

DOI: 10.31862/2500-2961-2020-10-2-151-169

Е.А. Пинаевская, С.Н. Тарханов, А.С. Пахов

Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики
имени академика Н.П. Лаверова
Уральского отделения Российской академии наук,
163000, г. Архангельск, Российская Федерация

Особенности роста разных форм сосны обыкновенной в кустарничково-сфагновом типе леса устья реки Онега

Сосна (*Pinus sylvestris* L.) – основной древесный вид лесных экосистем Европейского Севера России, поэтому необходимы углубленные исследования разнообразия форм и ростовых процессов этого растения. Формы у сосны выделяются по ряду морфологических и других признаков. В условиях длительного избыточного увлажнения почвы наблюдается совместное произрастание различных форм сосны. Цель работы – изучение роста разных форм сосны по морфоструктурным показателям в кустарничково-сфагновом типе леса устья реки Онега. Исследования роста деревьев по форме апофиза семенных чешуй шишек и габитусу кроны проведены в разновозрастных кустарничково-сфагновых сосняках на северо-западе Европейской части России (северная подзона тайги). Проведены морфометрические измерения вегетативной и генеративной сфер у форм сосны обыкновенной. Установлено, что преимущество по морфометрическим показателям, средним значениям радиального прироста, поздней и ранней древесины имеет сосна с «выпуклой» формой апофиза по сравнению с деревьями, имеющие «плоскую» форму. У форм с разным габитусом кроны выявлено, что преимущество по морфометрическим показателям ствола и кроны имеет «обычная» форма. Деревья «обычной» формы имеют более крупные шишки, большую величину радиального прироста и макроструктурные показатели древесины (ранняя и поздняя зоны годичного кольца) по сравнению с «болотной».

© Пинаевская Е.А., Тарханов С.Н., Пахов А.С., 2020

Контент доступен по лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License
The content is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License

Ключевые слова: *Pinus sylvestris* L., формы сосны обыкновенной, морфометрические показатели деревьев, радиальный прирост сосны

Благодарности. Исследование проведено в ходе выполнения государственного задания по теме: «Структура и изменчивость популяций лесных сообществ на приарктических территориях Севера Русской равнины», № гос. регистрации АААА-А18-118011690221-0.

ДЛЯ ЦИТИРОВАНИЯ: Пинаевская Е.А., Тарханов С.Н., Пахов А.С. Особенности роста разных форм сосны обыкновенной в кустарничково-сфагновом типе леса устья реки Онега // Социально-экологические технологии. 2020. Т. 10. № 2. С. 151–169. DOI: 10.31862/2500-2961-2020-10-2-151-169

Original research

DOI: 10.31862/2500-2961-2020-10-2-151-169

E.A. Pinaevskaya, S.N. Tarkhanov, A.S. Pakhov

N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research,
Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,
Arkhangelsk, 163000, Russian Federation

Growth features of different forms of scots pine in the shrub-sphagnum forest type estuary of the Onega River

Pinus sylvestris L. is the main tree species of forest ecosystems in the European North of Russia, therefore, in-depth studies of the diversity of forms and growth processes of this plant are important. Forms in pine stand out according to morphological and other characteristics. In conditions of prolonged excessive soil moisture, the joint growth of various forms of pine is observed. The aim of the work is to study the growth of various forms of pine according to morphostructural characteristics in the shrub-sphagnum forest type estuary of the Onega River. Investigations of tree growth (according to the form of seed cone scales apophysis and crown habit) were carried out in shrub-sphagnum pine forests of different ages in the north-west of the European part of Russia (northern taiga subzone). Morphometric measurements of the vegetative and generative spheres in the forms of scots pine

were made. It is established that the advantage in morphometric characteristics, average values of radial growth, late and early wood has a pine tree with a «convex» apophysis form. The advantage with respect to the morphometric characteristics of the trunk and crown is form with «ordinary» crown habit. The «ordinary» form has larger cones, a larger value of radial growth and macrostructural parameters of wood compared to the «swamp».

Key words: *Pinus sylvestris* L., forms of scots pine, morphometric characteristics of trees, radial growth of pine

Acknowledgments. This study was carried out on the topic of the state assignment «The structure and variability of forest community populations in the Subarctic territory of the North of the Russian Plain», project No. AAAA-A18-118011690221-0.

FOR CITATION: Pinaevskaya E.A., Tarkhanov S.N., Pakhov A.S. Growth features of different forms of scots pine in the shrub-sphagnum forest type estuary of the Onega River. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2020. Vol. 10. № 2. Pp. 151–169. (In Russ.) DOI: 10.31862/2500-2961-2020-10-2-151-169

Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) – один из основных древесных видов лесных экосистем Европейского Севера России, вид, обладающий экологической пластичностью и высокой индивидуальной изменчивостью. Для изучения разнообразия форм и ростовых процессов необходимы углубленные исследования *P. sylvestris* L.

Исследования по дифференциации сосны по ряду морфологических и других признаков расширили представления о внутривидовых формах [Правдин, 1964; Мамаев, 1972; Путенихин, 2000; Farjon, 2001]. Из морфологических признаков комплексным индикатором, фиксирующим информацию за длительное время, у древесных растений является радиальный прирост [Ваганов, Пашкин, 2000; Linderholm et al., 2002; Shiyatov, 2003; Mazera, 2005; Радиальный прирост сосны..., 2013]. К настоящему времени имеются данные по росту разных форм сосны в условиях длительного избыточного увлажнения почвы разных районов Архангельской области [Тарханов и др., 2014, 2018; Пинаевская, Тарханов, 2018, 2019 и др.], но работы по изменчивости морфометрических признаков у морфологических форм сосны, произрастающих в устье реки Онега, не проводились.

