

УДК 630х165.51:630*17:582.475.4

МОРФОСТРУКТУРА СТВОЛА И КРОНЫ НИЗКОРОСЛЫХ ДЕРЕВЬЕВ *PINUS SYLVESTRIS* L. В УСЛОВИЯХ НЕДОСТАТОЧНОГО УВЛАЖНЕНИЯ

И.В. Тихонова

ИЛ СО РАН

660036 Красноярск, Россия, e-mail: selection@ksc.krasn.ru

Работа посвящена исследованию ростовых корреляций у карликовых сосен *Pinus sylvestris* L. в остепненных борах Хакасии и Тувы. Оценен их вклад в популяционную норму реакции по элементам фитомассы ствола и кроны, а также объемным характеристикам древесного яруса лесного фитоценоза. Несмотря на мало значимую роль этой группы деревьев в приросте биологической продукции древостоя, они могут обладать селективным преимуществом в пессимальных условиях роста.

Ключевые слова: морфологическая изменчивость, ростовые корреляции, норма реакции, фитомасса

This article is devoted to studying of growth correlation of dwarfish pine (*Pinus sylvestris* L.) founded in forest-steppe zone on the south of Siberia. The contribution to population norm of reaction on trunk and crown phytomass as well as volumetric characteristics of tree layer of forest phytocoenoses of dwarfish trees was evaluated. The presence of dwarfish trees in a population essentially increases the population norm of reaction without changing of character of interrelation between attributes. Despite of the little contribution of these trees in stand biological product, they can have selective advantages in drought conditions.

Key words: morphological variability, growth correlations, the norm of reaction, phytomass

ВВЕДЕНИЕ

Сосна обыкновенная, как известно, характеризуется высоким уровнем полиморфизма по многим морфологическим признакам, в том числе по размерам ствола и кроны деревьев. В наиболее жестких экологических условиях встречаются низкорослые карликовые деревья не только древесной, но и кустарниковой формы, высота которых существенно меньше типичных для данных условий деревьев вида (Chisman, Lylo, 1958; Zimmermann, Brown, 1980). Карликовые сосны встречаются на песках, болотах и каменистых склонах (Сукачев, 1905; Кобранов, 1910; Крылов, 1960; Ирошников, 1978; Шульга, 1979). Особый интерес эти формы представляют в связи с их высокой устойчивостью к вредителям и болезням, низкой требовательностью к освещению и почвенному питанию, к тепло- и влагообеспечению (Морозов, 1903; Сунцов, 1984; Лобачев, 2000; Ахмедов, 2005), в связи с чем они могут иметь селективное преимущество в пессимальных условиях роста. Однако мало известно о закономерностях роста и габитуального разнообразия карликовых деревьев. Вместе с тем такие сведения необходимы для исследования проблем наследственности и изменчивости популяций вида в динамике их нормы реакции, а также для использования низкорослых деревьев в селекционных работах.

В связи с выше сказанным, целью данной работы было изучение системных морфологических адаптаций к засушливым условиям среды (ростовых корреляций) и изменчивости ствола и кроны низкорослых деревьев в сравнении с типичными

высокорослыми деревьями сосны обыкновенной и оценка адаптивной нормы реакции популяций с учетом карликовых деревьев по фактическим и расчетным данным размеров вегетативных органов и элементов фитомассы.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Карликовые сосны были отобраны на скальных выступах в Ширинском бору (Хакасия). Древостой 7С2Л1Б, IV-Va классов бонитета. Участки чистого соснового и смешанного леса пространственно разделены: смешанный лес занимает равнинную территорию, чистый сосняк – скалы и окружающие их склоны. Пробные площади заложены в чистом сосняке: на скалах – каменисто-лишайниковом; на пологих склонах – разнотравно-злаковом. Возраст типичных деревьев колеблется от 27 до 192 лет. Густота типичных насаждений – 600-900 деревьев на 1 га, полнота 0,3. Карликовые деревья в возрасте от 28 до 196 лет растут на скалах, густота не превышает 120 шт * га⁻¹. Высота карликовых сосен в возрасте 100 лет и более варьирует от 1 до 5 м, диаметр ствола – от 3,4 до 27 см, форма кроны – от овальной до зонтиковидной. Рядом с ними на скалах встречаются типичные сосны с длинной хвоей и побегами.

