимиляционный аппарат как показатель адаптации сосны обыкновенной к изменению климатических условий произрастания / Е.Н. Наквасина // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. – 2009. – № 3. – С. 12–19.

199. Наквасина, Е.Н. Реакция роста сосны обыкновенной на климатические изменения в широтном градиенте / Е.Н. Наквасина, Н.А. Прожерина, А.В. Чупров, В.В. Беляев // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. – 2018. – № 5. – С. 82–93.

200. Нарышкин, М.А. Географические культуры сосны обыкновенной под Москвой / М.А. Нарышкин, А.Д. Вакуров, Ю.В. Петерсон // Лесоведение. – 1983. – № 2. – С. 50–57.

201. Наставление по лесосеменному делу. – М.: Типография ЦБНТИлесхоза, 1980. – 108 с.

202. Наумов, Н.П. Вид и популяция / Н.П. Наумов // Актуальные вопросы современной генетики. – М.: Изд-во МГУ, 1966. – С. 481–498.

203. Наумова, Н.Б. Влияние климатипов сосны обыкновенной на некоторые химические и микробиологические свойства почв / Н.Б. Наумова, Р.П. Макарикова, В.В. Тараканов, Н.А. Кузьмина, Т.Н. Новикова, Л.И. Милютин // Сибирский экологический журнал. – 2009. – №2. – С.287–292.

204. Некрасова, Т.П. Плодоношение сосны в Западной Сибири / Т.П. Некрасова. – Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1960. – 132 с.

205. Некрасова, Г.Н. Изменение плотности древесины по высоте ствола в связи с ветровой нагрузкой / Г.Н. Некрасова, О.И. Полубояринов, А.И. Фурин // Лесной журнал. – 1985. – № 6. – С. 14–17.

206. Некрасова, А.А. Зависимость макро- и микростроения древесины от условий произрастания / А.А. Некрасова, Л.Н. Исаева // Современные проблемы древесиноведения: Тез. докл. Всесоюз. конф. (Красноярск, 22–24 сентября 1987 г.). – Красноярск, 1987. – С. 71–72.

207. Нехайчук, О.Г. Влияние густоты посадки и возраста культур на анатомическое строение древесины лиственницы сибирской / О.Г. Нехайчук, З.Е. Брянцева // Лесоведение. – 1984. – № 3. – С. 66–68.

208. Нехайчук, О.Г. Влияние лесохозяйственных факторов на анатомическое строение древесины ели, сосны и лиственницы / О.Г. Нехайчук, С.А. Москалева // Лесоведение. – 1979. – № 4. – С. 38–46.

209. Новикова, Т.Н. Географические культуры и плантации сосны обыкновенной в лесостепных районах Сибири: дис. канд. биол. наук: 03.00.05 / Татьяна Николаевна Новикова. – Красноярск, 2002. – 224 с.

210. Новикова, Т.Н. Качество стволов у географических потомств сосны обыкновенной в условиях Западного Забайкалья / Т.Н. Новикова // Лесное хозяйство. – 2006. – № 6. – С. 42–43.

211. Новикова, Т.Н. Линейный прирост и дифференциация сибирских климатипов сосны в географических культурах в Западном Забайкалье / Т.Н. Новикова // Хвойные бореальной зоны. – 2010. – Т. XXVII. – № 1–2. – С. 143–146.

212. Новикова, Т.Н. Изучение географических культур сосны обыкновенной в красноярской лесостепи с целью уточнения лесосеменного районирования этого вида / Т.Н. Новикова // Хвойные бореальной зоны. – 2017. – Т. XXXV. – № 3–4. – С. 42–46.

213. Обновленский, В.М. Географические изменения сосны обыкновенной и районирование переброек ее семян для облесительных работ / В.М. Обновленский // В кн.: Сборник по лесоразведению. – М.-Л.: Гослесбумиздат, 1950. – С. 4–22.

214. Орленко, Е.Г. Методы ранней диагностики при оценке наследственных свойств плюсовых деревьев (обзор) / Е.Г. Орленко. – М.: Изд. ЦБНТИ лесхоза, 1971. – 47 с.

215. О соотношении географической и индивидуальной изменчивости шишек и семян сосны обыкновенной в географических культурах / [Ю.Н. Исаков и др.] // Лесное семеноводство: сборник научных трудов. – Воронеж: ЦНИИЛГиС, 1980. – С. 29–35.

216. Памфилов, В.В. Влияние изреживания насаждений на строение поздних трахеид древесины сосны / В.В. Памфилов // Лесная геоботаника и биология древесных растений – Тула, 1980. – № 6. – С. 77–79.

217. Патлай, И.Н. Рост и устойчивость сосны в географических культурах второго поколения в Тростянецком лесхозе Сумской области / И.Н. Патлай // Известия вузов. Лесной журнал. – 1974. – № 6. – С. 155–160.

218. Патлай, И.Н. Селекционно-экологические основы семеноводства и выращивания высокопродуктивных культур сосны обыкновенной, дуба черешчатого и ясеня обыкновенного в равнинной части Украинской ССР: дис. ... докт. с.-х. наук: 06.03.01 / Патлай Игорь Николаевич. – Харьков: УкрНИИЛХА, 1984. – 586 с.

219. Патрагин, А.В. Некоторые особенности в отношении корневых систем сосны в боровых типах условий местопроизрастания Вологодской области / А.В. Патрагин // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. – 1958. – № 2. – С. 46–58.

220. Пахарькова, Н.В. Морфофизиологические особенности хвои у разных климатипов сосны обыкновенной в географических культурах / Н.В. Пахарькова, Н.А. Кузьмина, С.Р. Кузьмин, А.А. Ефремов // Сибирский экологический журнал. – 2014. – № 1. – С. 107–113. [Pakharkova, N.V. Morphophysiological traits of needles in different climatotypes of Scots pine in provenance trial / N.V. Pakharkova, N.A. Kuzmina, S.R. Kuzmin, A.A. Efremov // Contemporary Problems of Ecology. – 2014. – Vol. 7. – № 1. – P. 84–89.]

221. Пахарькова, Н.В. Диагностика устойчивости представителей рода *Pinus* к периодическим повышениям температуры в зимне-весенний период / Н.В. Пахарькова, Н.А. Кузьмина, Г.В. Кузнецова, С.Р. Кузьмин // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2019. – Вып. 227. – С. 88–106.
222. Пентегова, В.А. Терпеноиды хвойных растений / В.А. Пентегова, Ж.В. Дубовенко, В.А. Ралдугин, Э.Н. Шмидт. – Новосибирск: Наука, 1987. – 97 с.
223. Петренко, Е.С. Особенности цветения кулундинской сосны / Е.С. Петренко // Ботанический журнал. – 1961. – Т. 46. – № 9. – С. 1336–1337.
224. Петров, С.А. Сосна островных боров Северного Казахстана / С.А. Петров // Ботанический журнал. – 1961. – Т. 46. – № 12. – С. 1811–1814.
225. Пименов, А.В. Биоразнообразие сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в контрастных экотопах юга Сибири: дис. ... докт. биол. наук: 03.02.01 / Пименов Александр Владимирович. – Красноярск, 2015. – 406 с.
226. Пинаевская, Е.А. Оценка изменчивости роста у разных форм сосны обыкновенной в условиях постоянного избыточного увлажнения почв средней тайги / Е.А. Пинаевская, С.Н. Тарханов // Лесохозяйственная информация: электронный сетевой журнал [Электронный ресурс]. – 2018. – № 4. – С. 5–11. – Режим доступа: <http://dx.doi.org/10.24419/LNI.2304-3083.2018.4.01>.
227. Писаренко, А.И. Искусственные леса. В 2-х частях / А.И. Писаренко, Г.И. Редько, М.Д. Мерзленко. – М.: ВНИИЦлесресурс, 1992а. – Ч. 1. – 308 с.
228. Писаренко, А.И. Искусственные леса. В 2-х частях / А.И. Писаренко, Г.И. Редько, М.Д. Мерзленко. – М.: ВНИИЦлесресурс, 1992б. – Ч. 2. – 239 с.
229. Пихельгас, Э. И. Основы селекции сосны обыкновенной в условиях Эстонской ССР: автореф. дис. ... докт. с.-х. наук: 06562 / Пихельгас Эндель Иоханнесович. – Тарту, 1971. – 99 с.
230. Пихельгас, Э.И. О влиянии географического происхождения семян на рост культур сосны в условиях Эстонской ССР / Э.И. Пихельгас // Материалы совещания о работе учебно-опытных лесхозов. – Тарту, 1975. – С. 29–49.

231. Пихельгас, Э.И. Географические опытные культуры сосны обыкновенной в Эстонской ССР / Э.И. Пихельгас // Географические опыты в лесной селекции Прибалтики. – Рига: ЗИНАТНЕ, 1982. – С. 73–81.

232. Плаксина, И.В. Влияние фитоценотического стресса на рост и метаболизм основных лесобразующих пород Сибири: дис. канд. биол. наук: 03.00.16, 03.00.12 / Ирина Владимировна Плаксина – Красноярск, 2003. – 138 с.

233. Плаксина, И.В. Влияние густоты посадки на ксилогенез и метаболизм сосны обыкновенной и лиственницы сибирской / И.В. Плаксина, Н.Е. Судачкова, А.И. Бузыкин // Лесоведение. – 2003. – № 4. – С. 47–53.

234. Поджарова, З.С. Особенности роста и развития географических культур сосны обыкновенной в Белорусской ССР / З.С. Поджарова // Селекция, генетика и семеноводство древесных пород как основа создания высокопродуктивных лесов. Тезисы докладов и сообщений Всесоюзного научно-технического совещания (Ленинград, 1–5 сентября 1980 г.). – М.: Госкомлесхоз, 1980. – С. 262–265.

235. Поджарова, З.С. Изучение факторов, влияющих на рост сеянцев сосны различного географического происхождения / З.С. Поджарова, Е.Г. Орленко // Ботаника. – 1981. – № 23. – С. 159–163.

236. Поликарпов, Н.П. Формирование сосновых молодняков на концентрированных вырубках / Н.П. Поликарпов. – М.: Наука, 1962. – 171 с.

237. Полтавченко, Ю.А. Эволюция биосинтеза монотерпенов в сем. Сосновых / Ю.А. Полтавченко, Г.А. Рудаков // Растительные ресурсы. – 1973. – Т. 9. – Вып. 4. – С. 481–493.

238. Полубояринов, О.И. Плотность древесины / О.И. Полубояринов. – М.: Лесная промышленность, 1976. – 200 с.

239. Полубояринов, О.И. Влияние скорости роста на качество древесины хвойных пород / О.И. Полубояринов // Тез. докл. Всесоюз. конф. (Красноярск, 22–24 сентября 1987 г.). – Красноярск, 1987. – С. 8–9.

240. Пономарева, Т.В. Влияние влагозапасов почвы на рост видов хвойных в условиях эксперимента / Т.В. Пономарева, Н.А. Кузьмина, С.Р. Кузьмин // Вестник КрасГАУ. – 2009. – № 12 (39). – С. 45–49.

241. Попов, П.П. Ель на востоке Европы и в Западной Сибири / П.П. Попов. – Новосибирск: Наука, 1999. – 169 с.
242. Попов, П.П. Сходство в географической изменчивости признаков как основа выделения географических рас древесных растений / П.П. Попов // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. – Тюмень: Изд-во Института освоения Севера СО РАН, 2003. – Вып. 4. – С. 50–57.
243. Правдин, Л.Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция / Л.Ф. Правдин. – М.: Наука, 1964. – 190 с.
244. Правдин, Л.Ф. Рост сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.) разного географического происхождения в подзоне хвойно-широколиственных лесов / Л.Ф. Правдин, А.Д. Вакуров // В кн.: Сложные боры хвойно-широколиственных лесов и пути ведения лесного хозяйства в лесопарковых условиях Подмосковья. – М.: Наука, 1968. – С. 160–195.
245. Правдин, Л.Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР / Л.Ф. Правдин. – М.: Наука, 1975. – 178 с.
246. Приказ Рослесхоза от 8 октября 2015 г. № 353 «Об установлении лесосеменного районирования» (с изменениями на 28 марта 2016 г. № 100). – М.: Фед. агентство лесн. хоз-ва, 2015. – 42 с.
247. Прозина, М.Н. Ботаническая микротехника / М.Н. Прозина. – М.: Высшая школа, 1960. – 270 с.
248. Проказин, А.Е. К вопросу о лесосеменном районировании сосны обыкновенной в центральном районе зоны смешанных лесов / А.Е. Проказин, Б.Н. Куракин // Селекция, генетика и семеноводство древесных пород как основа создания высокопродуктивных лесов: тезисы докладов и сообщений на Всесоюзном научно-техническом совещании (г. Ленинград, 1–5 сентября 1980 г.). – М.: Госкомлесхоз, 1980. – С. 266–272.
249. Проказин, А.Е. Происхождение сеянцев сосны обыкновенной и устойчивость их к шютте / А.Е. Проказин, Б.Н. Куракин // Лесное Хозяйство. – 1983. – № 2. – С. 51–53.

250. Прокушкин, С.Г. Минеральное питание сосны / С.Г. Прокушкин. – Новосибирск: Наука, 1982. – 188 с.
251. Путенихин, В.П. Популяционная структура сосны обыкновенной на Южном Урале / В.П. Путенихин // II съезд ВОГИС: Тез. докл. – Спб., 2000а. – Т.1. – С. 198–199.
252. 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, 2000б. – 49 с.
253. Путенихин, В.П. Лиственница Сукачева на Урале: изменчивость и популяционно-генетическая структура / В.П. Путенихин, Г.Г. Фарукшина, З.Х. Шигапов. – М.: Наука, 2004. – 276 с.
254. Пчелин, В.И. Влияние типа лесорастительных условий на качество древесины сосны обыкновенной в насаждениях Среднего Поволжья / В.И. Пчелин, А.Х. Газизуллин, Е.И. Патрикеев // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. – 2003. – № 1. – С. 62–65.
255. Раевский, Б.В. Селекция и семеноводство сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и сосны скрученной (*Pinus contorta* Dougl. ex Loud. var. *latifolia* Engelm) на северо-западе таежной зоны России: дис. ... докт. с.-х. наук: 06.03.01 / Раевский Борис Владимирович. – Петрозаводск, 2015. – С. 322.
256. Райт, Дж. В. Введение в лесную генетику / Дж. В. Райт. – М.: Лесная промышленность, 1978. – 470 с.
257. Редько, Г.И. Комплексная оценка климатипов сосны обыкновенной в географических культурах / Г.И. Редько // Сб. научных трудов МЛТИ. – М.: МЛТИ, 1994. – С. 31–39.
258. Реймерс, Н.Ф. Популярный биологический словарь / Н.Ф. Реймерс. – М.: Наука, 1991. – 544 с.
259. Ригер, В. Генетический и цитогенетический словарь / В. Ригер, А. Михаэлис. – М.: Колос, 1967. – 607 с.

260. Роговцев, Р.В. Продуктивность географических культур сосны в условиях Среднеобского бора / Р.В. Роговцев, В.В. Тараканов, Ю.Н. Ильичев // Лесное хозяйство. – 2008. – № 2. – С. 36–38.

261. Роговцев, Р.В. Географические культуры сосны обыкновенной в Новосибирской области / Р.В. Роговцев, И.А. Богун // Интерэкспо Гео-Сибирь. – 2014. – Т. 3. – № 2. – С. 295–302.

262. Рогозин, М.В. Селекция сосны обыкновенной для плантационного выращивания [Электронный ресурс] / М.В. Рогозин. Пермь: ПГНИУ, 2013. – 200 с. Режим доступа: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=20423303>.

263. Родин, А.Р. Изучение географической изменчивости основных лесобразующих пород / А.Р. Родин, А.Е. Проказин // Лесопользование и воспроизводство лесных ресурсов. – М.: МГУЛ, 1997. – С. 70–75.

264. Розанова, М.А. Экспериментальные основы систематики растений / М.А. Розанова. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1946. – 255 с.

265. Рокицкий, П.Ф. Биологическая статистика / П.Ф. Рокицкий. – М.: Высшая школа, 1973. – 320 с.

266. Ромедер, Э. Генетика и селекция лесных пород / Э. Ромедер, Г. Шенбах. – М.: Сельхозиздат, 1962. – 268 с.

267. Роне, В.М. Генетический анализ лесных популяций / В.М. Роне. – М.: Наука, 1980. – 160 с.

268. Румянцев, Д.Е. Дендрохронологически реконструированная динамика рангов по продуктивности и качеству древесины у разных провинциальных ели в географических культурах / Д.Е. Румянцев, П.Г. Мельник, О.В. Степанова // Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник. – 2007. – № 5. – С. 109–112.

269. Савва, Ю.В. Рост и структура годичных колец сосны обыкновенной в географических культурах Средней Сибири в зависимости от климатических факторов: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Савва Юлия Владимировна, Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН. – Красноярск, 2001. – 14 с.

270. Савва, Ю.В. Адаптация сосны обыкновенной к изменению климатических условий / Ю.В. Савва, Е.А. Ваганов // Доклады академии наук. – 2002. – Т. 385, № 1. – С. 135–138.

271. Савва, Ю.В. Влияние климатических условий Красноярской лесостепи на рост и структуру годичных колец сосны в условиях географических культур / Ю.В. Савва, Е.А. Ваганов, Л.И. Милютин // Лесоведение. – 2003. – № 3. – С. 3–14.

272. Санников, С.Н. Дифференциация популяций сосны обыкновенной / С.Н. Санников, И.В. Петрова. – Екатеринбург: УрО РАН, 2003. – 247 с.

273. Санников, С.Н. Генетико-климатолого-географические принципы семенного районирования сосновых лесов России / С.Н. Санников, И.В. Петрова, Н.С. Санникова, А.Н. Афонин, А.И. Чернодубов, Е.В. Егоров // Сибирский лесной журнал. – 2017. – № 2. – С. 19–30.

274. Свидерская, И.В. Гистометрический анализ закономерностей сезонного формирования древесины хвойных: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 / Свидерская Ирина Викторовна. – Красноярск, 1999. – 22 с.

275. Седельникова, И.В. Цветение и семеношение сосны ленточных боров Прииртышья / И.В. Седельникова // Труды Казахского НИИ лесного хозяйства. – 1965. – Т. 5. – № 2. – С. 70–82.

276. 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.

277. Седельникова, Т.С. Дифференциация болотных и суходольных популяций видов семейства *Pinaceae* Lindl. (репродуктивные и кариотипические особенности): автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.05 / Седельникова Тамара Станиславовна. – Красноярск, 2008. – 35 с.

278. Семериков, Л.Ф. О естественноисторических принципах определения популяционной структуры вида / Л.Ф. Семериков // Системная организация и генетическая устойчивость популяций. – М., 1992. – С. 56–83.

279. Сенашова, В.А. Эпифитная микрофлора здоровой и пораженной хвои древесных пород Средней Сибири / В.А. Сенашова, Т.И. Громовых, Н.Д. Сорокин // Лесоведение. – 2012. – № 4. – С. 24–30.

280. Сенашова, В.А. Фитопатогенные микромицеты сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на территории Нижнего Приангарья / В.А. Сенашова, И.Е. Сафронова, Т.Л. Вилкова // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2019. – Вып. 228. – С. 250–265.

281. Сидорова, Н.С. Рост и развитие сосны обыкновенной различного географического происхождения / Н.С. Сидорова // Лесная селекция, семеноводство и интродукция в Казахстане. – Алма-Ата, 1969. – С. 46–48.

282. Сидорова, Н.С. Цветение сосны обыкновенной в географических культурах Кокчетавской области / Н.С. Сидорова // Леса и древесные породы Северного Казахстана. – Л., 1974. – С. 147–149.

283. Сидорова, Н.С. Сосна обыкновенная в географических культурах Северного Казахстана / Н.С. Сидорова // Агролесомелиорация в Западной Сибири. – Новосибирск: СО ВАСХНИЛ, 1982. – С. 130–147.

284. Силкин, П.П. Рентгенографический и гистометрический анализ структуры годичных колец древесины хвойных: дис. канд. физ.-мат. наук: 03.00.02 / Силкин Павел Павлович. – Красноярск, 2005. – 248 с.

285. Силкин, П.П. Измерение клеточных параметров годичных колец хвойных / П.П. Силкин, Н.В. Екимова // ИВУЗ. Лесной журнал. – 2011. – № 5. – С. 35–40.

286. Синадский, Ю.В. Сосна. Ее вредители и болезни / Ю.В. Синадский. – М.: Наука, 1983. – 344 с.

287. Синская, Е.Н. Динамика вида / Е.Н. Синская. – М.; Л.: ОГИЗ-Сельхозгиз, 1948. – 527 с.

288. Синская, Е.Н. Проблема популяций у высших растений / Е.Н. Синская. – Л.: Сельхозиздат, 1963. – Вып.2. – 124 с.

289. Скворцов, А.К. Внутривидовые единицы в ботанической систематике / А.К. Скворцов // В кн.: Теоретические основы внутривидовой изменчивости и

структура популяций хвойных пород (Тр. Института экологии растений и животных). – Свердловск, 1974. – Вып. 90. – С. 46–50.

290. Скупченко, В.Б. Структура однолетней хвои в кроне *Picea obovata* (*Pinaceae*) / В.Б. Скупченко, Н.В. Ладанова // Ботанический журнал. – 1984. – Т.69. – №. 7. – С.889–904.

291. Смирнова, Л.Ф. Почвы сосновых насаждений на песках / Л.Ф. Смирнова, Л.О. Карпачевский // Лесоведение. – 2006. – № 3. – С. 31-41.

292. Соболев, А.Н. Продолжительность жизни и биометрические параметры хвои в сосняке черничном (о-в Б. Соловецкий) / А.Н. Соболев, П.А. Феклистов // Вестник Северного (Арктического) федерального университета. Серия: Естественные науки. – 2016. – № 4. – С. 47–56.

293. Соколов, В.А. Прогноз динамики лесов Красноярского края / В.А. Соколов, Н.В. Соколова, О.П. Втюрина, Е.А. Лапин // Сибирский лесной журнал. – 2017. – № 4. – С. 91–100.

294. Солнцев, А.А. Влияние условий произрастания на физико-механические свойства древесины сосны Сибири / А.А. Солнцев // Тр. Ин-та леса АН СССР. – 1949. – Т. IV. – С. 132–140.

295. Справочник по климату СССР. Архангельская и Вологодская области, Карельская и Коми АССР. – Л.: Гидрометеиздат, 1965. – Выпуск 01. – Часть 2. – 361 с.

296. Справочник по климату СССР. Архангельская и Вологодская области, Карельская и Коми АССР. – Л.: Гидрометеиздат, 1968. – Выпуск 01. – Часть 4. – 349 с.

297. Справочник по климату СССР. Мурманская область. – Л.: Гидрометеиздат, 1965. – Выпуск 02. – Часть 2. – 145 с.

298. Справочник по климату СССР. Мурманская область.– Л.: Гидрометеиздат, 1968. – Выпуск 02. – Часть 4. – 174 с.

299. Справочник по климату СССР. Карельская АССР, Ленинградская, Новгородская и Псковская области. – Л.: Гидрометеиздат, 1965. – Выпуск 03. – Часть 2. – 343 с.

300. Справочник по климату СССР. Карельская АССР, Ленинградская, Новгородская и Псковская области. – Л.: Гидрометеиздат, 1968. – Выпуск 03. – Часть 4. – 327 с.
301. Справочник по климату СССР. Эстонская ССР. – Л.: Гидрометеиздат, 1965. – Выпуск 04. – Часть 2. – 164 с.
302. Справочник по климату СССР. Эстонская ССР. – Л.: Гидрометеиздат, 1968. – Выпуск 04. – Часть 4. – 227 с.
303. Справочник по климату СССР. Латвийская ССР. – Л.: Гидрометеиздат, 1965. – Выпуск 05. – Часть 2. – 192 с.
304. Справочник по климату СССР. Латвийская ССР. – Л.: Гидрометеиздат, 1968. – Выпуск 05. – Часть 4. – 210 с.
305. Справочник по климату СССР. Белорусская ССР. – Л.: Гидрометеиздат, 1965. – Выпуск 07. – Часть 2. – 247 с.
306. Справочник по климату СССР. Белорусская ССР. – Л.: Гидрометеиздат, 1968. – Выпуск 07. – Часть 4. – 264 с.
307. Справочник по климату СССР. Ярославская, Калининская, Московская, Владимирская, Смоленская, Калужская, Рязанская и Тульская области. – Л.: Гидрометеиздат, 1964. – Выпуск 08. – Часть 2. – 356 с.
308. Справочник по климату СССР. Ярославская, Калининская, Московская, Владимирская, Смоленская, Калужская, Рязанская и Тульская области. – Л.: Гидрометеиздат, 1967. – Выпуск 08. – Часть 4. – 360 с.
309. Справочник по климату СССР. Пермская, Свердловская, Челябинская, Курганская области и Башкирская АССР. – Л.: Гидрометеиздат, 1965. – Выпуск 09. – Часть 2. – 366 с.
310. Справочник по климату СССР. Пермская, Свердловская, Челябинская, Курганская области и Башкирская АССР. – Л.: Гидрометеиздат, 1968. – Выпуск 09. – Часть 4. – 371 с.
311. Справочник по климату СССР. Украинская ССР. – Л.: Гидрометеиздат, 1967. – Выпуск 10. – Часть 2. – 609 с.