У всех хвойных древесных видов репродуктивный этап развития представлен ежегодными параллельными циклами вегетативного и генеративного морфогенеза. Признаки генеративных органов (цвет мужских и женских стробиллов, семян, форма апофиза семенных чешуй

шишек и др.) являются надежными маркерами морфологических форм у сосны, т.к. стабильны во всех метамерах кроны деревьев и во времени [Мамаев, 1972; Путенихин, 2000]. В условиях длительного избыточного увлажнения почвы наблюдается совместное произрастание различных форм сосны. Визуально выделяются формы у сосны по габитуальным особенностям кроны: «болотная» форма, отличительными признаками которой являются небольшие приросты побегов, компактный или уродливый внешний вид с разнообразной формой кроны, и «обычная» форма – с типичными морфологическими признаками для деревьев этого возраста [Аболин, 1915; Селекция лесных пород..., 1982; Тарханов, Бирюков, 2013].

Цель исследования – изучение роста разных форм сосны (*Pinus sylvestris* L.) по морфоструктурным показателям в кустарничково-сфагновом типе леса устья реки Онега.

Задачи исследования: изучить изменчивость морфометрических признаков вегетативной и генеративной сфер у форм сосны с разной формой апофиза семенных чешуй шишек («выпуклая» и «плоская»); выявить различия по морфоструктурным признакам у форм по габитусу кроны («обычная» и «болотная»); выявить особенности в радиальном приросте и макроструктурных показателях древесины у деревьев выделенных форм.

Материалы и методы

Исследования роста разных форм сосны (*Pinus sylvestris* L.) проведены в разновозрастных сосняках кустарничково-сфагновых (Va класс бонитета) устья реки Онега (северная подзона тайги) на 4 пробных площадях (63°53 с.ш.; 38°06 в.д.) в 2017 г.

Средний возраст древостоя составляет 140–160 лет, средняя высота – 7 м, средний диаметр (на высоте 1,3 м) – 12 см. По признакам генеративных органов отобраны деревья с разной формой апофиза семенных чешуй шишек: «выпуклая» (f. *gibba*) и «плоская» (f. *plana*) [Правдин, 1964]. По внешнему облику деревьев выделены «обычная» (типичный для вида внешний вид) и «болотная» (деревья отличаются от типичного облика по ряду морфологических признаков) формы [Аболин, 1915]. В исследованиях по «болотной» сосне В.Н. Сукачев детально описал 3 морфологические формы, Р.И. Аболин характеризовал 4. Все они отличались слабым ростом. В данном исследовании авторы опирались на данный подход, но не ограничивались общепринятым выделением форм у сосны в болотных насаждениях.

Объем выборки каждой формы составил 37–40 деревьев. Выделение форм по типу апофиза семенных чешуй шишек и габитусу кроны проводилось на одних и тех же деревьях (всего 80 деревьев).

У деревьев разных форм измерены морфометрические показатели вегетативной сферы, отобраны керны древесины (2 образца с каждого дерева на высоте 1,3 м) и проведен сбор шишек (10 штук с каждого дерева) (в полевых условиях). В лабораторных условиях определены морфометрические показатели шишек и семенных чешуй (в сухом состоянии). Методом световой микроскопии определены радиальный прирост, ширина зон поздней и ранней древесины.

Обработка материала выполнена с помощью общепринятых методик, дендрохронологического анализа и статистического расчета в программе Statistica.

Результаты

Надежными диагностическими и селекционными признаками у сосны является форма апофиза семенных чешуй шишек. В кустарничково-сфагновых сосняках устья реки Онега преимущество по морфометрическим показателям ствола и кроны имеет сосна с «выпуклой» формой апофиза по сравнению с деревьями, имеющие «плоскую» форму ($t > t_{0,05}$) (рис. 1). Форма *f. plana* имеет большие значения коэффициентов вариации по высоте ствола (29%) и протяженности кроны (47%) по сравнению с формой *f. gibba* (17 и 28% соответственно). По диаметру ствола и диаметру кроны формы имеют близкие значения и соответствуют низкому и среднему уровню (13–19%). Установлены достоверные различия между сосной с «выпуклой» и «плоской» формой апофиза по длине и массе шишки, длине и высоте апофиза ($t > t_{0,05}$) (см. рис. 1). Коэффициент изменчивости морфоструктурных параметров шишек у разных форм имеет близкие значения и соответствует низкому – повышенному уровню (8–34%).

Сосна с «выпуклой» формой достоверно превосходит деревья с «плоским» апофизом по средним значениям годовичного кольца ($t > t_{0,01}$), поздней ($t > t_{0,001}$) и ранней ($t > t_{0,05}$) древесины (табл. 1).

Во временных рядах радиального прироста сосна с «плоской» формой апофиза доминирует по образованию ранней и поздней древесины в молодом возрасте (до 10 лет), а с 30 лет отмечается превосходство по показателям деревьев с «выпуклой». В возрасте 60–70 лет до 120–130 лет у форм отмечаются близкие значения поздней и ранней древесины, а с 140 лет деревья с «выпуклой» формой преобладают по значениям над «плоской» (рис. 2).