В Балгазынском бору (Тува) карликовые сосны растут на песчаных дюнах в сосняке мертвопокровном, типичные деревья отобраны в сосняке злаково-осочковом (густота 680 шт.*га⁻¹, полнота 0,6). Древостой 10С, III-IV кл. бонитета. Возраст типичных деревьев – 42-160 лет, карликовых – 27-290 лет. Учитывая климатическую географию вида и островной характер произрастания популяций, данные условия можно считать пограничными для сосны. Для выделения карликовой формы использовали описания А.И. Ирошникова (1978) и В.В. Шульги (1979). Карликовыми считали деревья,

высота которых не превышает $\frac{1}{2}$ от популяционно-среднего значения одного класса возраста, включая кустарниковую форму.

Всего было учтено 12 морфологических признаков вегетативных органов у 34 карликовых и 137 типичных деревьев в ширинской популяции и 60 карликовых и 120 типичных деревьев балгазынской популяции: размеры ствола и кроны, годичных побегов и хвои. Исследования проводили в 2003-2004 гг. Надо отметить, что продолжительность жизни хвои у большинства деревьев составляет 3-4 года (пределы в обеих группах – от 2 до 7 лет). Образцы хвои (по 50 пар хвоинок) отбирали с годичных побегов: у карликов - со всей кроны, у типичных сосен образцы собирали в средней и нижней части по всему периметру кроны. Высушенную хвою взвешивали. Возраст деревьев определяли с помощью возрастного бурава.

Кроме абсолютных значений морфометрических признаков использовали индексные показатели формы кроны и ствола, на основании которых изучали особенности формового разнообразия карликовых деревьев и внутривидовой структуры в целом. С этой же целью использовали корреляционный и регрессионный анализы.

Кроме того, рассчитывали фитомассу деревьев по фракциям. Объем ствола определяли как

$$V_{\text{сте}} = fgh,$$

где f – старое видовое число, определенное по таблицам М.Е. Ткаченко (Лесотаксационный справочник..., 2002), g – площадь сечения ствола на высоте груди (у карликов – на высоте $0,1h$), h – высота дерева. Для более точного определения видового числа у 17 типичных и у всех карликовых сосен предварительно измеряли диаметры ствола на высоте $0,1h$ и $0,33h$ (Кузьмичев, 1977; Усольцев, 1997).

Массу ствола получали умножением его объема на объемный вес древесины. Последний показатель приняли за 0,5, так как по данным многих исследователей он колеблется в небольших пределах и в среднем составляет 0,48-0,52 (Поздняков и др., 1969; Смоляк и др., 1978; Лесотаксационный справочник..., 2002). Объем кроны определяли как объем квадратического параболоида ($I = \pi D^2 l / 8$), а площадь поверхности кроны по (Кузьмичев, 1977) как $M = 1,3 * \pi / 4 * D * \sqrt{4l^2 + D^2}$.

Массу кроны и хвои, а также их индексы поверхности рассчитывали по формулам, предложенным В.М. Горбатенко [1970, с. 22] для остепненных боров Тувы, вычислением доли фитомассы каждого дерева в соответствии с его вкладом в суммарную площадь сечения древостоя на 1 га. Кроме того, были взяты 5 модельных карликовых деревьев, отдельно высушены и взвешены корневая система, ствол, крона и хвоя каждого дерева.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Все карлики значительно уступают в росте одновозрастным типичным соснам, их высота относительно нормы варьирует в пределах 0,09-0,46 (табл. 1). Они характеризуются меньшими приростами побегов, более короткой хвоей, большей изменчивостью по диаметру и форме кроны (овальной, шаровидной, зонтиковидной, комбинированной). В этой связи отметим, что наш интерес к исследованию ростовых корреляций у карликовых деревьев был вызван желанием понять, подчиняется ли большое разнообразие их форм законам аллометрического роста, с характерными для типичных деревьев пропорциями размеров ствола и кроны или отлично от них?