312. Справочник по климату СССР. Украинская ССР. – Л.: Гидрометеоиздат, 1969. – Выпуск 10. – Часть 4. – 697 с.
313. Справочник по климату СССР. Татарская АССР, Ульяновская, Куйбышевская, Пензенская, Саратовская и Оренбургская области. – Л.: Гидрометеоиздат, 1965. – Выпуск 12. – Часть 2. – 345 с.
314. Справочник по климату СССР. Татарская АССР, Ульяновская, Куйбышевская, Пензенская, Саратовская и Оренбургская области. – Л.: Гидрометеоиздат, 1968. – Выпуск 12. – Часть 4. – 330 с.
315. Справочник по климату СССР. Омская и Тюменская области. – Л.: Гидрометеоиздат, 1965. – Выпуск 17. – Часть 2. – 276 с.
316. Справочник по климату СССР. Омская и Тюменская области. – Л.: Гидрометеоиздат, 1968. – Выпуск 17. – Часть 4. – 259 с.
317. Справочник по климату СССР. Казахская ССР. – Л.: Гидрометеоиздат, 1966. – Выпуск 18. – Часть 2. – 656 с.
318. Справочник по климату СССР. Казахская ССР. – Л.: Гидрометеоиздат, 1968. – Выпуск 18. – Часть 4. – 552 с.
319. Справочник по климату СССР. Томская, Новосибирская, Кемеровская области и Алтайский край. – Л.: Гидрометеоиздат, 1965. – Выпуск 20. – Часть 2. – 398 с.
320. Справочник по климату СССР. Томская, Новосибирская, Кемеровская области и Алтайский край. – Л.: Гидрометеоиздат, 1969. – Выпуск 20. – Часть 4. – 333 с.
321. Справочник по климату СССР. Красноярский край и Тувинская АССР. – Л.: Гидрометеоиздат, 1967. – Выпуск 21. – Часть 2. – 504 с.
322. Справочник по климату СССР. Красноярский край и Тувинская АССР. – Л.: Гидрометеоиздат, 1969. – Выпуск 21. – Часть 4. – 404 с.
323. Справочник по климату СССР. Иркутская область и западная часть Бурятской АССР. – Л.: Гидрометеоиздат, 1966. – Выпуск 22. – Часть 2. – 360 с.
324. Справочник по климату СССР. Иркутская область и западная часть Бурятской АССР. – Л.: Гидрометеоиздат, 1968. – Выпуск 22. – Часть 4. – 280 с.

325. Справочник по климату СССР. Бурятская АССР и Читинская область. – Л.: Гидрометеиздат, 1966. – Выпуск 23. – Часть 2. – 321 с.
326. Справочник по климату СССР. Бурятская АССР и Читинская область. – Л.: Гидрометеиздат, 1968. – Выпуск 23. – Часть 4. – 330 с.
327. Справочник по климату СССР. Якутская АССР. – Л.: Гидрометеиздат, 1966. – Выпуск 24. – Часть 2. – 402 с.
328. Справочник по климату СССР. Якутская АССР. – Л.: Гидрометеиздат, 1968. – Выпуск 24. – Часть 4. – 352 с.
329. Справочник по климату СССР. Амурская область, Еврейская автономная область и Хабаровский край. – Л.: Гидрометеиздат, 1966. – Выпуск 25. – Часть 2. – 313 с.
330. Справочник по климату СССР. Амурская область, Еврейская автономная область и Хабаровский край. – Л.: Гидрометеиздат, 1968. – Выпуск 25. – Часть 4. – 278 с.
331. Справочник по климату СССР. Тамбовская, Брянская, Липецкая, Орловская, Курская, Воронежская и Белгородская области. – Л.: Гидрометеиздат, 1965. – Выпуск 28. – Часть 2. – 236 с.
332. Справочник по климату СССР. Тамбовская, Брянская, Липецкая, Орловская, Курская, Воронежская и Белгородская области. – Л.: Гидрометеиздат, 1968. – Выпуск 28. – Часть 4. – 255 с.
333. Справочник по климату СССР. Ивановская, Костромская, Кировская, Горьковская области, Марийская, Удмуртская, Чувашская, Мордовская АССР. – Л.: Гидрометеиздат, 1964. – Выпуск 29. – Часть 2. – 210 с.
334. Справочник по климату СССР. Ивановская, Костромская, Кировская, Горьковская области, Марийская, Удмуртская, Чувашская, Мордовская АССР. – Л.: Гидрометеиздат, 1968. – Выпуск 29. – Часть 4. – 335 с.
335. Стасова, В.В. Особенности развития стенок трахеид при образовании древесины сосны обыкновенной: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Виктория Викторовна Стасова. – Красноярск, 1991. – 174 с.

336. Степень, Р.А. Хемотипы красноярской популяции сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) / Р.А. Степень // Сибирский экологический журнал. – 2000. – № 6. – С. 705–709.

337. Сурсо, М.В. Репродуктивная биология и полиморфизм хвойных видов (семейства *Pinaceae* Lindl., *Cupressaceae* Rich. Ex Bartl.) Европейского Севера России (Архангельская область): автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук: 06.03.01; 06.03.02 / Сурсо Михаил Вольдемарович. – Архангельск, 2013. – 43 с.

338. Тараканов, В.В. Селекционное семеноводство сосны обыкновенной в Сибири / В.В. Тараканов, В.П. Демиденко, Я.Н. Ишутин, Н.Т. Бушков. – Новосибирск: Наука, 2001. – 230 с.

339. Тараканов, В.В. Структура изменчивости, селекция и семеноводство сосны обыкновенной в Сибири: дис. ... докт. с.-х. наук: 06.03.01 / Тараканов Вячеслав Вениаминович. – Новосибирск, 2003. – 454 с.

340. Тараканов, В.В. Изменчивость состава терпентинных масел хвои и устойчивость клоновых плантаций и географических культур сосны в Западной Сибири / В.В. Тараканов, А.В. Ткачев, Л.И. Кальченко, В.М. Ефимов, Р.В. Роговцев // Интер-экспо ГЕО-Сибирь. – 2012. – Т. 4. – С. 115–122.

341. Тарасова, В.В. Особенности радиального роста и дифференциации деревьев сосны обыкновенной в географических культурах / В.В. Тарасова, А.В. Беньков, Л.И. Милютин, В.Е. Бенькова, А.В. Шашкин // Лесоведение. – 2002. – № 5. – С. 76–80.

342. Татаринцев, А.И. Эколого-лесоводственные особенности санитарно-фитопатологического состояния антропогенно нарушенных насаждений Средней Сибири: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 06.03.02 / Татаринцев Андрей Иванович. – Екатеринбург, 2020. – 39 с.

343. Телегина, О.С. О развитии лесной фитопатологии в Казахстане / О.С. Телегина, Е.П. Вибе // Проблемы лесной фитопатологии и микологии. Материалы 9-й Международной конференции. – Минск: БГТУ, 2015. – 280 с.

344. Терсков, И.А. К методике реконструкции погодных условий по динамике роста и структуре годичных колец древесных растений / И.А. Терсков,

Е.А. Ваганов, И.В. Сви́дерская // В кн.: Пространственно-временная структура лесных биогеоценозов. – Новосибирск: Наука, 1981. – С.13–26.

345. Тимофеев, В.П. Особенности роста сосны разного происхождения в лесной опытной Тимирязевской Академии / В.П. Тимофеев // Известия ТСХА. – 1973. – Вып. 2. – С. 130–146.

346. Тимофеев, В.П. Старейший опыт географических культур сосны обыкновенной / В.П. Тимофеев // Лесное хозяйство. – 1974. – № 8. – С. 31–38.

347. Тимофеев, В.П. Первые в СССР географические посадки сосны обыкновенной в лесной опытной даче ТСХА / В.П. Тимофеев // Материалы совещ. о работе учебно-опытных лесхозов. – Тарту, 1975. – С. 11–28.

348. Тимофеев-Ресовский, Н.В. Очерк учения о популяции / Н.В. Тимофеев-Ресовский, А.В. Яблоков, Н.В. Глотов. – М.: Наука, 1973. – 278 с.

349. Тиходеев, О.Н. Кризис традиционных представлений об изменчивости: на пути к новой парадигме / О.Н. Тиходеев // Экологическая генетика. – 2012. – Т. 10. – № 4. – С. 56–65.

350. Тиходеев, О.Н. Изменчивость и ее формы: дифференциальный подход / О.Н. Тиходеев // Труды Зоологического института РАН. – 2013. – Т. 11. – № 3. – С. 79–92.

351. Тиходеев, О.Н. Классификация изменчивости по факторам, определяющим фенотип: традиционные взгляды и их современная ревизия / О.Н. Тиходеев // Экологическая генетика. – 2018. – Т. 322. – № 2. – С. 185–201.

352. Тихонова, И.В. Особенности полиморфизма минусинского климатипа сосны обыкновенной в культурах Ширинской сухой степи / И.В. Тихонова // Сибирский экологический журнал. – 2004. – № 6. – С. 859–867.

353. Тихонова, И.В. Сопряженная изменчивость морфологических признаков сосны обыкновенной на юге Средней Сибири / И.В. Тихонова, М.А. Шемберг // Лесоведение. – 2004. – № 1. – С. 48–55.

354. Тихонова, И.В. Индивидуальная изменчивость состава летучих выделений хвои сосны обыкновенной в популяциях Хакасии и Тувы / И.В.

Тихонова, А.А. Анискина, Л.В. Мухортова, С.Р. Лоскутов // Сибирский экологический журнал. – 2012. – № 3. – С. 397–404.

355. Тихонова, И.В. Коррелированность содержания легколетучих соединений хвои в популяционных выборках сосны обыкновенной на юге Сибири / И.В. Тихонова, А.А. Анискина, С.Р. Лоскутов // Экология. – 2014. – № 4. – С. 257–264.

356. Тишечкин, А.Н. Изменчивость сосны обыкновенной в географических культурах на Среднем Урале / А.Н. Тишечкин // Ботанические чтения – 2013. Материалы науч.-практ. конф. (13 мая 2013 г., г. Ишим). – Ишим: филиал ФГБОУ ВПО «Тюменский государственный университет», 2013. – С. 116–118.

357. Третьякова, И.Н. Состояние пихтово-кедровых лесов природного парка «Ергаки» и их флуоресцентная диагностика / И.Н. Третьякова, Е.В. Бажина, Н.В. Пахарькова, В.Н. Сторожев // Хвойные бореальной зоны. – 2008. – № 3–4. С. 237–243.

358. Тюкавина, О.Н. Изменение структуры годичных колец сосны под влиянием осушения / О.Н. Тюкавина // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. – 2014. – № 1 (337). – С. 72–80.

359. Уварова, Н.И. Географические культуры сосны обыкновенной в Хехцирском лесхозе Хабаровского края / Н.И. Уварова // Труды Дальневосточного научно-исследовательского института лесного хозяйства. – Хабаровск, 1964. – Вып. 6. – С. 387–399.

360. Унгурияну, Т.Н. Сравнение трех и более независимых групп с использованием непараметрического критерия Краскела–Уоллиса в программе STATA / Т.Н. Унгурияну, А.М. Гржибовский // Экология человека. – 2014. – № 6. – С. 55–58.

361. Фадейкина, О.В. Статистическая обработка аттестации биологических стандартных образцов: применение критерия Манна–Уитни / О.В. Фадейкина, Р.А. Волкова, Е.В. Карпова // Химико-фармацевтический журнал. – 2019. – Т. 53. – № 7. – С. 54–58.

362. Федоров, Н.И. Лесная фитопатология. Учебник для студентов специальности «Лесное хозяйство». Изд. 3-е, перераб. и доп. / Н.И. Федоров. – Минск: БГТУ, 2004. – 438 с.

363. Филиппова, Т.В. Феногенеогеография популяций сосны обыкновенной на Урале / Т.В. Филиппова, С.Н. Санников, И.В. Петрова, Н.С. Санникова – Екатеринбург: УрО РАН, 2006. – 123 с.

364. Филипчук, А.Н. Состояние и использование лесов России (по материалам мониторинга 2006 г.) / А.Н. Филипчук, А.А. Дерюгин // Лесохозяйственная информация. – 2008. – № 1–2. – С. 39–54.

365. Фомин, Ф.И. Опыт районирования семенного хозяйства обыкновенной сосны на основе изучения ее климатических экотипов / Ф.И. Фомин // Исследования по лесосеменному делу. Сборник трудов ЦНИИЛХ. – Л.: Гослестехиздат, 1940. – С. 3–106.

366. Фурст, Г.Г. Методы анатомо-гистохимических исследований растительных тканей / Г.Г. Фурст. – М.: Наука, 1979. – 168 с.

367. Харьковская, О.А. Сравнение двух парных выборок с помощью пакета статистических программ STATA: непараметрические критерии / О.А. Харьковская, А.М. Гржибовский // Экология человека. – 2014. – № 12. – С. 55–60.

368. Хиров, А.А. Исследование географических прививок сосны обыкновенной в Бузулукском бору / А.А. Хиров // Генетика, селекция и интродукция лесных пород: сборник научных трудов. – Воронеж: ЦНИИЛГиС, 1975. – С.188–205.

369. Царев, А.П. Генетика лесных древесных пород / А.П. Царев, С.П. Погиба, В.В. Тренин. – Петрозаводск: Изд-во Петрозаводского государственного университета, 2000. – 338 с.

370. Царев, А.П. Селекция и репродукция лесных древесных пород / А.П. Царев, С.П. Погиба, В.В. Тренин. – М.: Логос, 2002. – 504 с.

371. Цветков, В.Ф. Сосняки Кольской лесорастительной области и ведение хозяйства в них / В.Ф. Цветков. – Архангельск: Издательство Архангельского государственного технического университета, 2002. – 380 с.

372. Цельникер, Ю.Л. Физиологические основы теневыносливости древесных видов / Ю.Л. Цельникер. – М.: Наука, 1978. – 215 с.

373. Чавчавадзе, Е.С. Древесина хвойных / Е.С. Чавчавадзе. – Л.: Наука, 1979. – 190 с.

374. Чебакова, Н.М. Оценка климатических границ ареала шютте обыкновенного при изменении климата в Средней Сибири / Н.М. Чебакова, Н.А. Кузьмина, Е.И. Парфенова, В.А. Сенашова, С.Р. Кузьмин // Сибирский экологический журнал. – 2016. – № 6. – С. 855–865. [Tchebakova, N.M. Assessment of climatic limits of needle cast-affected area under climate change in Central Siberia / N.M. Tchebakova, N.A. Kuzmina, E.I. Parfenova, V.A. Senashova, S.R. Kuzmin // Contemporary Problems of Ecology. – 2016. – Vol.9. – № 6. – P. 721–729.]

375. Черепнин, В.Л. Изменчивость семян сосны обыкновенной и районирование их заготовки и перемещения в Красноярском крае / В.Л. Черепнин // Материалы научной конференции по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока. – Красноярск, 1965. – С. 32–41.

376. Черепнин, В.Л. Сосна обыкновенная в Восточной Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Виктор Леонидович Черепнин. – Красноярск, 1970. – 24 с.

377. Черепнин, В.Л. Изменчивость семян сосны обыкновенной / В.Л. Черепнин – Новосибирск: Наука, 1980. – 181 с.

378. Черепнин, В.Л. Географические культуры сосны обыкновенной в Забайкалье / В.Л. Черепнин // В кн.: Ботанические исследования в Сибири. – Красноярск: Восточно-Сибирский научный центр РАН, Красноярское отделение Российского ботанического общества РАН, 1999. – Вып. 7. – С. 180–193.

379. Черепнин, В.Л. Ген-экологические культуры сосны обыкновенной в южной лесостепи Красноярского края / В.Л. Черепнин, Е.М. Иншаков, А.В. Черепнин, М.В. Солнышкина, О.С. Шаталова // В. кн.: Ботанические исследования в Сибири. – Красноярск: Красноярское отделение Российского ботанического общества РАН, 2006. – Вып. 14. – С. 115–119.

380. Чернодубов, А.И. Эфирные масла сосны: состав, получение, использование / А.И. Чернодубов, Р.И. Дерюжкин. – Воронеж: Издательство Воронежского университета, 1990. – 112 с.

381. Чернодубов, А.И. Изменчивость морфолого-анатомических признаков сосны обыкновенной в островных борах юга Русской равнины / А.И. Чернодубов // Лесоведение. – 1994. – № 2. – С. 28–35.

382. Чернодубов, А.И. Географические культуры сосны обыкновенной на юге Русской равнины / А.И. Чернодубов, Т.Е. Галдина, О.А. Смогунова. – Воронеж: ГЛТА, 2005. – 128 с.

383. Чернодубов, А.И. Сосна обыкновенная в островных борах Восточно-Европейской равнины / А.И. Чернодубов. – Воронеж: Воронежская государственная лесотехническая академия, 2009. – 156 с.

384. Черняев, М.В. Рост географических культур сосны обыкновенной в подзоне южной тайги / М.В. Черняев, Б.С. Хмельницкий // Экология Южной Сибири – 2000 год: Мат. Южно-Сиб. междунауч. конф. студентов и молодых ученых. – Красноярск, 2000. – Т.1. – С. 105–107.

385. Чернявский, М. Польские расы сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в географических опытах / М. Чернявский, М. Гэртых // Географические опыты в лесной селекции Прибалтики. – Рига: ЗИНАТНЕ, 1982. – С. 105–119.

386. Четвериков, С.С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики / С.С. Четвериков // Журнал экспериментальной биологии. Сер. А. – 1926. — Т. 2. – Вып. 1. – С. 3–54 [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://e-heritage.ru/Book/10086609>.

387. Чудинов, Б.С. Вода в древесине / Б.С. Чудинов. – Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1984. – 270 с.

388. Чудный, А.В. Географическая изменчивость состава терпентинных масел сосны обыкновенной на территории СССР / А.В. Чудный, Е.П. Проказин // Растительные ресурсы. – 1973. – Т. 9. – Вып. 4. – С. 481–493.

389. Чудный, А.В. Структура популяций сосны обыкновенной в разных экологических условиях (на примере биосинтеза монотерпенов) / А.В. Чудный // Экология. – 1979. – № 1. – С. 37–42.

390. Чупров, А.В. Изменчивость шишек сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), произрастающей в географических культурах Архангельской области / А.В. Чупров, Е.Н. Наквасина, Н.А. Прожерина // Лесной вестник / Forestry Bulletin. – 2021. – Т. 25. – № 3. – С. 24–33.

391. Шавнин, С.А. Анализ возрастной динамики осевых приростов географических культур сосны обыкновенной / С.А. Шавнин, Г.В. Агафонова, И.А. Юсупов // Леса Урала и хозяйство в них. – 2002. – № 22. – С. 32–38.

392. Швиденко, А.З. Таблицы и модели хода роста и продуктивности насаждений основных лесобразующих пород Северной Евразии (нормативно-справочные материалы). Издание 2-е, доп. / А.З. Швиденко, Д.Г. Щепаченко, С. Нильссон, Ю.И. Булуй. – М.: Федеральное агентство лесного хозяйства. – 2008. – 886 с.

393. Шевченко, С.В. Лесная фитопатология / С.В. Шевченко. – Львов: Вища школа, издательство при Львовском университете, 1978. – 320 с.

394. Шигапов, З.Х. Внутривидовая изменчивость и дифференциация видов семейства *Pinaceae* на Урале: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.05 / Шигапов Зиннур Хайдарович. – Пермь, 2005. – 47 с.

395. Шилкина, Е.А. Результаты ДНК-диагностики фитопатогенных грибов лесных питомников Красноярского края и Республики Хакасия / Е.А. Шилкина, М.А. Шеллер, Т.Ю. Раздорожная, А.А. Ибе // Сибирский лесной журнал. – 2018. – № 2. – С. 15–27.

396. Шольц, Э. Географические опыты с сосной обыкновенной в ГДР / Э. Шольц // Географические опыты в лесной селекции Прибалтики. – Рига: ЗИНАТНЕ, 1982. – С. 132–143.

397. Шульга, В.В. Изменчивость шишек и семян в Казахстане / В.В. Шульга // Труды Казахского НИИ лесного хозяйства. – 1973. – Вып. 8. – С. 212–217.

398. Шутяев, А.М. Продуктивность географических популяций сосны обыкновенной / А.М. Шутяев, М.М. Вересин // Лесное хозяйство. – 1990. – № 11. – С.36–38.

399. Шутяев, А.М. Изменчивость хвойных видов в испытательных культурах Центрального Черноземья / А.М. Шутяев. – М.: ВНИИЛМ, 2007. – 296 с.

400. Щербакова, М.А. Определение качества семян хвойных пород рентгенографическим методом / М.А. Щербакова. – Красноярск: Институт леса и древесины СО АН СССР, 1965. – 36 с.

401. Щербакова, М.А. Успешность роста и развития различных провениенций сосны в Карелии / М.А. Щербакова // Селекционно-генетические исследования древесных растений в Карелии. – Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1987. – С. 50–66.

402. Эзау, К. Анатомия семенных растений / К. Эзау. – М.: Мир, 1980. – 558 с.

403. Экарт, А.К. Генетическое разнообразие и дифференциация популяций сосны обыкновенной в Южной Сибири и Монголии / А.К. Экарт, А.Я. Ларионова, К.Г. Зацепина, А.Н. Кравченко, С. Жамъянсурэн, И.В. Тихонова, В.В. Тараканов // Сибирский экологический журнал. – 2014. – Т. 21. – № 1. – С. 69–78.

404. Яблоков, А.В. Фенетика / А.В. Яблоков. – М.: Наука, 1980. – 135 с.

405. Яблоков, А.В. Популяционная биология / А.В. Яблоков. – М.: Высшая школа, 1987. – 303 с.

406. Ялынская, Е.Е. Устойчивость сеянцев сосны обыкновенной к снежному шютте как интегральный показатель функциональной диагностики обеспеченности бором / Е.Е. Ялынская, Н.П. Чернобровкина // Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник. – 2008. – № 6. – С. 16–21.

407. Яценко-Хмелевский, А.А. Краткий курс анатомии растений / А.А. Яценко-Хмелевский. – М.: Наука, 1961. – 279 с.

408. Andersson, Gull B. Longitudinal difference in Scots pine shoot elongation / Gull B. Andersson, T. Persson, A. Fedorkov, T.J. Mullin // *Silva Fennica*. – 2018. – Vol. 52. – no. 5. – article id 10040.

409. Antonova, G.F. Effects of environmental factors on wood formation in Scots pine stems / G.F. Antonova, V.V. Stasova // *Trees*. – 1993. – Vol. 7. – P. 214-219.

410. Apple, M.E. Morphology and stomatal function of Douglas fir needles exposed to climate change, elevated CO₂ and temperature / M.E. Apple, D.M. Olszyk, D.P. Ormond, J. Lewis, D. Southworth, D.T. Tingey // *International Journal of Plant Science*. – 2000. – Vol. 161. – no. 1. – P. 127–132.

411. Beerling, D.J. Carbon isotope discrimination and stomatal responses of mature *Pinussylvestris* L. trees exposed in situ for three years to elevated CO₂ and temperature / D.J. Beerling // *Acta Oecologica*. – 1997. – Vol. 18. – P. 697–712.

412. Beerling, D.J. The impact of atmospheric CO₂ and temperature change on stomatal density: observations from *Quercus robur* lammas leaves / D.J. Beerling, W.G. Chaloner // *Annals of Botany*. – 1993. – Vol. 71. – P. 231–235.

413. Berlin, M.E. Scots pine transfer effect models for growth and survival in Sweden and Finland / M.E. Berlin, T. Persson, G. Jansson, M. Haapanen, S. Ruotsalainen, L. Barring, Gull B. Andersson // *Silva Fennica*. – 2016. – Vol. 50. – no. 3. – article id 1562.

414. Björkman, E. Breeding for resistance to disease in forest trees / E. Björkman // *Unasylva*. – 1964. – Vol. 18. – P. 71–81.

415. Bohlenius, H. CO/FT regulatory module controls timing of flowering and seasonal growth cessation in trees / H. Bohlenius, T. Huang, L. Charbonnel-Campaa, A.M. Brunner, S. Jansson, S.H. Strauss, O. Nilsson // *Science*. – 2006. – Vol. 312. – P. 1040–1043.

416. Bosabalidis, A.M. Comparative effects of drought stress on leaf anatomy of two olive cultivars / A.M. Bosabalidis, G. Kofidis // *Plant Science*. – 2002. – Vol. 163. – P. 375–379.

417. Boudolf, V. B1-type cyclin-dependent kinases are essential for the formation of stomatal complexes in *Arabidopsis thaliana* / V. Boudolf, R. Barrôco, J. de Almeida

Engler, A. Verkest, T. Beeckman, M. Naudt, D. Inze', L. DeVeylder // *Plant Cell*. – 2004. – Vol. 16. – Iss. 4. – P. 945–955

418. Briffa, K.R. Reconstructing summer temperatures in Northern Fennoscandia back to A.D. 1700 using tree-ring data from Scots pine / K.R. Briffa, P.D. Jones, J.R. Pilcher, M.K. Hughes // *Arctic and Alpine Research*. – 1988. – Vol. 20. – no. 4. – P. 385–394.

419. Brix, H. Effects of thinning and nitrogen fertilization on xylem development in Douglas-fir / H. Brix, A.K. Mitchell // *Canadian Journal of Forest Research*. – 1980. – Vol. 10. – no. 2. – P. 121–128.

420. Brownlee, C. The long and the short of stomatal density signals / C. Brownlee // *Trends in Plant Science*. – 2001. – Vol. 6. – Iss. 10. – P. 441–442.

421. Buckley, T.N. The control of stomata by water balance / T.N. Buckley // *New Phytologist*. – 2005. – Vol. 168. – Iss. 2. – P. 275–292.

422. Carlisle, A. A guide to the named variants of Scots Pine (*Pinus sylvestris* Linnaeus) / A. Carlisle // *Forestry*. – 1958. – Vol. 31. – Iss. 2. – P. 203–224.

423. Castro, J. Evidence that the negative relationship between seed mass and relative growth rate is not physiological but linked to species identity: A within-family analysis of Scots pine / J. Castro, P.B. Reich, A. Sanchez-Miranda, J.D. Guerrero // *Tree Physiology*. – 2008. – Vol. 28. – Iss. 7. – P. 1077–1082.

424. Chauhan, P.S. Effect of seed weight on germination and growth of chir pine (*Pinus roxburghii* Sargent) / P.S. Chauhan, V. Raina // *Indian forester*. – 1980. – Vol. 106. – Iss. 1. – P. 53–59.

425. Cleaveland, M.K. X-ray densitometric measurement of climatic influence on the intra-annual characteristics of southwestern semiarid conifer tree-rings: Ph.D. diss. / M.K. Cleaveland. – University of Arizona, Tucson, 1983. – 177 p.

426. Conkey, L.E. Eastern U.S. tree-ring width and densities as indicators of past climate: Ph.D. diss. / L.E. Conkey. – University of Arizona, Tucson, 1982. – 204 p.

