

УДК 630*165.5:630*164.4:630*17:582.475.4

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ГОДИЧНЫХ КОЛЕЦ У РАЗНЫХ ПОЛОВЫХ ТИПОВ ДЕРЕВЬЕВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ НА ЮГЕ СРЕДНЕЙ СИБИРИ*

© 2007 г. И. В. Тихонова

*Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок*

Поступила в редакцию 11.08.2005 г.

Рассматриваются некоторые аспекты изменчивости радиального роста половых типов сосны обыкновенной. Установлено, что чувствительность годовых колец у сосны в большей степени сопряжена с индивидуальными различиями в проявлении однодомности растений, чем с их половой принадлежностью. Хронографическая изменчивость индексов прироста обнаруживает большую коррелированность с полом. Для всех обследованных насаждений характерна тенденция к возрастанию чувствительности и изменчивости годовых колец у однодомных растений. Максимальной вариабельностью индексов прироста выделяются отдельные, доминирующие в насаждениях мужские сосны.

Пол дерева, однодомность, изменчивость ширины годовых колец, чувствительность годовых колец, адаптивная норма.

Поскольку пол дерева тесно связан со многими внешними и внутренними факторами и является выражением выбора определенного морфофизиологического типа развития, этот выбор определяет и характер взаимодействия дерева с природно-климатическими условиями произрастания, и его адаптивную норму реакции.

Явление полового диморфизма, а также ростовые корреляции с полом в природе общеизвестны, однако у однодомных растений половые различия выражены не так определенно, как у двудомных. Сексуализация у сосны относительна - лишь небольшая группа деревьев несет признаки одного пола, большая же часть представителей популяций продуцирует как мужские, так и женские стробилы в кроне [7]. По этой причине корреляции реактивности роста дерева с полом у сосны по-прежнему мало изучены. Усиление половой дифференциации насаждений, отмеченное нами в некоторых южных островных популяциях вида [18], позволяет исследовать эту проблему более предметно. Кроме того, изучение особенностей индивидуального развития деревьев и разнообразия их ростовых реакций важно для понимания механизмов устойчивости популяций, произрастающих на границе распространения вида.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в насаждениях Минусинского, Ширинского и Балгазынского боров, расположенных на юге Средней Сибири между 50 и 55° с.ш., начиная с 1997 г. (Минусинский и Ширинский), и с 2001 г. (Балгазынский бор). Во всех борах опытные площадки закладывали на участках с преобладанием деревьев в возрасте 65-90 лет. Первая пробная площадь заложена на южной окраине Минусинского бора. Это 58-90-летний древостой бруснично-разнотравный, III класса бонитета, густота 700 деревьев на 1 га. Вторая пробная площадь расположена в Ширинском островном бору. Возраст деревьев 35-112 лет, IV класс бонитета, густота насаждения 600 деревьев на 1 га. В Балгазынском бору пробная площадь заложена в его юго-западной части. Густота насаждения - 680 деревьев на 1 га, возраст - 50-78 лет, III класс бонитета.

Сексуализацию деревьев в насаждениях определяли у 100 деревьев, исходя из предложенного Е.Г. Мининой [9] соотношения числа мужских и женских стробил в кроне дерева. Выделено 6 половых типов сосны: 0 - деревья, не участвующие в репродукции; 1 - мужские; 2 - преимущественно мужские; 3 - смешанного типа; 4 - преимущественно женские; 5 - женские. Интенсивность плодоношения учитывали глазомерно в среднем за 6-8 лет по следам шишек на ветвях деревьев по 4-балльной шкале: 0 - отсутствует, 1 - слабое, 2 - среднее, 3 - обильное.

* Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Интеграционного проекта СО РАН № 145.