Таблица 1 - Характеристика некоторых морфологических признаков карликовых и типичных деревьев в популяциях сосны ($\bar{X} \pm m$)

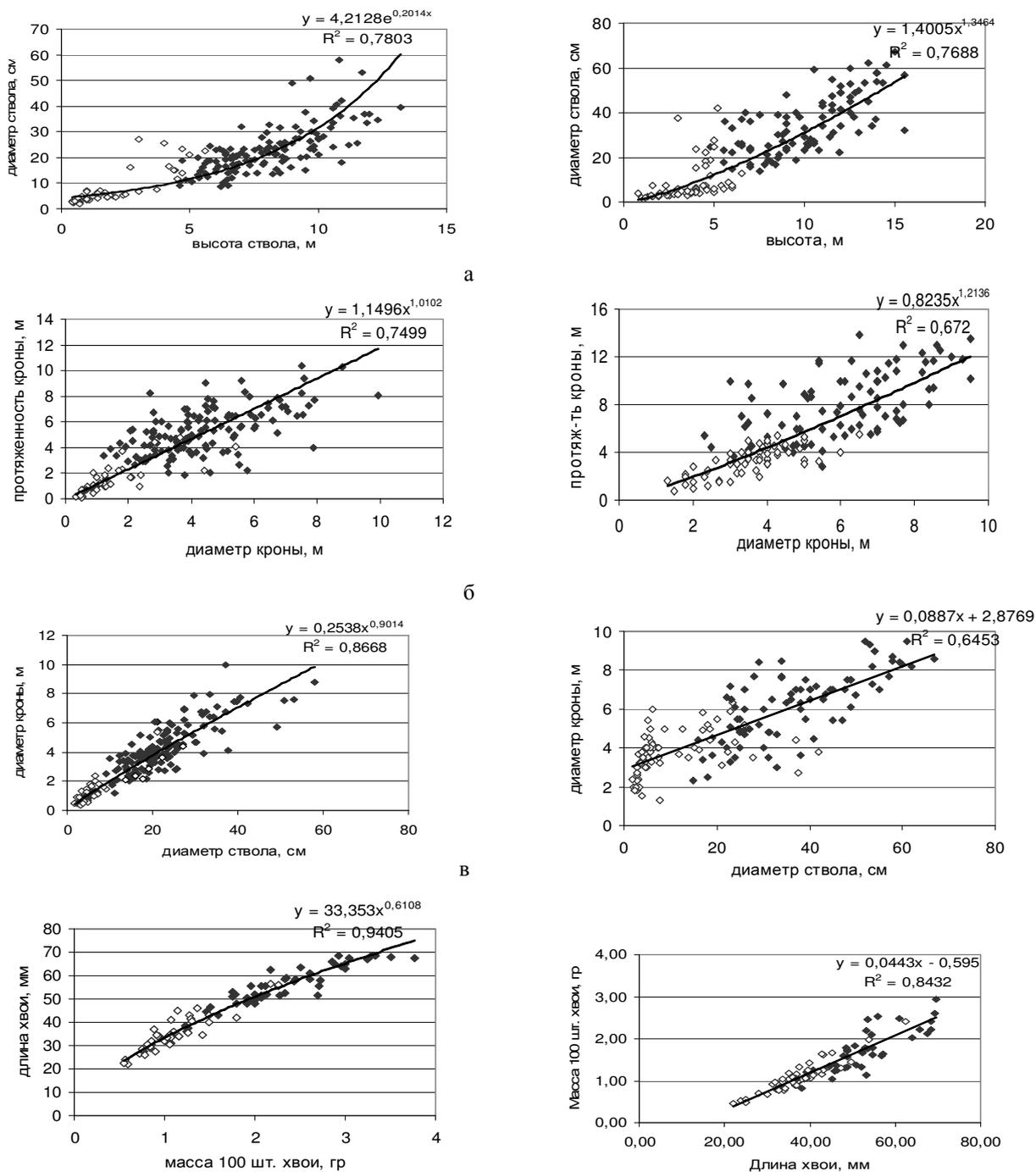
Признаки:	«Норма»		Карлики	
	Хакасия	Тува	Хакасия	Тува
Высота дерева, м	9,4±0,35	12,6 ± 0,38	2,4 ± 0,32	3,6 ± 0,18
Диаметр ствола, см	27,9 ± 1,50	39,7 ± 1,66	9,6 ± 1,82	8,6 ± 1,11
Диаметр кроны, м	4,7 ± 0,21	6,2 ± 0,23	2,0 ± 0,39	3,6 ± 0,14
Протяженность кроны, м	5,2 ± 0,30	8,9 ± 0,34	1,8 ± 0,25	3,1 ± 30,15
Длина побега, см	32,8 ± 3,07	43,0 ± 3,085	27,4 ± 3,08	30,7 ± 2,12
Длина хвои, мм	45,6 ± 2,11	49,5 ± 1,33	34,2 ± 2,12	37,4 ± 0,96