427. Cook, E. Methods of Dendrochronology: Applications in the Environmental Sciences / E. Cook, L. Kairiukstis. – Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Acad. Pub., 1990. – 394 p.

428. Collins, D.C. An evaluation with the Fourier amplitude sensitivity test (FAST) of which land-surface parameters are of greatest importance in atmospheric modeling / D.C. Collins, R. Avissar // *Journal of Climate*. – 1994. – Vol. 7. – P. 681–703.
429. Cosgrove, D.J. Growth of the plant cell wall / D.J. Cosgrove // *Nature Reviews Molecular Cell Biology*. – 2005. – Vol. 6. – P. 850–861.
430. Croxdale, J.L. Stomatal patterning in angiosperms / J.L. Croxdale // *American Journal of Botany*. – 2000. – Vol. 87. – P. 1069–1080.
431. Cunningham, R.A. Twenty-two year results of a Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) provenance test in North Dakota / R.A. Cunningham, D.F. Van Haverbeke // USDA, Research Paper, RM-298. – Fort Collins, CO: Forest service, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station, 1991. – 9 p.
432. Denne, M.P. Tracheid length in relation to seedling height in conifers / M.P. Denne // *Wood Sci. Technol.* – 1971. – Vol. 5. – P. 135–146.
433. Denne, M.P. Effects of light intensity on tracheid dimensions in *Picea sitchensis* / M.P. Denne // *Annals of Botany*. – 1974. – Vol. 38. – P. 337–345
434. Deslauriers, A. Cellular phenology of annual ring formation of *Abies balsamea* in the Quebec boreal forest (Canada) / A. Deslauriers, H. Morin, Y. Begin // *Canadian Journal of Forest Research*. – 2003. – Vol. 33. – P. 190–200.
435. Diamandis, S. A severe attack of Scots pine by resin top disease in N. Greece / S. Diamandis, M. de Kam // *European Journal of Forest Pathology*. – 1986. – V. 16. – № 4. – P. 247–249.
436. Diamandis, S. Management of severe attack of *Peridermium pini* on Scots pine at the southernmost limit of its extension in Europe / S. Diamandis, C. Perlerou // IUFRO Conference Rusts of Forest Trees. Proceedings 3rd International conference. – Xian. China. – 2002. – P. 113–117.
437. Diwani, S.A. Infection processes of the three *Lophodermium* species on *Pinus sylvestris* L. / S.A. Diwani, C.S. Millar // Recent research on conifer needle diseases: proceedings of the international union of forestry research organizations working party

on needle diseases conference, Gulfport, MI, USA, 14–18 October 1984. – Washington, DC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service. – 1986. – P. 22–27.

438. Donaldson, L.A. Lignification and lignin topochemistry – an ultrastructural view / L.A. Donaldson // *Phytochemistry*. – 2001. – Vol. 57. – P. 859–873.

439. Duan, B. Interactions between water deficit, ABA, and provenances in *Picea asperata* / B. Duan, Y. Yang, Y. Lu, C. Li, H. Korpelainen, F. Berninger // *Journal of Experimental Botany*. – 2007. – Vol. 58. – № 11. – P. 302–305.

440. Eriksson, G. Variation between and within populations in a provenance trial of *Pinus sylvestris* at Nordanas, lat 64°19', long 18°09', alt 400 m / G. Eriksson, S. Andersson, V. Eiche, A. Persson // *Studia Forestalia Suecica*. – 1976. – Vol. 133. – P. 1–46.

441. European Climate Assessment and Dataset [Электронный ресурс] – 2022. – Режим доступа: <https://www.ecad.eu>.

442. Farjon, A. World Checklist and Bibliography of Conifers, ed. 2 / A. Farjon. – Kew (UK): Royal Botanic Gardens, 2001. – P. 316.

443. Fajstavr, M. How Needle Phenology Indicates the Changes of Xylem Cell Formation during Drought Stress in *Pinus sylvestris* L. / M. Fajstavr, E. Bednářová, O. Nezval, K. Giagli, V. Gryc, H. Vavrčík, P. Horáček, J. Urban // *Dendrochronologia*. – 2019. – Vol. 56. – Article. 125600.

444. Ferris, R. Elevated CO₂ and temperature have different effects on leaf anatomy of perennial ryegrass in spring and summer / R. Ferris, I. Nijs, T. Behaeghe, I. Impens // *Annals of Botany*. – 1996. – Vol. 78. – P. 489–497.

445. Feurtado, J.A. Dormancy termination of western white pine (*Pinus monticola* Dougl. Ex D. Don) seeds is associated with changes in abscisic acid metabolism / J.A. Feurtado, S.J. Ambrose, A.J. Cutler, A.R.S. Ross, S.R. Abrams, A.R. Kermode // *Planta*. – 2004. – Vol. 218. – № 4. – P. 630–639.

446. Fonti, M.V. Xylogenesis of Scots pine in an uneven-aged stand of the Minusinsk depression (Southern Siberia) / M.V. Fonti, E.A. Babushkina, D.F. Zhirnova, E.A. Vaganov // *Journal of Siberian Federal University. Biology*. – 2020. – Vol. 13. – no. 2. – P. 197–207.

447. Fowler, D.P. Geographic variation in Eastern White Pine, 7-year results in Ontario / D.P. Fowler, C. Heimburger // *Silvae Genetica*. – 1969. – Vol. 18. – no. 4. – P. 123–129.
448. Frewen, B.E. Quantitative trait loci and candidate gene mapping of bud set and bud flush in *Populus* / B.E. Frewen, T.H.H. Chen, G.T. Howe, J. Davis, A. Rohde, W. Boerjan, H.D. Bradshaw, Jr. // *Genetics*. – 2000. – Vol. 154. – P. 837–845.
449. Fritts, H.C. Tree rings and climate / H.C. Fritts. – New York: Academic Press Inc., 1976. – 565 p.
450. Fuhrer, J. Introduction to the special issue on ozone risk analysis for vegetation in Europe / J. Fuhrer // *Environmental Pollution* – 2000. – Vol. 109. – P. 359–360.
451. Giertych, M. Summary of results on Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) height growth in IUFRO provenance experiments / M. Giertych // *Silvae Genetica*. – 1979. – Vol. 28. – Iss. 4. – P. 136–152.
452. Giertych, M. Summary results on Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) volume production in Ogievskij's pre-revolutionary Russian provenance experiments / M. Giertych, J. Oleksyn // *Silvae Genetica*. – 1981. – Vol. 30. – P. 56–74.
453. Giertych, M. Provenance variation in growth and phenology / M. Giertych // In: *Genetics of Scots pine* / M. Giertych, C. Matyas (Eds.). – Budapest: Akademiai Kiado, 1991. – P. 87–101.
454. Gindl, W. The influence of temperature on latewood lignin content in treeline Norway spruce compared with maximum density and ring width / W. Gindl, M. Grabner, R. Wimmer // *Trees*. – 2000. – Vol. 14. – P. 409–414.
455. Gindl, W. Effects of altitude on tracheid differentiation and lignification of Norway spruce / W. Gindl, M. Grabner, R. Wimmer // *Canadian Journal of Botany*. – 2001. – Vol. 79. – no. 7. – P. 815–821.
456. Glover, B.J. Differentiation in plant epidermal cells / B.J. Glover // *Journal of Experimental Botany*. – 2000. – Vol. 51. – P. 497–505.

457. Gregory, R.A. A comparison of cambial activity of white spruce in Alaska and New England / R.A. Gregory, B.F. Wilson // Canadian Journal of Botany. – 1968. – Vol. 46. – no. 6. – P. 733–734.

458. Gričar, J. Differentiation of terminal latewood tracheids in Silver fir trees during autumn / J. Gričar, K. Čufar, P. Oven, U. Schmitt // Annals of Botany. – 2005. – Vol. 95. – Iss. 6. – P. 959–965.

459. Hammel, H.T. Freezing of xylem sap without cavitation / H.T. Hammel // Plant Physiology. – 1967. – Vol. 42. – P. 55–66.

460. Howe, G.T. Photoperiodic responses of a northern and southern ecotype of black cottonwood / G.T. Howe, W.P. Hackett, G.R. Furnier, R.E. Klevorn // Physiologia Plantarum. – 1995. – Vol. 93. – P. 695–708.

461. Howe, G.T. Phytochrome control of short-day-induced bud set in black cottonwood / G.T. Howe, G. Gardner, W.P. Hackett, G.R. Furnier // Physiologia Plantarum. – 1996. – Vol. 97. – P. 95–103.

462. Howe, G.T. Evidence that the phytochrome gene family in Black cottonwood has one PHYA locus and two PHYB loci but lacks members of the PHYC/F and PHYE subfamilies / G.T. Howe, P.A. Bucciaglia, W.P. Hackett, G.R. Furnier, M.-M. Cordonnier-Pratt, G. Gardner // Molecular Biology and Evolution. – 1998. – Vol. 15. – no. 2. – P. 160–175.

463. Hubbard, R.M. Evidence that hydraulic conductance limits photosynthesis in old *Pinus ponderosa* trees / R.M. Hubbard, B.J. Bond, M.G. Ryan // Tree Physiology. – 1999. – Vol. 19. – P. 165–172.

464. Hughes M.K. Climate from tree rings / M.K. Hughes, P.M. Kelly, J.R. Pilcher, V.C. Lamarche, Jr. – Cambridge: Cambridge Univ, 1982. – 223 p.

465. Hughes, M.K. July-August temperature at Edinburgh between 1721 and 1975 from tree-ring density and width data / M.K. Hughes, F.H. Schweingruber, D. Cartwright, P.M. Kelly // Nature. – 1984. – Vol. 308. – P. 341–344.

466. Hustich, J. Notes on the growth of Scotch pine in Utsjoki in northernmost Finland / J. Hustich // Acta Botanica Fennica. – 1956. – Vol. 56. – P. 1–13.

467. Huxley, J.S. Clines and auxiliary taxonomic principle / J.S. Huxley // Nature. – 1938. – V. 142. – P. 15–21.

468. Jayawickrama, K.J.S. Date of earlywood-latewood transition in provenances and families of loblolly pine, and its relationship to growth phenology and juvenile wood specific gravity / K.J.S. Jayawickrama, S.E. McKeand, J.B. Jett, E.A. Wheeler // Can. J. For. Res. – 1997. – Vol. 27. – P. 1245–1253.

469. Jokela, A. The structure and hardening status of Scots pine needles at different potassium availability levels / A. Jokela, T. Sarjala, S. Huttunen // Trees. – 2001. – Vol. 12. – № 8. – P. 490–498.

470. Kaitera, J. Effect of resin-top disease caused by *Peridermium pini* of the volume and value of *Pinus sylvestris* saw timber and pulpwood / J. Kaitera, T. Aalto, R. Jalkanen // Scandinavian Journal of Forest Research. – 1994. – Vol. 9. – Iss. 1–4. – P. 376–381.

471. Kaitera, J. Morphological variation of *Peridermium pini* and *Cronartium flaccidum* aeciospores / J. Kaitera, L. Seitamäki, J. Hantula, R. Jalkanen, T. Kurkela // Mycological research. – 1999. – Vol. 103. – Iss. 6. – P. 677–683.

472. Kaitera, J. Analysis of *Cronartium flaccidum* lesion development on pole-stage Scots pines / J. Kaitera // Silva Fennica. – 2000. – Vol. 34. – P. 21–27.

473. Kaitera, J. Distribution and frequency of *Cronartium flaccidum* on *Melampyrum* spp. in permanent sample plots in Finland / J. Kaitera, J. Hantula, S. Nevalainen // Scandinavian Journal of Forest Research. – 2011. – Vol. 26. – Iss. 5. – P. 413–420.

474. Kaliniewicz, Z. The effect of the age of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stands on the physical properties of seeds and the operating parameters of cleaning machines / Z. Kaliniewicz, T. Rawa, P. Tylek, P. Markowski, A. Anders, S. Fura // Technical Sciences / University of Warmia and Mazury in Olsztyn. – 2013. – № 16(1). – P. 63–72.

475. König, A.O. Provenance research: evaluating the spatial pattern of genetic variation / A.O. König // Conservation and management of forest genetic resources in Europe. – Zvolen: Arbora Publishers, 2005. – P. 275–333.

476. Kouwenberg, L.L.R. Changes in stomatal frequency and size during elongation of *Tsuga heterophylla* needles / L.L.R. Kouwenberg, W.M. Kürschner, H. Visscher // *Annals of Botany*. – 2004. – Vol. 94. – no 4. – P. 561–569.

477. Kuz'min, S.R. Anatomic characteristics of tree rings of Scots pine climatypes in conditions of the provenance trial in south taiga / S.R. Kuz'min // *Abstracts of International Conference «Climate Changes and their Impact on Boreal and Temperate Forests»*. – Ekaterinburg: Ural State Forest Engineering University, 2006. – P. 53.

478. Kuzmina, N.A. Intraspecific response of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) to pathogens in a provenance trial in Middle Siberia / N.A. Kuzmina, S.R. Kuz'min // *Eurasian Journal of Forest Research*. – 2008. – Vol. 11. – Iss. 2. – P. 51–59.

479. Ladefoged, K. The periodicity of wood formation / K. Ladefoged // *Det. Kongel. Danske Vidensk. Selsk. Skrift. Dan. Biol.* – 1952. – Vol. 7. – no. 3. – P. 1–98.

480. Lambers, H. Plant physiological ecology / H. Lambers, F.S. Chapin III, T.L. Pons. – New York: Springer-Verlag, 1998. – 540 p.

481. Langlet, O. A cline or not a cline – a question of Scots pine / O. Langlet // *Silvae Genetica*. – 1959. – Vol. 8. – P. 13–22.

482. Langlet, O. Patterns and terms of intraspecific ecological Variability // *Nature*. – 1963. – Vol. 200, no. 4904. – P. 347–348.

483. Larson, P.R. The vascular cambium. Development and structure / P.R. Larson. – Berlin: Springer – Verlag, 1994. – 725 p.

484. Li, D.W. Volatile organic compound emissions from urban trees in Shenyang, China / D.W. Li, Y. SHi, X.Y. He, W. Chen, and X. Chen // *Botanical Studies*. – 2008. – Vol. 49. – no. 1. – P. 67–72.

485. Lilja, A. Fungal diseases in forest nurseries in Finland / A. Lilja, M. Poteri, R.-L. Petäistö, R. Rikala, T. Kurkela, R. Kasanen // *Silva Fennica*. – 2010. – Vol. 44. – no. 3. – P. 525–545.

486. Lin, J. Stomatal density and needle anatomy of Scots pine (*Pinus sylvestris*) are effected by elevated CO₂ / J. Lin, M.E. Jach, R. Ceulemans // *New Phytologist*. – 2001. – Vol. 150. – P. 665–674.

487. Lundgren, C. Cell wall thickness and tangential and radial cell diameter of fertilized and irrigated Norway Spruce / C. Lundgren // *Silva Fennica*. – 2004. – V. 38, no. 1. – P. 95–106.

488. Luomala, E.-M. Stomatal density, anatomy and nutrient concentrations of Scots pine needles are affected by elevated CO₂ and temperature / E.-M. Luomala, K. Laitinen, S. Sutinen, S. Kellomaki, E. Vapaavuori // *Plant, Cell and Environment*. – 2005. – Vol. 28. – P. 733–749.

489. Mäkinen, H. Seasonal changes in stem radius and production of new tracheids in Norway spruce / H. Mäkinen, P. Nöjd, P. Saranpää // *Tree Physiology*. – 2003. – Vol. 23. – P. 959–968.

490. Manninen, A.M. Comparing the variation of needle and wood terpenoids in Scots pine provenances / A.M. Manninen, S. Tarhanen, M. Vuorinen, P. Kainulainen // *Journal of Chemical Ecology*. – 2002. – Vol. 28. – Iss. 1. – P. 211–228.

491. Marek, S. Stomatal density in *Pinus sylvestris* as an indicator of temperature rather than CO₂: Evidence from a pan-European transect [Электронный ресурс] / S. Marek, D. Tomaszewski, R. Zytowski, A. Jasińska, M. Zadworny, K. Boratyńska, M. Dering, D. Danusevičius, J. Oleksyn, T.P. Wyka // *Plant, Cell and Environment*. – 2022. – Vol. 45. – P. 121–132. – Режим доступа: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.1111/pce.14220>.

492. Martinsson, O. Testing Scots pine for resistance to *Lophodermium* needle cast / O. Martinsson // *Studia forestalia Suecica*. – 1979. – № 150. – Uppsala: College of forestry, Swedish University of Agricultural Sciences. – 63 p.

493. Matyas, C. Climatic adaptation of trees: rediscovering provenance tests / C. Matyas // *Euphytica*. – 1996. – Vol. 92. – P. 45–54.

494. Matyas, C. Effect of geographical transfer on growth and survival of jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) populations / C. Matyas, C.W. Yeatman // *Silvae Genetica*. – 1992. – Vol. 41. – no. 6. – P. 370–376.

495. Muona, O. Analysis of monoterpene variation in natural stands and plustrees of *Pinus sylvestris* in Finland / O. Muona, R. Hiltunen, D.V. Shaw, E. Moren // *Silva Fennica*. – 1986. – Vol. 20. – no 1. – P. 1–8.

496. Meinzer, F.C. Stomatal and hydraulic conductance in growing sugarcane: stomatal adjustment to water transport capacity / F.C. Meinzer, D.A. Grantz // *Plant, Cell and Environment*. – 1990. – Vol. 13. – P. 383–388.

497. Mergen, F. Ecotypic variation in *Pinus strobes* L. / F. Mergen // *Ecology*. – 1963. – Vol. 44. – no 4. – P. 716–727.

498. Mikola, J. The effect of seed size and duration of growth on the height of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) provenances and progenies at the nursery stage / J. Mikola // *Silva Fennica*. – 1980. – Vol. 14. – no. 1. – P. 84–94.

499. Mirov, N.T. The Genus *Pinus* / N.T. Mirov. – New York: The Ronald Press Company, 1967. – 602 p.

500. Minter, D.W. Some members of the Rhytismataceae (Ascomycetes) on conifer needles from Central and North America / D.W. Minter // *Recent research on conifer needle diseases: proceedings of the international union of forestry research organizations working party on needle diseases conference, Gulfport, MI, USA, 14–18 October 1984*. – Washington, DC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service. – 1986. – P. 71–106.

501. Molotkov, P.I. Systematic position in the genus *Pinus* and intraspecific taxonomy / P.I. Molotkov, I.N. Patlaj // *In: Genetics of Scots pine* / M. Giertych, C. Matyas (Eds.). – Budapest: Akademiai Kiado, 1991. – P. 31–40.

502. Morgenstern, E.K. Geographic variation in forest trees: genetic basis and application of knowledge in silviculture / E.K. Morgenstern. – Vancouver: UBCPress, 1996. – 209 p.

503. Nerg, A. Seasonal and geographical variation of terpenes, resin acids and total phenolics in nursery grown seedlings of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) / A. Nerg, P. Kainulainen, M. Vuorinen, M. Hanso, J.K. Holopainen, T. Kurkela // *New Phytologist*. – 1994. – Vol. 128. – P. 703–713.

504. Nix, L.E. Tracheid differentiation in southern pines during the dormant season / L.E. Nix, K. Villiers // *Wood and Fiber Science*. – 1985. – Vol. 17. – no. 3. – P. 397–403.

505. Oksanen, E. Impacts of elevated CO₂ and ozone in leaf morphology of aspen (*Populus tremuloides*) and birch (*Betula papyrifera*) in Aspen FACE experiment / E. Oksanen, J. Sober, D.F. Karnosky // Environment Pollution. – 2001. – Vol. 115. – P. 437–446.

506. Oksanen, E. Ozone-induced H₂O₂ accumulation in field-grown aspen and birch is linked to foliar ultrastructure and peroxisomal activity / E. Oksanen, E. Haikio, J. Sober, D.F. Karnosky // New Phytologist. – 2004. – Vol. 161. – P. 791–799.

507. Pachepsky, L.B. A two-dimensional model of leaf gas exchange with special reference to leaf anatomy / L.B. Pachepsky, J.D. Haskett, B. Acock // Journal of Biogeography. – 1995. – Vol. 22. – P. 209–214.

508. Parfenova, E.I. Climate warming impacts on distributions of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seed zones and seed mass across Russia in the 21st century / E.I. Parfenova, N.M. Tchebakova, N.A. Kuzmina, S.R. Kuzmin // Forests. – 2021. – Vol. 12. – Iss. 8. – Article 1097.

509. Park, W. Development of anatomical tree-ring chronologies from Southern Arizona conifers using image analysis: Dr. of ph. dissertation / Won-kyu Park. – Tucson, 1990. – 234 p.

510. Park, Y. Variations in the tree-ring structure of Norway Spruce (*Picea abies*) under contrasting climates / Y. Park, H. Spiecker // Dendrochronologia. – 2005. – Vol. 23. – Iss. 2. – P. 93–104.

511. Parker, M.L. The use of engelmann spruce latewood density for dendrochronological purposes / M.L. Parker, W.E.S. Henoch. // Canadian Journal of Forest Research. – 1971. – Vol. 1. – P. 90–98.

512. Pataki, D.E. Responses of sap flux and stomatal conductance of *Pinus taeda* L. trees to stepwise reductions in leaf area / D.E. Pataki, R. Oren, N. Phillips // Journal of Experimental Botany – 1998. – Vol.49. – Iss. 322. – P. 871–878.

513. Persson, B. Distinguishing between the effects of changes in temperature and light climate using provenance trials with *Pinus sylvestris* in Sweden / B. Persson, E. Beuker // Canadian Journal of Forest Research. – 1997. – Vol. 27. – no. 4. – P. 572–579.

514. Persson, B. Will climate change affect the optimal choice of *Pinus sylvestris* provenances? / B. Persson // *Silva Fennica*. – 1998. – Vol. 32. – Iss. 2. – P. 121–128.

515. Pike, C.C. Improving the resistance of eastern white pine to white pine blister rust disease / C.C. Pike, P. Berrang, S. Rogers, A. David, C. Sweeney // *Forest Ecology and Management*. – 2018. – Vol. 423. – P. 114–119.

516. Prescher, F. The effect of provenance and spacing on stem straightness and number of spike knots of Scots pine in south and central Sweden / F. Prescher, E.G. Ståhl // *Studia Forestalia Suecica*. – 1986. – no. 172. – 12 p.

517. Prescher, F. Seed production in Scots pine seed orchards / F. Prescher, D. Lindgren, U. Wennstrom, C. Almqvist, S. Ruotsalainen, J. Kroon // Status, monitoring and targets for breeding programs. Proceedings of the meeting of nordic forest tree breeders and forest genetics. Ed. Fedorkov A. (Syktyvkar, Russia, 12–15 September 2005). – Moscow: Russian Academy of Sciences, 2005. – P. 65–71.

518. Price, R.A. Phylogeny and systematics of *Pinus* / R.A. Price, A. Liston, S.H. Strauss // In: *Ecology and biogeography of Pinus*. Ed. Richardson D.M. – Cambridge (UK): Cambridge University Press, 1998. – P. 49–68.

519. Pritchard, S.G. Anatomical and morphological alterations in longleaf pine needles resulting from growth in elevated CO₂: interactions with soil resource availability / S.G. Pritchard, C. Mosjidis, C.M. Peterson, G.B. Runion, H.H. Rogers // *International Journal of Plant Sciences* – 1998. – Vol. 159. – no. 6. – P. 1002–1009.

520. Pritzkow, C. Relationship between wood anatomy, tree-ring width and wood density of *Pinus sylvestris* L. and climate at high latitudes in northern Sweden / C. Pritzkow, I. Heinrich, H. Grudd, G. Helle // *Dendrochronologia*. – 2014. – Vol. 32. – Iss. 4. – P. 295–302.

521. Przybylski, T. Genetics of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) / T. Przybylski, M. Giertych, S. Bialobok // *Ann. Forestales*. – 1976. – Vol.7. – no. 3. – 105 p.

522. Qiang, W.-y. Variations of stomatal density and carbon isotope values of *Picea crassifolia* at different altitudes in the Qilian Mountains / W.-y. Qiang, X.-l. Wang, T. Chen, H.-y. Feng, L.-z. An, Y-q. He, G. Wang // *Trees*. – 2003. – Vol. 17. – no. 3. – P.258–262.

523. Ragazzi, A. Penetration of *Cronartium flaccidum* into pine needles / A. Ragazzi, I. Dellavalle Fedi // European Journal of Forest Pathology. – 1992. – Vol. 22. – Iss. 5. – P. 278–283.
524. Reddy, K.R. Interactions of CO₂ enrichment and temperature on cotton growth and leaf characteristics / K.R. Reddy, R.R. Robana, H.F. Hodges, X.J. Liu, J.M. McKinion // Environment and Experimental Botany. – 1998. – Vol. 39. – Iss. 2. – P. 117–129.
525. Reich, P.B. Climate warming will reduce growth and survival of Scots pine except in the far north / P.B. Reich, J. Oleksyn // Ecology letters. – 2008. – Vol. 11. – Iss. 6. – P. 588–597.
526. Rehfeldt, G.E. Intraspecific responses to climate in *Pinus sylvestris* / G.E. Rehfeldt, N.M. Tchebakova, Y.I. Parfenova, W.R. Wykoff, N.A. Kuzmina, L.I. Milyutin // Global Change Biology. – 2002. – Vol. 8. – Iss. 9. – P. 912–929.
527. Retallack, G.J. A 300-million-year record of atmospheric carbon dioxide from fossil plant cuticles / G.J. Retallack // Nature. – 2001. – Vol. 411. – P. 287–290.
528. Rinn, F. Tsap V 3.6 Reference manual: computer program for tree-ring analysis and presentation / F. Rinn. – Germany: Heidelberg, 1996. – 263 p.
529. Robertson, F.O. Climatic reconstruction from tree rings at Banff / F.O. Robertson, L.A. Jozsa // Can. J. Forest Res. – 1988. – Vol. 18. – P. 888–900.
530. Roche, L. The value of short term studies in provenance research / L. Roche // The Commonwealth Forestry Review. – 1968. – Vol. 47. – no. 131. – P. 14–26.
531. Roche, L. A genealogical study of the genus *Picea* in British Columbia / L. Roche // The New Phytologist. – 1969. – Vol. 68. – no. 2. – P. 505–554.
532. Royer, D.L. Stomatal density and stomatal index as indicators of paleoatmospheric CO₂ concentration / D.L. Royer // Review of Paleobotany and Palynology. – 2001. – Vol. 114. – no. 1. – P. 1–28.
533. Schmitt, U. Wall structure of terminal latewood tracheids of healthy and declining silver fir trees in the Dinaric region, Slovenia / U. Schmitt, C. Grünwald, J. Gričar, G. Koch, K. Čufar // IAWA Journal. – 2003. – Vol. 24. – Iss. 1. – P. 41–51.

