

УДК 630*561.21+630*811.42

РАДИАЛЬНЫЙ РОСТ И ДОЛЯ ПОЗДНЕЙ ДРЕВЕСИНЫ У СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В ГЕОГРАФИЧЕСКИХ КУЛЬТУРАХ В ЗАПАДНОЙ И СРЕДНЕЙ СИБИРИ

С. Р. Кузьмин¹, Р. В. Роговцев²

¹ *Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН – Обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50/28*

² *Российский центр защиты леса, Центр защиты леса Новосибирской области
630015, Новосибирск, ул. Гоголя, 221*

E-mail: skr_7@mail.ru, rvr79@mail.ru

Поступила в редакцию 18.02.2016 г.

Изучены ширина годичного кольца и доля поздней древесины у деревьев богучанского и сузунского климатипов сосны обыкновенной в географических культурах, созданных в южной тайге Средней Сибири (58°22'13" с. ш., 97°11'54" в. д.) и в лесостепи Западной Сибири (53°45'10" с. ш., 82°15'49" в. д.). Для богучанского климатипа пунктом происхождения является южная тайга Средней Сибири (Красноярский край), а пунктом испытания – лесостепная зона Западной Сибири (Новосибирская обл.). Для сузунского климатипа – наоборот, лесостепная зона в Западной Сибири является местом происхождения, а южная тайга в Средней Сибири – местом испытания. При сравнении средних многолетних значений доли поздней древесины у деревьев богучанского климатипа в южной тайге и в лесостепи выявлено, что они очень близки и равны 19 %. Погодичная изменчивость этого показателя в южной тайге заметно ниже и равна 17 %, а в лесостепи – 35 %. Средние многолетние значения доли поздней древесины у сузунского климатипа в пункте происхождения и испытания также оказались схожими (20 и 21 %). Изменчивость этого признака у сузунского климатипа выше, чем у богучанского, и равна 23 % в южной тайге и 42 % в лесостепи. Условия в южной тайге Средней Сибири по сравнению с лесостепью в Западной Сибири способствуют более отчетливо выраженным различиям между климатипами, которые проявляются в достижении максимальных приростов по диаметру в разном возрасте, в средних значениях ширины годичного кольца и доли поздней древесины, а также в разной реакции поздней древесины на погодные условия.

Ключевые слова: географические культуры, сосна обыкновенная, радиальный рост, поздняя древесина, Новосибирская область, Красноярский край.

DOI: 10.15372/SJFS20160611

ВВЕДЕНИЕ

Ширина годичного кольца древесины у хвойных видов и ее реакция на климатические факторы изучаются в разных лесорастительных условиях. Результаты исследований иногда носят разноречивый характер, но часто мнения и выводы совпадают. Исследования в лесостепных и степных регионах показали, что основное положительное влияние на радиальный прирост оказывают осадки, а средняя температура отдельных месяцев вегетационного периода либо не влияет, либо влияет отрицательно. Подтверж-

дают этот вывод исследования И. В. Вахниной (2013), которая отмечает, что для сосны обыкновенной в лесостепи Восточного Забайкалья высокие положительные значения корреляций отмечаются у индексов ширины годичного кольца с осадками мая, июня и июля, а достоверная связь с температурой отсутствует. Исследования ширины годичных колец у сосны обыкновенной в Приобских и ленточных борах (Рыгалова, Быков, 2015) выявили тесные положительные корреляционные связи радиального прироста с осадками апреля–июня и отрицательную – с температурой июня. Хронологии ширины го-

дичного кольца лиственницы и сосны в лесостепной зоне Хакасии (Бабушкина и др., 2010) показывают отрицательные реакции на повышение температуры первой половины вегетационного периода. И. В. Тихоновой с соавт. (2015) в Среднеобском бору выявлена отрицательная корреляционная связь годового прироста с температурой июля и положительная – с осадками марта, мая, июня и июля.

Исследования в южной, средней и северной тайге показывают положительное влияние средней температуры и суммы осадков отдельных месяцев вегетационного периода на радиальный прирост. Так, исследования А. Н. Николаева с соавт. (2011) на разных участках в Центральной Якутии выявили положительные корреляции радиального прироста лиственницы Каяндера с температурой марта и мая, сосны обыкновенной – с температурой апреля и мая. В результате исследований радиального прироста ели сибирской и лиственницы сибирской в подзоне северной тайги Западной Сибири Л. И. Агафоновым и М. А. Гурской (2012) выявлены положительные коэффициенты корреляции с температурой июля для ели и с температурой июня и июля для лиственницы.

Большее влияние температуры по сравнению с осадками всего вегетационного сезона выражается в высоких положительных коэффициентах корреляции индексов радиального прироста со среднемесячной температурой (май–первая половина июня и август) у лиственницы Гмелина в бассейне р. Нижняя Тунгуска вблизи пос. Тура (Бенькова и др., 2014). В другой работе (Табакова и др., 2011) на этой же территории для участка с береговой кромки получена положительная корреляция с осадками июня, для участков из долины временного водотока и с надпойменной террасы получены отрицательные корреляционные связи с осадками апреля и мая соответственно. Ни на одном из участков температура не имеет значимого влияния на радиальный рост. Эти результаты свидетельствуют о сильном влиянии локальных условий произрастания деревьев.

Подтверждение выводов о разном влиянии температурного фактора на радиальный прирост сосны обыкновенной в разных подзонах лесной растительности можно найти в работе Ю. В. Саввы (2001), в которой сравнивается реакция радиального прироста деревьев из естественных древостоев в южной тайге и лесостепи Красноярского края на погодные условия. Так, для деревьев из южной тайги отмечается только

положительное влияние температуры мая на радиальный прирост, в лесостепи влияние температуры мая, июля и августа отрицательное, при этом выявлено положительное влияние осадков мая и июня. Исследование радиального прироста лиственницы сибирской в условиях подзоны южной тайги Западной Сибири на участках с разной влажностью почвы (Велисевич, Хуторной, 2009) показало стабильную положительную связь с температурой июля на всех участках.

Исследований, посвященных корреляционной связи индексов доли поздней древесины с погодными условиями, гораздо меньше. В работе М. В. Брюхановой с соавт. (2014) по лиственнице Гмелина, произрастающей в зоне распространения многолетнемерзлых грунтов в Средней Сибири, отмечено, что засушливые условия вегетационного сезона сокращают долю поздней древесины до 13 %, но объяснения причин и более подробных данных в статье не приводится.

Более детальные сведения о корреляции индексов доли поздней древесины с погодными условиями приводятся в работах, проведенных в географических культурах сосны обыкновенной в южной тайге и лесостепи Красноярского края (Савва, 2001; Савва и др., 2003). В южной тайге значимого влияния осадков на долю поздней древесины у климатипов, произрастающих в географических культурах, не выявлено, но обнаружено положительное влияние температуры апреля. В лесостепи отмечено положительное влияние осадков июля для одной группы климатипов и отрицательное – осадков мая в сочетании с положительным влиянием температуры мая для другой группы. Существенная положительная корреляция доли поздней древесины с температурой апреля отмечена в лесостепи для деревьев из естественных древостоев (Савва, 2001). В работе сделано предположение, что причиной различий в корреляционных связях у деревьев из географических культур и естественного древостоя могут быть разный возраст и морфология деревьев. Проблема с интерпретацией полученных результатов в этих работах связана с рядом факторов: с разным возрастом сравниваемых деревьев (географические культуры отличаются по возрасту на 10 лет, а с естественным древостоем различия еще больше), с отличиями в морфологических характеристиках и в площади питания деревьев, с разным набором исследуемых климатипов в географических культурах.