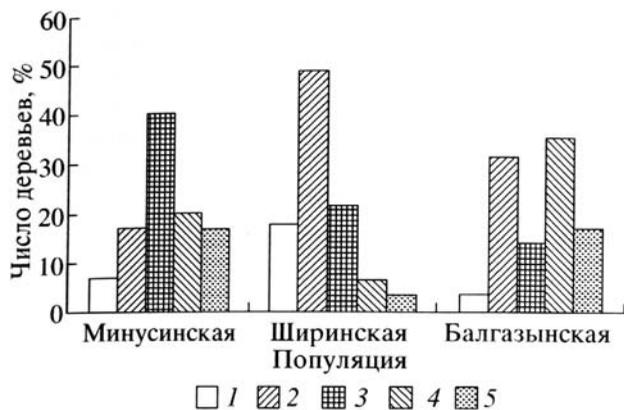


Рис. 1. Соотношение половых типов сосны, % (1 - мужские, 2 - преимущественно мужские, 3 - однодомные, 4 - преимущественно женские, 5 - женские) в Ширинском, Минусинском и Балгазынском островных борах.

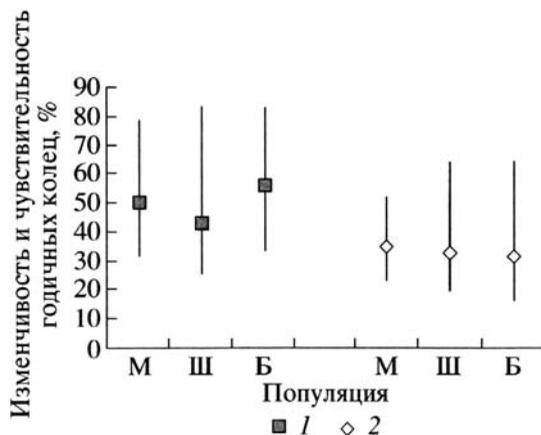


Рис. 2. Хронографическая изменчивость (1) и чувствительность годичных колец (2) деревьев сосны обыкновенной в Ширинском (Ш), Минусинском (М) и Балгазынском (Б) борах в 1967-1996 гг. (средние значения и лимиты варьирования).

В каждом насаждении у 30-50 сосен брали керны на высоте 1.0 м и измеряли ширину годичных колец с помощью бинокля МБС-10 в единицах шкалы окуляр-микрометра с точностью 0.05 мм [23]. При отборе деревьев придерживались установленного для каждого насаждения соотношения половых типов. Использовали стандартные статистические методы анализа [5, 22, 25]. Поскольку сосна на юге ареала вступает в репродуктивную стадию в возрасте 7-25 лет [11, 20], этот период роста учитывали отдельно. Для сохранения равного климатического фона для всех деревьев изменчивость приростов сравнивали за последние 30 лет (1967-1996 гг.). Сопряженную изменчивость признаков и характер дифференциации популяций изучали с помощью корреляционного и факторного анализов [1, 3, 4, 17].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что для образования шишек того или иного пола большое значение имеют не только генетические предпосылки, но и условия среды. Пол тесно связан с характеристиками фитоценоза - густотой древостоя, условиями освещения и водно-минерального питания растений [7, 10, 21]. С экологическими и возрастными изменениями в насаждениях происходит трансформация пола на отдельных побегах и деревьях [9, 13]. С увеличением дефицита влаги возрастает дифференциация сосновых насаждений в степи по половому признаку, уменьшается доля однодомных сосен наряду с увеличением числа мужских деревьев [18]. В то же время отмечено большое постоянство в соотношении числа мужских и женских стробиллов у деревьев сосны в разные годы [9].

В результате проведенных исследований установлено, что в минусинской популяции преобладают однодомные сосны, в балгазынской - 2- и 4-го, а в Ширинском бору - 2-го половых типов (рис. 1). Расчеты показывают, что внутри насаждений между деревьями разных половых типов нет достоверных различий как по высоте, так и по диаметру ствола и размерам кроны. В пределах полового типа обнаруживается высокая изменчивость диаметра ствола. Средняя ширина годичных колец за указанный период у отдельных сосен вне связи с полом варьирует в следующих пределах: 0.38-1.95 мм (Ш); 0.94-2.33 мм (М); 0.91-2.25 мм (Б). Чтобы исключить влияние возрастных изменений, кривые приростов каждого дерева аппроксимировали функциями роста $y = x / (a + bx + cx^2)$, где y - значения годичных приростов, x - годы, a , b и c - коэффициенты регрессии [25]. Индексы приростов рассчитывали как отношение фактических значений кривой роста к аппроксимированной кривой. Хронографическую изменчивость индексов приростов (ХИ) определяли для каждого дерева отдельно. Далее оценивали величину индивидуальной изменчивости индексов приростов насаждения (ИИ) на основе индивидуальных значений коэффициентов вариации ХИ деревьев выборки. Установлено, что интервалы, в которых изменяется показатель ХИ деревьев, во всех трех выборках близки (рис. 2). Однако в отличие от выборок минусинской и балгазынской популяций с нормальным распределением особей по ХИ для Ширинской популяции отмечена правосторонняя асимметрия. Здесь ниже популяционное среднее и минимум ХИ. Индивидуальная изменчивость признака ХИ составляет 30.2% (Ш), 20.6 (Б) и 25.0% (М).