534. Schmitt, U. Cambium dynamics of *Pinus sylvestris* and *Betula* spp. in the northern boreal forest in Finland / U. Schmitt, R. Jalkanen, D. Eckstein // *Silva Fennica*. – 2004. – Vol. 38. – no. 2. – P. 167–178.

535. Schweingruber, F.H. The x-ray technique as applied to dendrochronology / F.H. Schweingruber, H.C. Fritts, O.U. Bräker, L.G. Drew, E. Schär // *Tree-Ring Bulletin*. – 1978. – Vol. 38. – P. 61–91.

536. Schweingruber, F.H. Tree rings: Basics and applications of dendrochronology / F.H. Schweingruber. – Dordrecht: D. Reidel Pub., 1988. – 276 p.

537. Shavnin, S.A. Impact of local warming on the physiological state of Scots pine needles / S.A. Shavnin, N.V. Marina, G.N. Novoselova, I.A. Usupov, L.A. Ivanova, D.A. Ronzhina // *Climate changes and their impacts on boreal and temperate forests: Abstracts of International Conference (Ekaterinburg, June 5–7 2006)*. – Ekaterinburg: Ural State Forest Engineering University, 2006. – P. 85.

538. Shutyaev, A.M. Height growth variation in a comprehensive Eurasian provenance experiment of (*Pinus sylvestris* L.) / A.M. Shutyaev, M. Giertych // *Silvae Genetica*. – 1998. – Vol. 46. – no. 6. – P. 332–349.

539. Shutyaev, A.M. Genetic subdivisions of the range of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) based on a transcontinental provenance experiment / A.M. Shutyaev, M. Giertych // *Silvae Genetica*. – 2000. – Vol. 49. – no. 3. – P. 137–151.

540. Skene, D.S. The period of time taken by cambial derivatives to grow and differentiate into tracheids in *Pinus radiata* D. Don / D.S. Skene // *Annals of Botany*. – 1969. – Vol. 33. – P. 253–262.

541. Skene, D.S. The kinetics of tracheid development in *Tsuga canadensis* Carr. and its relation to tree vigour / D.S. Skene // *Annals of Botany*. – 1972. – Vol. 36. – P. 179–187.

542. Smith, R.S. Needle Diseases / R.S. Smith, R.F. Scharpf // *Diseases of Pacific coast conifers*. – Washington DC: USDA Forest Service, 1993. – P. 3–60.

543. Sperry, J.S. The effect of reduced hydraulic conductance on stomatal conductance and xylem cavitation / J.S. Sperry, N.N. Alder, S.E. Eastlack // *Journal of Experimental Botany*. – 1993. – Vol. 44. – P. 1075–1082.

544. Sperry, J.S. Limitation of transpiration by hydraulic conductance and xylem cavitation in *Betula occidentalis* / J.S. Sperry, W.T. Pockman // Plant, Cell and Environment. – 1993. – Vol. 16. – P. 279–287.

545. Staley, J.M. *Lophodermium* needle cast / J.M. Staley, T.H. Nicholls // Forest nursery pests. Agriculture Handbook № 680. – Washington, DC: USDA Forest Service. – 1989. – P. 49–51.

546. Staszkiwicz, J. Investigations on Scots pine from Southeast Europe and the Caucasian and its relations to pine from other parts of Europe, based on the morphological variation of cones / J. Staskiewicz // Fragmenta Floristica et Geobotanica. – 1968. – Vol. 14 (3). – P. 259–315 (in Polish).

547. Stenstrom, E. Identification of *Lophodermium seditiosum* and *L. pinastri* in Swedish forest nurseries using species-specific PCR primers from ribosomal ITS region / E. Stenstrom, K. Ihrmark // Forest Pathology. – 2005. – Vol. 35. – Iss. 3. – P. 163–172.

548. Stomatal conductance of forest species after long-term exposure to elevated CO₂ concentration: a synthesis / B.E. Medlyn [et al.] // New Phytologist. – 2001. – Vol. 149. – Iss. 2. – P. 247–264.

549. Sundberg, B. Cambial growth and auxin gradients / B. Sundberg, C. Uggla, H. Tuominen // Cell and molecular biology of wood formation / Eds. R.A. Savidge, J.R. Barnett, R. Napier. – Oxford: BIOS scientific publ., 2000. – P. 169–188.

550. Taeger, S. Large-scale Genetic Structure and Drought-induced Effects on European Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) Seedlings / S. Taeger, B. Fussi, M. Konnert, A. Menzel // European Journal of Forest Research. – 2013. – Vol. 132. – P. 481–496.

551. Tammela, P. Volatile Compound analysis of ageing *Pinus sylvestris* L. (Scots pine) seeds / P. Tammela, M. Nygren, I. Laakso, A. Hopia, H. Vuorela, R. Hiltunen // Flavour and Frangrance Journal. – 2003. – Vol. 18. – Iss. 4. – P. 290–295.

552. Tchebakova, N.M. Potential climate-induced distributions of *Lophodermium* needle cast across central Siberia in the 21 century / N.M. Tchebakova, N.A. Kuzmina, E.I. Parfenova, V.A. Senashova, S.R. Kuzmin // Web Ecology. – 2016. – Vol. 16. – P. 37–39.

553. Teskey, R.O. Effects of interruption of flow path on stomatal conductance of *Abies amabilis* / R.O. Teskey, T.M. Hinckley, C.C. Grier // Journal of Experimental Botany. – 1983. – Vol. 34. – P. 1251–1259.

554. Tuovinen, M. The relationship between tree-ring latewood width, early- and latewood density and climate / M. Tuovinen, M. Sonninen, J.-L. Edouard // Forest response to environmental stress at timberlines final report of the EU project ENV4-CT95-0063 / Eds. Hicks S. [et al.]. – 2000. – P. 46–48.

555. Uddling, J. Measuring and modeling stomatal conductance and photosynthesis in mature birch in Sweden / J. Uddling, M. Hall, G. Wallin, P.E. Karlsson // Agricultural and Forest Meteorology. – 2005. – Vol. 132. – P. 115–131.

556. Uggla, C. Function and dynamics of auxin and carbohydrates during earlywood/latewood transition in Scots pine / C. Uggla, E. Magel, T. Moritz, B. Sundberg // Plant Physiology – 2001. – № 125. – P. 2029–2039.

557. Vaganov, E.A. The traheidogram method in tree-ring analysis and its application / E.A. Vaganov // Methods of Dendrochronology. Appl. in the Environmental Sciences / Eds. Cook E. [et al.]. – Kluwer Acad. Publ., 1990. – P. 63–75.

558. Vaganov, E.A. Growth dynamics of conifer tree rings: an image of past and future environments / E.A. Vaganov, M.K. Hughes, A.V. Shashkin. – Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 2005. – 343 p.

559. van Meeningen Y. BVOC emissions from English oak (*Quercus robur*) and European beech (*Fagus sylvatica*) along a latitudinal gradient / Y. van Meeningen, G. Schurgers, R. Rinnan, T. Holst // Biogeosciences. – 2016. – Vol. 13. – Iss. 21. P. 6067–6080.

560. Wijesinghe, S.N. The genus *Cronartium* revisited / S.N. Wijesinghe, E. McKenzie, D.N. Wanasinghe, S. Boonmee, R.S. Jayawardena // Plant Pathology & Quarantine. – 2019. – Vol. 9. – no. 1. – P. 219–238.

561. Williams, M. Predicting gross primary productivity in terrestrial ecosystems / M. Williams, E.B. Rastetter, D.N. Fernandes, M.L. Goulden, G.R. Shaver, L.C. Johnson // Ecological Applications – 1997. – Vol. 7. – no. 3. – P. 882–894.

562. Wilson, F.A. A model for cell production by the cambium of conifers / F.A. Wilson // The formation of wood in forest trees. – N.Y.; L.: Acad. Press, 1964. – P. 19–35.

563. Whitmore, F.W. Development of the xylem ring in stems of young red pine trees / F.W. Whitmore, R. Zahner // Forest Science. – 1966. – Vol. 12. – P. 198–210

564. Wodzicki, T.J. Mechanism of xylem differentiation in *Pinus sylvestris* L. / T.J. Wodzicki // Journal of Experimental Botany. – 1971. – Vol. 22. – no. 72. – P. 671–687.

565. Woodward, F.I. Stomatal numbers are sensitive to increases in CO₂ from preindustrial levels / F.I. Woodward // Nature. – 1987. – Vol. 327. – P. 617–618.

566. Wright, J.W. Genetic variation within geographic ecotypes of forest trees its role in tree improvement / J.W. Wright, R.T. Bingham, K.W. Dorman // Journal Forestry. – 1958. – Vol. 56. – no. 11. – P. 803–808.

567. Yang, S. Seasonal variation in gene expression for loblolly pine (*Pinus taeda*) from different geographical regions / S. Yang, C.A. Loopstra // Tree Physiology. – 2005. – Vol. 25. – Iss. 8. – P. 1063–1073.

568. Zimmermann, M.H. Xylem structure and the ascent of sap / M.H. Zimmermann. – Berlin; Heidelberg; N.Y.; L.; Tokyo: Springer-Verlag, 1983. – 143 p.

569. Zobel, B.J. Wood variation / B.J. Zobel, J.P. van Buitenen / Ed. T.E. Timell. – Berlin; Heidelberg; N.Y. L.; Paris; Tokyo: Springer-Verlag, 1989. – 363 p.

570. Zumer, M. Growth rhythm of some forest trees at different altitudes / M. Zumer // Scientific Reports from the Agricultural College of Norway. – 1969a. – Vol. 48. – no. 5. – 31 p.

571. Zumer, M. Annual ring formation in Norway spruce in mountain forest / M. Zumer // Meddelelserfrandet Norske Skogforsoeksvesen. – Vollebakk, 1969b. – Vol. 27. – no. 2. – P. 165–184.

ПРИЛОЖЕНИЕ 1. Характеристики климатических экотипов

Таблица П1.1 – Сведения о насаждениях, использованных для заготовки семян (данные лесосеменных станций, данные ВНИИЛМ)*

Климатип		Тип природной зоны	Тип леса, трофотоп, состав (если указано)	Б.	Качество семян (лаб. исслед.)			
№	Название (лесничество, область, край, республика)				М.	Э.	Вс.	
авт.	инв.							
1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	1	Печенгский, Мурманская	лесотундра	С. брусн., 10С	V	3.27	52	69
2	2	Кандалакшский, Мурманская	сев. тайга	С. черн., 8С2Е	V	4.04	65	80
3	4	Плесецкий, Архангельская	ср. тайга	С. черн., 6С4Б	III	4.82	7	33
4	9	Тотемский, Вологодская	юж. тайга	С. черн., 6С2Ос	IV	5.40	31	68
5	3	Пинежский, Архангельская	сев. тайга	С. брусн., 9С1Б	V	4.52	29	68
6	12	Чупинский, Карелия	сев. тайга	С. брусн., 9С1Б	IV	4.96	65	86
7	15	Пряжинский, Карелия	ср. тайга	С. черн., 6С4Е	IV	4.66	16	71
8	16	Сортавальский, Карелия	ср. тайга	С. брусн., 10С	III	5.22	82	91
9	17	Пудожский, Карелия	ср. тайга	С. брусн., 5С3Е2Ос	IV	–	–	–
10	21	Великолукский, Псковская	подтайга	С. брусн., 8С2Б	II	5.77	70	80
11	43	Куровский, Московская	подтайга	10С	II	6.4	81	85
12	44	Ковровский, Владимирская	подтайга	–	II	6.11	98	98
13	45	Городецкий, Нижегородская	подтайга	С. брусн., 10С+Е	II	5.30	74	86
14	48	Костромской, Костромская	подтайга	–	–	–	–	–
15	51	Гаваньский, Брянская	лесостепь	–	–	–	–	–
16	54	Челнавский, Тамбовская	лесостепь	С. мшистый, 10С	I	6.65	88	85
17	55	Воронежский, Воронежская	лесостепь	В ₂ , 10С+Д+Б	I	7.83	84	88
18	57	Никольский, Пензенская	лесостепь	С ₂ , 10С+Б	I	6.58	81	86
19	65	Зеленодольский, Татарстан	лесостепь	–	–	–	–	–
20	64	Вольский, Саратовская	степь	–	II	7.42	73	78
21	59	Мелекесский, Ульяновская	лесостепь	С. брусн., 10С	I	6.96	97	98
22	66а	Камский, Татарстан	лесостепь	С. липовый 7С2Ли1Ос	Ia	5.90	82	90
23	68	Слободской, Кировская	юж. тайга	В ₃ , 6С4Е	III	8.78	81	87
24	67	Воткинский, Удмуртия	подтайга	С. брусн.	II	6.00	88	90

*Примечание: авт. – авторский номер климатипа (порядковый), указан в остальных таблицах как основной; инв. – инвентарный номер (единый реестр); Б. – бонитет; М. – масса 1000 шт. семян, г; Э. – энергия прорастания, %; Вс. – всхожесть лабораторная, %.

продолжение таблицы П1.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9
25	69	Дюртюлинский, Башкортостан	лесостепь	С. зеленом., 10С+Е	I	8.65	98	95
26	71	Авзянский, Башкортостан	горно-таеж.	С. кисл., 10С	I	6.35	84	88
27	71а	Белорецкий, Башкортостан	горно-таеж.	С ₂ , 10С	III	5.85	76	79
28	83	Бузулукский, Оренбургская	степь	В ₂ , 10С	II	8.05	96	97
29	76	Ревдинский, Свердловская	горно-таеж.	С. ягод., 9С1Б	III	5.5	83	88
30	77	Тавдинский, Свердловская	юж. тайга	В ₂ , 10С+Б	II	5.62	95	98
31	79	Курганский, Курганская	лесостепь	С. брусн., 10С	II	5.88	96	97
32	82	Заводоуковский, Тюменская	лесостепь	С. брусн., 9С1Б	II	5.40	88	92
33	81	Сургутский, Тюменская	ср. тайга	С. брусн., 10С	IV	4.67	56	71
34	84	Тарский, Омская	лесостепь	С. яг. зел., 10СедБ	I	4.92	79	89
35	85	Кыштовский, Новосибирская	юж.тайга	С. брусн., 10С	II	5.47	83	89
36	86	Сузунский, Новосибирская	лесостепь	С. брусн., 10С	II	5.94	95	98
37	87	Болотнинский, Новосибирская	лесостепь	С, 10С+Б	II	5.90	75	89
38	89	Гурьевский, Кемеровская	лесостепь	С. травян., 9С1Б	II	6.40	80	89
39	88	Колпашевский, Томская	подтайга	С. брусн., 8С2С	IV	4.50	83	93
40	90	Ракитовский, Алтайский	лент. бор.	А ₁ , 10С	III	8.67	99	100
41	92	Чемальский, Алтай	горно-таеж.	10С+Б	II	7.24	91	94
42	94	Богучанский, Красноярский	юж. тайга	С. брусн., 10С	III	4.76	88	94
43	101	Проспихинский, Красноярский	юж. тайга	С. брусн., 9С1Л	III	4.91	97	97
44	98	Абазинский, Хакасия	подтайга	10С	III	6.52	90	95
45	100	Минусинский, Красноярский	лесостепь	С. брусн., 10С	III	6.75	93	96
46	102	Северо-Енисейский, Красноярский	горно-таеж.	С. брусн., 8С2Л	IV	4.83	72	83
47	103	Енисейский, Красноярский	юж. тайга	–	–	5.00	–	–
48	105	Балгазынский, Тыва	горно-таеж.	С. дюнный, 10С	V	6.62	89	97
49	106	Усть-Кутский, Иркутская	подтайга	С. брусн., 10С+Л	III	3.72	74	84
50	107	Зиминский, Иркутская	лесостепь	С. брусн., 6С2Л2Е	II	4.54	90	96
51	108	Вихоревский, Иркутская	лесостепь	–	III	4.94	–	–
52	109	Катангский, Иркутская	юж. тайга	–	–	4.00	–	–
53	110	Мамский, Иркутская	горно-таеж.	С. черн., 10С	IV	5.30	65	71
54	111	Заудинский, Бурятия	подтайга	С. черн., 10С	IV	6.71	94	96

продолжение таблицы П1.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9
55	113	Кяхтинский, Бурятия	подтайга	С. брусн., 10С	III	6.91	97	97
56	116	Могочинский, Забайкальский	горно-таеж.	С. брусн., 9С1Л	III	5.24	77	79
57	117	Олёкминский, Якутия	горно-таеж.	С. толокн., 10С	IV	5.13	88	91
58	118	Якутский, Якутия	ср. тайга	–	–	5.21	97	99
59	119	Свободненский, Амурская	лесостепь	4С2ЛЗБ1Е	III	6.02	92	94
60	120	Урушинский, Амурская	горно-таеж.	–	–	5.10	–	–
61	122	Аянский, Хабаровский	горно-таеж.	С. брусн., 10С	III	5.02	55	70
62	125	Долонский, Абайская, Казахстан	лент. бор.	А ₁ , 10С	IV	9.18	96	96
63	10	Корткеросский, Коми	ср. тайга	–	–	–	–	–
64	24	Эльвасский, Эстония	юж. тайга	С. брусн., 10С+Е	II	5.43	60	82
65	25	Яунелгавский, Латвия	ш.-х. леса	С. брусн., 10С+Е	II	5.97	75	84
66	33	Дубровицкий, Ровненская, Украина	сосн.-ш. л.	В ₃ , 10С	I	5.87	40	46
67	29	Ленинский, Гомельская, Беларусь	сосн.-ш. л.	С. мшистый, 10С	I	6.75	92	98
68	37	Бориспольский, Киевская, Украина	лесостепь	В ₂ , 10С+Д	I	7.26	93	97
69	38	Свесский, Сумская, Украина	сосн.-ш. л.	В ₂ , 10СедБ	I	6.43	91	96
70	50	Солотчинский, Рязанская	сосн.-ш. л.	А ₂ , 10С	I	6.10	58	66
71	58	Сурский, Ульяновская	лесостепь	–	I	–	–	–
72	73	Оханский, Пермский	горно-таеж.	–	III	–	–	–
73	91	Боровлянский, Алтайский	лент. бор.	–	II	–	–	–
74	93	Нижне-Енисейский, Красноярский	юж. тайга	–	III	4.70	–	–
75	95	Ачинский, Красноярский	лесостепь	–	III	5.60	–	–
76	96	Даурский, Красноярский	подтайга	–	III	5.70	–	–
77	99	Ермаковский, Красноярский	подтайга	С. брусн.	III	6.20	–	–
78	97	Канский, Красноярский	лесостепь	–	III	5.20	–	–
79	104	Туруханский, Красноярский	сев. тайга	–	V	–	–	–
80	114	Нерчинский, Забайкальский	подтайга	–	III	5.60	–	–
81	115	Читинский, Забайкальский	лесостепь / горно-таеж.	–	III	5.50	–	–
82	112	Баргузинский, Бурятия	лесостепь / горно-таеж.	С. брусн., 10С	III	5.20	–	96
83	23	Крестецкий, Новгородская	юж. тайга	С. кисл., 7С2Е1Б	II	5.88	34	70

Таблица П1.2 – Лесорастительное районирование климатипов сосны обыкновенной, испытываемых в географических культурах*

Климатип		Лесорастительные провинции (ЛП) и округа, зоны и подзоны, высотные пояса (Коротков, 1994)	Координаты	
№	Название (лесхоз, область, край, республика)		С.Ш.	В.Д.
1	2	3	4	5
Восточно-Европейский слабо-континентальный сектор				
Кольско-Карельская плоскогорная лесорастительная область (ЛО)				
1	Печенгский, Мурманская	Северо-Кольская ЛП, лесотундра	69° 40'	31° 17'
2	Кандалакшский, Мурманская	Кольско-Карельская ЛП, округ северо-таежных лесов, подзона северной тайги	67° 00'	32° 00'
6	Чупинский, Карелия		66° 20'	33° 00'
7	Пряжинский, Карелия	Кольско-Карельская ЛП, округ средне-таежных лесов, подзона средней тайги	61° 40'	33° 40'
8	Сортавальский, Карелия		61° 50'	30° 28'
Днепровско-Прибалтийская равнинная ЛО				
64	Эльвасский, Эстония	Западно-Двинская ЛП, Волховский округ, зона тайги, подзона южной тайги	58°10'	26° 28'
83	Крестецкий, Новгородская		58°16'	32°26'
66	Дубровицкий, Ровенская, Украина	Полесско-Среднеднепровская ЛП, Полесский округ, зона сосновых и широколиственных лесов	51° 32'	26° 33'
67	Ленинский, Гомельская, Беларусь		52° 14'	31° 43'
68	Бориспольский, Киевская, Украина	Подольско-Среднеднепровский округ, широколиственные, плакорные, байрачные леса, лесостепи	50° 21'	31° 00'
69	Свесский, Сумская, Украина	Полесско-Среднеднепровская ЛП, Полесский округ, зона сосновых и широколиственных лесов	52° 01'	34° 00'
Средне-Европейский атлантический сектор				
Средне-Европейская равнинная ЛО				
65	Яунелгавский, Латвия	Прибалтийская ЛП, подзона широколиственно-хвойных лесов	55° 27'	25° 10'
Восточно-Европейский умеренно-континентальный сектор				
Восточно-Европейская равнинная ЛО				
3	Плесецкий, Архангельская	Двино-Печерская-Верхне-Волжская ЛП, округ средне-таежных лесов, подзона средней тайги	62° 54'	40° 24'
9	Пудожский, Карелия		61° 40'	36° 33'
63	Корткеросский, Коми		61° 55'	51° 30'

*Примечание: В этой таблице и последующих указывается авторский номер климатипов

продолжение Таблицы П1.2

1	2	3	4	5
5	Пинежский, Архангельская	Двино-Печерская-Верхне-Волжская ЛП, округ северо-таежных лесов, подзона северной тайги	64° 45'	43° 14'
4	Тотемский, Вологодская	Двино-Печерская-Верхне-Волжская ЛП, округ южно-таежных лесов, подзона южной тайги	60° 00'	43° 00'
23	Слободской, Кировская		58° 49'	50° 06'
11	Куровский, Московская	Двино-Печерская-Верхне-Волжская ЛП, подзона широколиств.-хвойных лесов (подтайга)	55° 32'	38° 57'
12	Ковровский, Владимирская		56° 21'	41° 15'
13	Городецкий, Нижегородская		56° 40'	43° 28'
24	Воткинский, Удмуртия		57° 30'	54° 00'
10	Великолукский, Псковская		56° 23'	30° 30'
14	Костромской, Костромская	Двино-Печерская-Верхне-Волжская ЛП, подзона широколиств.-хвойных лесов (подтайга)	58° 00'	42° 00'
17	Воронежский, Воронежская	Средне-Русская ЛП, зона широколиств. лесов и луговых степей (лесостепь)	52° 51'	34° 03'
15	Гаваньский, Брянская		52° 51'	34° 03'
16	Челнавский, Тамбовская		52° 58'	41° 14'
18	Никольский, Пензенская		53° 50'	46° 00'
19	Зеленодольский, Татарстан		56° 00'	48° 00'
21	Мелекесский, Ульяновская		54° 14'	49° 35'
22	Камский, Татарстан		55° 30'	50° 44'
25	Дюртюлинский, Башкортостан		55° 30'	54° 40'
70	Солотчинский, Рязанская		54° 47'	39° 51'
71	Сурский, Ульяновская		54° 48'	46° 30'
20	Вольский, Саратовская	Волго-Донская ЛП, зона настоящих (ковыльных и типчаково-ковыльных) степей и сухих степей	52° 04'	47° 18'
28	Бузулукский, Оренбургская		52° 47'	52° 15'
Уральская горная ЛО				
26	Авзянский, Башкортостан	Южно-Уральская ЛП, пояса: лесостепь, темнохвойные горно-таежные леса	53° 25'	57° 40'
27	Белорецкий, Башкортостан		53° 57'	58° 24'
29	Ревдинский, Свердловская	Средне-Уральская ЛП, темнохвойные горно-таежные леса	56° 50'	59° 58'

продолжение Таблицы П1.2

1	2	3	4	5
72	Оханский, Пермский	Средне-Уральская ЛП, темнохвойные горно-таежные леса	57°42'	55° 25'
Западно-Сибирский континентальный сектор				
Западно-Сибирская равнинная ЛО				
30	Тавдинский, Свердловская	Зауральско-Енисейская ЛП, округ южнотаежных и подтаежных лесов, подзона южной тайги и подтайги	58° 04'	65° 18'
39	Колпашевский, Томская		58° 20'	83° 00'
74	Н.-Енисейский, Красноярский		60° 15'	90° 13'
47	Енисейский, Красноярский		58° 20'	93° 00'
31	Курганский, Курганская	Иртыш-Обская лесостепная ЛП, подзона лесостепи	55° 28'	65° 20'
32	Заводоуковский, Тюменская		56° 30'	66° 40'
79	Туруханский, Красноярский	Зауральско-Енисейская ЛП, округ северо-таежных, подзона северной тайги	65° 49'	87° 59'
33	Сургутский, Тюменская	Зауральско-Енисейская ЛП, округ средне-таежных лесов, подзона средней тайги	61° 25'	73° 20'
34	Тарский, Омская	Иртыш-Обская лесостепная ЛП, подзона лесостепи	57° 00'	74° 40'
35	Кыштовский, Новосибирская		56° 36'	76° 40'
36	Сузунский, Новосибирская		53° 50'	82° 20'
37	Болотнинский, Новосибирская		55° 36'	84° 10'
Алтае-Саянская горная ЛО				
38	Гурьевский, Кемеровская	Салаиро-Кузнецкая ЛП, лесостепной сосновый пояс	54° 20'	86° 00'
41	Чемальский, Алтай	Центрально-Алтайская ЛП, пояса: лесостепной и подтаежный сосновый	51° 28'	86° 00'
44	Абазинский, Хакасия	Северная Алтайско-Саянская ЛП, подтаежный пояс	52° 40'	90° 00'
77	Ермаковский, Красноярский		53° 00'	94° 00'
76	Даурский, Красноярский	Восточно-Саянская ЛП, подтаежный сосновый	55°17'	92°24'
45	Минусинский, Красноярский	Хакасско-Минусинская ЛП, лесостепной пояс	53° 45'	91° 45'
48	Балгазынский, Тыва	Восточно-Тувинская ЛП, подтаежный и горно-таежный пояса	51° 00'	95° 12'
Средне-Сибирский сильно континентальный сектор				
Средне-Сибирская плоскогорная ЛО				
42	Богучанский, Красноярский	Ангаро-Тунгусская ЛП, Приангарский округ, южнотаежные и подтаежные светлохвойные леса	58° 39'	97° 30'
43	Проспихинский, Красноярский		58° 40'	99° 10'
52	Катангский, Иркут.		57° 00'	105°00'