Исследования В. В. Беляева и Н. А. Неверова (2011) не выявили значимых различий по доле поздней древесины у лиственницы из северной и средней тайги в Архангельской области, как и исследования Н. А. Бабича с соавт. (2007), в которых сравнивалась доля поздней древесины в сосняках черничном и брусничном. Многими исследованиями установлено, что доля поздней древесины у сосны обыкновенной и других видов хвойных увеличивается с возрастом, а также от сухих и бедных к влажным и плодородным лесорастительным условиям (Матвеев, 2005; Блохина и др., 2012; Данилов, Степаненко, 2013; Киселева, Сахарова, 2014; Тюкавина, 2014).

Если ширина годичного кольца зарекомендовала себя как признак, гарантирующий успешное выявление климатического сигнала, то при исследовании доли поздней древесины выявить его сложнее. Из литературных данных можно сделать вывод, что по ширине годичного кольца и доле поздней древесины результаты исследований различаются в зависимости от объекта и места исследования, что затрудняет выявление достоверных закономерностей.

Климатипы сосны, тестируемые в географических культурах, созданных в один и тот же год и по единой методике, являются удобным объектом для подобных исследований. Исследования хвойных видов в таких экспериментах недостаточно, кроме того, в основном сравниваются деревья климатипов в одном географическом пункте (Hannerz, Westin, 2005; Savva et al., 2010; George et al., 2015). В связи с этим исследования древесины одних и тех же климатипов сосны обыкновенной в разных лесорастительных зонах, представляющих для одного климатипа пункт происхождения, а для другого – пункт испытания и наоборот, представляют научный интерес.

Цель данной работы – анализ динамики радиального роста и доли поздней древесины у деревьев двух климатипов сосны обыкновенной, произрастающих в географических культурах, созданных в лесостепи и в южной тайге и являющихся для одного климатипа пунктом происхождения, для другого – пунктом испытания, а также оценка их реакции на погодные условия.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследовали два климатических экотипа сосны обыкновенной – сузунский и богучанский (далее в тексте условно называемые климатипами), тестируемые в географических культурах

в Западной ($53^{\circ}45'10''$ с. ш., $82^{\circ}15'49''$ в. д.) и Средней Сибири ($58^{\circ}22'13''$ с. ш., $97^{\circ}11'54''$ в. д.). Для сузунского климатипа лесостепь Западной Сибири является пунктом происхождения, а южная тайга в Средней Сибири – пунктом испытания. Для богучанского климатипа – наоборот, лесостепь Западной Сибири является пунктом испытания, а южная тайга Средней Сибири – пунктом происхождения. В Западной Сибири географические культуры расположены в лесостепи Приобья в Сузунском лесничестве Новосибирской области. В Средней Сибири географические культуры находятся в южной тайге Красноярского Приангарья в Богучанском лесничестве. Географические культуры в лесостепи и южной тайге созданы по единой методике (Изучение..., 1972) в одно и то же время (1976–1977 гг.) под руководством сотрудников Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН. В Приобье географические культуры созданы 2-летними сеянцами с размещением 2.5×0.75 м на дерново-подзолистой суглинистой почве, в Красноярском Приангарье – 2–3-летними сеянцами с размещением 1.5×0.75 м на темно-серой лесной суглинистой почве.

Данные географические культуры исследовали по росту в высоту и по диаметру (Роговцев и др., 2008; Кузьмин и др., 2013; Роговцев, Богун, 2014), особенностям ассимиляционного аппарата (Кузьмин и др., 2004, 2009; Пахарькова и др., 2014; Кузьмин, Кузьмина, 2015), свойствам почв (Наумова и др., 2009), анатомии древесины (Кузьмин и др., 2008), устойчивости к грибным патогенам (Кузьмина, Кузьмин, 2007). В географических культурах в Западной Сибири средняя высота и диаметр деревьев в возрасте 35 лет (абсолютный возраст деревьев на момент взятия образцов) у сузунского климатипа составляли 14.9 м и 15.3 см, у богучанского – 14.7 м и 14.9 см; в географических культурах в Средней Сибири средняя высота и диаметр деревьев в этом возрасте у сузунского климатипа составляли 15.4 м и 14.6 см, у богучанского – 14.7 м и 13.8 см.

Для участка, расположенного в Западной Сибири, метеорологические данные получены с метеостанции «Камень-на-Оби» ($53^{\circ}47'$ с. ш., $81^{\circ}19'$ в. д.; расстояние до объекта 60 км), а расположенного в Средней Сибири, – с метеостанции «Богучаны» ($58^{\circ}23'$ с. ш., $97^{\circ}26'$ в. д.; расстояние до объекта 20 км) (рис. 1).

По климатическим характеристикам районы испытания географических культур в лесостепи и южной тайге имеют различия. В лесостепи и южной тайге имеют различия.

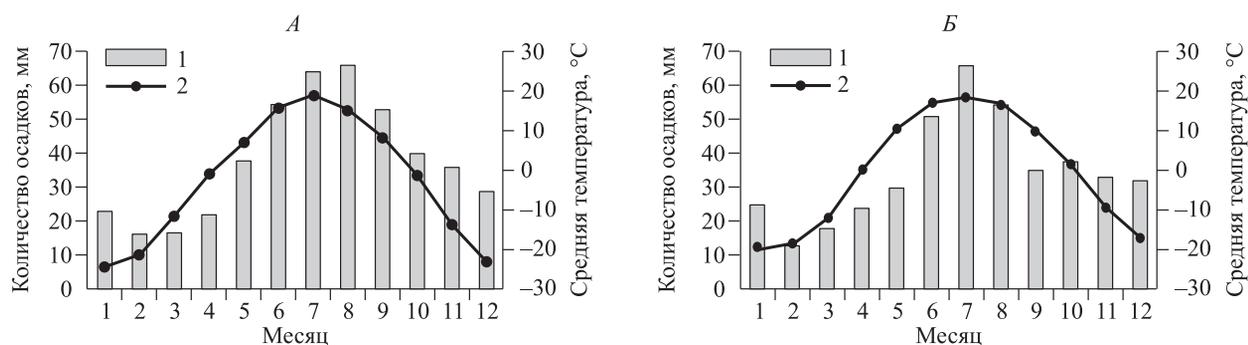


Рис. 1. Среднемесячные данные по количеству осадков (1) и средней температуре (2) по метеостанции «Богучаны» (А) и «Камень-на-Оби» (Б).

степи сумма активных температур ($t > 10\text{ }^{\circ}\text{C}$) в среднем составляет $2292\text{ }^{\circ}\text{C}$, а в южной тайге – $1782\text{ }^{\circ}\text{C}$. 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» ($1.00\text{--}1.09$), а для участка в лесостепи значения близки к «засушливым» ($0.65\text{--}0.77$) (Акимов, 2013). Дата наступления среднесуточных температур выше $5\text{ }^{\circ}\text{C}$ для участка в Западной Сибири – 26 апреля, в Средней Сибири – 9 мая, ниже $5\text{ }^{\circ}\text{C}$ – 5 октября в Западной Сибири и 26 сентября в Средней Сибири. Число дней со средней температурой выше $5\text{ }^{\circ}\text{C}$ (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..., 1965, 1967, 1969а, б). Источник климатической и погодной информации – данные Гидрометеоцентра России, проекта «Европейская оценка и база данных климата» (<http://eca.knmi.nl>), сайта atlas-yakutia.ru.