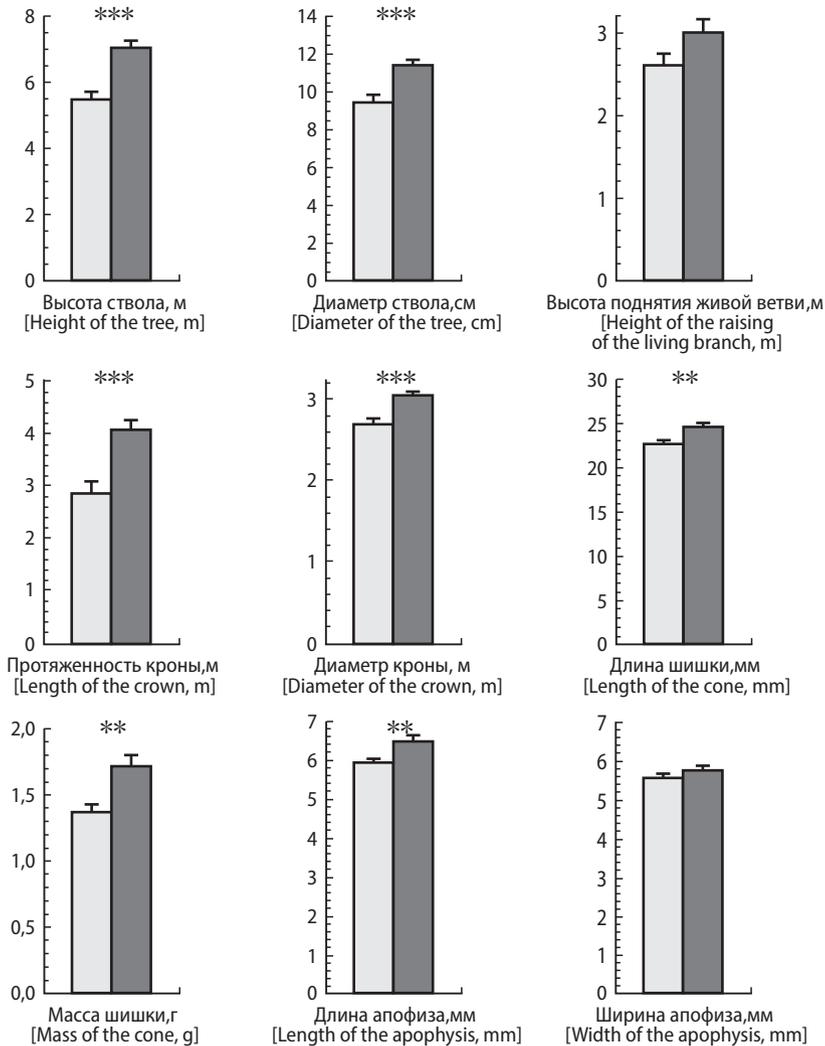


Рис. 1. Морфометрические показатели (среднее значение с ошибкой) вегетативной и генеративной сфер сосны с разной формой апофиза семенных чешуй шишек.

* $t > t_{0,05}$; ** $t > t_{0,01}$; *** $t > t_{0,001}$

Fig. 1. Morphometric characteristics of the vegetative and generative spheres of pine with different forms of seed cones scales apophysis.

* $t > t_{0,05}$; ** $t > t_{0,01}$; *** $t > t_{0,001}$

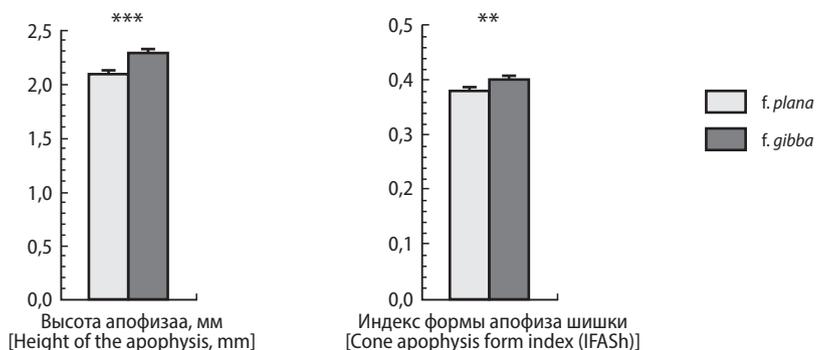


Рис. 1. Окончание

Fig. 1. Continuation

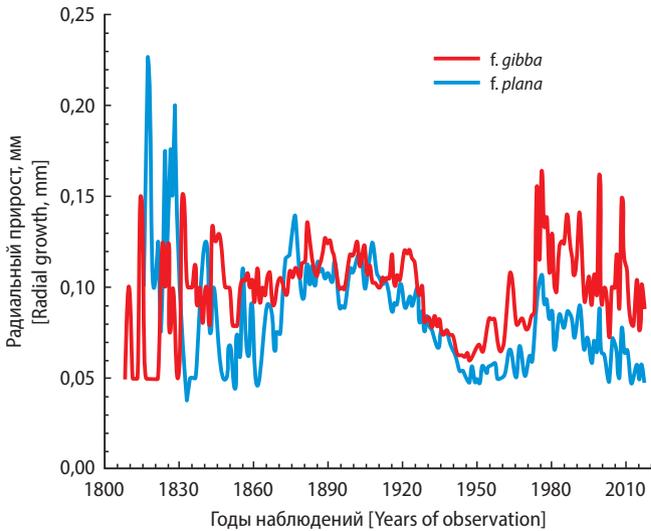
Таблица 1

**Изменчивость радиального прироста сосны
с разной формой апофиза семенных чешуй шишек
[The variability of radial growth of pine with different forms
of seed cone scales apophysis]**

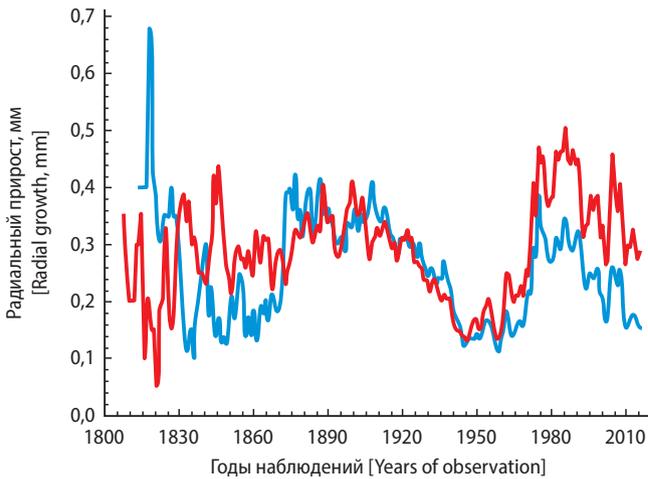
Показатели [Characteristics]		Форма апофиза [Apophysis form]		t-критерий [t-test]
		<i>f. gibba</i>	<i>f. plana</i>	
Радиальный прирост, мм [Radial growth, mm]	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	0,45 ± 0,03	0,34 ± 0,02	2,86
	min-max	0,25–1,26	0,19–0,84	
	C.V., %	45	38	
Поздняя древесина, мм [Late wood, mm]	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	0,11 ± 0,01	0,08 ± 0,004	3,83
	min-max	0,06–0,28	0,06–0,17	
	C.V., %	38	30	
Ранняя древесина, мм [Early wood, mm]	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	0,33 ± 0,03	0,26 ± 0,02	2,18
	min-max	0,01–0,98	0,13–0,68	
	C.V., %	51	41	

Примечание. $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$ – среднее значение с ошибкой; min-max – минимальное и максимальное значения; C.V. – коэффициент вариации.