продолжение Таблицы П1.2

1	2	3	4	5
46	С.-Енисейский, Красноярский	Приенисейская ЛП, горно-таежный пояс	60° 25'	93° 00'
49	Усть-Кутский, Иркутская	Верхне-Ленская ЛП, подтаежный светлохвойный пояс	56° 50'	105°45'
50	Зиминский, Иркутская	Верхне-Ангарская ЛП, лесостепь	53° 55'	101°54'
51	Вихоревский, Иркутская		56° 15'	101°30'
75	Ачинский, Красноярский	Канско-Красноярско-Бирюсинская ЛП, лесостепь	56° 12'	90° 37'
78	Канский, Красноярский		56° 18'	92° 45'
Восточно-Сибирский крайне-континентальный сектор				
Северо-Забайкальская горная ЛО				
53	Мамский, Иркутская	Верхне-Витимско-Олекминская плоскогорная ЛП, таежные леса	58° 20'	113°00'
57	Олёкминский, Якутия		60° 20'	120°30'
58	Якутский, Якутия	Учуро-Майская ЛП, таежные леса	62° 00'	130°00'
Южно-Забайкальская горная ЛО				
54	Заудинский, Бурятия	Селенгинская ЛП, пояс подтаежно- степных сосновых лесов	50° 00'	110°00'
55	Кяхтинский, Бурятия	Чикойско-Ингодинская ЛП, пояс подтаежно-лесостепных сосновых лесов	50° 27'	106°15'
81	Читинский, Забайкальский		52°04'	113°31'
56	Могочинский, Забайкальский	Даурская ЛП, пояса: степной, подтаежно- сосновых лесов и лиственных лесов	53° 45'	119°30'
80	Нерчинский, Забайкальский		51° 58'	116°35'
82	Баргузинский, Бурятия	Прибайкальская ЛП, пояс подтаежно- лесостепной сосновых лесов	53° 38'	109°39'
Дальневосточный континентально-муссонный сектор				
Амурско-Сахалинская горная ЛО				
60	Урушинский, Амурская	Зейско-Удинская ЛП, горно-таежные леса	53° 00'	122°00'
61	Аянский, Хабаровский		56° 30'	138°00'
59	Свободненский, Амурская	Верхне-Амурский округ, подтаежно- лесостепная широколиственных лесов, травяных болот и лугов	51° 18'	128°02'
Внутриматериковый сильно континентальный субаридный и аридный сектор				
Казахстанская равнинно-плоскогорная ЛО				
40	Ракитовский, Алтайский	Кулундинская ЛП, степи настоящие и сухие ленточные боры	51°48'	79° 49'
73	Боровлянский, Алтайский		52° 34'	84° 29'
62	Долонский, Абайская, Казахстан		50° 40'	80° 33'

ПРИЛОЖЕНИЕ 2. Данные к Главе 3 по сохранности географических культур

Таблица П2.1 – Сохранность в условиях песчаной почвы ($\pm\sigma$ – разница со средним в единицах стандартного отклонения)

Климатип		Высажено, шт.	Сохранность		
№	Название, регион (область, край, республика)		шт./га	%	$\pm\sigma$
1	2	3	4	5	6
1	Печенгский, Мурманская	235	7300	93	1.5
2	Кандалакшский, Мурманская	343	5760	63	0.0
3	Плесецкий, Архангельская	708	5590	77	0.7
4	Тотемский, Вологодская	1028	5047	62	0.0
5	Пинежский, Архангельская	468	6783	87	1.2
6	Чупинский, Карелия	666	7103	88	1.3
7	Пряжинский, Карелия	724	6670	88	1.3
8	Сортавальский, Карелия	692	5813	63	0.0
9	Пудожский, Карелия	176	5556	71	0.4
10	Великолукский, Псковская	46	5333	70	0.4
11	Куровский, Московская	295	2175	29	-1.6
12	Ковровский, Владимирская	209	3833	55	-0.4
13	Городецкий, Нижегородская	1592	4813	57	-0.3
14	Костромской, Костромская	1621	6345	76	0.7
15	Гаваньский, Брянская	20	5600	70	0.4
16	Челнавский, Тамбовская	132	4000	45	-0.9
17	Воронежский, Воронежская	71	4526	61	-0.1
18	Никольский, Пензенская	1627	6240	69	0.3
19	Зеленодольский, Татарстан	2209	5647	69	0.3
20	Вольский, Саратовская	92	2300	25	-1.8
21	Мелекесский, Ульяновская	216	5333	74	0.6
22	Камский, Татарстан	822	4835	57	-0.3
23	Слободской, Кировская	633	7173	85	1.1
24	Воткинский, Удмуртия	1620	5668	65	0.1
25	Дюртюлинский, Башкортостан	425	5481	67	0.2
26	Авзянский, Башкортостан	403	5404	70	0.4
27	Белорецкий, Башкортостан	233	5500	71	0.4
28	Бузулукский, Оренбургская	298	4000	50	-0.6
29	Ревдинский, Свердловская	787	6928	85	1.1
30	Тавдинский, Свердловская	1697	6082	70	0.4
31	Курганский, Курганская	800	5124	62	0.0
32	Заводоуковский, Тюменская	1164	6333	82	1.0
33	Сургутский, Тюменская	1060	5800	77	0.7
34	Тарский, Омская	738	6398	83	1.0
35	Кыштовский, Новосибирская	1451	6553	86	1.2
36	Сузунский, Новосибирская	1303	6213	72	0.5
37	Болотнинский, Новосибирская	1121	6569	84	1.1
38	Гурьевский, Кемеровская	1519	5061	62	0.0
39	Колпашевский, Томская	561	5829	85	1.1
40	Ракитовский, Алтайский	1292	6141	67	0.2
41	Чемальский, Алтай	1287	5127	63	0.0
42	Богучанский, Красноярский	4736	6704	76	0.7
43	Проспихинский, Красноярский	1559	5738	69	0.3

продолжение Таблицы П2.1

1	2	4	5	6	7
44	Абазинский, Хакасия	759	6185	75	0.6
45	Минусинский, Красноярский	2277	6296	80	0.9
46	С.-Енисейский, Красноярский	806	6956	78	0.8
47	Енисейский, Красноярский	191	6854	79	0.8
48	Балгазынский, Тыва	1650	4644	55	-0.4
49	Усть-Кутский, Иркутская	827	6247	73	0.5
50	Зиминский, Иркутская	1210	5452	71	0.4
51	Вихоревский, Иркутская	780	4021	50	-0.6
52	Катангский, Иркутская	1033	4508	56	-0.3
53	Мамский, Иркутская	320	5956	84	1.1
54	Заудинский, Бурятия	1323	6024	75	0.6
55	Кяхтинский, Бурятия	1507	6773	77	0.7
56	Могочинский, Забайкальский	892	7408	81	0.9
57	Олёмминский, Якутия	439	6827	81	0.9
58	Якутский, Якутия	841	4482	52	-0.5
59	Свободненский, Амурская	1536	5541	70	0.4
60	Урушинский, Амурская	1422	6604	76	0.7
61	Аянский, Хабаровский	1634	6363	73	0.5
62	Долонский, Казахстан	466	4438	50	-0.6
63	Корткеросский, Коми	675	5827	65	0.1
64	Эльвасский, Эстония	566	3093	41	-1.1
65	Яунелгавский, Латвия	1005	2933	35	-1.4
66	Дубровицкий, Ровенская	240	333	4	-2.9
67	Ленинский, Гомельская	150	533	5	-2.8
68	Бориспольский, Киевская	87	0	0	-3.1
69	Свесский, Сумская	256	2270	33	-1.5
70	Солотчинский, Рязанская	640	1330	20	-2.1
71	Сурский, Ульяновская	1578	3788	41	-1.1
72	Оханский, Пермский	700	6207	73	0.5
73	Боровлянский, Алтайский	745	4686	66	0.2
74	Н.-Енисейский, Красноярский	756	3649	47	-0.8
75	Ачинский, Красноярский	596	3636	50	-0.6
76	Даурский, Красноярский	805	3928	47	-0.8
77	Ермаковский, Красноярский	764	3928	50	-0.6
78	Канский, Красноярский	616	5854	78	0.8
79	Туруханский, Красноярский	330	1844	25	-1.8
80	Нерчинский, Забайкальский	608	3293	41	-1.1
81	Читинский, Забайкальский	805	5670	68	0.3
82	Баргузинский, Бурятия	884	3948	43	-1.0
83	Крестецкий, Новгородская	427	2610	32	-1.5

Таблица П2.2 – Сохранность в условиях суглинистой почвы

№	Климатип	Высажено, шт.	Сохранность		
	Название. регион (область, край, республика)		шт./га	%	±σ
1	2	4	5	6	7
1	Печенгский, Мурманская	322	2669	40	1.0
2	Кандалакшский, Мурманская	513	1911	25	0.0
3	Плесецкий, Архангельская	512	4444	59	2.3
4	Тотемский, Вологодская	650	1752	21	-0.3
5	Пинежский, Архангельская	512	1541	20	-0.4
6	Чупинский, Карелия	741	2330	30	0.3
7	Пряжинский, Карелия	636	1187	14	-0.8
8	Сортавальский, Карелия	650	3701	53	1.9
9	Пудожский, Карелия	360	2012	23	-0.2
10	Великолукский, Псковская	98	200	3	-1.5
11	Куровский, Московская	628	417	6	-1.3
12	Ковровский, Владимирская	540	2328	29	0.2
13	Городецкий, Нижегородская	667	1067	15	-0.7
14	Костромской, Костромская	624	1675	25	0.0
15	Гаваньский, Брянская	69	556	7	-1.3
16	Челнавский, Тамбовская	107	1067	15	-0.7
17	Воронежский, Воронежская	122	утрачен		
18	Никольский, Пензенская	804	1622	18	-0.5
19	Зеленодольский, Татарстан	415	1383	20	-0.4
20	Вольский, Саратовская	140	200	2	-1.6
21	Мелекесский, Ульяновская	152	1689	25	0.0
22	Камский, Татарстан	468	утрачен		
23	Слободской, Кировская	570	2195	26	0.0
24	Воткинский, Удмуртия	638	1360	16	-0.7
25	Дюртюлинский, Башкортостан	612	1422	16	-0.7
26	Авзянский, Башкортостан	754	2421	31	0.4
27	Белорецкий, Башкортостан	424	2362	29	0.2
28	Бузулукский, Оренбургская	240	1833	23	-0.2
29	Ревдинский, Свердловская	714	3224	37	0.8
30	Тавдинский, Свердловская	806	4964	60	2.3
31	Курганский, Курганская	164	1562	25	0.0
32	Заводоуковский, Тюменская	659	1673	21	-0.3
33	Сургутский, Тюменская	806	1815	22	-0.2
34	Тарский, Омская	453	2267	30	0.3
35	Кыштовский, Новосибирская	720	2554	38	0.8
36	Сузунский, Новосибирская	819	1508	18	-0.5
37	Болотнинский, Новосибирская	732	2111	26	0.0
38	Гурьевский, Кемеровская	627	2885	38	0.8
39	Колпашевский, Томская	702	1723	24	-0.1
40	Ракитовский, Алтайский	760	779	9	-1.1
41	Чемальский, Алтай	741	1282	17	-0.6
42	Богучанский, Красноярский	2418	3064	46	1.3
43	Проспихинский, Красноярский	570	3413	45	1.3
44	Абазинский, Хакасия	819	4113	49	1.6
45	Минусинский, Красноярский	780	3436	43	1.2

продолжение Таблицы П2.2

1	2	4	5	6	7
46	С.-Енисейский, Красноярский	720	1333	18	-0.5
47	Енисейский, Красноярский	456	2076	24	-0.1
48	Балгазынский, Тыва	670	3044	41	1.0
49	Усть-Кутский, Иркутская	728	2779	37	0.8
50	Зиминский, Иркутская	167	2286	36	0.7
51	Вихоревский, Иркутская	790	1631	20	-0.4
52	Катангский, Иркутская	414	1888	23	-0.2
53	Мамский, Иркутская	600	2293	29	0.2
54	Заудинский, Бурятия	832	2462	29	0.2
55	Кяхтинский, Бурятия	780	2923	37	0.8
56	Могочинский, Забайкальский	371	3562	50	1.7
57	Олёкминский, Якутия	658	1426	21	-0.3
58	Якутский, Якутия	720	2349	32	0.4
59	Свободненский, Амурская	728	3354	45	1.3
60	Урушинский, Амурская	660	1867	21	-0.3
61	Аянский, Хабаровский	500	2785	38	0.8
62	Долонский, Казахстан	733	244	3	-1.5
63	Корткеросский, Коми	858	2800	32	0.4
64	Эльвасский, Эстония	570	759	13	-0.9
65	Яунелгавский, Латвия	686	0	0	-1.7
66	Дубровицкий, Ровенская	204	0	0	-1.7
67	Ленинский, Гомельская	122	0	0	-1.7
68	Бориспольский, Киевская	268	0	0	-1.7
69	Свесский, Сумская	297	0	0	-1.7
70	Солотчинский, Рязанская	741	205	3	-1.5
71	Сурский, Ульяновская	736	862	13	-0.9
72	Оханский, Пермский	650	1350	20	-0.4
73	Боровлянский, Алтайский	730	3231	43	1.2
74	Н.-Енисейский, Красноярский	637	3804	58	2.2
75	Ачинский, Красноярский	540	1267	21	-0.3
76	Даурский, Красноярский	332	1200	19	-0.5
77	Ермаковский, Красноярский	520	1533	22	-0.2
78	Канский, Красноярский	780	3402	42	1.1
79	Туруханский, Красноярский	450	2583	34	0.6
80	Нерчинский, Забайкальский	767	3505	44	1.2
81	Читинский, Забайкальский	341	1667	22	-0.2
82	Баргузинский, Бурятия	257	1748	23	-0.2
83	Крестецкий, Новгородская	517	утрачен		

ПРИЛОЖЕНИЕ 3. Данные к Главе 3 по показателям стволовой продуктивности

Таблица ПЗ.1 – Средние статистические показатели высоты климатипов сосны в условиях дерново-подзолистой песчаной почвы в географических культурах

Климатип		Высота в 2013 г., м				Бонитет	±σ
№	Название	$\bar{x} \pm m$	σ	CV, %	ранг		
1	2	3	4	5	6	7	8
1	Печенгский	4.8±0.24	1.7	34	35	V	-0.9
2	Кандалакшский	7.4±0.21	1.4	19	12	IV	0.9
3	Плесецкий	5.4±0.21	1.5	28	29	V	-0.5
4	Тотемский	8.8±0.25	1.6	18	3	III	2.0
5	Пинежский	5.8±0.23	1.7	29	25	IV	-0.2
6	Чупинский	4.0±0.18	1.3	33	39	V	-1.5
7	Пряжинский	4.9±0.22	1.5	31	34	V	-0.9
8	Сортавальский	7.4±0.21	1.4	18	12	IV	0.9
9	Пудожский	9.7±0.30	1.1	20	1	III	2.6
10	Великолукский	5.4±0.31	1.8	33	29	IV	-0.5
11	Куровский	5.8±0.17	1.2	20	25	V	-0.2
12	Ковровский	4.5±0.35	1.8	40	38	V	-1.1
13	Городецкий	5.6±0.30	1.6	28	27	V	-0.3
14	Костромской	4.7±0.30	1.6	33	36	V	-1.0
15	Гаваньский	5.0±0.24	0.9	18	33	V	-0.8
16	Челнавский	5.2±0.20	1.4	27	31	V	-0.6
17	Воронежский	3.5±0.20	1.1	32	41	Va	-1.9
18	Никольский	3.6±0.15	1.0	29	40	Va	-1.8
19	Зеленодольский	5.5±0.30	1.9	34	28	V	-0.4
20	Вольский	4.8±0.44	2.0	43	35	V	-0.9
21	Мелекесский	6.3±0.40	2.2	35	21	IV	0.2
22	Камский	4.6±0.30	1.6	35	37	V	-1.1
23	Слободской	6.8±0.20	1.6	23	18	IV	0.5
24	Воткинский	6.8±0.30	2.0	30	18	IV	0.5
25	Дюртюлинский	5.5±0.33	1.9	35	28	V	-0.4
26	Авзянский	7.0±0.16	1.1	16	16	IV	0.7
27	Белорецкий	7.6±0.18	1.3	16	10	IV	1.1
28	Бузулукский	5.5±0.20	1.4	26	28	V	-0.4
29	Ревдинский	4.8±0.20	1.4	30	35	V	-0.9
30	Тавдинский	5.1±0.20	1.4	27	32	V	-0.7
31	Курганский	7.7±0.40	2.3	30	9	IV	1.2
32	Заводоуковский	6.5±0.20	1.4	21	20	IV	0.3
33	Сургутский	6.3±0.23	1.6	25	21	IV	0.2
34	Тарский	7.0±0.22	1.6	22	16	IV	0.7
35	Кыштовский	6.2±0.22	1.6	25	22	IV	0.1
36	Сузунский	5.7±0.24	1.7	30	26	V	-0.3
37	Болотнинский	4.8±0.20	1.2	26	35	V	-0.9
38	Гурьевский	7.5±0.21	1.4	19	11	IV	1.0
39	Колпашевский	7.5±0.26	1.5	20	11	IV	1.0
40	Ракистовский	5.9±0.30	1.4	24	24	V	-0.1
41	Чемальский	5.2±0.23	1.5	30	31	V	-0.6
42	Богучанский	6.3±0.20	1.4	22	21	IV	0.2
43	Проспихинский	7.8±0.30	1.6	21	8	IV	1.2

продолжение Таблицы ПЗ.1

1	2	3	4	5	6	7	8
44	Абазинский	5.9±0.15	1.5	26	24	V	-0.1
45	Минусинский	5.1±0.22	1.7	33	32	V	-0.7
46	Северо-Енисейский	8.2±0.14	1.1	13	6	IV	1.5
47	Енисейский	9.1±0.24	1.7	19	2	III	2.2
48	Балгазынский	6.8±0.24	1.6	24	18	IV	0.5
49	Усть-Кутский	8.3±0.20	1.2	14	5	IV	1.6
50	Зиминский	5.8±0.24	1.7	29	25	V	-0.2
51	Вихоревский	7.9±0.33	1.9	25	7	IV	1.3
52	Катангский	8.2±0.23	1.7	21	6	IV	1.5
53	Мамский	8.2±0.25	1.7	21	6	IV	1.5
54	Заудинский	7.8±0.21	1.5	19	8	IV	1.2
55	Кяхтинский	5.1±0.22	1.4	28	32	V	-0.7
56	Могочинский	4.9±0.20	1.3	26	34	V	-0.9
57	Олёкминский	6.1±0.23	1.6	27	23	IV	0.0
58	Якутский	6.9±0.22	1.2	18	17	IV	0.6
59	Свободненский	5.2±0.21	1.5	28	31	V	-0.6
60	Урушинский	5.1±0.20	1.1	21	32	V	-0.7
61	Аянский	5.3±0.14	1.0	20	30	V	-0.6
62	Долонский	5.8±0.40	2.2	39	25	V	-0.2
63	Корткеросский	7.2±0.21	1.4	19	14	IV	0.8
64	Эльвасский	5.0±0.07	0.5	9	33	V	-0.8
65	Яунелгавский	4.9±0.08	0.5	10	34	V	-0.9
66	Дубровицкий	3.5±0.19	0.6	18	41	Va	-1.9
67	Ленинский	3.5±0.09	0.3	7	41	Va	-1.9
68	Бориспольский	утрачен					
69	Свесский	4.8±0.19	1.3	28	35	V	-0.9
70	Солотчинский	6.9±0.30	1.7	25	17	IV	0.6
71	Сурский	5.2±0.09	0.9	17	31	V	-0.6
72	Оханский	4.9±0.20	1.2	25	34	V	-0.9
73	Боровлянский	7.3±0.25	1.5	21	13	IV	0.9
74	Нижне-Енисейский	8.6±0.24	1.4	16	4	III	1.8
75	Ачинский	6.7±0.30	1.9	29	19	IV	0.4
76	Даурский	6.3±0.30	1.8	28	21	IV	0.2
77	Ермаковский	5.3±0.30	2.0	38	30	V	-0.6
78	Канский	5.3±0.22	1.5	28	30	V	-0.6
79	Туруханский	5.9±0.22	1.3	22	24	V	-0.1
80	Нерчинский	8.3±0.19	1.3	15	5	IV	1.6
81	Читинский	5.0±0.21	1.9	38	33	V	-0.8
82	Баргузинский	7.1±0.20	1.4	20	15	IV	0.7
83	Крестецкий	5.4±0.20	1.4	26	29	V	-0.5
	Средние по климатипам	6.1±0.23	1.4	23	23	IV	

Таблица ПЗ.2 – Динамика рангов климатипов сосны по средней высоте в условиях дерново-подзолистой песчаной почвы в географических культурах

№	Годы / (общее число рангов – ранг средней высоты)									
	1978 (55 – 32)	1979 (61 – 35)	1980 (66 – 35)	1985 (43 – 22)	1990 (56 – 28)	1995 (28 – 11)	1999 (23 – 12)	2004 (32 – 16)	2007 (40 – 22)	2013 (41 – 23)
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1	30	43	45	25	30	10	16	18	25	35
2	24	23	26	28	32	10	9	6	9	12
3	26	33	19	25	41	11	13	15	21	29
4	25	30	35	27	46	7	9	7	8	3
5	13	22	23	3	14	11	14	16	28	25
6	10	20	13	20	45	24	21	26	36	39
7	20	15	14	6	33	10	12	20	30	34
8	15	18	18	38	27	9	13	11	8	12
9	–	–	7	14	2	1	1	2	1	1
10	–	25	31	25	9	4	8	18	24	29
11	11	8	15	15	26	9	14	24	30	25
12	12	24	33	37	43	16	13	22	33	38
13	19	20	25	39	44	15	9	12	19	27
14	21	13	6	37	34	18	15	20	32	36
15	–	9	12	22	52	23	19	30	38	33
16	13	17	21	40	39	21	19	26	34	31
17	31	16	29	30	38	24	21	28	36	41
18	22	27	14	36	38	24	22	28	37	40
19	36	42	46	24	39	9	14	13	25	28
20	35	32	31	37	40	9	14	25	35	35
21	7	4	9	12	35	11	6	15	23	21
22	41	45	50	3	30	23	11	22	33	37
23	25	18	30	17	38	15	17	20	25	18
24	28	30	45	14	31	4	3	6	14	18
25	22	28	5	23	6	16	12	18	28	28
26	32	12	7	10	1	5	9	17	10	16
27	38	41	43	19	10	8	4	8	9	10
28	33	32	38	24	47	17	18	29	37	28
29	2	2	1	27	22	23	17	23	36	35
30	1	1	2	9	17	9	12	20	27	32
31	19	14	19	25	10	9	10	9	13	9
32	16	5	31	5	40	1	15	7	9	20
33	27	38	38	8	37	9	11	20	30	21
34	5	3	10	19	38	6	12	15	11	16
35	4	29	17	5	14	6	10	11	18	22
36	22	10	7	16	24	9	7	15	20	26
37	5	14	32	10	11	7	10	21	29	35
38	8	16	8	17	23	16	9	12	15	11
39	3	7	4	1	5	3	5	10	14	21
40	18	8	20	19	21	7	9	18	26	24
41	6	6	11	24	25	22	13	17	24	31
42	17	26	16	11	19	11	12	17	27	21
43	8	25	21	4	12	3	4	4	5	8

продолжение Таблицы ПЗ.2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
44	19	28	28	16	15	10	7	13	19	24
45	11	11	22	18	29	15	14	15	24	32
46	37	28	37	3	29	7	8	5	7	6
47	45	19	12	17	8	5	8	1	2	2
48	37	–	41	15	49	11	12	14	20	18
49	26	35	47	26	37	5	4	7	4	5
50	39	39	44	28	36	15	10	14	15	25
51	34	34	42	43	9	9	6	9	9	7
52	27	36	47	30	35	7	10	5	4	6
53	9	29	28	14	4	2	1	3	3	6
54	30	31	40	13	7	12	13	12	14	8
55	28	37	23	30	34	9	12	22	32	32
56	28	32	24	17	18	11	15	22	30	34
57	35	50	39	2	3	7	8	11	19	23
58	42	39	48	30	42	15	13	17	16	17
59	9	21	34	21	28	10	12	17	29	31
60	29	40	27	18	14	11	9	12	21	32
61	23	20	21	13	31	24	16	19	29	30
62	23	20	12	27	46	15	10	16	17	25
63	47	57	61	39	39	11	11	12	17	14
64	43	48	51	29	47	14	16	27	36	33
65	53	46	53	34	56	27	23	30	38	34
66	–	53	63	3	13	24	23	32	40	41
67	–	61	14	42	54	27	23	30	38	41
68	–	–	64	39	48	28	–	–	–	–
69	51	49	58	41	53	26	22	31	39	35
70	46	–	60	35	48	8	13	14	13	17
71	54	51	18	32	9	20	18	29	37	31
72	44	55	57	31	16	16	18	19	31	34
73	40	–	3	27	50	10	12	9	12	13
74	45	47	49	30	16	10	2	7	6	4
75	52	56	56	29	37	9	6	12	9	19
76	53	51	62	39	20	11	11	13	20	21
77	53	51	59	27	51	15	13	25	31	30
78	44	54	7	19	32	19	17	24	29	30
79	55	60	65	35	55	20	15	19	22	24
80	49	44	52	25	39	15	11	8	3	5
81	47	52	55	10	36	13	13	22	26	33
82	48	58	36	7	40	25	17	17	20	15
83	54	59	66	41	46	10	10	23	35	29