В сравнительном анализе анатомических характеристик исследовали по 5 деревьев для каждого климатипа. Отбор образцов проводили у деревьев в средних рядах древостоя каждого климатипа. Высота и диаметр отобранных деревьев достоверно не отличались от средних показателей для климатипа. Образцы древесины отбирали приростным буровом на высоте 20 см от поверхности почвы. Древесный керн для каждого дерева включал 2 противоположных радиуса, результаты исследования по ним усредняли для дерева.

Анатомические срезы изготавливали с помощью санного микротомы МС-2 с установлен-

ным держателем для сменных лезвий. Тонкие (до 20 мкм) анатомические срезы в проходящем свете исследовали на микроскопе МИКМЕД-6 (ЛОМО) с увеличением $400\times$, с использованием цифровой камеры DCM 510. Анализ изображений проводили с помощью программных пакетов AxioVision 4.8.2 и ScopePhoto 3.0. Размер пикселя при увеличении $400\times$ равнялся 0.32 мкм . 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, Spiecker, 2005). Несколько годичных колец в начале онтогенеза деревьев не сравнивали по доле поздней древесины из-за слабой ее выраженности и неприменимости к ним подобного подхода. Выборка по доле поздней древесины включала в себя период более 20 лет. Дополнительный сбор образцов древесины в географических культурах в Средней Сибири производили в 38-летнем возрасте деревьев. Индексированные значения признаков получены отношением реальных значений к аппроксимируемым. Аппроксимация ширины годичного кольца выполнена с помощью полинома четвертой степени, доли поздней древесины – полинома второй степени. В ходе статистической обработки применили двустороннюю проверку коэффициентов корреляции на статистическую значимость. В работе использованы программы «Statistica 8.0» (Statsoft) и Microsoft Office Excel 2007.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Ширина годичного кольца. В условиях пункта происхождения у деревьев богучанского климатипа (в южной тайге) ширина годичного кольца за 30-летний период в среднем варьирует от 760 до 3723 мкм , среднее значение составляет 1982 мкм . Среднее значение ширины

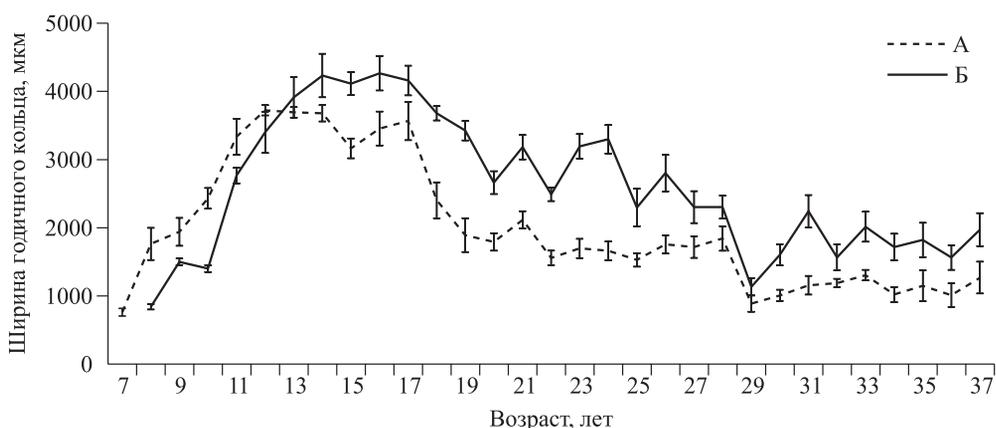


Рис. 2. Динамика средней ширины годичного кольца в южной тайге у богучанского (А) и сузунского (Б) климатипов (планки погрешностей здесь и далее на рисунках – стандартная ошибка).

годовалого кольца у деревьев сузунского климатипа в пункте происхождения (в лесостепи) несколько выше – 2252 мкм при варьировании от 708 до 6601 мкм. В пункте испытания у богучанского климатипа (в лесостепи) ширина годичного кольца варьирует в пределах от 1260 до 6307 мкм. Среднее значение увеличивается до 2602 мкм. У сузунского климатипа в пункте испытания (в южной тайге) средние пределы варьирования ширины годичного кольца сужаются от 840 до 4267 мкм. Среднее значение показателя увеличивается до 2595 мкм.

Анализ динамики ширины годичного кольца у деревьев богучанского и сузунского климатипов в южной тайге на темно-серой лесной почве показывает разные возрастные сроки достижения максимумов радиальных приростов. У богучанского климатипа максимум прироста приходится на 12-летний возраст, а у сузунского – на 16-летний. До 12-летнего возраста деревья богучанского климатипа в среднем превосходили деревья сузунского, а после – наоборот, у сузунского климатипа средние значения стали достоверно больше (рис. 2).

Коэффициент корреляции по средней ширине годичного кольца между климатипами в южной тайге за 31 год равен 0.90 ($p < 0.01$). Использовать усредненные данные для климатипов при дальнейшем анализе их индексированных значений позволяют высокие значения межсерийных коэффициентов. Значения межсерийных коэффициентов корреляции в южной тайге для сузунского климатипа варьируют от 0.63 до 0.92, а в среднем равняются 0.78 при высоком уровне значимости ($p < 0.001$). Для богучанского климатипа межсерийные коэффициенты корреляции

варьируют от 0.65 до 0.99 при среднем значении 0.75 ($p < 0.001$).

В лесостепи различий по возрасту достижения максимальных радиальных приростов между климатипами нет. У богучанского и сузунского климатипов максимальная ширина годичного кольца отмечается в 9-летнем возрасте. Достоверные различия между средними значениями ширины годичного кольца у климатипов начинают проявляться с 22-летнего возраста – деревья богучанского климатипа формируют ширину годичных колец значительно больших размеров, чем деревья сузунского климатипа (рис. 3).

Коэффициент корреляции по средней ширине годичного кольца между климатипами в лесостепи выше, чем в южной тайге – 0.97 ($p < 0.001$). Значения межсерийных коэффициентов корреляции в лесостепи у сузунского климатипа варьируют от 0.51 до 0.88 при среднем 0.70 ($p < 0.001$). У богучанского климатипа они варьируют от 0.49 до 0.83 при среднем 0.68 ($p < 0.001$).

В южной тайге корреляции между индексами ширины годичного кольца и погодными условиями у богучанского и сузунского климатипов различаются. При рассмотрении связи с температурным фактором у богучанского климатипа достоверная корреляция обнаружена со средней температурой мая ($r = 0.42$; $p < 0.05$) и августа ($r = 0.36$; $p < 0.05$), у сузунского климатипа – с температурой апреля ($r = 0.46$; $p < 0.01$) (рис. 4, А).

