

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ШИШЕК СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ (*PINUS SYLVESTRIS* L.), ПРОИЗРАСТАЮЩЕЙ В ГЕОГРАФИЧЕСКИХ КУЛЬТУРАХ АРХАНГЕЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ

А.В. Чупров^{1,2}, Е.Н. Наквасина¹, Н.А. Прожерина³

¹ФГАОУ ВО «Северный (Арктический) федеральный университет имени М.В. Ломоносова» (САФУ), 163002, Россия, г. Архангельск, Наб. Северной Двины, д. 17

²Министерство природных ресурсов и лесопромышленного комплекса Архангельской области, 163000, г. Архангельск, ул. Выучейского, д. 18

³ФГБУН Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаврова УрО РАН, 163000, г. Архангельск, Наб. Северной Двины, д. 23

nakvasina@yandex.ru

Приведены результаты изучения фенотипической изменчивости шишек климатипов сосны обыкновенной (23 варианта) в географических культурах в Плесецком лесничестве Архангельской обл., созданных в 1977 г. Представлено распределение шишек в коллекции климатипов по формам апофиза, предложенных Л.Ф. Правдиным, определены линейные параметры, масса, коэффициент формы и плотность шишек. Климатипы сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) условно подразделены на две группы в зависимости от географических координат исходных насаждений: западную (с широтной локализацией климатипов с севера на юг от 68 до 55° с. ш., но близких по долготе) и восточную (с долготной локализацией климатипов с запада на восток от 40 до 73° в. д., но близких по широте) группы. Установлено, что в обеих группах распределение шишек по формам апофиза имеет сходную структуру, наиболее выражена форма апофиза f. gibba, что может быть связано с генетическими особенностями вида и условиями места произрастания исходных насаждений. Найдены значимые корреляционные связи между формой апофиза шишек с температурными показателями. В коллекции климатипов при произрастании в однотипных условиях отмечено выравнивание длины и ширины шишки между потомствами, однако увеличение массы шишки и снижение ее плотности находится под большим генетическим контролем, хотя и связано с географическим происхождением потомства.

Ключевые слова: географические культуры, сосна обыкновенная, апофиз шишки, биометрические показатели, климатические характеристики

Ссылка для цитирования: Чупров А.В., Наквасина Е.Н., Прожерина Н.А. Изменчивость шишек сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), произрастающей в географических культурах Архангельской области // Лесной вестник / Forestry Bulletin, 2021. Т. 25. № 3. С. 24–33. DOI: 10.18698/2542-1468-2021-3-24-33

Приспособленность сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) к произрастанию в различных климатических условиях — начиная от Крайнего Севера и до субтропиков, а также на болотистых и засушливых территориях, послужила причиной распространения ареала вида в Евразии как в широтном, так и долготном градиенте [1]. При этом отмечаются изменения не только в росте и высоте особей, продуктивности насаждений, но и в параметрах репродуктивной сферы, в том числе в размерах шишек. Установлена закономерность увеличения линейных показателей и массы шишки с уменьшением широты. При испытании потомств популяций в географических культурах (в однотипных условиях произрастания) можно проследить наследуемость признаков или их адаптационные модификации, оценить свойства репродукции сосны обыкновенной, которые одновременно с устойчивостью и ростом формируют наследственную специфику материнских насаждений, определяют приспособленность к несвойственным условиям роста и важны в селекции и семеноводстве [2].

Исследования, характеризующие влияние климатических факторов среды на рост и продуктивность сосны обыкновенной в географических культурах, а также на показатели шишек, проводятся на Европейском Севере [3], в центральной полосе России [4] и в Сибири [5]. Опыты, доказывающие влияние внешних факторов окружающей среды на культуры сосны обыкновенной, к тому же проводятся в Юго-Восточной Европе [6], Северной Америке [7] и Китае [8]. Установлено, что генетическая адаптация видов к температурному режиму и количеству осадков может значительно влиять на рост и продуктивность популяций сосны обыкновенной. Экспериментально установлена существенная взаимосвязь места происхождения исходных насаждений и размера, массы и формы шишек [9]. По мнению Н.Н. Бесчетновой [10], преобладающим является влияние факторов внешней среды на размеры шишек. Кроме того, это влияние также может проявиться в генетических особенностях и предопределить возможность фенотипических изменений.