Таблица ПЗ.3 – Средние статистические показатели роста по диаметру сосны обыкновенной в условиях дерново-подзолистой песчаной почвы

Климатип		Средний диаметр в 2013 г., см				±σ
№	Название, регион (область, край, республика)	$\bar{X} \pm m$	σ	CV, %	ранг	
1	2	3	4	5	6	7
1	Печенгский, Мурманская	4.8±0.25	2.6	54	29	-0.5
2	Кандалакшский, Мурманская	6.9±0.22	2.1	30	9	1.3
3	Плесецкий, Архангельская	4.5±0.22	2.0	45	31	-0.7
4	Тотемский, Вологодская	7.5±0.36	2.9	38	4	1.8
5	Пинежский, Архангельская	5.2±0.22	2.1	40	25	-0.2
6	Чупинский, Карелия	3.6±0.15	1.6	46	37	-1.5
7	Пряжинский, Карелия	4.3±0.21	1.9	44	33	-0.9
8	Сортавальский, Карелия	6.7±0.23	1.7	26	11	1.1
9	Пудожский, Карелия	8.4±0.32	2.8	33	1	2.5
10	Великолукский, Псковская	5.0±0.40	2.3	45	27	-0.3
11	Куровский, Московская	5.1±0.24	1.7	33	26	-0.2
12	Ковровский, Владимирская	4.0±0.33	2.4	60	36	-1.2
13	Городецкий, Нижегородская	4.9±0.50	2.4	49	28	-0.4
14	Костромской, Костромская	4.0±0.30	1.7	42	36	-1.2
15	Гаваньский, Брянская	4.4±0.18	1.3	29	32	-0.8
16	Челнавский, Тамбовская	4.9±0.26	1.9	38	28	-0.4
17	Воронежский, Воронежская	2.7±0.24	1.4	51	40	-2.2
18	Никольский, Пензенская	3.1±0.20	1.4	47	39	-1.9
19	Зеленодольский, Татарстан	5.0±0.33	2.5	50	27	-0.3
20	Вольский, Саратовская	4.2±0.60	2.7	65	34	-1.0
21	Мелекесский, Ульяновская	5.6±0.40	3.5	64	21	0.2
22	Камский, Татарстан	4.9±0.35	2.4	50	28	-0.4
23	Слободской, Кировская	5.5±0.30	2.2	40	22	0.1
24	Воткинский, Удмуртия	5.7±0.30	2.3	41	20	0.3
25	Дюртюлинский, Башкортостан	5.0±0.44	2.5	51	27	-0.3
26	Авзянский, Башкортостан	6.5±0.24	1.7	27	13	0.9
27	Белорецкий, Башкортостан	6.8±0.23	1.6	24	10	1.2
28	Бузулукский, Оренбургская	4.6±0.26	1.6	34	30	-0.7
29	Ревдинский, Свердловская	3.1±0.20	1.1	49	39	-1.9
30	Тавдинский, Свердловская	4.5±0.25	1.9	41	31	-0.7
31	Курганский, Курганская	6.9±0.43	3.3	48	9	1.3
32	Заводоуковский, Тюменская	4.9±0.23	2.0	41	28	-0.4
33	Сургутский, Тюменская	5.6±0.40	2.4	44	21	0.2
34	Тарский, Омская	5.5±0.24	2.4	43	22	0.1
35	Кыштовский, Новосибирская	5.4±0.30	2.2	40	23	0.0
36	Сузунский, Новосибирская	4.9±0.24	2.2	45	28	-0.4
37	Болотнинский, Новосибирская	4.2±0.21	1.7	40	34	-1.0
38	Гурьевский, Кемеровская	6.4±0.30	2.1	33	14	0.8
39	Колпашевский, Томская	6.5±0.22	2.0	30	13	0.9
40	Ракитовский, Алтайский	5.4±0.30	2.1	38	23	0.0
41	Чемальский, Алтай	5.2±0.33	2.4	47	25	-0.2
42	Богучанский, Красноярский	5.6±0.22	2.1	37	21	0.2
43	Проспихинский, Красноярский	6.8±0.32	2.7	40	10	1.2
44	Абазинский, Хакасия	5.7±0.33	2.1	38	20	0.3

продолжение Таблицы ПЗ.3

1	2	3	4	5	6	7	
45	Минусинский, Красноярский	4.9±0.30	2.3	46	28	-0.4	
46	Северо-Енисейский, Красноярский	6.3±0.25	2.1	33	15	0.8	
47	Енисейский, Красноярский	7.9±0.30	3.0	38	2	2.1	
48	Балгазынский, Тыва	5.9±0.40	2.6	44	18	0.4	
49	Усть-Кутский, Иркутская	7.1±0.30	2.5	36	7	1.4	
50	Зиминский, Иркутская	5.0±0.24	2.1	43	27	-0.3	
51	Вихоревский, Иркутская	7.0±0.33	2.5	36	8	1.3	
52	Катангский, Иркутская	7.4±0.30	2.6	35	5	1.7	
53	Мамский, Иркутская	6.4±0.40	2.4	38	14	0.8	
54	Заудинский, Бурятия	6.2±0.35	2.8	45	16	0.7	
55	Кяхтинский, Бурятия	4.4±0.20	1.9	43	32	-0.8	
56	Могочинский, Забайкальский	4.5±0.20	1.1	43	31	-0.7	
57	Олёкминский, Якутия	5.8±0.22	2.1	36	19	0.3	
58	Якутский, Якутия	7.3±0.40	2.6	35	6	1.6	
59	Свободненский, Амурская	4.5±0.24	1.1	44	31	-0.7	
60	Урушинский, Амурская	4.4±0.22	1.1	45	32	-0.8	
61	Аянский, Хабаровский	4.6±0.20	1.7	37	30	-0.7	
62	Долонский, Казахстан	4.5±0.30	2.4	53	31	-0.7	
63	Корткеросский, Коми	6.2±0.28	2.1	33	16	0.7	
64	Эльвасский, Эстония	4.8±0.17	1.1	24	29	-0.5	
65	Яунелгавский, Латвия	4.5±0.14	0.9	21	31	-0.7	
66	Дубровицкий, Ровенская	4.0±0.18	0.6	14	36	-1.2	
67	Ленинский, Гомельская	3.2±0.18	0.5	16	38	-1.8	
68	Бориспольский, Киевская	утрачен					
69	Свесский, Сумская	4.4±0.24	1.5	34	32	-0.8	
70	Солотчинский, Рязанская	6.2±0.50	2.1	48	16	0.7	
71	Сурский, Ульяновская	4.9±0.17	1.1	23	28	-0.4	
72	Оханский, Пермский	4.1±0.20	1.7	41	35	-1.1	
73	Боровлянский, Алтайский	6.6±0.40	2.6	40	12	1.0	
74	Нижне-Енисейский, Красноярский	7.7±0.32	2.5	33	3	1.9	
75	Ачинский, Красноярский	6.0±0.33	1.7	49	17	0.5	
76	Даурский, Красноярский	5.5±0.35	2.7	49	22	0.1	
77	Ермаковский, Красноярский	5.3±0.44	3.0	58	24	-0.1	
78	Канский, Красноярский	4.8±0.30	2.1	44	29	-0.5	
79	Туруханский, Красноярский	5.9±0.34	2.5	42	18	0.4	
80	Нерчинский, Забайкальский	7.3±0.35	3.0	41	6	1.6	
81	Читинский, Забайкальский	4.8±0.50	2.9	59	29	-0.5	
82	Баргузинский, Бурятия	7.1±0.35	2.8	40	7	1.4	
83	Крестецкий, Новгородская	4.9±0.21	1.5	30	28	-0.4	
	Средние по климатипам (географические)	5.4±0.13	1.2	22	23		

Таблица ПЗ.4 – Средние показатели прямоствольности, объема ствола и запаса древесины в условиях дерново-подзолистой песчаной почвы (%к – отношение к контролю в %; $\pm\sigma$ – разница со средним в долях стандартного отклонения)

№ климатипа	Показатели								
	Доля прямых стволов			Объем ствола			Запас древесины		
	%	%к	$\pm\sigma$	дм ³	%к	$\pm\sigma$	м ³ /га	%к	$\pm\sigma$
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	92	106	0.8	4.9	57	-0.7	36	62	-0.3
2	100	115	1.1	14.9	176	1.1	86	151	1.3
3	100	115	1.1	4.8	56	-0.7	27	47	-0.6
4	92	106	0.8	20.7	243	2.2	104	183	1.8
5	92	106	0.8	6.8	80	-0.3	46	81	0.0
6	100	115	1.1	2.3	27	-1.1	17	29	-0.9
7	100	115	1.1	4.0	47	-0.8	27	47	-0.6
8	92	106	0.8	14.1	166	1.0	82	144	1.2
9	100	115	1.1	28.3	333	3.5	157	276	3.5
10	46	53	-0.7	5.9	69	-0.5	31	55	-0.4
11	45	52	-0.7	6.5	77	-0.4	14	25	-1.0
12	60	69	-0.2	3.2	38	-1.0	12	21	-1.0
13	67	77	0.0	5.8	69	-0.5	28	49	-0.5
14	48	55	-0.6	3.3	39	-1.0	21	37	-0.8
15	0	0	-2.1	4.3	50	-0.8	24	42	-0.7
16	0	0	-2.1	5.5	64	-0.6	22	38	-0.7
17	0	0	-2.1	1.2	14	-1.3	5	9	-1.3
18	26	30	-1.3	1.6	18	-1.3	10	17	-1.1
19	26	30	-1.3	6.0	70	-0.5	34	59	-0.4
20	0	0	-2.1	3.7	44	-0.9	9	15	-1.1
21	29	33	-1.2	8.5	100	0.0	45	80	0.0
22	43	49	-0.8	4.9	57	-0.7	24	41	-0.7
23	88	101	0.7	8.8	103	0.0	63	111	0.6
24	50	57	-0.5	9.4	111	0.1	54	94	0.3
25	52	60	-0.5	6.0	70	-0.5	33	58	-0.4
26	64	74	-0.1	12.6	148	0.7	68	119	0.7
27	58	67	-0.3	14.9	175	1.1	82	143	1.2
28	20	23	-1.5	5.1	60	-0.6	20	36	-0.8
29	60	69	-0.2	2.0	24	-1.2	14	25	-1.0
30	73	84	0.2	4.5	53	-0.7	28	48	-0.5
31	73	84	0.2	15.5	182	1.2	79	139	1.1
32	70	80	0.1	6.7	79	-0.4	42	75	-0.1
33	84	97	0.6	8.5	100	0.0	49	87	0.1
34	97	111	1.0	9.0	106	0.1	58	101	0.4
35	77	89	0.3	7.8	92	-0.2	51	90	0.2
36	75	86	0.3	5.9	70	-0.5	37	65	-0.3
37	86	99	0.6	3.7	44	-0.9	25	43	-0.6
38	84	97	0.6	13.0	153	0.8	66	116	0.6
39	94	108	0.9	11.4	135	0.5	78	137	1.0
40	82	94	0.5	7.4	88	-0.2	46	80	0.0
41	31	36	-1.1	6.1	72	-0.5	32	55	-0.4
42	87	100	0.7	8.5	100	0.0	57	100	0.4
43	93	107	0.9	15.2	179	1.2	87	153	1.3

продолжение Таблицы ПЗ.4

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
44	70	80	0.1	8.3	98	-0.1	51	90	0.2
45	60	69	-0.2	5.4	63	-0.6	34	59	-0.4
46	91	105	0.8	13.7	161	0.9	95	167	1.6
47	100	115	1.1	23.6	278	2.7	162	284	3.7
48	74	85	0.3	10.1	119	0.3	47	82	0.1
49	86	99	0.6	17.6	207	1.6	110	193	2
50	90	103	0.8	6.3	74	-0.4	34	60	-0.4
51	75	86	0.3	16.3	192	1.4	66	115	0.7
52	96	110	1.0	18.9	222	1.8	85	149	1.2
53	94	108	0.9	14.1	166	1.0	84	148	1.2
54	80	92	0.4	12.7	149	0.7	76	134	1.0
55	93	107	0.9	4.3	51	-0.8	29	51	-0.5
56	83	95	0.5	4.4	51	-0.8	32	57	-0.4
57	83	95	0.5	8.8	104	0.0	60	106	0.5
58	83	95	0.5	15.7	184	1.3	70	123	1.2
59	82	94	0.5	4.6	54	-0.7	26	45	-0.6
60	83	95	0.5	4.3	51	-0.8	29	50	-0.5
61	94	108	0.9	4.9	58	-0.7	31	55	-0.4
62	12	14	-1.8	5.1	60	-0.6	23	40	-0.7
63	100	115	1.1	11.8	138	0.6	69	120	0.7
64	12	14	-1.8	5.1	60	-0.6	16	27	-0.9
65	40	46	-0.8	4.4	51	-0.8	13	22	-1.0
66	0	0	-2.1	2.5	30	-1.1	1	1	-1.4
67	0	0	-2.1	1.6	19	-1.3	1	2	-1.4
68	утрачен								
69	14	16	-1.7	4.1	48	-0.8	9	16	-1.1
70	94	108	0.9	11.3	133	0.5	15	26	-0.9
71	15	17	-1.7	5.5	64	-0.6	21	36	-0.8
72	80	92	0.4	3.6	43	-0.9	23	40	-0.7
73	58	67	-0.3	13.5	159	0.9	63	111	0.6
74	94	108	0.9	21.3	251	2.3	78	137	1.0
75	78	90	0.4	10.3	121	0.3	38	66	-0.2
76	91	105	0.8	8.2	96	-0.1	32	57	-0.4
77	78	90	0.4	6.5	76	-0.4	26	45	-0.6
78	70	80	0.1	5.3	63	-0.6	31	55	-0.4
79	80	92	0.4	8.9	104	0.0	16	29	-0.9
80	91	105	0.8	18.6	218	1.8	61	107	1.0
81	100	115	1.1	5.1	60	-0.6	29	50	-0.5
82	63	72	-0.1	15.2	179	1.2	60	105	0.5
83	45	52	-0.7	5.7	67	-0.5	15	26	-0.9
Среднее	67	76		8.7	102		45	79	

Таблица ПЗ.5 – Средние статистические показатели высоты у климатипов сосны обыкновенной в условиях темно-серой лесной суглинистой почвы в географических культурах

№	Климатип Название, регион (область, край, республика)	Высота в 2012 г., м				Бонитет	±σ
		$\bar{X} \pm m$	σ	CV, %	ранг		
1	2	3	4	5	6	7	8
1	Печенгский, Мурманская	12.9±0.29	1.3	10	32	II	-1.9
2	Кандалакшский, Мурманская	12.8±0.22	1.0	8	33	II	-2.0
3	Плесецкий, Архангельская	15.2±0.29	1.3	8	22	I	-0.2
4	Тотемский, Вологодская	17.3±0.15	0.7	4	3	Ia	1.4
5	Пинежский, Архангельская	13.0±0.36	1.6	13	31	II	-1.8
6	Чупинский, Карелия	14.5±0.35	1.6	11	28	I	-0.7
7	Пряжинский, Карелия	16.6±0.35	1.6	10	8	Ia	0.9
8	Сортавальский, Карелия	15.0±0.21	1.0	6	24	I	-0.3
9	Пудожский, Карелия	16.0±0.29	1.4	9	14	Ia	0.5
10	Великолукский, Псковская	единичные					
11	Куровский, Московская	16.0±0.24	1.1	7	14	Ia	0.5
12	Ковровский, Владимирская	14.1±0.39	2.0	14	30	I	-1.0
13	Городецкий, Нижегородская	15.0±0.40	1.8	12	24	I	-0.3
14	Костромской, Костромская	14.9±0.20	1.2	8	25	I	-0.4
15	Гаваньский, Брянская	14.2±0.79	2.1	15	29	I	-0.9
16	Челнавский, Тамбовская	15.2±0.40	1.6	11	22	I	-0.2
17	Воронежский, Воронежская	утрачен					
18	Никольский, Пензенская	14.9±0.37	1.9	12	25	I	-0.4
19	Зеленодольский, Татарстан	15.3±0.34	1.3	8	21	I	-0.1
20	Вольский, Саратовская	единичные					
21	Мелекесский, Ульяновская	14.8±0.31	1.4	9	26	I	-0.5
22	Камский, Татарстан	утрачен					
23	Слободской, Кировская	16.8±0.22	1.0	6	6	Ia	1.1
24	Воткинский, Удмуртия	16.0±0.44	2.0	12	14	Ia	0.5
25	Дюртюлинский, Башкортостан	14.8±0.28	1.4	9	26	I	-0.5
26	Авзянский, Башкортостан	15.4±0.31	1.5	10	20	Ia	0.0
27	Белорецкий, Башкортостан	15.8±0.27	1.2	8	16	Ia	0.3
28	Бузулукский, Оренбургская	17.3±0.28	1.3	8	3	Ia	1.4
29	Ревдинский, Свердловская	16.4±0.18	0.8	4	10	Ia	0.8
30	Тавдинский, Свердловская	15.6±0.18	0.8	5	18	Ia	0.1
31	Курганский, Курганская	15.8±0.28	1.2	7	16	Ia	0.3
32	Заводоуковский, Тюменская	15.9±0.20	1.2	7	15	Ia	0.4
33	Сургутский, Тюменская	12.9±0.28	1.4	11	32	II	-1.9
34	Тарский, Омская	16.7±0.24	1.2	7	7	Ia	1.0
35	Кыштовский, Новосибирская	16.4±0.24	1.1	7	10	Ia	0.8
36	Сузунский, Новосибирская	16.8±0.24	1.1	6	6	Ia	1.1
37	Болотнинский, Новосибирская	16.7±0.30	1.3	8	7	Ia	1.0
38	Гурьевский, Кемеровская	15.5±0.25	1.1	7	19	Ia	0.1
39	Колпашевский, Томская	15.0±0.36	2.4	16	24	I	-0.3
40	Ракитовский, Алтайский	16.2±0.40	1.8	11	12	Ia	0.6
41	Чемальский, Алтай	15.8±0.16	0.7	4	16	Ia	0.3
42	Богучанский, Красноярский	15.8±0.18	1.5	9	16	Ia	0.3
43	Проспихинский, Красноярский	15.5±0.32	1.7	11	19	Ia	0.1

продолжение Таблицы ПЗ.5

1	2	3	4	5	6	7	8
44	Абазинский, Хакасия	16.1±0.20	1.1	7	13	Ia	0.5
45	Минусинский, Красноярский	16.1±0.21	1.0	6	13	Ia	0.5
46	Северо-Енисейский, Красноярский	15.4±0.19	0.7	4	20	Ia	0.0
47	Енисейский, Красноярский	14.6±0.18	0.8	6	27	I	-0.6
48	Балгазынский, Тыва	15.7±0.17	0.9	6	17	Ia	0.2
49	Усть-Кутский, Иркутская	15.7±0.23	1.0	6	17	Ia	0.2
50	Зиминский, Иркутская	17.1±0.20	0.9	5	4	Ia	1.3
51	Вихоревский, Иркутская	15.9±0.43	1.8	6	15	Ia	0.4
52	Катангский, Иркутская	16.5±0.17	1.0	5	9	Ia	0.8
53	Мамский, Иркутская	18.2±0.20	0.9	5	1	Ib	2.1
54	Заудинский, Бурятия	14.8±0.23	1.0	6	26	I	-0.5
55	Кяхтинский, Бурятия	16.0±0.28	1.3	8	14	Ia	0.5
56	Могочинский, Забайкальский	15.3±0.27	1.6	11	21	I	-0.1
57	Олёкминский, Якутия	12.8±0,27	1.5	11	33	II	-2.0
58	Якутский, Якутия	11.9±0.19	0.9	7	35	II	-2.7
59	Свободненский, Амурская	16.0±0.22	1.8	11	14	Ia	0.5
60	Урушинский, Амурская	15.0±0.33	1.6	10	24	I	-0.3
61	Аянский, Хабаровский	12.8±0.21	1.1	8	33	II	-2.0
62	Долонский, Казахстан	12.9±0.21	1.1	8	32	II	-1.9
63	Корткеросский, Коми	15.6±0.32	1.4	9	18	Ia	0.1
64	Эльвасский, Эстония	14.5±0.31	1.5	10	28	I	-0.7
65	Яунелгавский, Латвия	утрачен					
66	Дубровицкий, Ровенская	утрачен					
67	Ленинский, Гомельская	утрачен					
68	Бориспольский, Киевская	утрачен					
69	Свесский, Сумская	утрачен					
70	Солотчинский, Рязанская	15.9±0.40	1.6	10	15	Ia	0.4
71	Сурский, Ульяновская	15.1±0.26	1.3	9	23	I	-0.2
72	Оханский, Пермский	16.2±0.23	1.1	7	12	Ia	0.6
73	Боровлянский, Алтайский	15.8±0.11	0.9	6	16	Ia	0.3
74	Нижне-Енисейский, Красноярский	15.6±0.30	1.3	9	18	Ia	0.1
75	Ачинский, Красноярский	14.6±0.19	0.9	6	27	I	-0.6
76	Даурский, Красноярский	16.9±0.24	1.0	5	5	Ia	1.1
77	Ермаковский, Красноярский	17.8±0.33	1.5	7	2	Ib	1.8
78	Канский, Красноярский	16.5±0.21	0.9	6	9	Ia	0.8
79	Туруханский, Красноярский	12.2±0.34	1.8	14	34	II	-2.5
80	Нерчинский, Забайкальский	16.3±0.25	1.1	7	11	Ia	0.7
81	Читинский, Забайкальский	15.8±0.27	1.3	9	16	Ia	0.3
82	Баргузинский, Бурятия	16.4±0.24	1.3	8	10	Ia	0.8
83	Крестецкий, Новгородская	утрачен					
	Среднее по климатипам	15.4±0.16	1.3	8	20	Ia	

Таблица ПЗ.6 – Динамика рангов климатипов сосны по средней высоте в условиях темно-серой лесной суглинистой почвы в географических культурах

№	Годы / (общее число рангов – ранг средней высоты)						
	1980	1985	1990	1994	1999	2004	2012
	(56 – 31)	(13 – 6)	(22 – 12)	(24 – 11)	(25 – 16)	(31 – 15)	(35 – 20)
1	2	3	4	5	6	7	8
1	38	11	22	24	31	31	32
2	50	6	15	15	28	28	33
3	18	6	8	10	29	14	22
4	14	2	2	1	6	3	3
5	32	7	17	22	30	25	31
6	49	9	17	13	22	18	28
7	42	1	9	5	19	12	8
8	42	4	11	9	26	20	24
9	3	4	8	7	11	14	14
10	7	5	13	13	–	–	–
11	35	9	12	3	12	16	14
12	21	6	11	13	33	19	30
13	23	12	8	10	21	17	24
14	35	3	14	5	20	21	25
15	9	7	20	22	27	19	29
16	13	13	12	20	–	–	22
17	–	–	–	–	–	–	–
18	17	4	6	10	17	16	25
19	33	6	9	9	2	8	21
20	23	–	–	–	–	–	–
21	26	5	12	9	13	19	26
22	19	–	–	–	–	–	–
23	5	2	10	5	8	8	6
24	10	4	7	3	12	11	14
25	11	3	15	2	18	15	26
26	16	5	14	6	16	11	20
27	40	3	8	8	13	16	16
28	1	5	14	9	7	5	3
29	2	3	6	6	12	3	10
30	21	9	11	9	13	13	18
31	28	3	6	4	11	13	16
32	31	9	11	6	13	10	15
33	46	5	18	3	27	26	32
34	37	2	7	3	6	8	7
35	37	8	15	6	10	8	10
36	56	3	7	3	3	10	6
37	36	4	14	8	22	12	7
38	44	5	7	6	24	15	19
39	34	2	4	10	10	13	24
40	4	3	6	8	8	9	12
41	15	10	14	9	16	16	16
42	40	4	10	9	22	11	16
43	30	4	8	3	11	11	19

продолжение Таблицы ПЗ.6

1	4	5	6	7	8	9	10
44	33	3	9	8	3	14	13
45	35	2	5	15	8	7	13
46	20	11	11	14	12	16	20
47	24	7	14	16	25	22	27
48	8	5	6	8	13	17	17
49	43	5	13	7	16	13	17
50	4	3	9	8	1	2	4
51	23	2	3	12	34	17	15
52	–	5	6	9	11	7	9
53	14	5	1	5	15	1	1
54	44	2	14	7	14	11	26
55	28	5	9	14	10	13	14
56	27	7	9	9	13	8	21
57	21	11	16	15	31	25	33
58	25	8	13	21	31	30	35
59	31	5	9	12	5	6	14
60	39	5	9	9	7	10	24
61	29	11	17	17	23	24	33
62	12	6	15	14	25	27	32
63	41	9	17	18	24	15	18
64	48	9	19	19	30	22	28
65	–	–	–	–	–	–	–
66	–	–	–	–	–	–	–
67	–	–	–	–	–	–	–
68	38	–	–	–	–	–	–
69	55	–	–	–	–	–	–
70	55	6	21	23	9	9	15
71	46	10	19	10	16	23	23
72	30	11	13	15	15	8	12
73	56	9	13	12	9	19	16
74	47	7	9	10	25	16	18
75	52	8	15	15	15	20	27
76	45	6	13	11	4	5	5
77	51	9	13	13	15	1	2
78	54	5	15	10	13	9	9
79	53	12	16	19	26	29	34
80	6	9	14	14	10	7	11
81	22	11	16	15	20	14	16
82	–	8	17	16	6	4	10
83	–	–	–	–	–	–	–