Колебания количества камбиальных клеток в течение вегетационного периода с увеличением вначале, последующим спадом и повторным небольшим подъемом отмечались у разных ви-

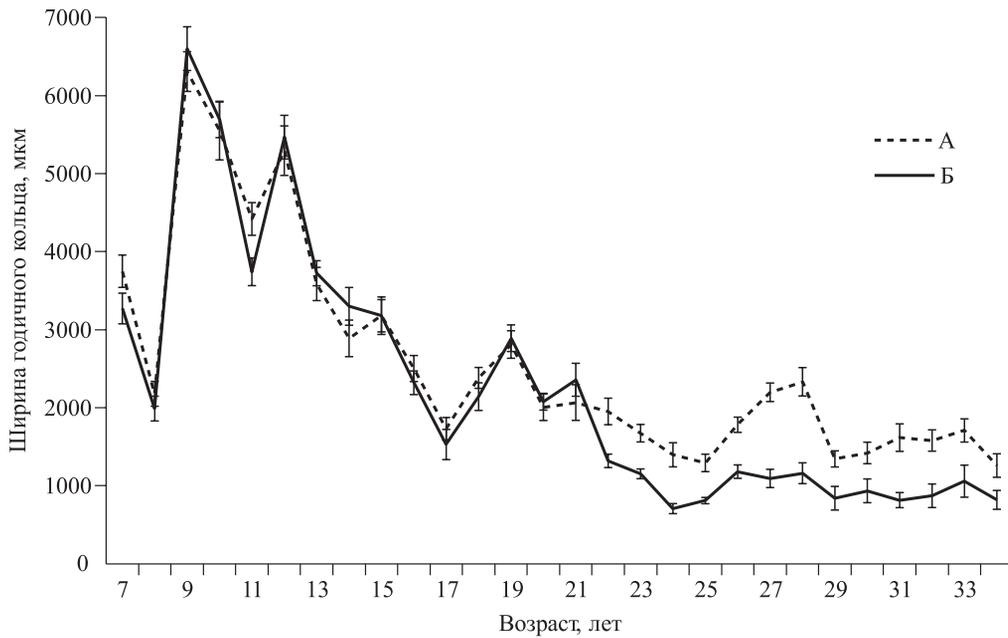


Рис. 3. Динамика средней ширины годичного кольца в лесостепи у богучанского (А) и сузунского (Б) климатипов.

дов хвойных (Антонова, Стасова, 2008; Cuny et al., 2014). Два пика значимых корреляционных связей между шириной годичного кольца и температурой в течение вегетационного периода, где второй пик имеет меньшие значения, отмечены ранее для ели европейской (Ваганов и др., 2007) и лиственницы Гмелина (Бенькова и др., 2014). Так, влияние температуры мая на ширину годичного кольца ели европейской выше ($r = 0.32$), чем влияние температуры июля ($r = 0.29$) в горных условиях Италии. Влияние температуры июля Е. А. Ваганов и др. (2007) связывают с продуцированием камбием клеток поздней древесины.

Сравнительно теплый весенне-раннелетний период, включающий в себя предсезонную реактивацию камбия и начало сезона радиально-го роста, и теплый конец сезона обуславливают

образование более широкого годичного кольца у лиственницы Гмелина (Бенькова и др., 2014) в Эвенкии. Очевидно, что увеличение температуры воздуха в начале и конце вегетационного периода приводит к увеличению ширины годичного кольца и в условиях южной тайги.

В условиях южной тайги деревья местного богучанского климатипа, скорее всего, адаптированы к возможным возникновениям майских заморозков и в целом к нестабильному температурному режиму апреля и мая. Вероятно, деятельность камбия по формированию новых клеток ксилемы у этого климатипа имеет характер постепенного увеличения с апреля по май, а формирование наибольшего количества клеток наблюдается именно в мае. У сузунского климатипа формирование клеток ксилемы начинается в апреле и носит наследственно интенсивный

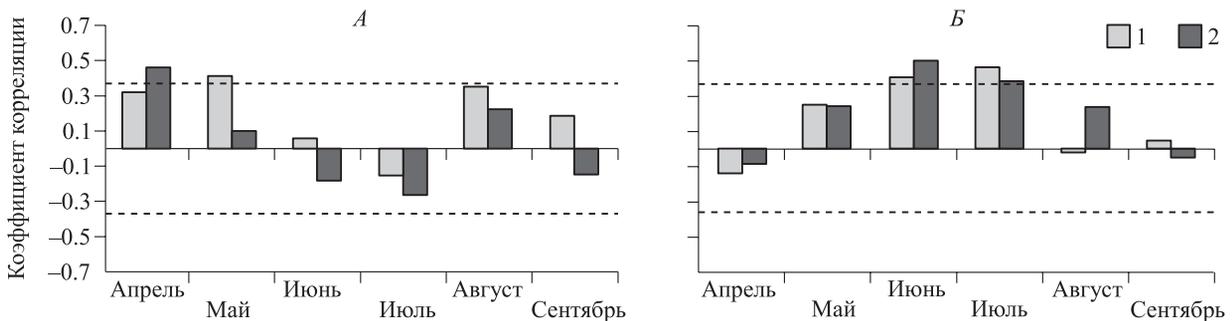


Рис. 4. Коэффициенты корреляции индексов ширины годичного кольца со среднемесячной температурой (А) и месячным количеством осадков (Б) в условиях южной тайги у богучанского (1) и сузунского (2) климатипов (пунктирная линия здесь и далее на рисунках – уровень достоверности $p < 0.05$).

характер, что обусловлено погодой в условиях лесостепи, которая по сравнению с погодой в южной тайге характеризуется более резким повышением температуры и отсутствием существенных заморозков после наступления среднесуточных положительных температур.

Анализ связи ширины годичного кольца с осадками в южной тайге показал как сходство, так и различие между климатипами. Сходство заключается в том, что достоверные коэффициенты корреляции у климатипов отмечаются с месячными осадками за июнь и июль. Соответственно для богучанского климатипа $r = 0.41$ ($p < 0.05$) и 0.48 ($p < 0.01$), для сузунского – $r = 0.51$ ($p < 0.01$) и 0.39 ($p < 0.05$) (рис. 4, Б). Различия связаны с влиянием осадков августа. У богучанского климатипа отсутствует положительное влияние осадков августа, наибольшая корреляция отмечается с суммой осадков с мая по июль ($r = 0.61$; $p < 0.001$). Сузунский климатип имеет наибольший коэффициент корреляции с суммой осадков с мая по август ($r = 0.65$; $p < 0.001$).

Сузунский климатип в южной тайге сохраняет способность к формированию большего количества трахеид в конце сезона благодаря своей генетической особенности, сформированной под действием длинного вегетационного периода в пункте происхождения. Влажные условия в августе в южной тайге этому способствуют и являются одной из причин того, что у сузунского климатипа по сравнению с богучанским формируются более широкие годичные кольца.

В лесостепи у богучанского климатипа между индексами ширины годичного кольца и температурой мая и сентября отмечаются одинаковые достоверные отрицательные коэффициенты корреляции ($r = -0.36$; $p < 0.05$) (рис. 5, А).

Достоверная корреляция у богучанского климатипа отмечается со средней температурой

за три месяца (май, июль и сентябрь) ($r = -0.59$; $p < 0.01$). Коэффициенты корреляции со средними температурами отдельно мая и сентября у сузунского климатипа чуть ниже порога достоверности, а достоверная корреляция отмечается со средней температурой за те же три месяца – май, июль и сентябрь ($r = -0.54$; $p < 0.01$).

В лесостепи по сравнению с условиями в южной тайге корреляция индексов ширины годичного кольца и температуры только отрицательная, поскольку в данных условиях фактором, лимитирующим рост деревьев, являются осадки, а повышение температуры оказывает только негативное влияние на продолжительность формирования клеток ксилемы из-за усиления дефицита влаги. Кроме того, наличие значимой корреляции с температурой сентября говорит о том, что активность камбия у богучанского климатипа в новых более теплых условиях сохраняется до сентября.