Различия между выборками в обеих популяциях были достоверны ($P < 0,05-0,001$) как по абсолютным размерам ствола и кроны, так и по относительным – относительной высоте ствола, более сбежистого у карликов, и относительной длине кроны – более округлой у карликов. Этот признак некоторые авторы связывают с засухоустойчивостью дерева (Сивцев, Кабузенко, 1967). Вместе с тем, обе выборки в ширинской популяции показали сходство по признаку отношения диаметра ствола к диаметру кроны – его средних значений и дисперсий, а также совпадение границ распределения значений. Как известно, данный показатель может быть использован для определения эффективности работы ассимиляционного аппарата. Известно, что в худ-

ших условиях роста для производства той же массы древесины дереву требуется гораздо большая по размерам крона (Assmann, 1961, цит. по Кузьмичеву, 1977). Из отмеченного выше равенства и удовлетворительного состояния крон следует, что комбинирование относительных форм ствола и кроны в процессе формообразования у карликовых растений позволяет им поддерживать достаточно высокую эффективность работы фотосинтетического аппарата и оптимальное соотношение воспринимающей свет поверхности кроны и прироста стволовой древесины. Однако данный вывод относится только к древесным (не кустарниковым) формам низкорослых сосен. Так, например, у кустарниковых растений сухая масса хвои составила 14-28 %, а масса

кроны –21-37 % от общей массы модельных растений; у древесной формы, соответственно, 8-16 и 15-26 %. В балгазынской популяции кустарниковых

сосен было больше, что главным образом, сказалось на повышении изменчивости пропорций диаметров ствола и кроны.



Ш

Б

Рисунок 1 - Сопряженные изменения пар признаков: высоты и диаметра ствола (а), диаметра и протяженности кроны (б), диаметра ствола и диаметра кроны (в), длины и массы 100 шт. хвои (г) у типичных (●) и карликовых (○) сосен в Ширинской (Ш) и Балгазынской (Б) популяциях

Регрессионный анализ данных обобщенных популяционных выборок показал единые ряды сопряженных изменений размеров ствола и кроны у типичных и карликовых деревьев со значениями коэффициентов детерминации R^2 от 0,75 до 0,94 в выборке из Ширинского бора и от 0,65 до 0,84 в выборке из Балгазынского бора (рис. 1). При этом коэффициенты корреляции между парами исследо-

ванных признаков у низкорослых деревьев оказались существенно выше, чем у типичных рослых деревьев (рис. 2) в обеих популяциях. Кроме того, у карликов Ширинского бора корреляционная структура признаков включала большее число признаков по сравнению с типичными деревьями. Интересно, что для отображения корреляционной структуры признаков в пространстве для карликовых сосен

потребовалось третье измерение, корреляционная решетка выборки типичных деревьев уместилась на плоскости.

Следовательно, согласно результатам корреляционного и регрессионного анализов, варьирование морфологических форм кроны у карликовых деревьев осуществляется при достаточно строгом соблюдении пропорций всех учтенных признаков ствола и кроны. В норме морфологические корреляции гораздо слабее, и единственным индексным показателем, тесно связанным с первичными таксационными признаками, является отношение диаметра к высоте ствола. У карликов - это относительный диаметр кроны и соотношение диаметров ствола и кроны. Причем последний признак у карликов связан обратной связью с высотой дерева ($r = -0,71$). Т. е., чем выше карликовое дерево, тем большую долю в его объеме и массе будет занимать крона, тем меньше будет ее КПД. Наличие самой такой корреляции указывает на существование «напряжения» роста в высоту у карликовых особей. У типичных деревьев этот признак достаточно широко комбинируется с другими, поэтому не показывает какой-либо существенной корреляции.