[Note: $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$ – average value with an error; min-max – minimum and maximum values; C.V. – the coefficient of variation.]



a



b

Рис. 2. Временная динамика макроструктурных показателей древесины у сосны с разной формой апофиза семенных чешуй шишек:

a – поздняя древесина; *b* – ранняя древесина

Fig. 2. Temporal dynamics of macrostructural parameters of wood of pine with different forms of seed cones scales apophysis:

a – late wood; *b* – early wood

Выделенные формы имеют близкие значения по числу годичных колец в 1 см в возрасте 30 (18 и 19 шт.) и 70 (28 и 32 шт.) лет. В более старшем возрасте отмечается большее значение числа слоев у деревьев с «плоской» формой (32 шт.), по сравнению с «выпуклой» (25 шт.) (рис. 3). Древесина разных форм сосны характеризуется близкими значениями содержания поздней зоны в разном возрасте (19–25%) (рис. 3).

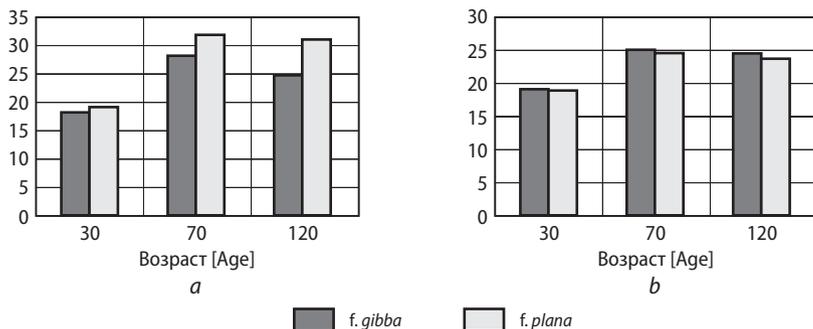


Рис. 3. Изменение числа годичных слоев в 1 см (а) и содержания поздней древесины (б) с возрастом у сосны с разной формой апофиза семенных чешуй шишек

Fig. 3. The number of annual layers of 1 cm (a) and change in the content of late wood (b) with age of pine with different forms of seed cones scales apophysis

В условиях длительного избыточного увлажнения почв отмечается разнообразие морфологических форм у сосны, в том числе и по габитусу кроны. В кустарничково-сфагновом типе леса устья реки Онега установлено, что преимущество по морфометрическим показателям ствола и кроны имеет форма с «обычной» кроной ($t > t_{0,05}$) (рис. 4). Близкие значения коэффициента вариации формы имеют по высоте ствола, протяженности, диаметру кроны и соответствуют низкому – повышенному уровню (13–34%). По диаметру ствола деревья «болотной» формы имеют большие значения коэффициента вариации (18%), а высоте поднятой живой ветви – «обычная» форма (40%). «Обычная» форма имеет более крупные шишки, по сравнению с «болотной» (см. рис. 4). Уровни изменчивости морфометрических параметров шишек невысокие (низкий – повышенный уровень) (8–34%).

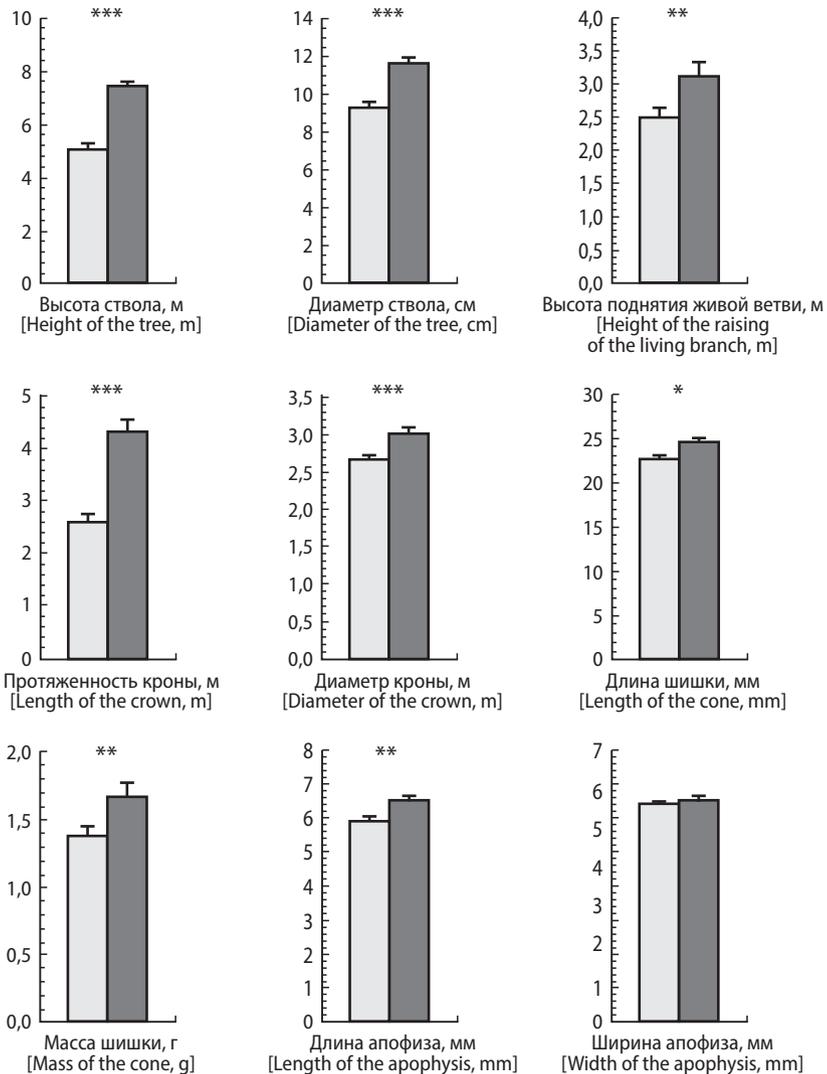


Рис. 4. Морфометрические показатели вегетативной и генеративной сфер сосны с разным габитусом кроны.