Связь индексов ширины годичного кольца с осадками в лесостепи у богучанского климатипа лучше всего выражена с июнем ($r = 0.40$; $p < 0.05$), а у сузунского климатипа – с июлем ($r = 0.41$; $p < 0.05$) (рис. 5, Б). При объединении данных по осадкам за летние месяцы у богучанского и сузунского климатипов наибольший коэффициент корреляции зафиксирован с суммой осадков с начала мая по конец августа ($r = 0.59$ и 0.63 ; $p < 0.01$).

В лесостепи у богучанского климатипа по сравнению с условиями в южной тайге из-за увеличения продолжительности вегетационного периода отмечено положительное влияние осадков августа. Несмотря на дефицитные по влаге условия в лесостепи, богучанский климатип успешно адаптировался к более длинному вегетационному сезону, о чем свидетельствует достоверное превышение по ширине годичного кольца по сравнению с местным сузунским климатипом.

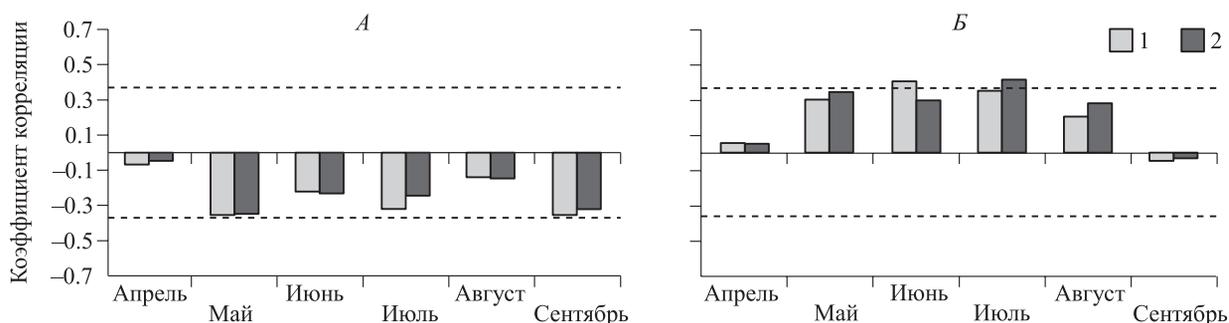


Рис. 5. Коэффициенты корреляции индексов ширины годичного кольца со среднемесячной температурой (А) и месячным количеством осадков (Б) в условиях лесостепи у богучанского (1) и сузунского (2) климатипов.

Доля поздней древесины. В условиях происхождения (в южной тайге) у деревьев богучанского климатипа доля поздней древесины варьирует в диапазоне 12–26 % при среднем значении 19 %. Варьирование признака у сузунского климатипа в условиях происхождения (в лесостепи) отмечается в более широких пределах – 3–37 % при среднем значении 20 % (рис. 6). В пункте испытания у деревьев богучанского климатипа (в лесостепи) пределы варьирования доли поздней древесины увеличиваются и составляют 8–31 % при среднем значении 19 %. У сузунского климатипа в пункте испытания (в южной тайге) диапазон варьирования средних максимальных и минимальных значений сужается до 10–30 % при среднем значении 21 %.

Погодичная изменчивость доли поздней древесины у деревьев богучанского климатипа в южной тайге равна 17 %, а в лесостепи она значительно выше – 35 %.

Изменчивость этого признака у деревьев сузунского климатипа немного выше, чем у богучанского, и равна 23 % в южной тайге и 42 % в лесостепи.

При сравнении доли поздней древесины у климатипов в лесостепи в 30–34-летнем возрасте (2004–2008 гг.) у сузунского климатипа значение признака значимо ($p < 0.001$) выше (24 % у богучанского и 30 % у сузунского).

Для поздней древесины выполнили индексацию и высчитали коэффициенты корреляции со среднемесячными данными по температуре и осадкам. Межсерийные коэффициенты кор-

реляции в южной тайге у сузунского климатипа варьируют от 0.22 до 0.65 при среднем 0.46 ($p < 0.05$), у богучанского климатипа они варьируют от 0.30 до 0.63 при среднем 0.44 ($p < 0.05$). В лесостепи межсерийные коэффициенты корреляции у сузунского климатипа варьируют от 0.34 до 0.90 при среднем 0.61 ($p < 0.01$), у богучанского – от 0.41 до 0.87 при среднем 0.69 ($p < 0.001$).

Реакции климатипов на погодные условия вегетационного сезона в южной тайге четко различаются по температурному фактору. Богучанский климатип имеет достоверную высокую отрицательную корреляцию между долей поздней древесины и средней температурой июля ($r = -0.56$; $p < 0.01$), сузунский климатип не имеет достоверных связей с температурным фактором (рис. 7).

Связь доли поздней древесины с осадками в южной тайге у климатипов также разная. У богучанского климатипа отмечается положительная достоверная корреляция с осадками июля ($r = 0.41$; $p < 0.05$), а у сузунского – с осадками августа ($r = 0.42$; $p < 0.05$). Кроме того, у богучанского климатипа отмечается отрицательная корреляционная связь с отношением осадков августа к июлю ($r = -0.47$; $p < 0.05$), у сузунского – наоборот, июля к августу ($r = -0.39$; $p < 0.05$).

Таким образом, можно предположить, что у деревьев богучанского климатипа в пункте происхождения формирование поздних трахеид в основном начинается в июле, и в этом случае

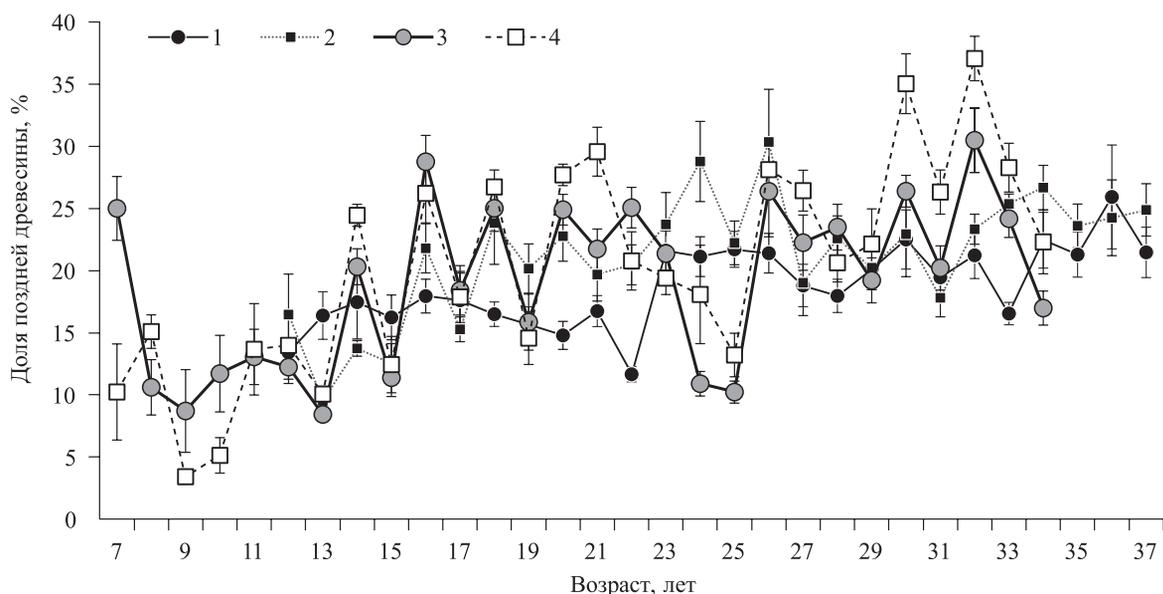


Рис. 6. Доля поздней древесины в южной тайге (1, 2) и лесостепи (3, 4) у богучанского (1, 3) и сузунского климатипов (2, 4).