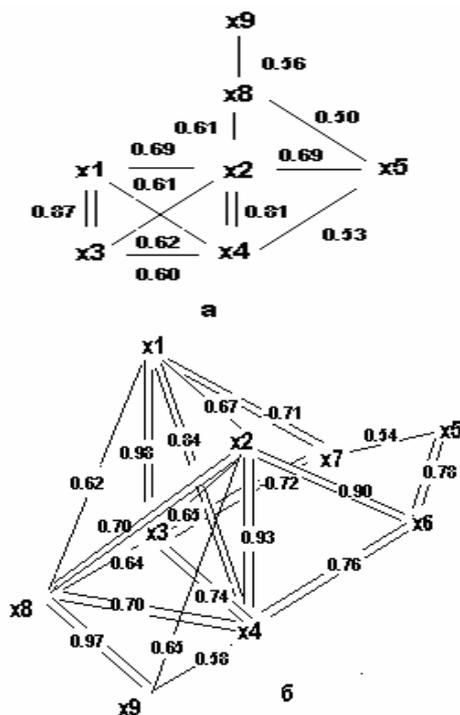


Рисунок 2 - Корреляционная структура морфологических признаков ствола и кроны типичных (а) и карликовых (б) деревьев Ширинской популяции: x1- высота ствола, x2 – диаметр ствола, x3 – протяженность кроны, x4- диаметр кроны, x5 – относительный диаметр ствола, x6- относительный диаметр кроны, x7- отношение диаметра ствола к диаметру кроны, x8 – длина хвои, x9- масса хвои; -- $R_x > 0,5$; == $R_x > 0,7$

Поскольку корреляции большинства учтенных нами признаков варьируют с возрастом (Кузьмичев, 1977; Усольцев, 1997), был проведен анализ корреляций остатков после аппроксимации значений признаков и удаления из них возрастных трендов.

Наибольшая возрастная зависимость установлена для высоты и диаметра ствола, диаметра и формы кроны, а также для длины хвои и массы единицы длины хвои. Надо отметить, что карликовые сосны отличались лучшей аппроксимацией вышеперечисленных признаков и более высокими значениями R^2 (от 0,435 до 0,872) по сравнению с типичными соснами (от 0,302 до 0,481). Вопреки ожиданию, результаты анализа корреляций остатков не показали достоверных различий между сравниваемыми выборками: K_d (по Ростовской, 2000), рассчитанный из матрицы коэффициентов корреляции, взятых по модулю, равнялся 0,427 для типичных сосен и 0,346 для низкорослых. Поэтому высокая сопряженность исходных значений признаков у карликовых деревьев, по-видимому, может объясняться не только большей «канализованностью» развития карликов, как предполагалось, но и различиями в возрастном составе выборок.

Свойство сосны формировать карликовые организмы, способные переносить существенные ограничения в условиях роста, свидетельствует об очень широкой норме реакции и экологической пластичности вида. Как видно из рисунка 3, наличие карликовых сосен существенно раздвигает рамки популяционной нормы реакции за счет нижней ее границы, без изменения характера взаимосвязи между признаками. Результаты исследования показывают, что минимальное значение высоты карликового дерева в данных насаждениях и почвенно-климатических условиях роста перекрывается максимальным для популяции значением одновозрастной нормы в 21 раз. Отметим, что это не просто сокращение размеров дерева, но и, соответственно, его потребностей в питании и влагообеспеченности, а следовательно, возможность расширения нормы реакции и диапазона биологического потенциала соснового биогеоценоза без резкого изменения его состава.

Для того, чтобы приблизительно оценить степень различий между карликами и нормой по их затратам на рост и жизнедеятельность, в Ширинской популяции был проведен пересчет морфологических признаков ствола и кроны в объемные характеристики (Котов и др., 1982), а затем в показатели массы и площади поверхности (Горбатенко, 1970; Кузьмичев, 1977; Пузанова, Кузьмичев, 1979; Усольцев, 1997).