* $t > t_{0,05}$; ** $t > t_{0,01}$; *** $t > t_{0,001}$

Fig. 4. Morphometric characteristics of the vegetative and generative spheres of pine with different crown habit.

* $t > t_{0,05}$; ** $t > t_{0,01}$; *** $t > t_{0,001}$

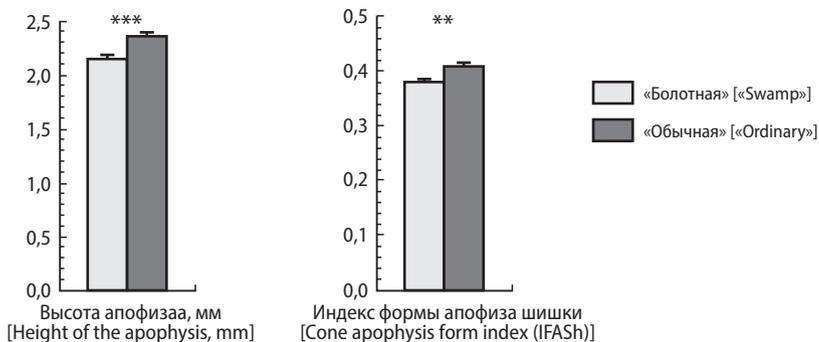


Рис. 4. Окончание

Fig. 4. Continuation

«Болотная» по габитусу форма сосны имеет меньшие значения радиального прироста по сравнению с «обычной» ($t > t_{0,001}$). Деревья «обычной» формы достоверно превосходят «болотную» форму по средним значениям поздней и ранней древесины ($t > t_{0,001}$) (табл. 2).

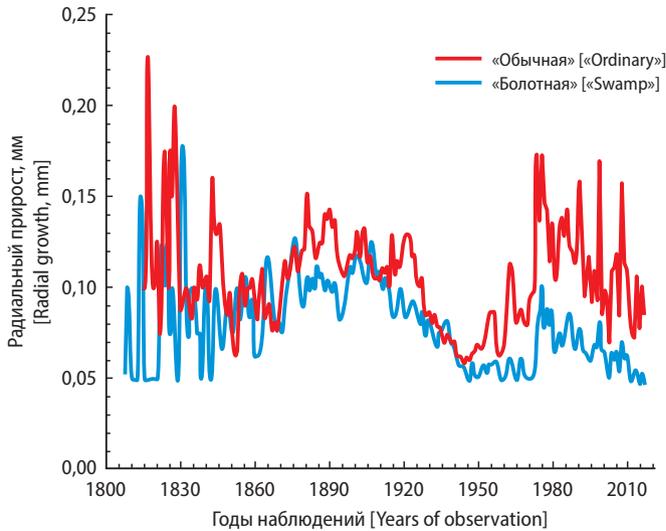
Таблица 2

Изменчивость радиального прироста у сосны с разным габитусом кроны
[The variability of radial growth of pine with different crown habit]

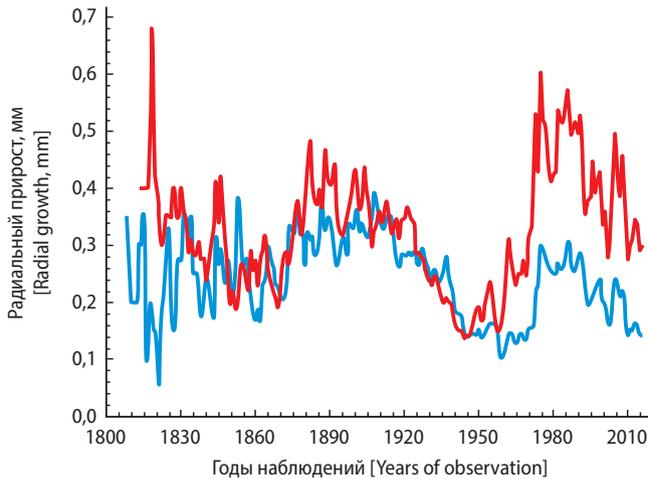
Показатели [Characteristics]	Габитус кроны [Crown habit]		t-критерий [t-test]	
	«обычная» [«ordinary»]	«болотная» [«swamp»]		
Радиальный прирост, мм [Radial growth, mm]	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	0,50 ± 0,04	0,32 ± 0,01	4,87
	min-max	0,19-1,26	0,23-0,46	
	C.V., %	43	19	
Поздняя древесина, мм [Late wood, mm]	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	0,11 ± 0,01	0,08 ± 0,002	5,39
	min-max	0,06-0,28	0,06-0,11	
	C.V., %	37	18	
Ранняя древесина, мм [Early wood, mm]	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	0,38 ± 0,03	0,24 ± 0,01	4,88
	min-max	0,13-0,98	0,15-0,35	
	C.V., %	46	21	

Примечание. $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$ – среднее значение с ошибкой; min-max – минимальное и максимальное значения; C.V. – коэффициент вариации.

[Note: $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$ – average value with an error; min-max – minimum and maximum values; C.V. – the coefficient of variation.]



a



b

Рис. 5. Временная динамика макроструктурных показателей древесины у сосны с разным габитусом кроны:

a – поздняя древесина; *b* – ранняя древесина

Fig. 5. Temporal dynamics of macrostructural parameters of wood of pine with a different crown habit:

a – late wood; *b* – early wood

Наибольшие значения прироста в древесно-кольцевых рядах у «обычной» формы отмечаются в старшем возрасте (150–200 лет). Близкие значения прироста формы имеют в 20-, 60-, 120–140-летнем возрасте (рис. 5). «Обычная» и «болотная» формы имеют близкие значения по количеству годичных колец в 1 см в возрасте 20–30 (17 и 20 шт.) и 70 (26 и 31 шт.) лет. В возрасте 120 лет отмечается большее значение слоев у «болотной» формы (32 шт.), по сравнению с деревьями «обычной» (23 шт.) (рис. 6). Древесина разных форм сосны характеризуется близкими значениями содержания поздней зоны в разном возрасте (18 – 24%) (см. рис. 6).