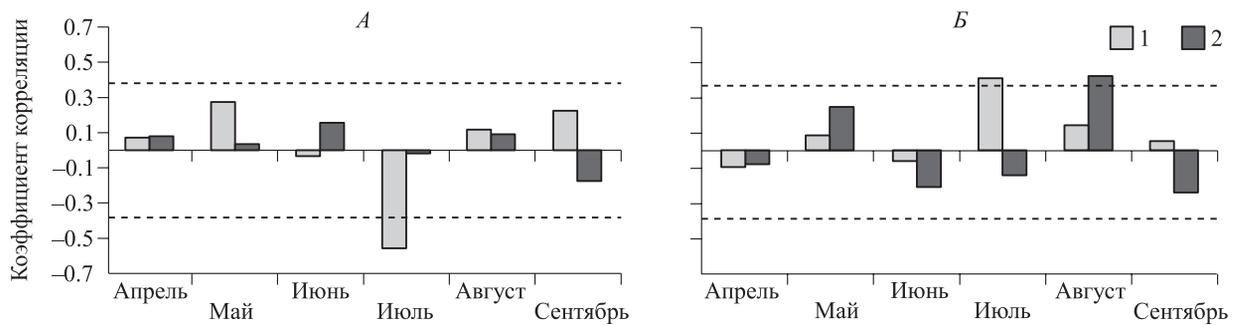


Рис. 7. Коэффициенты корреляции индексов доли поздней древесины со среднемесячной температурой (А) и месячным количеством осадков (Б) в условиях южной тайги у богучанского (1) и сузунского (2) климатипов.

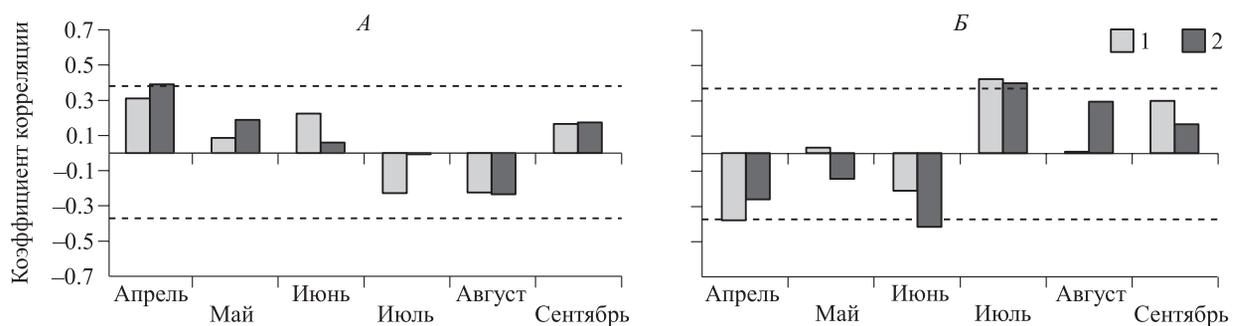


Рис. 8. Коэффициенты корреляции индексов доли поздней древесины со среднемесячной температурой (А) и месячным количеством осадков (Б) в условиях лесостепи у богучанского (1) и сузунского (2) климатипов.

осадки и пониженные температуры увеличивают количество клеток поздней древесины. Однако при другом варианте погодных условий (более засушливых условиях июля) переход к формированию поздних клеток у богучанского климатипа получается менее четким, с увеличенной долей ранней древесины. Происходит это из-за того, что более влажные условия августа способствуют формированию трахеид в начале поздней древесины, которые, согласно выбранной методике, по своим характеристикам соответствуют ранним.

Можно предположить, что у деревьев сузунского климатипа формирование поздних трахеид начинается позднее – в августе, поэтому большое количество осадков в августе положительно влияет на количество клеток поздней древесины, а ограниченное их количество в июле отрицательно сказывается на ранней древесине, уменьшая ее долю и тем самым увеличивая долю поздней древесины.

Таким образом, у сузунского климатипа в новых условиях произрастания происходит сдвиг в формировании поздней древесины на август, что обусловлено наследуемостью реакции деревьев на сумму температур в течение сезона и сдвигом периода вегетации на поздний срок.

Учитывая, что при этом ширина годичных колец у деревьев сузунского климатипа в южной тайге достоверно ($p < 0.001$) больше (2595 мкм), чем у местного (1982 мкм), можно отметить, что компенсация позднего начала вегетационного сезона происходит за счет второй половины вегетационного сезона и за счет поздней зоны, в которой и откладывается большее количество клеток у сузунского климатипа по сравнению с местным богучанским. Особенно в южной тайге следует отметить период возраста деревьев с 18 до 24 лет (1992–1998 гг.), когда сузунский климатип значительно превышает богучанский по доле поздней древесины (17 % у богучанского и 23 % у сузунского).

В лесостепи у деревьев богучанского климатипа в развитии древесины, возможно, происходит сдвиг вегетационного сезона в сторону более ранних календарных сроков подобно фенологии развития древесины у деревьев местного сузунского климатипа, который имеет значимую корреляционную связь доли поздней древесины со средней температурой апреля ($r = 0.39$; $p < 0.05$) (рис. 8). У богучанского климатипа связь с температурой в апреле не достоверная, но с осадками отмечается значимая отрицательная связь ($r = -0.39$; $p < 0.05$).

Все это свидетельствует о том, что погода апреля оказывает влияние на долю поздней древесины у богучанского климатипа таким образом, что при небольшом количестве осадков в апреле доля ранней древесины снижается, а поздней – возрастает. Значимое отрицательное влияние осадков на радиальный прирост и количество клеток ранней и поздней древесины по сравнению с температурой воздуха, которая не имеет значимого влияния, отметили В. С. Вернодубенко и Н. А. Дружинин (2014).

В лесостепи у деревьев богучанского климатипа доля поздней древесины коррелирует с суммой осадков июля ($r = 0.43$; $p < 0.05$), а также с гидротермическим коэффициентом июля ($r = 0.48$; $p < 0.01$). У деревьев сузунского климатипа в лесостепи отмечается достоверная отрицательная корреляция доли поздней древесины с осадками июня ($r = -0.42$; $p < 0.05$) и положительная с осадками июля ($r = 0.40$; $p < 0.05$). Погода июня влияет на долю поздней древесины у сузунского климатипа, что и обуславливает ему более ранний по сравнению с богучанским переход к поздней древесине.