На примере сосны каменной (*Pinus pinea*) установлено, что на диаметр шишки наибольшее

влияние оказывает высота над уровнем моря, меньшее — широта и долгота. Среди климатических факторов влияние оказывают максимальные значения температуры воздуха в летний период [11].

Масса шишек сосны обыкновенной меняется при произрастании потомства в условиях, отличающихся от мест произрастания исходных насаждений. Северная сосна (сосна лапландская), произрастающая в средней и южной тайге, отличается увеличенной массой семян и повышенной всхожестью. В случае искусственной миграции климатипов сосны обыкновенной, в частности из Вологодской обл. в более северные районы Европейской части России происходит резкое уменьшение массы семян [12].

Изучение морфометрии шишек в географических культурах показало, с одной стороны, наследуемость показателей в потомстве, с другой — нивелирование признаков в связи с однотипностью условий произрастания разных потомств в одном месте [13]. Размеры и масса шишек в пределах коллекции климатипов изменялись незначительно, а в отдельные годы лучшие показатели имели северные климатипы, отличающиеся меньшими показателями на родине исходных насаждений. В то же время было показано [1, 4, 14], что фенотипическое разнообразие шишек по форме апофиза находится под большим генетическим контролем: северные климатипы сосны в географических культурах имеют более однородное распределение по формам апофиза по сравнению с южными.

Цель работы

Цель работы — изучение фенотипического разнообразия шишек по форме апофиза и биометрическим показателям у сосны обыкновенной, произрастающей в коллекции географических культур Архангельской обл., и установление их связи с географическими показателями и климатическими факторами мест произрастания исходных популяций.

Объект исследования

Изучение фенотипической изменчивости шишек проводилось в географических культурах Архангельской обл., в частности в Плесецком лесничестве (средняя подзона тайги, по С.Ф. Курнаеву) [15]. Культуры созданы в 1977 г. путем посадки трехлетних сеянцев сосны обыкновенной на вырубке из-под ельника черничного, входят в состав государственной сети географических культур, заложенных согласно приказу Гослесхоза СССР № 29 от 06.02.1973 г. «О создании сети географических культур основных лесобразующих пород». Куратором является Северный НИИ лесного хозяйства (СевНИИЛХ).

В состав коллекции сосны обыкновенной (общая площадь 3,0 га) входит 23 климатипа различного географического происхождения. В связи с широким градиентом представленности исходных насаждений в зависимости от восточной долготы — от 28° до 73° в. д. — климатипы были условно подразделены на группы западных и восточных, при этом границей служила координата 40° в. д. В группе западных климатипов различия в координатах примерно равны: с. ш. — от 68° до 55°, в. д. — от 30° до 40° и включают в себя потомства из трех лесорастительных подзон (северной, средней, южной тайги). Группа восточных климатипов представлена климатипами, достаточно широко разбросанными по восточной долготе (от 40° до 73°) при совсем небольшом разбросе по северной широте (от 58° до 61°). В нее входят потомства из средней, южной тайги и северной подзоны смешанных лесов (табл. 1).

Методика исследования

В каждом климатипе отобрано не менее 30 образцов шишек. Это количество позволяет достаточно объективно провести их оценку [16].

Основопологающей методикой для определения фенотипической изменчивости шишек сосны обыкновенной служит методика Л.Ф. Правдина [1], который в зависимости от формы семенной чешуи выделил перечисленные ниже формы апофизов шишек:

- с гладкой поверхностью (*f. plana*);
- семенная чешуя в виде пирамидки (*f. gibba*);
- б — апофизы в виде пирамидки вытянуты по всей длине шишки, б1 — апофизы в виде пирамидок только с освещенной стороны шишки, б2 — апофизы в виде пирамидок в верхней части шишек, в нижней части они гладкие с обеих сторон или почти гладкие;
- крючковатая семенная чешуя (*f. reflexa*); в — апофизы развернуты к основанию шишки в виде крючка, в1 — апофизы развернуты к основанию шишки только с освещенной стороны, в2 — на освещенной стороне шишки в верхней ее части апофизы в виде пирамидок, в нижней части — загнуты в виде крючка к основанию, на теневой стороне апофизы гладкие.