Насаждения сравнивали и по другому параметру изменчивости приростов - чувствительности годичных колец, которая отражает степень различий между соседними годичными кольцами [22].

Таблица 1. Собственный вес факторов при обобщенном факторном анализе взаимодействия признаков радиального прироста стволовой древесины и пола

Признак	Фактор 1	Фактор 2
Изменчивость индексов прироста, %	0.34	-0.66
Чуткость годичных колец, %	0.7	0.39
Пол, балл	0.38	-0.7
Однодомность, балл	0.75	0.28
Доля от общей дисперсии, %	32.9	29.1

Оказалось, что популяции мало отличаются по средним значениям чуткости радиального роста (0.32-0.36), но диапазон чуткости выше в насаждениях Ширинского и Балгазынского боров (рис. 2). Более высокая верхняя граница чуткости роста сосны в этих насаждениях скорее всего связана с феноменом проявления потенциальных возможностей вида в неблагоприятной среде. Кроме того, распределение деревьев Ширинской популяции отличается очень высоким эксцессом ($E_x = 6.7$) и правосторонней асимметрией ($A_s = 2.0$). Так что в условиях периодических засух, которые часто встречаются в Ширинской лесостепи, численно преобладают сосны со средней и низкой чувствительностью годичных колец. Это согласуется с выводами И.И. Шмальгаузена [24] о том, что эффект стабилизирующего отбора сильнее всего проявляется в нестабильной среде.

На основании полученных результатов было выдвинуто предположение о взаимосвязи популяционной структуры изменчивости и чуткости роста с половой структурой насаждений. Кроме того, первоначально предполагалось существование непосредственной связи изменчивости индексов приростов с чуткостью дерева. Дальнейший анализ показал, что такая связь характерна далеко не для всех сосен. Корреляционный анализ также не выявил каких-либо существенных корреляций чуткости и изменчивости радиального роста с полом. Учитывая возможное разнообразие искомым связей в популяциях и наличие скрытых закономерностей, использовали факторный анализ данных. Для удобства и расстановки акцентов характеристики пола разделили на два признака: П1 - пол дерева (1 - М; 2 - МЖ и 3 - Ж) и П2 - степень однодомности (1 - двудомное дерево М или Ж; 2 - преимущественно М или Ж; 3 - однодомное МЖ). Это было сделано в связи с трудностями, которые возникли при интерпретации факторов.

Анализ показывает, что первые два фактора отражают 62% обобщенной дисперсии признаков радиального роста, пола и двудомности (табл. 1). Вектор первого фактора, вес которого составляет 32.9%, показывает увеличение чувствительности с

возрастанием степени однодомности растений, а также повышение изменчивости индексов приростов и доли женских шишек на деревьях. Второй фактор отражает уменьшение изменчивости индексов приростов по мере увеличения признаков мускулинизации деревьев вместе с повышением чуткости годичных колец.

Обращает внимание факт разделения (значимости) признаков изменчивости индексов приростов и чувствительности деревьев между факторами. Первый признак в большей степени связан с полом, второй - с однодомностью. Последовательное исключение их из анализа повышает долю объясняемой факторами дисперсии и подчеркивает отмеченные взаимосвязи. Так, первые два главных фактора определяют 78.3% сопряженной дисперсии признаков пола (П1 и П2) и чувствительности, 75.4% дисперсии признаков пола (П1 и П2) и изменчивости приростов. Исключение из анализа признака однодомности (П2) снижает долю объяснимой дисперсии чуткости роста и его изменчивости до 38.9%, а исключение признака П1 повышает до 77.4%.