Таблица ПЗ.7 – Средние статистические показатели роста по диаметру сосны обыкновенной в условиях суглинистой почвы в географических культурах

Климатип		Средний диаметр в 2013 г., см				
№	Название, регион (область, край, республика)	$\bar{X} \pm m$	σ	CV, %	ранг	$\pm\sigma$
1	2	3	4	5	6	7
1	Печенгский, Мурманская	10.0±0.52	3.7	37	52	-2.2
2	Кандалакшский, Мурманская	14.0±0.51	3.3	23	39	-0.6
3	Плесецкий, Архангельская	11.8±0.54	3.0	25	50	-1.5
4	Тотемский, Вологодская	17.0±0.56	3.1	18	17	0.6
5	Пинежский, Архангельская	14.9±0.61	3.5	23	32	-0.3
6	Чупинский, Карелия	14.6±0.56	3.2	22	34	-0.4
7	Пряжинский, Карелия	17.4±0.62	3.4	20	16	0.7
8	Сортавальский, Карелия	13.5±0.41	2.2	16	42	-0.8
9	Пудожский, Карелия	16.5±0.58	2.9	18	21	0.4
10	Великолукский, Псковская					
11	Куровский, Московская	17.9±0.67	4.0	22	13	0.9
12	Ковровский, Владимирская	13.6±0.42	3.3	24	41	-0.8
13	Городецкий, Нижегородская	20.8±1.27	5.7	27	3	2.1
14	Костромской, Костромская	17.5±0.68	4.7	27	15	0.8
15	Гаваньский, Брянская	19.9±1.09	2.9	15	6	1.7
16	Челнавский, Тамбовская	14.7±0.88	3.5	23	33	-0.4
17	Воронежский, Воронежская				утрачен	
18	Никольский, Пензенская	16.9±0.65	4.3	25	18	0.5
19	Зеленодольский, Татарстан	19.0±0.58	3.2	17	9	1.4
20	Вольский, Саратовская				утрачен	
21	Мелекесский, Ульяновская	18.5±0.52	3.2	20	11	1.2
22	Камский, Татарстан				утрачен	
23	Слободской, Кировская	15.6±0.53	2.9	19	26	0.0
24	Воткинский, Удмуртия	17.4±0.62	4.3	25	16	0.7
25	Дюртюлинский, Башкортостан	18.9±0.57	3.9	21	10	1.3
26	Авзянский, Башкортостан	14.2±0.42	2.9	21	37	-0.6
27	Белорецкий, Башкортостан	15.4±0.44	2.9	19	27	-0.1
28	Бузулукский, Оренбургская	15.4±0.48	3.1	20	27	-0.1
29	Ревдинский, Свердловская	14.7±0.41	2.3	15	33	-0.4
30	Тавдинский, Свердловская	12.2±0.35	1.9	16	49	-1.4
31	Курганский, Курганская	19.5±0.62	3.4	17	7	1.6
32	Заводоуковский, Тюменская	15.7±0.47	2.9	19	25	0.0
33	Сургутский, Тюменская	12.2±0.37	2.7	22	49	-1.4
34	Тарский, Омская	16.6±0.55	3.6	22	20	0.4
35	Кыштовский, Новосибирская	14.5±0.57	3.1	21	35	-0.4
36	Сузунский, Новосибирская	15.3±0.53	3.0	20	28	-0.1
37	Болотнинский, Новосибирская	15.9±0.58	3.2	20	23	0.1
38	Гурьевский, Кемеровская	12.5±0.42	2.3	18	47	-1.2
39	Колпашевский, Томская	15.7±0.59	4.2	27	25	0.0
40	Ракитовский, Алтайский	21.1±0.74	4.1	19	2	2.2
41	Чемальский, Алтай	15.1±0.52	3.0	20	30	-0.2
42	Богучанский, Красноярский	13.6±0.36	3.0	22	41	-0.8
43	Проспихинский, Красноярский	13.0±0.46	3.4	27	45	-1.0
44	Абазинский, Хакасия	14.1±0.40	2.2	16	38	-0.6

продолжение Таблицы ПЗ.6

1	2	3	4	5	6	7
45	Минусинский, Красноярский	14.3±0.82	3.6	26	36	-0.5
46	Северо-Енисейский, Красноярский	17.6±0.54	2.6	15	14	0.8
47	Енисейский, Красноярский	14.0±0.36	2.0	14	39	-0.6
48	Балгазынский, Тыва	12.3±0.48	2.6	21	48	-1.3
49	Усть-Кутский, Иркутская	15.0±0.52	2.8	19	31	-0.2
50	Зиминский, Иркутская	18.1±1.02	4.8	26	12	1.0
51	Вихоревский, Иркутская	15.3±0.59	2.7	18	28	-0.1
52	Катангский, Иркутская	16.6±0.44	2.5	15	20	0.4
53	Мамский, Иркутская	15.9±0.51	2.9	19	23	0.1
54	Заудинский, Бурятия	16.5±0.61	4.1	25	21	0.4
55	Кяхтинский, Бурятия	13.2±0.47	2.7	20	44	-1.0
56	Могочинский, Забайкальский	14.9±0.77	4.2	28	32	-0.3
57	Олёкминский, Якутия	12.7±0.34	2.6	21	46	-1.2
58	Якутский, Якутия	12.3±0.51	3.4	27	48	-1.3
59	Свободненский, Амурская	16.1±0.65	3.8	24	22	0.2
60	Урушинский, Амурская	14.3±0.64	4.3	30	36	-0.5
61	Аянский, Хабаровский	14.6±0.38	2.7	19	34	-0.4
62	Долонский, Казахстан	17.6±0.98	4.6	26	14	0.8
63	Корткеросский, Коми	14.6±0.55	3.0	21	34	-0.4
64	Эльвасский, Эстония	15.2±0.70	3.7	24	29	-0.2
65	Яунелгавский, Латвия	утрачен				
66	Дубровицкий, Ровенская	утрачен				
67	Ленинский, Гомельская	утрачен				
68	Бориспольский, Киевская	утрачен				
69	Свесский, Сумская	утрачен				
70	Солотчинский, Рязанская	20.5±1.11	4.0	20	4	2.0
71	Сурский, Ульяновская	20.0±0.60	3.5	18	5	1.8
72	Оханский, Пермский	19.2±0.51	3.5	18	8	1.4
73	Боровлянский, Алтайский	13.4±0.43	2.3	17	43	-0.9
74	Нижне-Енисейский, Красноярский	13.0±0.37	2.1	16	45	-1.0
75	Ачинский, Красноярский	16.8±0.56	3.3	20	19	0.5
76	Даурский, Красноярский	22.0±0.85	3.6	16	1	2.6
77	Ермаковский, Красноярский	15.8±0.56	3.0	19	24	0.1
78	Канский, Красноярский	13.9±0.39	2.2	16	40	-0.7
79	Туруханский, Красноярский	11.2±0.54	2.9	26	51	-1.8
80	Нерчинский, Забайкальский	14.3±0.56	3.3	23	36	-0.5
81	Читинский, Забайкальский	14.6±0.60	3.3	23	34	-0.4
82	Баргузинский, Бурятия	17.0±0.73	4.0	24	17	0.6
83	Крестецкий, Новгородская	утрачен				
	Среднее по климатипам	15.6±0.29	2.5	16	26	

Таблица ПЗ.8 – Средние показатели формы ствола и стволовой продуктивности в условиях суглинистой почвы (%к – отношение к контролю в %; $\pm\sigma$ – разница со средним в единицах стандартного отклонения; Ср. – среднее по климатипам)

№	Показатели										
	Доля прямых стволов			Объем ствола				Запас			
	%	%к	$\pm\sigma$	дм ³	%к	$\pm\sigma$	ранг	м ³ /га	%к	$\pm\sigma$	ранг
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	100	110	0.9	52	45	-2.0	58	139	39	-1.4	62
2	98	108	0.8	101	87	-1.0	49	193	54	-0.9	56
3	97	107	0.8	84	73	-1.3	53	374	106	0.7	16
4	88	97	0.3	196	170	0.8	15	343	97	0.4	26
5	99	109	0.9	116	100	-0.7	43	179	50	-1.0	58
6	99	109	0.9	123	106	-0.6	41	287	81	-0.1	38
7	95	104	0.7	198	171	0.9	14	235	66	-0.5	49
8	99	109	0.9	109	94	-0.9	47	402	114	1.0	12
9	92	101	0.5	172	149	0.4	23	346	98	0.5	25
10	0	0	-4.4	единичные							
11	62	68	-1.1	202	175	0.9	12	84	24	-1.9	66
12	83	91	0.0	104	78	-0.9	48	243	68	-0.5	46
13	81	89	-0.1	257	222	2.0	4	274	77	-0.2	40
14	85	93	0.1	181	157	0.5	19	303	86	0.1	34
15	72	79	-0.6	224	194	1.4	8	124	35	-1.5	63
16	88	97	0.3	130	113	-0.4	39	139	39	-1.4	62
17	утрачен										
18	87	96	0.2	169	146	0.3	24	274	77	-0.2	40
19	89	98	0.3	219	189	1.3	10	302	85	0.1	35
20	единичные										
21	50	55	-1.7	201	174	0.9	13	340	96	0.4	27
22	утрачен										
23	95	104	0.7	161	139	0.2	27	353	100	0.5	21
24	95	104	0.7	191	165	0.7	16	260	73	-0.3	42
25	60	66	-1.2	210	181	1.1	11	298	84	0.0	36
26	95	104	0.7	123	106	-0.6	41	298	84	0.0	36
27	92	101	0.5	148	128	-0.1	30	350	99	0.5	23
28	55	60	-1.5	161	139	0.2	27	295	83	0.0	37
29	80	88	-0.1	140	121	-0.3	33	450	127	1.4	7
30	88	97	0.3	92	80	-1.2	52	457	129	1.5	6
31	76	84	-0.4	237	205	1.6	6	370	105	0.7	17
32	89	98	0.3	155	134	0.0	29	259	73	-0.3	43
33	96	105	0.7	77	67	-1.5	55	140	40	-1.4	61
34	90	99	0.4	181	157	0.5	19	410	116	1.0	11
35	90	99	0.4	136	118	-0.3	34	347	98	0.5	24
36	85	93	0.1	155	134	0.0	29	233	66	-0.6	50
37	88	97	0.3	166	144	0.2	25	351	99	0.5	22
38	94	103	0.6	96	83	-1.1	50	277	78	-0.2	39
39	94	103	0.6	147	127	-0.1	31	253	71	-0.4	44
40	78	86	-0.2	284	245	2.5	1	221	62	-0.7	53
41	71	78	-0.6	142	123	-0.2	32	183	52	-1.0	57

продолжение Таблицы ПЗ.8

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
42	91	100	0.5	116	100	-0.7	43	354	100	0.5	20
43	93	102	0.6	104	90	-0.9	48	354	100	0.5	20
44	76	84	-0.4	126	109	-0.5	40	520	147	2.0	2
45	74	81	-0.5	130	112	-0.4	39	447	126	1.4	8
46	97	107	0.8	189	163	0.7	17	252	71	-0.4	45
47	85	93	0.1	114	99	-0.8	44	237	67	-0.5	48
48	93	102	0.6	94	81	-1.1	51	287	81	-0.1	38
49	89	98	0.3	140	121	-0.3	33	388	110	0.8	15
50	88	97	0.3	220	190	1.3	9	502	142	1.9	3
51	92	101	0.5	147	127	-0.1	31	240	68	-0.5	47
52	90	99	0.4	179	155	0.5	21	331	93	0.3	29
53	88	97	0.3	180	155	0.5	20	412	116	1.1	10
54	73	80	-0.5	160	138	0.1	28	394	111	0.9	14
55	30	33	-2.8	110	95	-0.8	46	322	91	0.2	31
56	80	88	-0.1	135	116	-0.3	35	480	135	1.7	4
57	98	108	0.8	83	72	-1.4	54	119	33	-1.6	64
58	97	107	0.8	73	63	-1.6	56	171	48	-1.1	59
59	60	66	-1.2	164	142	0.2	26	549	155	2.3	1
60	77	85	-0.3	122	105	-0.6	42	227	64	-0.6	51
61	86	95	0.2	110	95	-0.8	46	306	86	0.1	33
62	0	0	-4.4	160	139	0.1	28	39	11	-2.3	68
63	98	108	0.8	132	114	-0.4	37	369	104	0.7	18
64	73	80	-0.5	133	115	-0.4	36	101	29	-1.7	65
65	утрачен										
66	утрачен										
67	утрачен										
68	утрачен										
69	утрачен										
70	70	77	-0.7	263	228	2.1	3	54	15	-2.2	67
71	80	88	-0.1	239	207	1.7	5	206	58	-0.8	55
72	89	98	0.3	235	203	1.6	7	316	89	0.2	32
73	90	99	0.4	112	97	-0.8	45	363	102	0.6	19
74	93	102	0.6	104	90	-0.9	48	395	112	0.9	13
75	81	89	-0.1	164	142	0.2	26	208	59	-0.8	54
76	80	88	-0.1	279	241	2.4	2	334	94	0.4	28
77	90	99	0.4	174	150	0.4	22	267	75	-0.3	41
78	90	99	0.4	126	109	-0.5	40	425	120	1.2	9
79	95	104	0.7	62	54	-1.8	57	160	45	-1.2	60
80	80	88	-0.1	131	114	-0.4	38	459	129	1.5	5
81	85	93	0.1	133	115	-0.4	36	222	63	-0.7	52
82	84	92	0.1	187	161	0.7	18	326	92	0.3	30
83	утрачен										
Ср.	83	93		153	132		31	295	83		37

ПРИЛОЖЕНИЕ 4. Данные к Главе 5

Таблица П4.1 – Средняя длина хвои (мм) у климатипов сосны в ГК

Климатип		Участки в Приангарье						Забайкалье (по данным Т.Н. Новиковой. 2000)	
		песчаная почва				суглинистая почва			
		хвоя 1997 г.		хвоя 1999 г.		хвоя 1999 г.			
№	Название	$\bar{x} \pm m$	CV	$\bar{x} \pm m$	CV	$\bar{x} \pm m$	CV	$\bar{x} \pm m$	CV
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	Печенгский	21.3±0.40	20	29.1±0.71	12	47.5±1.82	19		
2	Кандалакшский	22.7±0.64	24	31.1±1.17	19	43.4±1.61	18	25.9±1.1	23
3	Плесецкий	21.6±0.34	17			53.7±1.81	17	39.3±0.7	15
4	Тотемский	30.9±0.48	17			55.3±1.67	16		
5	Пинежский	19.5±0.33	17	30.3±0.90	15	52.0±1.64	16	28.6±0.5	15
6	Чупинский	18.3±0.28	19	27.2±0.73	14	48.2±1.57	17		
7	Пряжинский	20.7±0.45	22	31.1±1.20	19	62.2±1.34	11	30.2±1.2	26
8	Сортавальский	28.2±0.34	15	35.5±1.17	17	46.4±1.29	14	35.6±0.7	12
9	Пудожский	22.7±0.35	16	40.5±1.14	15	61.6±1.36	12		
11	Куровский					54.6±2.27	22		
13	Городецкий	33.2±0.66	21						
14	Костромской	26.5±0.42	16	36.5±1.18	16	60.5±1.87	15		
18	Никольский	26.9±0.57	22			66.8±1.47	11		
19	Зеленодольский	36.2±1.00	29	44.2±1.49	17	56.7±1.94	17		
20	Вольский	25.1±0.46	18						
22	Камский			46.9±1.48	17				
23	Слободской	22.7±0.44	20						
24	Воткинский	33.5±0.84	27						
26	Авзянский	29.5±0.85	30						
27	Белорецкий	28.9±0.67	24			51.5±2.45	24		
29	Ревдинский	24.6±0.61	25			48.8±2.00	20		
30	Тавдинский	21.3±0.33	16						
31	Курганский					65.1±1.77	14	30.4±0.8	17
32	Заводоуковский	27.2±0.47	20					31.8±0.8	16
33	Сургутский	26.2±1.00	32						
34	Тарский	28.6±0.52	20			62.8±2.17	18		
35	Кыштовский	28.5±0.52	20			65.9±1.89	16		
36	Сузунский	30.6±0.69	24						
37	Болотнинский	28.4±0.70	26						
38	Гурьевский	36.3±0.51	17						
39	Колпашевский	22.0±0.43	21						
40	Ракитовский	33.0±0.65	21	46.5±1.87	20	55.5±1.71	16		

продолжение Таблицы П4.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
41	Чемальский			44.0±1.54	17	64.5±1.37	12		
42	Богучанский	23.6±0.46	20	38.9±0.94	12	56.2±1.66	15	36.4±1.3	23
43	Проспихинский	23.1±0.33	15	41.0±1.00	12	63.7±1.19	11		
44	Абазинский	34.5±0.79	25					41.3±1.3	21
45	Минусинский	27.7±0.68	26	43.6±1.41	16	63.3±1.83	14	39.9±1.4	23
46	Северо-Енисейский	30.4±0.42	15	35.6±1.37	19	67.1±1.68	13	30.2±0.8	17
47	Енисейский	25.9±0.42	17			59.2±1.15	11		
48	Балгазынский	29.9±0.49	19	50.1±1.78	17	60.5±1.81	15	38.4±0.9	15
49	Усть-Кутский	25.9±0.41	20						
50	Зиминский	26.6±0.46	19					45.2±1.3	12
51	Вихоревский	27.4±0.40	24	43.7±1.48	17	67.2±1.98	15		
52	Катангский	25.5±0.51	22						
53	Мамский	28.2±0.74	28						
54	Заудинский	30.0±0.34	20			58.8±1.24	11	37.7±1.2	20
55	Кяхтинский	28.2±0.52	21	40.6±1.54	19	54.6±1.20	13		
56	Могочинский	24.4±0.32	19						
57	Олёкминский	28.7±0.43	20						
58	Якутский	23.6±0.47	24						
59	Свободненский	29.3±0.59	22			64.5±1.47	12		
60	Урушинский	24.6±0.44	23					39.6±0.7	16
61	Аянский	20.0±0.39	24	35.8±1.61	22	54.1±1.43	14		
62	Долонский			41.1±1.91	18	57.9±1.68	15		
63	Корткеросский	22.4±0.24	22					30.7±1.0	20
64	Эльвасский	30.3±0.68	25						
65	Яунелгавский	28.8±0.52	18						
70	Солотчинский	27.8±0.86	30					42.8±0.7	13
72	Оханский	24.8±0.47	23					31.5±0.9	18
73	Боровлянский	32.6±1.01	32			60.5±2.20	16	41.1±0.9	24
74	Нижне-Енисейский	26.1±0.51	22			52.4±1.25	12	31.6±1.2	23
75	Ачинский	28.5±0.44	17					40.9±1.3	19
76	Даурский	24.1±0.45	20	42.1±1.50	18			38.4±0.9	15
77	Ермаковский	26.2±0.48	20			71.1±2.00	14	42.6±1.1	16
78	Канский	27.5±0.43	21					36.7±1.2	20
79	Туруханский	22.7±0.43	22	32.9±1.05	15	52.4±1.28	12	24.6±1.8	24
80	Нерчинский	31.3±0.34	20						
81	Читинский	27.2±0.40	21						
82	Баргузинский	31.2±0.64	22						
83	Крестецкий	34.8±0.70	17						
	Среднее значение	27.1±0.51	15	38.6±1.31	16	58.0±1.13	12	35.7±1.02	16

Таблица П4.2 – Средние статистические показатели длины хвои на участке с дерново-подзолистой песчаной почвой

Климатипы (авторский номер), подвиды	Классы Крафта				lim	Среднее	
	I-II		III-V			$\bar{x} \pm m$, мм	CV, %
	$\bar{x} \pm m$, мм	CV, %	$\bar{x} \pm m$, мм	CV, %			
1. Печенгский	30.6±1.0	8	28.1±0.9	10	23.9–32.2	29.1±0.7	10
2. Кандалакшский	34.3±1.5	16	27.3±1.2	15	17.7–45.3	31.1±1.2	19
6. Чупинский	29.6±2.2	15	26.8±0.7	13	17.5–35.0	27.2±0.7	14
79. Туруханский	32.6±1.1	11	33.4±1.9	15	25.7–38.8	32.9±1.0	12
среднее по сосне лапландской	31.8±1.0	7	28.9±1.5	10		30.1±1.2	8
8. Сортавальский	36.8±2.0	18	34.2±1.0	10	28.6–52.2	35.5±1.1	15
9. Пудожский	42.8±1.2	11	37.4±1.6	14	27.4–51.0	40.5±1.1	14
19. Зеленодольский	49.2±2.1	13	40.6±1.4	13	34.5–63.7	44.2±1.5	16
22. Камский	47.9±1.6	13	44.8±2.9	16	32.7–59.3	46.9±1.4	13
14. Костромской	36.7±1.8	14	34.4±1.7	16	30.4–45.2	36.5±1.2	15
среднее по сосне обыкновенной	42.7±2.6	14	38.3±2.0	12		40.7±2.2	12
43. Проспихинский	43.0±1.4	11	39.5±1.2	11	32.0–45.6	41.0±1.0	11
76. Даурский	50.1±1.5	7	39.3±1.3	14	33.2–52.4	42.1±1.5	17
61. Аянский	35.5±2.6	19	37.0±1.6	9	24.8–44.8	35.8±1.6	15
46. Северо-Енисейский	37.9±1.8	16	29.4±1.2	10	23.5–51.2	35.6±1.4	18
51. Вихоревский	47.2±1.6	13	39.8±1.8	17	27.8–61.4	43.7±1.4	17
42. Богучанский	41.1±1.6	12	37.8±0.9	10	31.7–44.0	38.9±0.8	12
среднее по сосне сибирской	42.5±2.3	13	37.1±1.6	11		39.6±1.3	8
55. Кяхтинский	43.2±2.9	17	38.5±1.4	11	32.0–52.5	40.6±1.5	15
48. Балгазынский	51.4±3.0	15	48.6±1.6	8	41.8–64.6	50.1±1.8	13
41. Чемальский	–	–	–	–	27.6–57.7	44.0±1.6	13
40. Ракистовский	47.4±3.1	19	45.4±2.3	14	36.2–64.2	46.5±1.9	17
62. Долонский	43.1±2.5	17	38.7±2.8	19	28.8–55.3	41.1±1.9	18
среднее по сосне кулундинской	46.3±2.0	9	42.8±2.5	12		44.6±1.7	9
среднее на участке	41.1±1.6	17	36.9±1.4	17		39.2±1.4	16

Таблица П4.3 – Продолжительность жизни хвои у климатипов сосны на песчаной и суглинистой почвах

№ климатипа	Название климатипа	Песчаная почва		Суглинистая почва	
		$\bar{x} \pm m$, лет	CV, %	$\bar{x} \pm m$, лет	CV, %
1	2	3	4	5	6
1	Печенегский	4.3±0.11	13	5.0±0.09	7
2	Кандалакшский	3.9±0.09	13	5.0±0.25	19
5	Пинежский	4.9±0.16	18		
6	Чупинский	3.4±0.09	15		
79	Туруханский	3.7±0.13	16	4.7±0.16	18
Среднее по подвиду сосна северная лапландская		4.0±0.26	14	4.9±0.10	4
7	Пряжинский	3.3±0.12	20	5.6±0.12	12
9	Пудожский	3.7±0.08	11		
8	Сортавальский	3.3±0.11	18	6.3±0.20	10
10	Великолукский	2.9±0.11	22		
11	Куровский	3.1±0.18	32		
12	Ковровский			3.6±0.08	10
13	Городецкий	3.6±0.11	16		
14	Костромской	3.2±0.10	22	4.1±0.15	13
17	Воронежский	3.1±0.12	19		
19	Зеленодольский	3.3±0.11	17		
22	Камский	3.2±0.11	15		
23	Слободской	3.4±0.13	21	4.3±0.20	15
24	Воткинский			4.5±0.10	10
25	Дюртюлинский	3.0±0.20	32	4.3±0.20	15
26	Авзянский	3.3±0.18	30	5.7±0.14	7
28	Бузулукский	3.1±0.14	25	4.3±0.17	11
65	Яунелгавский	3.6±0.15	20		
66	Дубровицкий			4.4±0.19	12
71	Сурский	3.2±0.14	23		
Среднее по подвиду сосна обыкновенная		3.3±0.06	7	4.7±0.27	18
27	Белорецкий	3.8±0.24	35		
29	Ревдинский			5.0±0.15	17
30	Тавдинский	4.3±0.30	35	5.0±0.07	8
31	Курганский	3.1±0.15	26		
32	Заводоуковский	3.5±0.18	27	4.4±0.10	13
33	Сургутский			5.1±0.14	14
34	Тарский	3.7±0.09	14		
35	Кыштовский	3.6±0.10	16	4.8±0.19	22
36	Сузунский	3.1±0.13	22	4.8±0.18	21
37	Болотнинский	3.5±0.18	28	5.0±0.47	30
38	Гурьевский	3.7±0.16	24	4.3±0.08	11
39	Колпашевский			5.1±0.18	15
42	Богучанский	3.8±0.09	13	4.3±0.22	15
43	Проспихинский	4.1±0.09	12	5.5±0.09	9
44	Абазинский	3.5±0.20	31	4.9±0.15	17
45	Минусинский	3.2±0.12	22		
46	Северо-Енисейский	4.2±0.09	11	4.6±0.26	19

продолжение Таблицы П4.3

1	2	3	4	5	6
47	Енисейский			4.9±0.20	16
49	Усть-Кутский	4.5±0.25	32	5.3±0.16	13
51	Вихоревский	3.9±0.11	16		
52	Катангский	3.8±0.20	29	4.8±0.15	12
57	Олёмминский	4.0±0.17	23	7.0±0.20	9
58	Якутский	4.3±0.20	32	5.3±0.12	13
59	Свободненский	3.3±0.11	18		
60	Урушинский	3.6±0.15	23		
61	Аянский	3.5±0.05	14		
72	Оханский	3.1±0.14	24	5.4±0.17	14
74	Нижне-Енисейский			5.0±0.15	16
76	Даурский	3.5±0.11	17		
77	Ермаковский	3.8±0.12	15		
Среднее по подвиду сосна сибирская		3.7±0.08	11	5.0±0.13	11
40	Ракитовский	3.0±0.13	23		
41	Чемальский	3.2±0.12	15		
48	Балгазынский	3.4±0.09	15	4.9±0.10	10
55	Кяхтинский	3.3±0.11	18	4.1±0.35	23
62	Долонский	3.1±0.11	17		
Среднее по подвиду сосна кулундинская		3.2±0.07	5	4.5±0.41	13
Среднее по всем климатипам		3.5±0.06	12	4.9±0.11	13