Линейные показатели формы шишек (длина, ширина) определены с помощью штангенциркуля с точностью до 0,1 мм. Коэффициент формы определен как отношение длины шишки к ее максимальному диаметру. Плотность шишки рассчитана как отношение массы шишки к ее суммарному объему, рассчитанному через объемы конуса и сегмента по методике Н.Н. Бессчетновой [10].

Проведен дисперсионный анализ и рассчитаны коэффициенты корреляции, позволившие выявить зависимость формового разнообразия,

Т а б л и ц а 1

Характеристика физико-климатических условий произрастания районов происхождения климатипов сосны обыкновенной в географических культурах Архангельской обл.

Characteristics of the physical and climatic conditions of growth areas of Scots pine provenances in the geographical cultures of the Arkhangelsk region

Номер климатипа	Происхождение потомства Область (республика), лесхоз	Географические координаты		Лесорастительная зона/подзона	Продолжительность вегетационного периода, дни	Среднегодовая температура, °С	Сумма температур за год > 5 °С	Сумма осадков за год, мм
		с. ш.	в. д.					
Западные климатипы								
1	Мурманская, Мончегорский	67°51'	32°57'	СТ	90	-1,5	1220	460
2	Мурманская, Кандалакшский	67°00'	32°33'	СТ	90	-1,5	1220	460
3	Архангельская, Пинежский	64°45'	43°14'	СТ	132	-0,1	1510	500
4	Архангельская, Плесецкий	62°54'	40°24'	СрТ	148	1	1810	400
9	Вологодская, Тотемский	60°00'	43°00'	СрТ	155	1,9	1940	580
12	Карелия, Чупинский	66°22'	33°00'	СТ	120	0,5	1300	380
14	Карелия, Медвежьегорский	62°54'	34°27'	СрТ	150	2	1800	600
15	Карелия, Пряжинский	61°40'	33°40'	СрТ	150	2	1800	600
16	Карелия, Сортгавальский	61°50'	30°28'	СрТ	150	2	1800	600
17	Карелия, Пудожский	61°40'	36°33'	СрТ	150	2	1800	600
19	Ленинградская, Лисинский	60°00'	30°25'	ЮТ	160	5	1900	650
22	Псковская, Псковский	57°50'	28°26'	СрТ	165	5,9	1950	530
23	Новгородская, Крестецкий	58°15'	32°28'	СрТ	165	5,9	1950	530
42	Тверская, Бежецкий	57°45'	36°40'	ЮТ	150	3,3	2200	500
43	Московская, Куровской	55°32'	38°57'	ЮТ	155	3,6	2300	500
Восточные климатипы								
47	Костромская, Мантуровский	58°30'	44°45'	ЮТ	150	3,1	2100	500
48	Костромская, Костромской	57°50'	41°00'	ЮТ	150	3,1	2100	500
67	Удмуртия, Воткинский	57°03'	54°00'	СмЛ	160	2,1	2500	450
68	Кировская, Слободской	58°49'	50°06'	ЮТ	130	1,3	1800	500
77	Свердловская, Тавдинский	58°04'	65°18'	ЮТ	156	1,3	2106	438
78	Свердловская, Ивдельский	60°40'	60°24'	СрТ	145	-0,8	1885	450
81	Тюменская, Сургутский	61°25'	73°20'	СрТ	130	-3	1615	600
88	Томская, Колпашевский	58°33'	83°00'	ЮТ	143	-1,8	1890	635

Примечание. Номера климатипов и названия лесхозов приведены в соответствии с реестром государственной регистрации; наименования подзон тайги приведены по С.Ф. Курнаеву [15]; СТ — северная подзона тайги; СрТ — средняя подзона тайги; ЮТ — южная подзона тайги; СмЛ — смешанные леса.

производных и фактических линейных показателей и массы шишек от климатических условий мест произрастания исходных потомств. Степень корреляционных связей установлена по методике С.А. Мамаева для селекционных исследований [17]. Значения коэффициента корреляции 0,35 и выше признаются значимыми, 0,25...0,35 средними, 0,15...0,25 слабыми. При коэффициенте корреляции до 0,15 связь считается отсутствующей.