Следовательно, изменчивость роста и чувствительность в большей степени связаны с индивидуальными различиями в проявлении однодомности растений, чем в половой принадлежности. Кроме того, дисперсия признаков роста только на 39% определяется их взаимной корреляцией, оставшаяся же часть объяснимой дисперсии (30-39%) указывает на разную направленность векторов взаимодействия признаков изменчивости радиального роста и чувствительности деревьев с признаками пола.

Видно, что для всех популяций в целом характерна тенденция к возрастанию чувствительности и изменчивости однодомных растений. Таким образом, подтверждается предположение Т.П. Некрасовой [12] о том, что внешние условия могут сильнее сказываться на однодомных особях, так как "разделение пола у сосны находится пока в процессе становления". Отметим, однако, что это условие выполняется не всегда; в отдельных насаждениях указанные тенденции проявляются с разной силой и имеют свои особенности (рассмотрены ниже). Думается, что возможность взаимных переходов у сосны от однодомности к двудомности в течение онтогенеза существенно повышает экологическую пластичность вида и его устойчивость. Поэтому более высокая чувствительность однодомных особей скорее связана не с их "эволюционной нестабильностью", а с высокими затратами энергии на одновременное поддержание женской и мужской генеративных сфер. По-видимому, физиолого-биохимические процессы у однодомных особей протекают более интенсивно. Если учесть, что наибольшее число стробиллов встречается у однодомных растений, в репродукции большее участие принимают самые мощные

деревья [6, 8, 14, 16] и генеративные органы обнаруживают более тесные корреляции с климатом [15], понятно, почему эти деревья отличаются большей изменчивостью и чувствительностью радиального роста.

Факторный анализ признаков в каждом насаждении выявил как общие, не проявленные при совместном анализе, так и частные закономерности во взаимодействии признаков пола с изменчивостью радиального роста. Общим для всех насаждений является повышение чувствительности годичных колец по мере увеличения доли мужских стробилов в кроне дерева. С учетом различий в половой структуре насаждений диапазоны указанных векторов различны. Так, весь спектр направленных изменений чуткости роста от женских к мужским особям наблюдается только в Ширинской популяции на плоскости первых двух факторов, описывающих 81% обобщенной дисперсии признаков (табл. 2). В Минусинском и Балгазынском борах в связи с недостаточностью в выборке мужских растений чувствительность годичных колец повышается от женских к однодомным деревьям. Но в Минусинском бору связи признаков изменчивости роста с полом проявляются только в третьем факторе, вес которого составляет 25%, а в Балгазынском - только в первом факторе, охватывающем 38.4% сопряженной дисперсии признаков. В этих двух насаждениях более существенный вклад в изменчивость индексов радиальных приростов вносят другие, не учтенные нами факторы.

Для того чтобы точнее оценить влияние пола на реакции радиального роста дерева, более детальные исследования проводили в Ширинском островном бору. Отметим, что в Ширинской популяции корреляции изменчивости индексов годичных приростов с их чувствительностью были максимальными - $r = 0.78$ (в Балгазынском бору $r = 0.66$, в Минусинском $r = 0.49$, $p < 0.05$). По-видимому, сопряженность этих параметров также может служить мерой напряженности экологических условий.

К особенностям Ширинского бора можно отнести то, что векторы первых двух факторов разделяют группу мужских и преимущественно мужских сосен на растения с низкой изменчивостью и чувствительностью роста и растения, у которых значения изменчивости и чувствительности максимальны для насаждения (табл. 2, рис. 3). Мужские особи проявляют большую связь со вторым, а преимущественно мужские - с первым фактором. Любопытно, что на плоскости первых двух факторов деревья разных половых типов насаждения располагаются четкими параллельными рядами, что может быть связано с существованием определенных энергетических уровней обменных процессов, характерных для разных половых

Таблица 2. Собственный вес признаков в факторах при факторном анализе изменчивости параметров ширины годичных колец и признаков пола в трех популяциях сосны обыкновенной