В условиях лесостепи до 21-летнего возраста деревья богучанского климатипа не отличаются от деревьев местного сузунского климатипа по ширине годичного кольца. В лесостепи у богучанского климатипа, вероятно, удлиняется вегетационный период, что подтверждается более высокой корреляцией индекса ширины годичного кольца с осадками августа в лесостепи по сравнению с южной тайгой. В последние годы у богучанского климатипа в лесостепи, возможно, происходит адаптация к раннему началу вегетационного периода и меньшему количеству влаги весной. В результате это привело к большей ширине годичного кольца у богучанского климатипа в лесостепи (среднее значение у богучанского 2602 мкм, у местного сузунского 2252 мкм) в основном за счет ранней древесины.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Между исследуемыми климатипами различия проявляются по срокам формирования максимального радиального прироста в географических культурах в южной тайге в условиях с более благоприятным гидротермическим режимом. В южной тайге у деревьев богучанского климатипа максимальные радиальные приросты отмечаются в возрасте 12 лет, а у сузунского – в 14 лет. В лесостепи возраст достижения максимального прироста у деревьев исследуемых

климатипов один и тот же – 9 лет. Анализ реакции радиального прироста климатипов сосны на погодные условия в разных лесорастительных зонах показал отсутствие положительного влияния высоких температур на увеличение ширины годичного кольца в лесостепной зоне и наличие такого влияния в южной тайге, что, вероятно, связано с ростом дефицита влаги при более высоких температурах в лесостепи.

В пункте испытания в южной тайге деревья сузунского климатипа достоверно отличаются от богучанского большей долей поздней древесины, при этом средняя ширина годичного кольца у них достоверно выше, чем у деревьев богучанского. У сузунского климатипа в южной тайге сохраняется длинный вегетационный период, характерный для него в лесостепи. Благодаря достаточному количеству влаги в августе у деревьев сузунского климатипа формируется большее число клеток поздней древесины. В южной тайге по сравнению с лесостепью по доле поздней древесины различия между климатипами отмечаются в течение более длительного возрастного периода.

Худшие по гидротермическому коэффициенту условия в лесостепи по сравнению с южной тайгой значительно раньше в течение вегетационного периода оказывают свое влияние на соотношение ранней и поздней древесины. Лимитирующая роль осадков в лесостепи приводит к тому, что основная реакция климатипов происходит в один и тот же период – в июле. Зависимость от осадков в лесостепи приводит к более высокой погодичной изменчивости доли поздней древесины, сглаживающей различия между климатипами.

Успешная адаптация деревьев богучанского климатипа к условиям в лесостепи с меньшим значением гидротермического коэффициента и более длинным вегетационным периодом проявляется с 22-летнего возраста в большей ширине годичного кольца по сравнению с деревьями сузунского климатипа. Происходит это в основном за счет раннего начала вегетационного периода и формирования большего количества трахеид в ранней древесине.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ (проекты № 14-04-31366, 15-44-04132, 16-05-00496), государственной поддержке ведущих научных школ (НШ-3297.2014.4) и совместной поддержке РФФИ, правительства Красноярского края, Красноярского краевого фонда поддержки научной и научно-технической деятельности в рамках проекта № 16-44-243031).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агафонов Л. И., Гурская М. А. Влияние долгого градиента температур на радиальный прирост основных лесных пород Северо-Западной Сибири // Изв. РАН. Сер. геогр. 2012. № 5. С. 48–60.
- Акимов Л. М. Пространственно-временные закономерности атмосферных засух на территории Воронежской области в вегетационный период // Аридные экосистемы. 2013. Т. 19. № 2(55). С. 15–20.
- Антонова Г. Ф., Стасова В. В. Сезонное развитие флоры в стволах лиственницы сибирской // Онтогенез. 2008. Т. 39. № 4. С. 259–272.
- Бабич Н. А., Мелехов В. И., Антонов А. М., Клевцов Д. Н., Коновалов Д. Ю. Влияние условий местопроизрастания на качество древесины сосны (*Pinus sylvestris* L.) в посевах // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. XXIV. № 1. С. 54–58.
- Бабушкина Е. А., Ваганов Е. А., Силкин П. П. Влияние климатических факторов на клеточную структуру годичных колец хвойных, произрастающих в различных топоэкологических условиях лесостепной зоны Хакасии // Журн. Сиб. фед. ун-та. Сер. биол. 2010. Т. 3. № 2. С. 159–176.
- Беляев В. В., Неверов Н. А. Строение и качество древесины лиственницы Сукачева (*Larix Sukaczewii* Dylis) в Архангельской области // Вестн. Северн. (Арктическ.) фед. ун-та. Сер. естеств. науки. 2011. № 2. С. 34–40.
- Бенькова В. Е., Зырянова О. А., Шашкин А. В., Бенькова А. В., Собачкин Д. С., Симанько В. В., Зырянов В. И. Влияние пространственной мозаичности мохово-лишайникового покрова на радиальный рост лиственницы Гмелина (Центральная Эвенкия) // Лесоведение. 2014. № 4. С. 41–49.
- Блохина Н. И., Бондаренко О. В., Осипов С. В. Влияние условий произрастания на формирование анатомической структуры древесины лиственницы Каяндера (*Larix cajanderi* Mayr) в Приамурье // Экология. 2012. № 6. С. 391–402.
- Брюханова М. В., Кирдянов А. В., Свищерская И. В., Почебыт Н. П. Влияние погодных условий на анатомическую структуру годичных колец лиственницы Гмелина на севере Средней Сибири // Лесоведение. 2014. № 4. С. 36–40.
- Вахнина И. Л. Древесно-кольцевая хронология по сосне обыкновенной в региональных условиях Восточного Забайкалья // Хвойные бореальной зоны. 2013. Т. 30. № 1–2. С. 54–56.
- Ваганов Е. А., Скомаркова М. В., Шульце Э.-Д., Линке П. Влияние климатических факторов на прирост и плотность древесины годичных колец ели и сосны в горах Северной Италии // Лесоведение. 2007. № 2. С. 37–44.
- Велисевич С. Н., Хуторной О. В. Влияние климатических факторов на радиальный рост кедра и лиственницы в экотопах с различной влажностью почвы на юге Западной Сибири // Журн. Сиб. фед. ун-та. Сер. биол. 2009. Т. 1. № 2. С. 117–132.
- Вернодубенко В. С., Дружинин Н. А. Особенности формирования ранней и поздней древесины сосны на торфяных почвах // ИВУЗ. Лесн. журн. 2014. № 1 (337). С. 54–61.
- Данилов Д. А., Степаненко С. М. Строение и плотность древесины ели и сосны в плантационных культурах Ленинградской области // Изв. СПб. лесотехн. акад. 2013. Вып. 204. С. 35–46.
- Изучение имеющихся и создание новых географических культур. Пушкино: ВНИИЛМ, 1972. 51 с.
- Киселева А. В., Сахарова В. Н. Изменение процента поздней древесины по радиусу ствола у сосны обыкновенной в различных экологических условиях // Актуальные направления научных исследований XXI века: теория и практика. 2014. Т. 2. № 2–1(7–1). С. 239–244.
- Кузьмин С. Р., Ваганов Е. А., Кузьмина Н. А., Милютин Л. И. Особенности трахеид древесины у климатипов *Pinus sylvestris* L. (Pinaceae) в географических культурах // Ботан. журн. 2008. Т. 93. № 1. С. 10–21.
- Кузьмин С. Р., Ваганов Е. А., Кузьмина Н. А., Милютин Л. И., Силкин П. П. Плотность устьиц хвои сосны обыкновенной в географических культурах Приангарья // Лесоведение. 2009. № 2. С. 35–40.
- Кузьмин С. Р., Кузьмина Н. А. Морфологические особенности хвои у сосны обыкновенной с разной устойчивостью к грибным болезням // Экология. 2015. № 2. С. 156–160.
- Кузьмин С. Р., Кузьмина Н. А., Ваганов Е. А. Динамика роста сосны обыкновенной в географических культурах // Лесоведение. 2013. № 1. С. 30–38.
- Кузьмин С. Р., Кузьмина Н. А., Милютин Л. И., Муратова Е. Н. Внутривидовая изменчивость морфологических признаков хвои у сосны обыкновенной в географических культурах Приангарья // Вестн. Томск. гос. ун-та. № 10. С. 41–45.
- Кузьмина Н. А., Кузьмин С. Р. Устойчивость сосны обыкновенной разного происхождения к грибным патогенам в географических культурах Приангарья // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. XXIV. № 4–5. С. 454–460.
- Матвеев С. М. Динамика поздней древесины сосны обыкновенной в различных лесорастительных условиях