Результаты и обсуждение

В группе западных климатипов, места происхождения исходных насаждений которых приурочены к Восточно-Европейской равнине, доля формы шишек с формой апофиза *f. plana* составляет от 3,1 до 34,3 %, форма *f. gibba* имеет представленность от 14,3 до 100 %, форма *f. reflexa* — от 6,7 до 78,6 % (табл. 2).

В пяти климатипах (14, 16, 17, 22 и 42), отнесенных нами к западной группе, шишки с гладкой формой апофиза не представлены. Из всей группы наибольшим является количество ши-

шек с формой апофиза *f. plana* в 43 климатипе (34,3 %). Представленность шишек с формой апофиза *f. gibba* заметно ниже у мурманского климатипа (1), тогда как у других потомств в группе она составляет более 50 %. Количество шишек с формой апофиза *f. reflexa* у этого климатипа достаточно высокое, по сравнению с другими климатипами (78,6 %). Такое перераспределение шишек по формам апофиза может быть связано с генетическими особенностями происхождения исходного климатипа, представленного подвидом *Pinus sylvestris* L. var. *lapponica* Fries., а также с условиями и особенностями роста, характерными для Кольского полуострова [18, 19].

У климатипов западной группы среди шишек с формой апофиза *f. gibba* преобладает центральная подформа б1, ее доля составляет примерно половину всех шишек по климатипу. Остальные шишки распределяются между подформами б и б2.

Форма апофиза *f. reflexa* максимально представлена только в одном климатипе сосны лапландской из Мурманской обл. (1).

Т а б л и ц а 2

Разнообразие шишек сосны обыкновенной по формам апофиза шишек в географических культурах Архангельской обл.

Variety of Scots pine cones according to the apophysis of cones in the geographical cultures of the Arkhangelsk region

Номер климатипа	Количество шишек по формам апофиза шишки, (%)									
	<i>f. plana</i>	<i>f. gibba</i>				<i>f. reflexa</i>				
		Всего	б	б1	б2	Всего	в	в1	в2	в3
Западные климатипы										
1	7,1	14,3	3,6	7,1	3,6	78,6	0,0	3,6	75,0	0,0
2	12,9	64,5	19,4	45,2	0,0	22,6	0,0	22,6	0,0	0,0
3	10	70,0	20,0	26,7	23,3	20,0	0,0	0,0	13,3	6,7
4	7,1	71,4	32,1	32,1	7,1	21,4	0,0	3,6	3,6	14,3
9	19,4	51,6	6,5	38,7	6,5	29,0	0,0	6,5	19,4	3,2
12	13,3	70,0	26,7	36,7	6,7	16,7	0,0	0,0	6,7	10,0
14	0	82,1	3,6	64,3	14,3	17,9	0,0	0,0	14,3	3,6
15	3,1	78,1	46,9	28,1	3,1	18,8	0,0	9,4	0,0	9,4
16	0	90,9	27,3	54,5	9,1	9,1	0,0	0,0	9,1	0,0
17	10	83,3	33,3	40,0	10,0	6,7	0,0	0,0	0,0	6,7
19	6,7	86,7	31,1	28,9	26,7	6,7	0,0	0,0	0,0	6,7
22	0	69,0	31,0	27,6	10,3	31,0	10,3	6,9	0,0	13,8
23	9,4	68,8	15,6	28,1	25,0	21,9	3,1	6,3	12,5	0,0
42	0	100	25,0	43,8	31,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
43	34,3	65,7	0,0	14,3	51,4	0	0,0	0,0	0,0	0,0
Восточные климатипы										
47	3,7	77,8	0,0	33,3	44,4	18,5	0,0	0,0	3,7	14,8
48	10,8	89,2	0,0	21,6	67,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
67	0,0	96,4	0,0	28,6	67,9	3,6	0,0	0,0	3,6	0,0
68	39,4	60,6	0,0	36,4	24,2	0,0	0,0	0	0,0	0,0
77	8,6	65,7	0,0	5,7	60,0	25,7	0,0	8,6	17,1	0,0
78	14,3	69,0	0,0	33,3	35,7	16,7	0,0	2,4	11,9	2,4
81	3,0	42,4	0,0	9,1	33,3	54,5	0,0	24,2	27,3	3,0
88	20,0	70,0	0,0	23,3	46,7	10,0	0,0	3,3	6,7	0,0

Во всех остальных климатипах западной группы, она встречается реже (6,1...30 %), а в ряде климатипов (42, 43) вовсе отсутствует. Среди форм апофиза *f. reflexa* чаще встречается подформа в2.