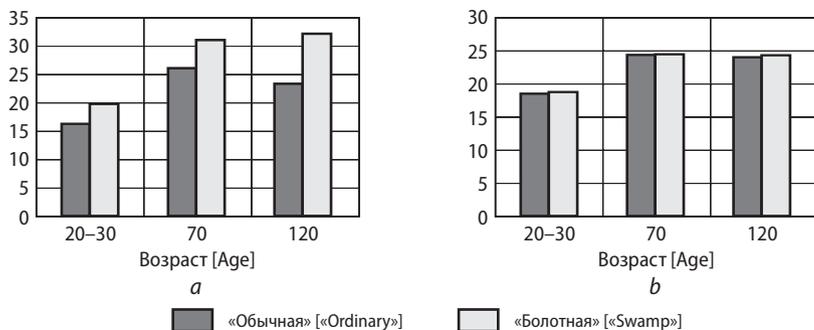


Рис. 6. Изменение числа годичных слоев в 1 см (а) и содержания поздней древесины (б) с возрастом у сосны с разным габитусом кроны

Fig. 6. The number of annual layers of 1 cm (a) and change in the content of late wood (b) with age of pine with a different crown habit

Обсуждение результатов

Полученные результаты об изменчивости ростовых показателей дополняют сведения о разнообразии форм сосны северных ценопопуляций. Изменчивость шишек сосны обыкновенной по морфологическим свойствам изучалась рядом исследователей [Правдин, 1964; Дворецкий, 1993; Видякин, 1995]. По данным С.А. Мамаева (1972) соотношение вариаций сосны по форме апофиза на разной широте не меняется. Есть сведения, что на севере Архангельской области соотношение особей с «плоским» апофизом составляет 27%, «выпуклым» – 71% и «крючковатым» – 2% [Листов, 1990]. В Восточной Сибири преобладают деревья с «выпуклой» формой (74%), в меньшем количестве представлены деревья с «плоской» (19%) и «крючковатой» (7%) формой [Кузьмина, 1978]. Установлена значительная вариабельность встречаемости сосны

с разной формой апофиза в Костромской области: на западе доминируют по численности деревья с «выпуклой» формой; на востоке – деревья с апофизом в виде крючка¹; центр области – деревья с «плоской» формой [Иванов, 2011]. Частота встречаемости сосны с «выпуклой» формой апофиза семенных чешуй (*f. gibba*) в сосняках кустарничково-сфагновых устья реки Онега составляет 65%, а с «плоской» формой (*f. plana*) – 35%. Сосна с «выпуклой» формой апофиза превосходит деревья с «плоской» формой по некоторым морфометрическим признакам и средним значениям радиального прироста. При делении ряда радиального прироста на разные временные промежутки с шагом 10 (2007–2016 гг.), 50 (1967–2016 гг.) и 100 (1917–2016 гг.) лет, установлено, что деревья «выпуклой» формы (0,39–0,49 мм) имеют большие средние значения камбиального роста по сравнению с «плоской» формой (0,24–0,31 мм) ($t > t_{0,001}$) (рис. 2). Ранее были выявлены различия по морфоструктурным показателям у форм (*f. gibba* и *f. plana*) среднетаежных и лесотундровых ценопопуляций [Пинаевская, Тарханов, 2016, 2019].

В условиях длительного избыточного увлажнения почвы растут различные формы сосны. На нетипичный для вида внешний облик сосны в таких условиях указывали ряд работ [Сукачев, 1905; Аболин, 1915; Правдин, 1964; Мамаев, 1972]. Отмечается, что в северной части Архангельской области (Северо-Двинской бассейн) соотношение «болотной» и «обычной» форм в среднем составляет 1 к 10 [Тарханов, Бирюков, 2013]. Частота встречаемости «обычной» формы в сосняках кустарничково-сфагновых устья реки Онега составляет 85%, а «болотной» – 15%. Установлено, что деревья с разным габитусом кроны различаются по большинству морфометрических показателей. «Болотная» форма имеет меньшие средние значения радиального прироста по сравнению с «обычной». В разном возрасте деревья «обычной» формы имеют большие средние значения радиального прироста по сравнению с «болотной» формой, особенно это выражено в старшем возрасте ($t > t_{0,001}$) (см. рис. 5). Ранее установлено, что в бассейне реки Северная Двина (северная подзона тайги) и устье реки Вычегда (средняя подзона тайги) «болотная» форма значительно уступает в росте «обычной» по высоте и диаметру ствола (в 1,3–2,6 раза), длине кроны (в 2–3,6 раза), радиальному приросту (не менее чем в 2 раза) [Пинаевская, 2016; Пинаевская, Тарханов, 2018].

Формы у сосны сочетают в себе разные морфологические признаки. Деревья с «выпуклой» формой апофиза и «обычным» габитусом кроны

¹ В анализ наших исследований не были включены деревья *f. reflexa* (апофиз семенных чешуй шишек в виде крючка) в связи с единственным присутствием в выборке.

имеют большие морфометрические показатели, а особи с «плоским» апофизом и «болотной» формы отстают в росте. В изучаемом типе леса (устье реки Онега) встречаемость деревьев с сочетанием этих признаков («выпуклая» форма апофиза и «обычная» форма; «плоская» форма апофиза и «болотная» форма) составляет 40%. Деревья «обычной» формы с «выпуклым» апофизом семенных чешуй шишек имеют большие значения по высоте дерева ($7,4 \pm 0,21$ м), диаметру ствола ($11,8 \pm 0,30$ см) и средним значениям радиального прироста ($0,49 \pm 0,04$ мм) по сравнению с деревьями «болотной» формы, имеющие «плоский» тип апофиза (высота дерева $5,0 \pm 0,22$ м; диаметр ствола $9,1 \pm 0,30$ см; радиальный прирост $0,31 \pm 0,01$ мм) ($t > t_{0,05}$). Это указывает на важность изучения роста сосны с учетом экологических и наследственных факторов.