Признак	Фактор	
	Ширинская популяция	
	F1	F2
Изменчивость индексов прироста, %	-0.87	0.35
Чуткость годичных колец, %	-0.87	0.36
Пол, балл	-0.31	-0.82
Однодомность, балл	-0.57	-0.63
Доля от общей дисперсии, %	48.0	33.0
	Минусинская популяция	
	F1	F3
	Изменчивость индексов прироста, %	0.89
Чуткость годичных колец, %	0.81	0.42
Пол, балл	0.27	-0.73
Однодомность, балл	-0.09	0.53
Доля от общей дисперсии, %	38.0	25.0
	Балгазынская популяция	
	F1	F2
	Изменчивость индексов прироста, %	-0.07
Чуткость годичных колец, %	-0.81	-0.22
Пол, балл	0.81	0.02
Однодомность, балл	-0.46	0.29
Доля от общей дисперсии, %	38.4	25.6

Примечание. F1, F2, F3 - первый, второй и третий факторы.

типов сосны. В первую группу входят только мужские особи, во вторую - только преимущественно мужские, а в третью (с наибольшим размахом варьирования) - женские, преимущественно женские и обоеполые растения. Подобная закономерность отмечена нами ранее для целого комплекса признаков вегетативной и генеративной сфер деревьев в минусинской и Ширинской популяциях [19]. По мнению В.А. Драгавцева [2], существует стабильная разница в угловых коэффициентах реакции на лимитирующий экологический фактор, которая закреплена генетически. Поэтому результаты исследования представляют определенный интерес для изучения генетической изменчивости вида.

Выводы. 1. Изменчивость радиального роста сосны обыкновенной во многом сопряжена с типом полового развития дерева. Коррелированность радиального роста с признаками пола опре-

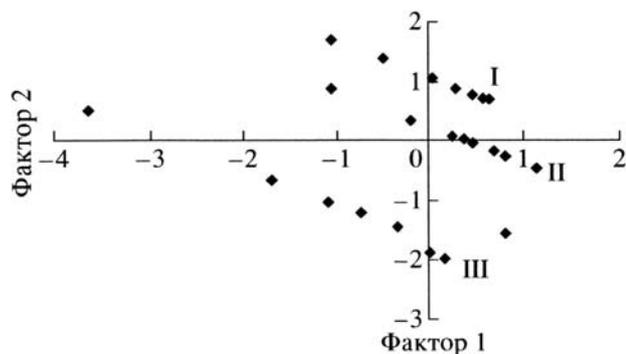


Рис. 3. Ординация сосен Ширинской популяции на плоскости первых двух факторов: по оси x - фактор 1, по оси y - фактор 2 (I - мужские деревья, II - преимущественно мужские, III - однодомные, преимущественно женские и женские деревья).

деляется не только общими для вида закономерностями, но и условиями роста и структурой отдельных популяций. С ухудшением условий среды связи изменчивости и чувствительности радиального роста с полом усиливаются.

2. Дисперсия признаков роста только наполовину определяется их взаимной корреляцией, оставшаяся часть объяснимой дисперсии указывает на разную направленность векторов взаимодействия признаков изменчивости радиального роста и чувствительности деревьев с признаками пола. Изменчивость годовых приростов и чувствительность в большей степени связаны с индивидуальными различиями в проявлении однодомности, чем в половой принадлежности деревьев. С увеличением степени однодомности растений возрастает чувствительность и изменчивость индексов годовых приростов, но максимальная чувствительность установлена у отдельных доминирующих в насаждении мужских сосен.

3. Половые типы деревьев выделяются в три группы, различающиеся по характеру сопряженной изменчивости годовых приростов и их чувствительности: группа сосен мужского типа, сосны преимущественно мужского типа и сосны остальных половых типов. Между ними отмечены четкие различия в угловых коэффициентах реакции особей на условия роста.

4. Ухудшение условия для роста, с одной стороны, ведет к снижению степени однодомности растений, а значит к снижению изменчивости и чувствительности роста (это видно по характеру распределения деревьев Ширинской популяции), с другой - способствует раскрытию реакционного потенциала деревьев и, следовательно, возрастанию их чуткости. Результирующая этих влияний уменьшает межпопуляционные различия средних характеристик изменчивости и чувствительности роста. Вероятно, установленный уровень реак-