- тельных условиях // ИВУЗ. Лесн. журн. 2005. № 4. С. 70–75.
- Наумова Н. Б., Макарикова Р. П., Тараканов В. В., Кузьмина Н. А., Новикова Т. Н., Милютин Л. И. Влияние климатипов сосны обыкновенной на некоторые химические и микробиологические свойства почв // Сиб. экол. журн. 2009. Т. 16. № 2. С. 287–292.
- Николаев А. Н., Федоров П. П., Десяткин А. Р. Влияние гидродинамического режима мерзлотных почв на радиальный прирост лиственницы и сосны в Центральной Якутии // Сиб. экол. журн. 2011. Т. 18. № 2. С. 189–201.
- Пахарькова Н. В., Кузьмина Н. А., Кузьмин С. Р., Ефремов А. А. Морфофизиологические особенности хвои у разных климатипов сосны обыкновенной в географических культурах // Сиб. экол. журн. 2014. Т. 21. № 1. С. 107–113.
- Роговцев Р. В., Богун И. А. Географические культуры сосны обыкновенной в Новосибирской области // Интерэкспо Гео-Сибирь. 2014. Т. 3. № 2. С. 295–302.
- Роговцев Р. В., Тараканов В. В., Ильичев Ю. Н. Продуктивность географических культур сосны в условиях Среднеобского бора // Лесн. хоз-во. 2008. № 2. С. 36–38.
- Рыгалова Н. В., Быков Н. И. Пространственно-временная изменчивость климатического сигнала древесно-кольцевых хронологий ленточных и Приобских боров // Журн. Сиб. фед. ун-та. Сер. биол. 2015. Т. 8. № 4. С. 394–409.
- 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. Красноярск: Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 2001. 14 с.
- Савва Ю. В., Ваганов Е. А., Милютин Л. И. Влияние климатических условий Красноярской лесостепи на рост и структуру годичных колец сосны в условиях географических культур // Лесоведение. 2003. № 3. С. 3–14.
- Справочник по климату СССР. Вып. 20. Температура воздуха и почвы. Л.: Гидрометеиздат, 1965. 396 с.
- Справочник по климату СССР. Вып. 20. Влажность воздуха, атмосферные осадки, снежный покров. Л.: Гидрометеиздат, 1969а. 332 с.
- Справочник по климату СССР. Вып. 21. Температура воздуха и почвы. Л.: Гидрометеиздат, 1967. 504 с.
- Справочник по климату СССР. Вып. 21. Влажность воздуха, атмосферные осадки, снежный покров. Л.: Гидрометеиздат, 1969б. 404 с.
- Табакова М. А., Кирдянов А. В., Брюханова М. В., Прокушкин А. С. Зависимость радиального прироста лиственницы Гмелина на севере Средней Сибири от локальных условий произрастания // Журн. Сиб. фед. ун-та. Сер. биол. 2011. Т. 4. № 4. С. 314–324.
- Тихонова И. В., Тараканов В. В., Кнорре А. А., Тихонова Н. А. Наследуемость климатического отклика у клонов сосны обыкновенной в условиях Среднеобского бора // Экология. 2015. № 6. С. 411–419.
- Тюкавина О. Н. Состояние и рост сосны в лесопарке Ягры // Вестн. Красноярск. гос. аграрн. ун-та. 2014. № 3. С. 138–143.
- Cuny H. E., Rathgeber C. B. K., Frank D., Fonti P., Fournier M. Kinetics of tracheid development explain conifer tree-ring structure // New Phytologist. 2014. V. 203. P. 1231–1241.
- George J.-P., Schueler S., Karanitsch-Ackerl S., Mayer K., Klumpp R. T., Grabner M. Inter- and intraspecific variation in drought sensitivity in *Abies spec.* and its relation to wood density and growth traits // Agr. & For. Meteorol. 2015. V. 214–215. P. 430–443.
- Hannerz M., Westin J. Autumn frost hardness in Norway spruce plus tree progeny and trees of the local and transferred provenances in central Sweden // Tree Physiol. 2005. V. 25. P. 1181–1186.
- Park Y.-I. D., Spiecker H. Variations in the tree-ring structure of Norway spruce (*Picea abies*) under contrasting climates // Dendrochronologia. 2005. V. 23. P. 93–104.
- Savva Y., Koubaa A., Tremblay F., Bergeron Y. Effects of radial growth, tree age, climate, and seed origin on wood density of diverse jack pine populations // Trees. 2010. V. 24. P. 53–65.

RADIAL GROWTH AND PERCENT OF LATEWOOD IN SCOTS PINE PROVENANCE TRIALS IN WESTERN AND CENTRAL SIBERIA

S. R. Kuzmin¹, R. V. Rogovtsev²

¹ Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch – Solitary Unit V. N. Sukachev Institute of Forest, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch Akademgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation

² Russian Centre for Forest Protection, Centre for Forest Protection of Novosibirsk Oblast Gogolya str., 221, Novosibirsk, 630015 Russian Federation

E-mail: skr_7@mail.ru, rvr79@mail.ru

Percent of latewood of Boguchany and Suzun Scots pine climatypes has been studied in two provenance trials (place of origin and trial place). For Boguchany climatype the place of origin is south taiga of Central Siberia (Krasnoyarsk Krai), the place of trial is forest-steppe zone of Western Siberia (Novosibirsk Oblast) and vice versa for Suzun climatype – forest-steppe zone of Western Siberia is the place of origin, south taiga is the place of trial. Comparison of annual average values of latewood percent of Boguchany climatype in south taiga and forest-steppe revealed the same numbers – 19 %. Annual variability of this trait in south taiga is distinctly lower and equal to 17 %, in forest-steppe – 35 %. Average annual values of latewood percent of Suzun climatype in the place of origin and trial place are close (20 and 21 %). Variability of this trait for Suzun climatype is higher than for Boguchany and equal to 23 % in south taiga and 42 % in forest-steppe. Climatic conditions in southern taiga in Central Siberia in comparison with forest-steppe in Western Siberia make differences between climatypes stronger. Differences between climatypes are expressed in different age of maximal increments of diameter, different tree ring width and latewood percent values and in different latewood reaction to weather conditions.

Keywords: *provenance trial, Scots pine, radial growth, latewood, Novosibirsk Oblast, Krasnoyarsk Krai.*

How to cite: Kuzmin S. R., Rogovtsev R. V. Radial growth and percent of latewood in Scots pine provenance trials in Western and Central Siberia // *Sibirskij Lesnoj Zurnal* (Siberian Journal of Forest Science). 2016. N. 6: 113–125 (in Russian with English abstract).