Заключение

В сосняках кустарничково-сфагновых устья реки Онега по численности преобладают деревья с «выпуклой» формой апофиза семенных чешуй и «обычная» форма (65–85%). Эти формы имеют большие морфометрические показатели по сравнению с альтернативными. Изучение особенностей роста у разных форм сосны обыкновенной, выявление закономерностей изменчивости морфометрических показателей и радиального прироста расширяет представления о внутривидовом разнообразии, характере адаптаций и направленности приспособительных процессов к этим условиям.

Выводы

1. Сосна с «выпуклой» формой апофиза (*f. gibba*) имеет большие высоту и диаметр ствола на высоте 1,3 м, протяженность и диаметр кроны (на 13–43%), а также величину радиального прироста и морфометрические показатели шишки по сравнению с деревьями, имеющие «плоскую» форму (*f. plana*).

2. Во временной динамике радиального прироста отмечается преобладание формы *f. plana* в молодом возрасте, а в более старшем возрасте явное преимущество в росте имеет *f. gibba*. Последняя существенно превосходит форму *f. plana* по величине прироста поздней и ранней древесины.

3. Деревья «обычной» формы превосходят по морфометрическим показателям вегетативной и генеративной сфер «болотную» форму (в 1,1–1,7 раза). Наибольшие значения прироста в древесно-кольцевых рядах у «обычной» формы отмечаются в старшем возрасте.

Библиографический список / References

Аболин Р.И. Болотные формы *Pinus sylvestris* L. // Труды Ботанического музея АН. 1915. Вып. 14. С. 62–84. [Abolin R.I. Swampforms of *Pinus sylvestris* L. *Trudy Botanicheskogo muzeya AN*. 1915. Issue 14. Pp. 62–84. (In Russ.)]

Ваганов Е.А., Шашкин А.В. Рост и структура годичных колец хвойных. Новосибирск, 2000. [Vaganov E.A., Shashkin A.V. Rost i struktura godichnykh kolets khvoynykh [Growth and structure of conifer tree rings]. Novosibirsk, 2000.]

Видякин А.И. Изменчивость формы апофизов шишек в популяциях сосны обыкновенной на востоке Европейской части России // Экология. 1995. № 5. С. 356–362. [Vidyakin A.I. Variability of the shape of cone apophysis in populations of scots pine in the east of the European part of Russia. *Russian Journal of Ecology*. 1995. No. 5. Pp. 356–362. (In Russ.)]

Дворецкий Н.И. Изменчивость морфологических признаков сосны обыкновенной в Восточном Забайкалье // Лесоведение. 1993. № 4. С. 77–80. [Dvoretzkiy N.I. Variability of morphological features of scots pine in East Transbaikalia. *Russian Journal of Forest Science*. 1993. No.4. Pp. 77–80. (In Russ.)]

Иванов А.М. Изучение морфологической изменчивости шишек сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в Костромской области // Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник. 2011. № 4. С. 192–195. [Ivanov A.M. Studying of the morphological variability of cones pines (*Pinus sylvestris* L.) in the Kostroma region. *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa – Lesnoi vestnik*. 2011. No. 4. Pp. 192–195. (In Russ.)]

Кузьмина Н.А. Изменчивость генеративных органов сосны обыкновенной в Приангарье // Селекция хвойных пород Сибири. Красноярск, 1978. С. 96–120. [Kuzmina N.A. Variability of the generative organs of scots pine in Angara]. *Selektsiya khvoynykh porod Sibiri*. Krasnoyarsk, 1978. Pp. 96–120. (In Russ.)]

Листов А.А. Семяношение сосны в лишайниковых борах Севера // Селекция и семеноводство хвойных пород на Европейском Севере. 1990. С. 51–60. [Listov A.A. Softwood breeding and seed production in the European North. *Selektsiya i semenovodstvo khvoynykh porod na Evropeiskom Severe*. 1990. Pp. 51–60. (In Russ.)]

Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства *Pinaceae* на Урале). М., 1972. [Mamaev S.A. Formy vnutrividovoi izmenchivosti drevesnykh rastenii (na primere semeistva *Pinaceae* na Urале) [Forms of intraspecies variability of ligneous plants (on the example of the *Pinaceae* family in the Urals)]. Moscow, 1972.]

Пинаевская Е.А. Рост разных форм сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на болотных почвах северной тайги // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. 2016. № 11 (122). С. 163–170. [Pinaevskaya E.A. Growth of different forms of *Pinus sylvestris* L. on marshy soils of the northern taiga. *Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. 2016. No. 11 (122). Pp. 163–170. (In Russ.)]

Пинаевская Е.А., Тарханов С.Н. Закономерности роста форм сосны (*Pinus sylvestris* L.) с разной формой апофиза семенных чешуй на северной границе ареала Европейской части России // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2016. Т. 18. № 2-2. С. 483–487. [Pinaevskaya E.A., Tarkhanov S.N. Growth regularities of *Pinus sylvestris* L. with different forms

of seed scales apophysis on the areal northern border of European Russia. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii nauk*. 2016. Vol. 18. No. 2-2. Pp. 483–487. (In Russ.)

Пинаевская Е.А., Тарханов С.Н. Оценка изменчивости роста у разных форм сосны обыкновенной в условиях постоянного избыточного увлажнения почв средней тайги // Лесохозяйственная информация. 2018. № 4. С. 5–11. [Pinaevskaya E.A., Tarkhanov S.N. Estimation of growth variability in different forms of Scots pine in conditions of constant overwetting of soils in the middle taiga. *Lesokhozyaystvennaya informatsiya*. 2018. No. 4. Pp. 5–11. (In Russ.)]

Пинаевская Е.А., Тарханов С.Н. Особенности роста разных форм сосны в среднеэтажных кустарничково-сфагновых сосняках в устьях рек Вага и Вычегда // Лесной вестник. 2019. Т. 23. № 6. С. 29–36. [Pinaevskaya E.A., Tarkhanov S.N. Growth peculiarities of different pine forms in middle of couple-sphagnetic orders of the Vaga and Vychегда rivers. *Lesnoi vestnik / Forestry Bulletin*. 2019. Vol. 23. No. 6. Pp. 29–36. (In Russ.)]