В результате расчетов получилось, что по среднему суммарному объему надземной части одного дерева карлики и норма различаются в 19 раз, максимальные индивидуальные различия достигают 45700 раз. Среднее типичное дерево превысило среднее карликовое по надземной фитомассе в 14 раз, наибольшие различия составили 4100 раз. Масса хвои средних для выборок деревьев различалась в 20 (максимально - в 3200 раз). Для обеих выборок отмечены высокие значения эксцесса и правосторонней асимметрии по всем учтенным признакам.

В целом, типичные насаждения (в расчете на 1 га) превысили карликовые по общей фитомассе

деревьев – в 56 раз, фитомассе хвои – в 78 раз, массе стволов – в 52 раза, объему кроны – в 75 раз, индексу поверхности кроны – в 37 раз, индексу поверхности хвои – в 11 раз (табл. 2). Из этого следует, что поверхностно-объемное отношение хвои у карликов увеличивается по сравнению с нормой примерно в 7 раз (78:11). В результате, несмотря на достаточно большую продукцию общей фитомассы и фитомассы ствола, приходящейся на единицу массы хвои в карликовом насаждении, оно дает меньший прирост фитомассы на единицу площади ассимиляционной поверхности хвои.

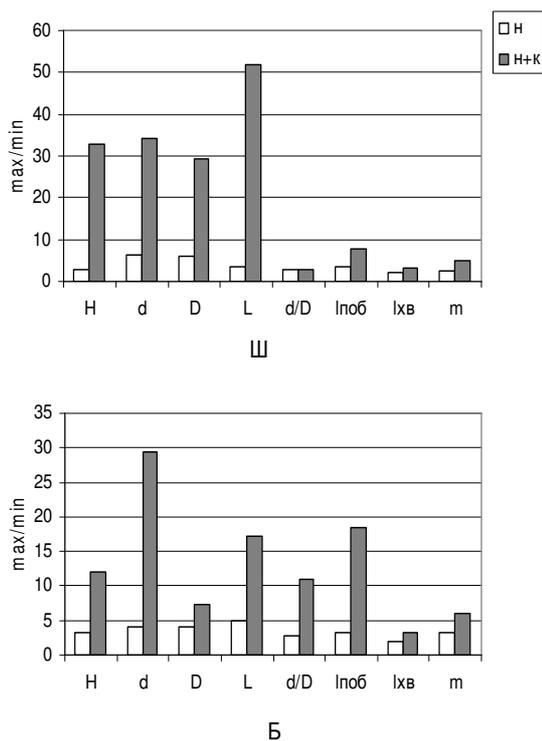


Рисунок 3 - Адаптивная норма популяционных выборов (max/min) после включения карликовых деревьев: Н и d - высота и диаметр ствола; V_{ств} и V_{кр} - объемы ствола и кроны; D и L - диаметр и протяжность кроны; l_{ноб} - длина побега; l_{хв} - длина хвои; m - масса 100 шт. хвои, n - «норма», n+k - объединенная выборка с карликами в Ширинской (Ш) и Балгазынской (Б) популяциях

Кроме того, из различий в пропорциях произведенной карликами и типичными деревьями фитомассы (56) и площади поверхности хвои (11) можно предположить, что популяционная норма реакции по количеству элементов питания, приходящихся на 1 дерево, выше, чем по количеству испаряемой деревом влаги. Эту разницу определяет закономерность изменения поверхностно-объемного отношения хвои с изменением ее массы. Конечно, для выяснения данного вопроса необходимо учитывать влияние анатомического строения поверхности хвои: толщины кутикулы, размеров и числа устьиц и др. признаков (Голомазова и др., 1978; Котов и др., 1982; Гуревич и др., 1996; Бендер, 2003), это задача для дальнейшей работы. По той же причине мы не можем сделать однозначных выводов отно-

сительно эффективности работы фотосинтетического аппарата сравниваемых выборок. Однако можем предположить, что большая экономность структуры хвои (меньшая масса при сохранении площади поверхности) и эффективность ее работы, выявленные из весовых пропорций элементов фитомассы и соотношения диаметров ствола и кроны, перекрываются еще большими затратами на дыхание и испарение растений на единицу произведенной ими фитомассы. Об этом свидетельствует большая величина площади поверхности хвои, приходящейся на единицу общей фитомассы.