В группе восточных климатипов распределение шишек у потомств близко к группе западных климатипов, однако представленность форм и подформ в пределах группы имеет свои особенности. Так, доля шишек с формой апофиза *f. plana* изменяется от 3,0 до 39,4 %, однако они не представлены в климатипе 67 из Удмуртии. Преобладают шишки с формой апофиза *f. gibba*, доля которых составляет 42,4...96,4 %. Среди формы *f. gibba* не были обнаружены шишки с подформой б, а среди подформ б1 и б2 по количеству собранных шишек наиболее выражена подформа б2: количество шишек с этой подформой составляет 24,2...67,9 %, в то время как доля шишек с подформой апофиза б1 составляет 9,1...36,4 %.

Количество шишек с формой апофиза *f. reflexa* находится в пределах от 3,6 до 54,5 %, однако она не представлена в климатипах 48 и 68 (Костромская и Кировская обл.). Так же, как в форме *f. gibba*, в пределах формы *f. reflexa* не представлены шишки с подформой в. Кроме того, в пределах этой формы наиболее представлена подформа в2 — доля шишек составляет от 3,6 до 27,3 %. Наименее представлена подформа в3 — от 2,4 до 24,2 %.

Наиболее значимые корреляционные связи географических координат и климатических характеристик как в группе западных климатипов, так и в целом по коллекции, проявляются у шишек с формами апофиза *f. gibba* и *f. reflexa*. Отсутствие корреляционных связей у шишек с формами апофиза *f. plana* обусловлено меньшим ее проявлением в целом по коллекции климатипов, а также в западной группе (табл. 3).

Закономерно более тесная связь в группе западных климатипов географических культур сосны обыкновенной проявляется с северной широтой ($r = 0,4...0,5$), но не с восточной долготой. В то же время в группе восточных климатипов, где представлены климатипы с большим разбросом по восточной долготе, значимая корреляционная связь установлена как с северной широтой ($r = 0,7...0,8$), так и с восточной долготой ($r = 0,5$).

В пределах западной и восточной групп климатипов наиболее значимая корреляционная связь установлена для шишек с формой апофизов *f. gibba* и *f. reflexa* с такими характеристиками как продолжительность вегетационного периода, среднегодовая температура воздуха и сумма температур за год >5 °С. Для потомств западной группы коэффициент корреляции составляет $r = 0,4...0,6$, для потомств восточной группы — $r = 0,3...0,9$. Наиболее тесная корреляционная

Т а б л и ц а 3

Коэффициент корреляции (r) между представленностью различных фенотипических форм по апофизам шишек в потомствах сосны обыкновенной с географическими координатами и основными климатическими характеристиками мест происхождения исходных насаждений

Correlation coefficient (r) between the representation of various phenotypic forms by apophysis of cones in the Scots pine offspring with geographic coordinates and the main climatic characteristics of the places of origin of the original plantations

Географические координаты и основные климатические характеристики	Коэффициент корреляции (r)		
	<i>f. plana</i>	<i>f. gibba</i>	<i>f. reflexa</i>
Западные климатипы			
Северная широта	-0,18	-0,43	0,54
Восточная долгота	0,48	-0,11	-0,12
Продолжительность вегетационного периода	-0,08	0,58	-0,57
Среднегодовая температура воздуха	-0,09	0,45	-0,42
Сумма температур за год > 5 °С	0,13	0,50	-0,59
Годовая сумма осадков	-0,24	0,38	-0,28
Восточные климатипы			
Северная широта	0,03	-0,80	0,72
Восточная долгота	0,00	-0,55	0,51
Продолжительность вегетационного периода	-0,57	0,80	-0,34
Среднегодовая температура воздуха	-0,08	0,74	-0,63
Сумма температур за год > 5 °С	-0,44	0,90	-0,52
Годовая сумма осадков	0,13	-0,46	0,31
Все климатипы			
Северная широта	-0,18	-0,43	-0,53
Восточная долгота	0,22	-0,17	0,05
Продолжительность вегетационного периода	-0,16	0,59	-0,51
Среднегодовая температура воздуха	-0,13	0,50	-0,43
Сумма температур за год > 5 °С	-0,01	0,56	-0,56
Годовая сумма осадков	-0,11	0,14	-0,08

связь наблюдается для шишек с формой *f. gibba* с продолжительностью вегетационного периода, среднегодовой температурой воздуха и суммой температур за год > 5 °С.