тивности радиального роста является оптимальным для популяций сосны на юге Средней Сибири.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Айвазян С.А., Енюков И.С., Мешалкин Л.Д. Прикладная статистика. Основы моделирования и первичная обработка данных. М.: Наука, 1983. 471 с.
2. Драгавцев В.А. Распределение генотипических значений элементарных количественных признаков в лесных популяциях // Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1974. С. 26-36.
3. Дубров А.М. Обработка статистических данных методом главных компонент. М.: Статистика, 1978. 135 с.
4. Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 271 с.
5. Ловелиус Н.В. Изменчивость прироста деревьев. Л.: Наука, 1979. 229 с.
6. Мамаев С.А. Плодоношение сосны и его связь с классами роста и типами развития деревьев // Докл. ТСХА. 1957. Вып. XXIX. С. 307-313.
7. Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере сем. *Pinaceae* на Урале). М.: Наука, 1973. 282 с.
8. Мартынов Н.А., Баталов А.А. Связь радиальных приростов ствола хвойных пород с интенсивностью семеношения // Лесоведение. 1990. № 2. С. 30-36.
9. Минина Е.Г. Пол у сосны обыкновенной // Вопросы физиологии половой репродукции хвойных. Красноярск: Ин-т леса и древесины, 1975. С. 68-89.
10. Минина Е.Г., Ларионова Н.А. Морфогенез и проявление пола у хвойных. М.: Наука, 1979. 215 с.
11. Морозов Г.Ф. Лесоводственная дендрология. Отношение древесных пород к свету. О типах насаждений // Конспект лекций. СПб.: СПб. лесной ин-т, 1903-1904. 456 с.
12. Некрасова Т.П. О двудомности лапландской сосны // Ботан. журн. 1954. Т. 39. № 4. С. 575-583.
13. Некрасова Т.П. Биологические основы семеношения кедрового сибирского. Новосибирск: Наука, 1972. 274 с.
14. Некрасова Т.П., Рябинков А.П. Плодоношение пихты сибирской. Новосибирск: Наука, 1978. 150 с.
15. Савчук Д.А. Изменчивость радиального роста и репродуктивной активности кедрового сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в Западной Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16. Красноярск, 2002. 22 с.
16. Семечкина М.Г. Структура фитомассы сосняков. Новосибирск: Наука, 1978. 163 с.
17. Сошникова Л.А., Тамашевич В.Н., Уебе Г., Шефер М. Многомерный статистический анализ в экономике. М.: ЮНИТ, 1999. 598 с.

18. Тихонова И.В. Половая структура популяций сосны обыкновенной в условиях сухой степи // Экология. 2003. № 6. С. 410-414.
19. Тихонова И.В. Сопряженная изменчивость морфологических признаков сосны обыкновенной на юге Средней Сибири // Лесоведение. 2004. № 1. С. 48-55.
20. Тольский А.П. Лесное семеноводство. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1950. 168 с.
21. Черепнин В.Л. Изменчивость семян сосны обыкновенной. Новосибирск: Наука, 1980. 181 с.
22. Шиятов С.Г. Дендрохронология верхней границы леса на Урале. М.: Наука, 1986. 137 с.
23. Шиятов С.Г., Ваганов Е.А., Кирдянов А.В., Круглов В.Б., Мазепя В.С., Наурзбаев М.М., Хантемиров Р.М. Методы дендрохронологии: Учебно-метод. пособие. Красноярск: КрасГУ, 2000. Ч. 1. 80 с.
24. Шмальгаузен И.И. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск: Наука, 1968. 213 с.
25. Шмидт В.М. Математические методы в ботанике. Учеб. пособие. Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. 288 с.

The Variability of Tree Rings in Different Sexual Types of Scots Pine Trees in Southern Central Siberia

I. V. Tikhonova

The variability of the Scots pine radial growth is related in many respects to the type of sexual development of trees. The correlation between the radial growth and traits of sex is determined not only by general regularities for the species given, but also by environmental conditions and structure of its individual populations. The relations between the variability of the radial growth and its sensitivity to the deterioration of environmental conditions become stronger. Some part of the dispersion of growth characteristics is defined by their mutual correlation, the other part testifies to the different interaction between the variability of radial growth and traits of sex. The changes in the annual increment are related to individual differences in manifestation of monoecious properties to a greater extent than to sex of the trees. There are distinct differences in angular coefficients of responses of individuals to changing environmental conditions between males, predominantly male and other sexual types of pine.