Из единства ряда изменения массы и размеров хвои (рис. 1г) с высокими коэффициентами корреляции вытекает пропорциональность изменения объема хвои с ее размерами и невысокая изменчивость ее плотности, а значит, и сходство анатомического строения хвои, ее относительных характеристик. Таким образом, в целом можно говорить о пропорциональных изменениях признаков в обеих сравниваемых группах и единстве их структурной организации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наличие карликовых деревьев существенно повышает популяционную адаптивную норму реакции за счет расширения нижней границы абсолютных размеров ствола и кроны без изменения характера взаимосвязи между признаками.

Минимальное значение высоты карликового дерева перекрывается максимальным для популяции значением одновозрастной нормы в 21 раз. В расчете на 1 га карликовые деревья дают в 56 раз меньшую общую продукцию, в 78 раз меньшую фитомассу хвои, в 75 раз меньший объем и в 37 раз меньшую площадь поверхности кроны, в 11 раз меньшую площадь поверхности хвои. Соответственно уменьшаются потребности деревьев в почво- и влагообеспеченности, расширяется диапазон биологического потенциала соснового биогеоценоза, повышается его устойчивость к лимитирующим факторам роста.

Высокое формовое и размерное разнообразие карликов лишь на первый взгляд выглядит бессистемным, на самом деле подчиняется характерным для вида законам аллометрического роста и направлено на поддержание оптимального продукционного процесса в соответствии с имеющимися ресурсами. Группа карликовых сосен характеризуется большей сопряженностью всех учтенных признаков ствола и кроны. Комбинирование относительных форм ствола, кроны и хвои в процессе онтогенеза позволяет низкорослым деревьям поддерживать достаточно высокую эффективность работы ассимиляционного аппарата и оптимальное соотношение воспринимающей свет поверхности кроны и массы ствола. Снижение продуктивности кроны является одним из ограничивающих рост факторов у карликовых растений.

На основании косвенных признаков можно предположить, что у сосны популяционная норма