Указанные закономерности для шишек с формой *f. gibba* и *f. reflexa* характерны и в целом для коллекции климатипов, хотя коэффициенты корреляции несколько ниже ($r = 0,4...0,5$). Наибольшее значение этого коэффициента характерно для

суммы температур за год >5 °С и продолжительности вегетационного периода ($r = 0,5 \dots 0,6$), а также северной широты ($r = 0,4 \dots 0,5$), но не для восточной долготы и годовой суммы осадков.

По размерам шишек (длине и ширине) колебания составляют в пределах 3,6...4,5 см и 1,5...2,2 см. Различия между группой западных и восточных климатипов незначительны (табл. 4). Хотя в западной группе сосредоточено наибольшее число климатипов, имеющих длину шишек больше 4 см. У четырех климатипов этой группы (14, 23, 42, 43) шишки имеют наименьшие размеры, их длина менее 4 см, ширина — менее 2 см. В восточной группе только один климатип (47) имеет мелкие шишки (длина 3,7 см, ширина 1,7 см).

Показатель плотности шишек, учитывающий их массу и объем, варьирует от 0,71 до 2,4 г/см³, но у большинства климатипов он близок к 1 г/см³, за исключением московского климатипа (43) из западной группы и двух климатипов из восточной группы (67, 68), у которых плотность шишки наиболее высокая и составляет 1,5...2,1 г/см³. Шишки этих климатипов отличаются и наиболее высоким значением коэффициента формы (2...2,4).

Среднее значение показателя плотности шишек в западной группе климатипов составляет 0,97 г/см³, в восточной — 1,10 г/см³. По данным Н.Н. Бессчетновой [3], значение показателя плотности для шишек сосны обыкновенной из зоны хвойно-широколиственных лесов составляет 1,27 г/см³. Более низкий показатель плотности шишки у климатипов в географических культурах может быть связан с произрастанием потомства несвойственных им условиях.

Наибольшее количество значимых корреляционных связей между биометрическими показателями шишек и климатическими характеристиками установлено в климатипах восточной группы ($r = 0,2 \dots 0,6$). Однако в целом по коллекции наибольшее количество связей между линейными показателями и климатическими зафиксировано характеристиками (табл. 5).

В группе западных климатипов, локализованных на Восточно-Европейской равнине, устойчивая связь линейных показателей (диаметра и длины шишки) с северной широтой ($r = 0,38 \dots 0,61$), менее значимая — с восточной долготой ($r = -0,18 \dots -0,31$), в то время как у группы восточных климатипов, большинство из которых располагается меридионально, значительные корреляционные связи установлены как с северной широтой ($r = 0,36$), так и с восточной долготой ($r = 0,49 \dots 0,60$). В какой-то мере эти особенности локализации климатипов отражаются и в большей корреляционной связи коэффициента формы и плотности шишки с северной широтой в запад-

Т а б л и ц а 4

Размер и масса шишек сосны обыкновенной, произрастающей в географических культурах Архангельской обл.

The size and weight of Scots pine cones growing in the geographical cultures of the Arkhangelsk region