Таблица П4.4 – Средние статистические показатели продолжительности жизни хвой на дерново-подзолистой песчаной почве

Климатипы	Побег	Классы Крафта								Среднее по классам Крафта			
		I-II				III-V							
		\bar{x} , лет	m	σ	CV, %	\bar{x} , лет	m	σ	CV, %	\bar{x} , лет	m	σ	CV, %
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Печенгский	цент.	4.4	0.11	0.37	8	4.0	0.13	0.58	15	4.1	0.10	0.55	13
	бок.	4.9	0.15	0.50	10	4.3	0.12	0.55	13	4.5	0.11	0.60	13
Чупинский	цент.									3.4	0.09	0.52	15
	бок.									3.4	0.08	0.50	15
Сортавальский	цент.	3.6	0.15	0.52	15	3.2	0.15	0.60	19	3.3	0.11	0.60	18
	бок.	3.7	0.13	0.46	12	3.1	0.14	0.59	19	3.3	0.11	0.60	18
Туруханский	цент.									3.6	0.12	0.58	16
	бок.									3.9	0.13	0.62	16
Пудожский	цент.	3.6	0.11	0.48	14	3.8	0.11	0.37	10	3.6	0.08	0.45	12
	бок.	3.8	0.07	0.27	7	3.7	0.15	0.52	14	3.7	0.07	0.39	10
Кандалакшский	цент.	3.8	0.10	0.40	11	3.7	0.16	0.61	17	3.8	0.09	0.50	13
	бок.	3.8	0.11	0.46	11	3.8	0.14	0.51	13	4.0	0.09	0.48	12
Зеленодольский	цент.	3.3	0.19	0.57	17	3.1	0.12	0.48	15	3.2	0.10	0.52	16
	бок.	3.7	0.21	0.62	17	3.2	0.13	0.54	17	3.4	0.12	0.60	18
Камский	цент.	3.2	0.15	0.56	17	2.9	0.09	0.22	7	3.1	0.11	0.48	15
	бок.	3.3	0.14	0.63	16	3.0	0.11	0.28	9	3.2	0.11	0.48	15
Костромской	цент.	3.0	0.20	0.65	22	3.1	0.10	0.43	14	3.0	0.10	0.52	17
	бок.	3.5	0.18	0.61	18	3.3	0.12	0.48	15	3.3	0.10	0.53	16
Проспихинский	цент.	3.7	0.14	0.51	14	4.1	0.13	0.48	12	3.9	0.10	0.52	13
	бок.	4.3	0.11	0.40	9	4.1	0.11	0.40	10	4.2	0.08	0.41	10
Даурский	цент.	3.1	0.19	0.55	15	3.5	0.13	0.58	17	3.6	0.10	0.56	16
	бок.	3.9	0.24	0.67	17	3.3	0.11	0.53	16	3.5	0.11	0.61	18
Свободненский	цент.	3.6	0.13	0.45	13	3.3	0.18	0.67	20	3.4	0.11	0.60	18
	бок.	3.5	0.14	0.45	13	3.2	0.17	0.62	19	3.3	0.11	0.57	17
Аянский	цент.	3.4	0.12	0.42	13	3.5	0.13	0.53	15	3.4	0.07	2.00	14
	бок.	3.6	0.18	0.62	17	3.5	0.09	0.40	11	3.6	0.02	2.82	14
Северо-Енисейский	цент.	4.2	0.15	0.63	15	4.1	0.16	0.56	14	4.1	0.11	0.60	15
	бок.	4.2	0.26	0.28	7	4.4	0.09	0.34	8	4.3	0.06	0.31	7

продолжение Таблицы П4.4

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Вихоревский	цент.	3.6	0.18	0.74	20	3.8	0.17	0.66	18	3.7	0.12	0.70	19
	бок.	4.3	0.09	0.39	9	3.7	0.14	0.56	15	4.0	0.09	0.54	13
Богучанский	цент.	3.7	0.15	0.45	12	3.7	0.10	0.43	12	3.7	0.08	0.43	12
	бок.	4.2	0.26	0.77	18	3.8	0.06	0.33	9	3.9	0.10	0.52	13
Кяхтинский	цент.	3.4	0.22	0.65	19	3.3	0.15	0.66	20	3.3	0.12	0.65	20
	бок.	3.5	0.16	0.47	14	3.2	0.11	0.49	15	3.3	0.09	0.51	15
Балгазынский	цент.	3.4	0.18	0.58	17	3.3	0.11	0.48	15	3.3	0.09	0.52	16
	бок.	3.8	0.11	0.34	9	3.3	0.10	0.42	13	3.5	0.09	0.46	13
Чемальский	цент.									3.2	0.10	0.43	13
	бок.									3.2	0.14	0.56	17
Ракитовский	цент.	3.6	0.12	0.38	11	3.1	0.13	0.61	20	3.3	0.11	0.59	18
	бок.	3.3	0.20	0.63	19	2.5	0.14	0.63	26	2.8	0.14	0.74	27
Долонский	цент.	3.4	0.22	0.66	20	3.1	0.10	0.34	11	3.2	0.11	0.53	16
	бок.	3.2	0.16	0.49	15	2.7	0.11	0.40	15	2.9	0.11	0.50	17

Таблица П4.5 – Средние размеры шишек и индекс формы на участке № 2

Климатип		Размеры шишек				Индекс формы шишки	
№	Название	Длина, мм		Ширина, мм		$\bar{x} \pm m$	CV, %
		$\bar{x} \pm m$	CV, %	$\bar{x} \pm m$	CV, %		
1	2	3	4	5	6	7	8
1	Печенгский	37.1±1.02	14	19.6±0.43	11	0.53±0.01	8
2	Кандалакшский	39.0±1.50	10	22.9±1.13	13	0.59±0.01	6
3	Плесецкий	40.3±1.03	12	18.6±0.55	15	0.46±0.01	9
4	Тотемский	41.6±0.75	9	20.2±0.34	8	0.49±0.01	7
5	Пинежский	42.7±0.56	8	20.1±0.35	10	0.47±0.01	7
6	Чупинский	–	–	–	–	–	–
7	Пряжинский	39.5±1.03	9	20.8±0.43	7	0.54±0.01	9
8	Сортавальский	40.0±0.87	11	20.1±0.27	7	0.51±0.01	11
9	Пудожский	41.3±0.60	9	20.0±0.41	13	0.49±0.01	9
10	Великолукский	–	–	–	–	–	–
11	Куровский	39.1±0.98	11	18.2±0.53	13	0.47±0.01	8
12	Ковровский	39.8±0.70	9	20.2±0.39	9	0.51±0.01	7
13	Городецкий	38.4±0.91	14	19.0±0.39	12	0.50±0.01	8
14	Костромской	39.2±0.78	8	19.3±0.44	9	0.49±0.01	7
15	Гаваньский	–	–	–	–	–	–
16	Челнавский	–	–	–	–	–	–
17	Воронежский	–	–	–	–	–	–
18	Никольский	38.5±1.31	11	18.5±0.45	8	0.49±0.01	8
19	Зеленодольский	38.2±0.66	11	20.4±0.48	12	0.53±0.01	8
20	Вольский	36.0±0.64	11	19.4±0.43	15	0.54±0.01	12
21	Мелекесский	40.3±1.27	12	20.1±0.72	14	0.50±0.02	11
22	Камский	–	–	–	–	–	–
23	Слободской	37.1±1.38	13	17.9±0.52	11	0.50±0.01	6
24	Воткинский	–	–	–	–	–	–
25	Дюртюлинский	–	–	–	–	–	–
26	Авзянский	41.1±1.12	11	21.3±0.74	13	0.52±0.01	7
27	Белорецкий	–	–	–	–	–	–
28	Бузулукский	–	–	–	–	–	–
29	Ревдинский	39.3±0.51	8	18.7±0.35	12	0.47±0.01	7
30	Тавдинский	42.0±0.60	8	22.2±0.42	11	0.53±0.01	8

продолжение Таблицы П4.5

1	2	3	4	5	6	7	8
31	Курганский	42.0±1.81	13	20.5±0.61	11	0.50±0.02	13
32	Заводоуковский	–	–	–	–	–	–
33	Сургутский	38.9±0.78	9	20.3±0.41	9	0.53±0.01	10
34	Тарский	46.2±1.48	15	22.0±0.54	11	0.49±0.02	19
35	Кыштовский	35.6±0.56	9	19.9±0.32	9	0.54±0.01	17
36	Сузунский	43.3±1.62	6	21.2±0.80	7	0.49±0.01	2
37	Болотнинский	–	–	–	–	–	–
38	Гурьевский	39.6±0.79	3	20.1±1.52	13	0.50±0.02	10
39	Колпашевский	40.7±1.30	16	20.7±0.54	13	0.51±0.01	13
40	Ракитовский	43.4±1.07	8	20.4±0.52	8	0.47±0.01	7
41	Чемальский	40.0±1.16	9	20.4±0.36	7	0.49±0.01	8
42	Богучанский	44.6±0.92	9	21.8±0.45	9	0.49±0.01	11
43	Проспихинский	40.8±1.11	9	18.8±0.54	9	0.47±0.02	11
44	Абазинский	42.6±0.42	6	21.4±0.29	8	0.50±0.01	5
45	Минусинский	42.2±1.26	9	21.6±0.43	6	0.52±0.01	8
46	Северо-Енисейский	40.7±0.96	10	22.0±0.76	13	0.54±0.01	10
47	Енисейский	39.6±1.44	12	20.6±0.79	12	0.53±0.02	14
48	Балгазынский	43.8±0.83	9	20.4±0.58	14	0.47±0.01	11
49	Усть-Кутский	38.3±0.89	8	17.0±0.39	8	0.45±0.01	10
50	Зиминский	–	–	–	–	–	–
51	Вихоревский	43.3±1.13	8	21.8±0.87	13	0.50±0.01	9
52	Катангский	42.4±0.93	10	19.5±0.38	9	0.46±0.01	8
53	Мамский	42.5±0.76	9	19.0±0.29	7	0.45±0.01	6
54	Заудинский	43.5±1.20	11	21.1±0.42	8	0.49±0.02	10
55	Кяхтинский	40.3±1.24	10	22.1±0.80	12	0.55±0.01	6
56	Могочинский	–	–	–	–	–	–
57	Олёкминский	38.3±0.80	5	21.7±0.36	4	0.56±0.01	3
58	Якутский	33.4±1.00	9	16.6±0.50	9	0.50±0.01	6
59	Свободненский	42.6±1.11	9	20.1±0.54	9	0.47±0.01	10
60	Урушинский	–	–	–	–	–	–
61	Аянский	42.3±0.72	11	20.7±0.48	15	0.49±0.01	12
62	Долонский	41.4±1.40	12	22.8±1.00	14	0.55±0.01	8
63	Корткеросский	37.5±1.12	16	21.0±0.55	15	0.54±0.01	11
64	Эльвасский	40.8±1.79	13	17.7±0.68	11	0.44±0.01	8
65	Яунелгавский	38.6±0.68	8	21.0±0.49	10	0.54±0.01	7
66	Дубровицкий	–	–	–	–	–	–
67	Ленинский	–	–	–	–	–	–
68	Бориспольский	–	–	–	–	–	–

продолжение Таблицы П4.5

1	2	3	4	5	6	7	8
69	Свесский	–	–	–	–	–	–
70	Солотчинский	–	–	–	–	–	–
71	Сурский	40.7±1.00	11	19.2±0.42	9	0.48±0.01	8
72	Оханский	35.0±0.44	10	17.0±0.24	12	0.48±0.01	5
73	Боровлянский	41.3±1.11	10	20.1±0.51	10	0.49±0.01	5
74	Нижне-Енисейский	40.6±1.17	10	22.3±0.83	14	0.55±0.01	8
75	Ачинский	39.0±0.63	9	21.0±0.51	13	0.53±0.01	7
76	Даурский	–	–	–	–	–	–
77	Ермаковский	–	–	–	–	–	–
78	Канский	43.3±0.69	7	20.3±0.37	8	0.47±0.01	8
79	Туруханский	38.7±0.78	9	19.0±0.52	13	0.50±0.01	11
80	Нерчинский	–	–	–	–	–	–
81	Читинский	–	–	–	–	–	–
82	Баргузинский	40.9±1.54	12	18.7±0.64	11	0.46±0.01	8
83	Крестецкий	–	–	–	–	–	–
	Среднее значение	40.3±0.32	6	20.2±0.19	7	0.50±0.004	6

ПРИЛОЖЕНИЕ 5. Данные к Главе 6

Таблица П5.1 – Доля погибших сеянцев на питомнике в результате заболевания обыкновенным шютте

Авторский номер климатипа	Климатип (лесхоз, регион)	Доля погибших сеянцев, %
1	2	3
1	Печенгский, Мурманская обл.	25
2	Кандалакшский, Мурманская обл.	30
3	Плесецкий, Архангельская	15
4	Тотемский, Вологодская	25
5	Пинежский, Архангельская	22
6	Чупинский, Карелия	15
7	Пряжинский, тот же	17
8	Сортавальский, тот же	9
9	Пудожский, тот же	35
10	Великолукский, Псковская	23
11	Куровский, Московская	28
12	Ковровский, Владимирская	34
13	Городецкий, Нижегородская	12
14	Костромской, Костромская	32
15	Гаваньский, Брянская	17
16	Челнавский, Тамбовская	22
17	Воронежский, Воронежская	14
18	Никольский, Пензенская	15
19	Зеленодольский, Татарстан	23
20	Вольский, Саратовская	39
21	Мелекесский, Ульяновская	24
22	Камский, Татарстан	35
23	Слободской, Кировская	29
24	Воткинский, Удмуртия	33
25	Дюртюлинский, Башкортостан	29
26	Авзянский, та же	42
27	Белорецкий, тот же	40

продолжение Таблицы П5.1

1	2	3
28	Бузулукский, Оренбургская	14
29	Ревдинский, Свердловская	38
30	Тавдинский, та же	27
31	Курганский, Курганская	23
32	Заводоуковский, Тюменская	21
33	Сургутский, Тюменская	20
34	Тарский, Омская	35
35	Кыштовский, Новосибирская	25
36	Сузунский, та же	11
37	Болотнинский, та же	22
38	Гурьевский, Кемеровская	30
39	Колпашевский, Томская	22
40	Ракитовский, Алтайский	29
41	Чемальский, Алтай	8
42	Богучанский, Красноярский	20
43	Проспихинский, тот же	16
44	Абазинский, тот же	14
45	Минусинский, тот же	26
46	Северо-Енисейский, тот же	26
47	Енисейский, тот же	38
48	Балгазынский, Тыва	22
49	Усть-Кутский, Иркутская	7
50	Зиминский, та же	18
51	Вихоревский, та же	20
52	Катангский, та же	31
53	Мамский, та же	20
54	Заудинский, Бурятия	16
55	Кяхтинский, та же	16
56	Могочинский, Читинская	19
57	Олекминский, Якутия	37

продолжение Таблицы П5.1

1	2	3
58	Якутский, та же	25
59	Свободненский, Амурская	30
60	Урушинский, та же	8
61	Аянский, Хабаровский	8
62	Долонский, Казахстан	12
63	Корткеросский, Коми	38
64	Эльвасский, Эстония	42
65	Яунелгавский, Латвия	42
66	Дубровицкий, Ровенская	78
67	Ленинский, Гомельская	83
68	Бориспольский, Киевская	85
69	Свесский, Сумская	70
70	Солотчинский, Рязанская	49
71	Сурский, Ульяновская	59
72	Оханский, Пермский	21
73	Боровлянский, Алтайский	35
74	Нижне-Енисейский, Красноярский	5
75	Ачинский, тот же	13
76	Даурский, тот же	14
77	Ермаковский, тот же	20
78	Канский, то же	15
79	Туруханский, тот же	24
80	Нерчинский, Забайкальский край	8
81	Читинский, тот же	8
82	Баргузинский, Бурятия	15

Таблица П5.2 – Доля поврежденных деревьев снежным шютте у климатипов сосны обыкновенной в географических культурах на участке с песчаной почвой

№	Климатип (лесхоз, регион)	Общее число деревьев	Доля деревьев (%) с различной степенью повреждения хвои в кроне			Доля деревьев без повреждений, %
			сильная (> 50)	средняя (20–50)	слабая (< 20)	
1	2	3	4	5	6	7
1	Печенгский, Мурманская	219	0	0	25	75
2	Кандалакшский, тот же	218	1	10	7	82
3	Плесецкий, Архангельская	555	12	26	8	54
4	Тотемский, Вологодская	641	18	27	20	35
5	Пинежский, Архангельская	413	1	6	50	43
6	Чупинский, Карелия	595	9	17	57	17
7	Пряжинский, тот же	647	41	37	18	4
8	Сортовальский, тот же	436	21	18	27	34
9	Пудожский, тот же	125	24	29	22	25
10	Великолукский, Псковская	33	50	20	23	7
11	Куровский, Московская	86	55	21	12	12
12	Ковровский, Владимирская	115	50	17	17	16
13	Городецкий, Нижегородская	900	48	18	14	20
14	Костромской, Костромская	1248	50	17	23	10
15	Гаваньский, Брянская	17	100	0	0	0
16	Челнавский, Тамбовская	60	75	5	20	0
17	Воронежский, Воронежская	46	60	5	19	16
18	Никольский, Пензенская	1199	60	17	17	6
19	Зеленодольский, Татарстан	1564	34	22	24	20
20	Вольский, Саратовская	27	50	8	36	6
21	Мелекесский, Ульяновская	164	77	12	6	5
22	Камский, Татарстан	480	51	18	23	8
23	Слободской, Кировская	548	38	24	33	5
24	Воткинский, Удмуртия	1060	25	23	18	34
25	Дюртюлинский, Башкортостан	286	64	15	19	2
26	Авзянский, та же	290	14	34	19	33
27	Белорецкий, тот же	171	18	47	29	6
28	Бузулукский, Оренбургская	150	82	5	12	1
29	Ревдинский, Свердловская	680	40	26	32	2
30	Тавдинский, та же	1172	10	40	22	28
31	Курганский, Курганская	506	24	26	12	38
32	Заводоуковский, Тюменская	955	14	31	30	25
33	Сургутский, Тюменская	814	0	1	36	63
34	Тарский, Омская	619	28	45	14	13
35	Кыштовский, Новосибирская	1260	10	20	40	30
36	Сузунский, та же	942	19	33	25	23
37	Болотнинский, та же	952	10	38	31	21
38	Гурьевский, Кемеровская	965	16	28	35	21
39	Колпашевский, Томская	500	3	23	56	18
40	Ракиловский, Алтайский	944	52	13	24	11
41	Чемальский, Алтай	831	49	24	18	9
42	Богучанский, Красноярский	3775	2	11	22	65
43	Проспихинский, тот же	1089	1	17	22	60
44	Абазинский, тот же	579	11	27	21	41
45	Минусинский, тот же	1876	18	26	25	31
46	Северо-Енисейский, тот же	635	7	2	0	91

продолжение Таблицы П5.2

1	2	3	4	5	6	7
47	Енисейский, тот же	153	1	1	13	85
48	Балгазынский, Тыва	934	7	9	19	65
49	Усть-Кутский, Иркутская	606	3	11	0	86
50	Зиминский, та же	869	6	20	28	46
51	Вихоревский, та же	398	4	5	37	54
52	Катангский, та же	588	1	2	26	71
53	Мамский, та же	271	4	9	64	23
54	Заудинский, Бурятия	1054	2	7	49	42
55	Кяхтинский, та же	1181	1	4	28	67
56	Могочинский, Читинская	731	0	2	16	82
57	Олекминский, Якутия	360	0	0	9	91
58	Якутский, та же	511	0	1	9	90
59	Свободненский, Амурская	1091	0	2	18	80
60	Урушинский, та же	1098	24	38	24	14
61	Аянский, Хабаровский	1210	0	1	5	94
62	Долонский, Казахстан	269	62	19	0	19
63	Корткеросский, Коми	437	2	4	6	88
64	Эльвасский, Эстония	471	26	15	15	44
65	Яунелгавский, Латвия	393	52	10	20	18
66	Дубровицкий, Ровенская	110	33	29	17	21
67	Ленинский, Гомельская	24	17	0	47	36
68	Бориспольский, Киевская	13	100	0	0	0
69	Свесский, Сумская	90	52	7	41	0
70	Солотчинский, Рязанская	136	14	31	17	38
71	Сурский, Ульяновская	660	25	9	40	26
72	Оханский, Пермский	516	5	20	65	10
73	Боровлянский, Алтайский	500	54	17	19	10
74	Нижне-Енисейский, Красноярский	354	0	1	12	87
75	Ачинский, Красноярский	300	3	19	47	31
76	Даурский, тот же	390	4	6	4	86
77	Ермаковский, тот же	389	4	6	18	72
78	Канский, то же	493	5	12	31	52
79	Туруханский, тот же	83	0	0	20	80
80	Нерчинский, Читинская	260	0	0	9	91
81	Читинский, та же	559	0	0	2	98
82	Баргузинский, Бурятия	392	2	8	0	90

Таблица П5.3 – Доля поврежденных деревьев ценангиевым некрозом у климатипов сосны обыкновенной в географических культурах на участке с песчаной почвой

№ климатипа	доля деревьев (%) с различной степенью повреждения хвои в кроне					
	очень сильная (> 90)	сильная (50–90)	средняя (30–50)	устойчивые		
				слабая (< 30)	здоровые	±σ
1	2	3	4	5	6	7
1	0	1	79	10	10	-0.5
2	0	2	39	49	10	0.8
3	2	26	31	31	10	0.2
4	1	16	47	29	7	0.0
5	7	2	13	37	41	1.4
6	0	43	33	22	2	-0.4
7	0	26	28	36	10	0.3
8	0	18	34	36	12	0.4
9	0	3	13	28	56	1.6
10	10	61	24	5	0	-1.0
11	6	75	6	11	2	-0.8
12	11	82	3	2	2	-1.0
13	4	44	35	11	6	-0.6
14	8	66	15	7	4	-0.8
15	5	90	5	0	0	-1.2
16	0	100	0	0	0	-1.2
17	0	100	0	0	0	-1.2
18	16	76	8	0	0	-1.2
19	17	47	22	11	3	-0.7
20	0	94	0	4	2	-1.0
21	4	61	18	16	1	-0.6
22	42	46	9	0	3	-1.1
23	0	9	8	70	13	1.5
24	2	62	15	15	6	-0.5
25	8	57	22	8	5	-0.8
26	2	12	19	56	11	1.0
27	4	53	36	4	3	-0.9
28	4	83	11	2	0	-1.1
29	0	66	32	2	0	-1.1
30	6	16	19	47	12	0.8
31	10	57	26	7	0	-0.9
32	2	41	22	28	7	0.0
33	4	31	31	30	4	-0.1
34	4	21	35	32	8	0.1
35	3	11	34	47	5	0.5
36	4	36	23	32	3	0.0
37	2	10	24	54	10	0.9
38	6	36	30	22	6	-0.3
39	1	0	25	65	9	1.2
40	9	40	20	19	12	-0.2
41	20	60	15	4	1	-1.0

продолжение Таблицы П5.3

1	2	3	4	5	6	7
42	1	8	19	60	12	1.2
43	0	8	6	49	37	1.6
44	6	53	31	8	2	-0.8
45	2	20	22	55	1	0.7
46	0	0	1	18	81	2.1
47	0	0	7	30	63	1.9
48	2	59	27	11	0	-0.8
49	0	2	8	90	0	1.8
50	0	30	42	28	0	-0.3
51	0	0	18	41	41	1.5
52	2	8	26	47	17	0.9
53	1	2	16	70	11	1.5
54	2	11	22	64	1	0.9
55	0	18	37	45	0	0.3
56	7	56	29	6	2	-0.9
57	0	2	2	54	42	2.0
58	0	2	12	44	42	1.6
59	1	34	40	24	1	-0.4
60	0	16	13	66	5	1.1
61	1	8	23	37	31	1.0
62	3	53	32	12	0	-0.8
63	0	4	42	53	1	0.6
64	4	79	10	5	2	-0.9
65	0	97	1	2	0	-1.1
66	0	100	0	0	0	-1.2
67	0	100	0	0	0	-1.2
68	0	100	0	0	0	-1.2
69	0	100	0	0	0	-1.2
70	0	64	20	4	12	-0.7
71	20	55	24	1	0	-1.1
72	2	22	19	45	12	0.7
73	24	39	31	5	1	-1.0
74	0	2	17	81	0	1.5
75	7	11	24	58	0	0.7
76	0	9	42	34	15	0.4
77	17	47	19	11	6	-0.6
78	0	21	24	55	0	0.6
79	0	1	81	18	0	-0.6
80	0	4	21	75	0	1.3
81	3	43	41	7	6	-0.8
82	0	62	17	13	8	-0.5
83	0	44	34	22	0	-0.5

ПРИЛОЖЕНИЕ 6. Фотоиллюстрации к Главе 6



Рисунок П6.1 – Никольский климатип из Пензенской области в период поражения ценангиевым некрозом (1999 г.). Фото С.Р. Кузьмина



Рисунок П6.2 – Богучанский климатип из Красноярского края в период поражения ценангиевым некрозом (1999 г.). Фото С.Р. Кузьмина



Рисунок Пб.3 – Балгазынский климатип из Республики Тыва в период поражения ценангиевым некрозом (1999 г.). Фото С.Р. Кузьмина



Рисунок Пб.4 – Енисейский климатип из Красноярского края (слева) и долонский из Казахстана (справа) в период поражения ценангиевым некрозом (1999 г.). Фото С.Р. Кузьмина