реакции по потребности в элементах питания выше, чем по водному режиму, разницу определяет закономерность изменения поверхностно-объемного отношения хвои с изменением ее размеров и массы. Большая площадь поверхности хвои, приходящаяся на единицу общей фитомассы в карликовом насаждении, может свидетельствовать о больших затратах на дыхание и испарение карликовых растений в производстве единицы общей фитомассы.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Ахмедов, Т. Ш. Конкурентные взаимодействия растений сортов яровой пшеницы с разным числом генов карликовости в диаллельных модельных популяциях и их учет при отборе / Т.Ш. Ахмедов.- Автореф. дисс... к. с.-х. н. - М., 2005. - 21 с.
- Бендер, О. Г. Морфо-анатомические и ультраструктурные характеристики хвои сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) в Горном Алтае / О.Г. Бендер. Автореф. дисс... к.б.н. – Красноярск, 2003. - 20 с.
- Голомазова, Г.М. Интенсивность фотосинтеза узкокронных и ширококронных форм *Pinus silvestris* L. / Г.М. Голомазова, Е.Г. Минина, М.А. Шемберг // Физиология растений. – 1978. - Т. 2. - Вып. 1. - С. 85-90.
- Горбатенко, В.М. Биологическая продуктивность основных фитоценозов в связи с климатическими условиями районов их произрастания / В.М. Горбатенко. Автореф. дисс... к.с.-х. н. – Красноярск, 1970. - 27 с.
- Гуревич, А.С. Соотношение роста и фотосинтеза как преадаптивная реакция растений / А.С. Гуревич и др.//Тр. I Всерос. конф. по ботаническому ресурсоведению. - СПб., 1996. - С. 193-194.
- Ирошников, А.И. О генотипическом составе популяций сосны обыкновенной в юго-восточной части ареала / А.И. Ирошников // Селекция хвойных пород Сибири.- Красноярск: ИЛИД СО АН СССР, 1978. - С. 76-85.
- Кобранов, Н.П. Из области лесного семеноведения. Влияние величины и веса шишек на качество и количество семян у горной сосны / Н.П. Кобранов.- Отд. Оттиск из Лесного журнала. - СПб.: Типография СПб. Градоначальства, 1910. - 25 с.
- Котов, М. М. Ксероморфность хвои у сосны обыкновенной различной степени засухоустойчивости / М.М. Котов и др.// Экология. - 1982.- №4.- С. 83-85.
- Крылов, Г.В. Леса Сибири и Дальнего Востока / Г.В. Крылов. - Л.: Гослесбумиздат, 1960.- 152 с.
- Кузьмичев, В.В. Закономерности роста древостоев / В.В. Кузьмичев. - Новосибирск: Наука, 1977. - 157 с.
- Лесотаксационный справочник для южно-таежных лесов Средней Сибири. - М.: ВНИИЛМ, 2002. - 166 с.
- Лобачев, Ю. В. Селекционная ценность и проявление генов низкорослости у яровых пшениц в Нижнем Поволжье / Ю.В. Лобачев. Автореф. дисс... докт. с.-х. н.- Саратов: СГАУ, 2000. - 46 с.
- Морозов, Г.Ф. Лесоводственная дендрология. Отношение древесных пород к свету. О типах насаждений / Г.Ф. Морозов // Конспект лекций. - СПб.: СПб. лесной ин-т, 1903-1904. - 456 с.
- Поздняков, Л.К. Биологическая продуктивность лесов Средней Сибири и Якутии / Л.К. Поздняков, В.В. Протопопов, В.М. Горбатенко - Красноярск: Красн. Книжн. изд-во, 1969.- 152 с.
- Пузанова, Т.А. Вычисление запаса ствола древесины в молодых сосняках / Т.А. Пузанова, В.В. Кузьмичев // Известия СО АН СССР, сер. Биол.- 1979. - Вып 2. - Т. 310. - № 10. - С. 27-31.
- Ростова, Н.С. Изменчивость системы корреляций морфологических признаков. Популяции видов *Leucanthemum* (Asteraceae) в природе и в условиях культивирования / Н.С. Ростова // Бот. журнал. - 2000. - №1. - С. 46-54.
- Сивцев, М.В. Некоторые элементы водного обмена и форма растений в связи с засухоустойчивостью / М.В. Сивцев, С.Н. Кабузенко // Рост и устойчивость растений. - Киев: Наукова Думка, 1967. - Вып. 3. - С. 256-262.
- Смоляк, Л.П. Объемный вес древесины и коры сосны в различных экологических условиях / Л.П. Смоляк, Е.Г. Петров, А.И. Русаленко // Лесное хозяйство.- 1978. - № 4. - С. 70-71.
- Сукачев, В.Н. О болотной сосне / В.Н. Сукачев // Лесной журнал. -1905. -Вып. 3. - С. 354-372.
- Сунцов, А.В. Формовое разнообразие сосны обыкновенной в Центральной Туве /А.В. Сунцов // Изменчивость и интродукция древесных растений Сибири. - Красноярск: ИЛИД СО АН СССР, 1984. - С. 124-132.
- Усольцев, В.А. Биоэкологические аспекты таксации фитомассы древостоев / В.А. Усольцев.- Екатеринбург: УрО РАН, 1997. - 215 с.
- Шульга, В.В. О карликовой форме сосны и “ведьминой метле” / В.В. Шульга // Лесоведение.- 1979.- № 3. - С. 82-86.
- Chisman, H. A Dwarf Form of Eastern White Pine (*Pinus strobus* L.) / H. Chisman, N. Lylo // Journal of Forestry. - 1958.- Vol. 56. - N2. - P. 110-112.
- Zimmermann, M.H. Trees structure and function / M.H. Zimmermann, C.L. Brown.- Berlin-New York: Springer, 1980. - 336 p.

Поступила в редакцию 28 декабря 2011 г.
Принята к печати 01 марта 2012 г.