Номер климатипа	Размер шишки, мм		Коэффициент формы	Масса шишки*, г	Плотность шишки, г/см ³
	длина	ширина			
Западные климатипы					
1	40,9	21,5	1,9	2,8	0,96
2	41,2	21,2	1,9	3,5	0,87
3	41,8	20,1	2,1	3,2	0,91
4	40,8	19,9	1,9	2,8	0,99
9	41,3	20,3	2,0	2,8	0,9
12	41,2	21,2	2,1	3,1	0,94
14	39,8	19,6	1,9	2,7	0,79
15	42,8	20,7	2,0	3,1	0,77
16	40,4	19	2,1	2,9	0,85
17	44,8	21,2	2,1	3,7	0,97
19	42,2	22	1,9	4,6	0,71
22	43,9	20,3	2,2	3,5	0,98
23	37,9	19,8	1,9	2,5	0,87
42	35,8	18,9	1,9	2,4	0,94
43	36,3	15,3	2,4	4,5	2,1
M**	40,74	20,07	2,02	3,21	0,97
±m***	0,66	0,42	0,03	0,17	0,08
Восточные климатипы					
47	37,1	16,9	2,2	5,7	0,99
48	40,4	21,9	1,8	4,9	0,91
67	40,9	17,5	2	6	1,51
68	40,9	17,8	2,3	6,1	1,64
77	41,8	21,8	1,9	5	0,89
78	43,0	21,7	2	5,4	0,99
81	41,4	21,9	1,9	5,1	0,96
88	43,6	22,8	1,9	5,5	0,91
M**	41,14	20,29	2,00	5,46	1,10
±m***	0,73	0,92	0,07	0,17	0,11

*В абсолютно сухом состоянии.

**Среднее значение по группе климатипов.

***Ошибка среднего значения.

ной группе климатипов и с восточной долготой в восточной группе климатипов ($r = 0,37 \dots 0,39$).

Среди климатипов восточной группы сильные корреляционные связи размеров шишек установлены с показателями, связанными со среднегодовой температурой воздуха и годовой суммой осадков, но не с продолжительностью вегетационного периода ($r = 0,24 \dots 0,68$). В западной группе отмечена устойчивая связь ширины шишки и продолжительности вегетационного периода ($r = 0,36$).

Масса шишек и в той, и в другой группе климатипов менее связана с географическими координатами и климатическими показателями

Т а б л и ц а 5

Коэффициент корреляции (r) между размерами и массой шишек потомств сосны обыкновенной с географическими координатами и основными климатическими характеристиками мест происхождения исходных насаждений

Correlation coefficient (r) between the size and mass of cones of Scots pine offspring with geographic coordinates and the main climatic characteristics of the places of origin of the original plantations

Географические координаты и основные климатические характеристики	Коэффициент корреляции (r)				
	Длина шишки, мм	Ширина шишки, мм	Масса шишки, г	Коэффициент формы	Плотность шишки, г/см ³
Западные климатотипы					
Северная широта	0,38	0,61	-0,23	-0,39	-0,43
Восточная долгота	-0,18	-0,31	-0,13	0,11	0,30
Продолжительность вегетационного периода	-0,08	-0,36	0,11	0,25	0,09
Среднегодовая температура	-0,16	-0,27	0,22	0,21	0,11
Сумма температур за год > 5 °С	-0,42	-0,65	0,15	0,32	0,41
Годовая сумма осадков	0,24	0,06	0,25	-0,02	-0,25
Восточные климатотипы					
Северная широта	0,36	0,46	-0,26	-0,04	-0,27
Восточная долгота	0,60	0,49	0,20	-0,37	-0,33
Продолжительность вегетационного периода	-0,14	-0,11	-0,08	-0,33	-0,17
Среднегодовая температура	-0,69	-0,60	0,20	0,27	0,26
Сумма температур за год > 5 °С	-0,24	-0,41	0,24	-0,11	0,24
Годовая сумма осадков	0,24	0,39	-0,12	-0,20	-0,28
Все климатотипы					
Северная широта	0,34	0,48	-0,47	-0,24	-0,43
Восточная долгота	0,22	0,08	0,67	-0,16	0,12
Продолжительность вегетационного периода	-0,09	-0,26	-0,11	0,12	0,06
Среднегодовая температура, °С	-0,34	-0,49	-0,17	0,24	0,07
Сумма температур за год > 5 °С	-0,35	-0,52	0,39	0,16	0,41
Годовая сумма осадков	0,23	0,18	-0,02	-0,02	-0,27

($r = -0,13 \dots +0,26$). Для всей коллекции установлена сильная связь массы шишек с восточной долготой ($r = 0,67$), что вызвано значительным разбросом места происхождения исходных насаждений в меридианальном отношении.