Правдин Л.Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М., 1964. [Pravdin L.F. *Sosna obyknovennaya. Izmenchivost, vnutrividovaya sistematika i selektsiya* [Scots pine. Variability, intraspecific systematics and breeding]. Moscow, 1964.]

Путенихин В.П. Популяционная структура и сохранение генофонда хвойных видов на Урале: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Красноярск, 2000. [Putenikhin V.P. *Populyatsionnaya struktura i sokhranenie genofonda khvoynnykh vidov na Urale* [Population structure and conservation of coniferous species gene pool in the Urals]. Dr. Hab. theses. Krasnoyarsk, 2000.]

Радиальный прирост сосны в сфагновых сосняках лесной зоны России и глобальные факторы среды / Lovelius Н.В., Дьяконов К.Н., Пальчиков С.Б. и др. // Общество. Среда. Развитие. 2013. № 4. С. 251–259. [Lovelius N.V., Dyakonov K.N., Palchikov S.B. et al. Radial growth of pine in sphagnum pine forests of the Russian forest zone and global environmental factors. *Obshchestvo. Sreda. Razvitie*. 2013. No. 4. Pp. 251–259. (In Russ.)]

Селекция лесных пород / Молотков П.И., Патлай И.Н., Давыдова Н.И. и др. М., 1982. [Molotkov P.I., Patlai I.N., Davydova N.I. et al. *Selektsiya lesnykh porod* [Forest Breeding]. Moscow, 1982.]

Сукачев В.Н. О болотной сосне // Лесной журнал. 1905. Т. 35. Вып. 3. С. 354–372. [Sukachev V.N. About the swamp pine. *Lesnoi zhurnal*. 1905. Vol. 35. Issue 3. Pp. 354–372. (In Russ.)]

Тарханов С.Н., Бiryukov С.Ю. Формовое разнообразие *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в бассейне Северной Двины // Растительные ресурсы. 2013. Т. 49. № 4. С. 481–490. [Tarkhanov S.N., Biryukov S.Yu. Form diversity of *Pinus sylvestris* (Pinaceae) in the Northern Dvina basin. *Rastitelnye resursy*. 2013. Vol. 49. No. 4. Pp. 481–490. (In Russ.)]

Тарханов С.Н., Пинаевская Е.А., Аганина Ю.Е. Адаптивные реакции морфологических форм сосны (*Pinus sylvestris* L.) в стрессовых условиях северной тайги (на примере Северо-Двинского бассейна) // Сибирский экологический журнал. 2018. Т. 25. № 4. С. 425–437. [Tarkhanov S.N., Pinaevskaya E.A., Aganina Yu.E. Adaptive responses of morphological forms of the pine (*Pinus sylvestris* L.) under stressful conditions of the northern taiga (in the Northern Dvina Basin). *Contemporary Problems of Ecology*. 2018. Vol. 25. No. 4. Pp. 425–437. (In Russ.)]

Тарханов С.Н., Пинаевская Е.А., Аншукова Ю.Е. Морфоструктурные особенности и изменчивость биохимических признаков форм *Pinus sylvestris* (Pineceae) в условиях избыточного увлажнения почв северной тайги // Растительные ресурсы. 2014. Т. 50. № 4. С. 567–578. [Tarkhanov S.N., Pinaevskaya E.A., Anshukova Yu.E. Morpho-structural features and variability of biochemical characters of *Pinus sylvestris* (Pineceae) variants under overwetting of soils in the northern taiga. *Rastitelnye Resursy*. 2014. Vol. 50. No. 4. Pp. 567–578.]

Farjon A. World Checklist and Bibliography of Conifers. Kew: Royal Botanic Gardens, 2001.

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

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

Shiyatov S.G. Rates of change in the upper treeline ecotone in the Polar Ural Mountains. *Pages News*. 2003. Vol. 11. № 1. Pp. 8–10.

Статья поступила в редакцию 27.03.2020, принята к публикации 13.05.2020

The article was received on 27.03.2020, accepted for publication 13.05.2020

Сведения об авторах / About the authors

Пинаевская Екатерина Александровна – кандидат биологических наук; научный сотрудник лаборатории экологии популяций и сообществ, Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаверова Уральского отделения РАН, г. Архангельск

Ekaterina A. Pinaevskaya – PhD in Biology; researcher at the Laboratory of Ecology of Populations and Communities, N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Arkhangelsk

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-1877-1412>

E-mail: epinaevskaya@yandex.ru

Тарханов Сергей Николаевич – доктор биологических наук; заведующий лабораторией экологии популяций и сообществ, Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаверова Уральского отделения РАН, г. Архангельск

Sergey N. Tarkhanov – Dr. Hab. in Biology, head at the Laboratory of Ecology of Populations and Communities, N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Arkhangelsk

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9037-8995>

E-mail: tarkse@yandex.ru

Пахов Александр Сергеевич – младший научный сотрудник лаборатории экологии популяций и сообществ, Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаверова Уральского отделения РАН, г. Архангельск

Aleksandr S. Pakhov – junior researcher at the Laboratory of Ecology of Populations and Communities, N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Arkhangelsk

E-mail: aleksander.pakhoff@yandex.ru

Заявленный вклад авторов

Е.А. Пинаевская – отбор кернов древесины сосны, морфометрические измерения, дендрохронологический анализ, статистическая обработка данных и интерпретация результатов, подготовка текста статьи.

С.Н. Тарханов – общее руководство направлением исследования, подготовка текста статьи.

А.С. Пахов – сбор и первичная обработка материала (образцы шишек, керны древесины сосны).

Contribution of the authors

E.A. Pinaevskaya – pine wood core sampling, morphometric measurements, dendrochronological analysis, statistical processing data and interpretation of the results, preparation of the text of the article.

S.N. Tarkhanov – general direction of research, preparation of the text of the article.

A.S. Pakhov – collection and primary processing of material (samples of cones, cores of pine wood).

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи

All authors have read and approved the final manuscript