Размеры, масса и плотность шишек значимо связаны с северной широтой, суммой температур за год > 5 °С ($r = 0,43 \dots 0,47$) и средней годовой температурой ($r = 0,34 \dots 0,49$). Подобные зависимости обуславливает отзывчивость сосны обыкновенной на изменение температурного фактора, отмеченная ранее И.Б. Белецким [20] для мурманской сосны и нами в географических культурах [12, 21, 22]. При произрастании в более теплых условиях в пределах средней подзоны тайги в северотаежных потомствах сосны увеличиваются размеры шишек, но, видимо, при этом снижается плотность их древесины, что отражается на массе шишек.

В пределах изучаемой коллекции масса шишки очень слабо связана с ее размерами (длиной и шириной), больше ($r = 0,22$) — с комплексным пока-

зателем — коэффициентом формы. Однако высокие коэффициенты корреляции ($r = -0,35 \dots -0,72$) длины и ширины, соответственно, с показателем плотности шишек позволяют утверждать, что увеличение размерности шишек в связи с переносом в несвойственные им условия произрастания может снизить плотность формирующихся древесных тканей. Особенно это заметно в пределах группы западных климатотипов, в которую входят потомства северотаежных потомств. Коэффициент корреляции между длиной, шириной шишек и плотностью достигал $r = -0,45 \dots -0,82$. Большую значимость при этом имеет разрастание шишек в ширину (по диаметру), что отражается в корреляционных зависимостях коэффициента формы шишки массой шишки ($r = 0,22 \dots 0,81$) и с плотностью ее тканей ($r = 0,66 \dots 0,75$) как при рассмотрении в пределах выделенных групп климатотипов, так и в целом по коллекции.

Результаты корреляционного анализа подтверждены дисперсионным анализом по изучаемым признакам (табл. 6).

Т а б л и ц а 6

Анализ влияния происхождения климатипов на параметры шишек по критериям Фишера и уровням статистической значимости

Influence of the origin of climatypes on the parameters of cones according to Fisher's criteria and levels of statistical significance

Показатель	Критерий Фишера (F)	Критерий уровня значимости (p)
Масса, г	74,7	0,001
Коэффициент формы шишки	0,1	0,771
Плотность, г/см ³	0,9	0,356
Длина, мм	0,1	0,702
Ширина, мм	0,1	0,795

Все линейные показатели (длина, ширина шишки) и рассчитанный с их использованием коэффициент формы подтверждают сходство между выделенных групп климатипов. Это свидетельствует о равной отзывчивости потомства сосны обыкновенной на однотипные условия произрастания и нивелирование признаков при испытании в географических культурах. Однако климатипы этих групп значимо различаются по показателю «масса шишки» (абсолютно сухая), подтверждая его наследственную закрепленность и слабую реакцию на изменение условий произрастания. Комплексный показатель, связанный как с биометрическими показателями, так и с массой шишек (плотность шишек), сохраняет эффект выравнивания между группами климатипов, хотя и менее значимо.

Выводы

Климатические факторы мест произрастания исходных насаждений и пункта испытания оказывают значительную роль как на изменчивость апофиза шишек, так и на их биометрические показатели.

В целом по коллекции климатипов сосны обыкновенной и по группам (западные и восточные), наибольшее количество шишек имеют форму *f. gibba*. Остальные формы апофиза выражены по коллекции в большей или меньшей степени. На формирование определенной формы апофиза шишек оказывают влияние и генетические особенности климатипа, и условия роста исходных насаждений определенных климатипов, прежде всего температурные условия. В пределах коллекции климатипов сохраняются зависимости формы апофизов от географического происхождения материнских насаждений.

В пределах изучаемой коллекции наблюдается выровненность шишек по размерам между различными потомствами, что подтверждается и близостью показателя формы шишек. При этом сохраняется генетическая предрасположенность

повышения средних показателей массы шишек у климатипов, исходные насаждения которых произрастают в более благоприятных климатических условиях. Проявляется эффект увеличения массы шишек при одновременном снижении плотности ее тканей у северных потомств, при их произрастании в более благоприятных условиях подзоны средней тайги.

Несмотря на выравнивание биометрических и массовых показателей шишек в однотипных условиях произрастания потомства, их связь с климатическими и географическими показателями в пределах коллекции наблюдается, но степень ее проявления зависит от локализации исходных насаждений группы климатипов.

Список литературы

- [1] Правдин Л.Ф. Сосна обыкновенная. М.: Наука, 1964. 190 с.
- [2] Новикова Т.Н. Особенности семеношения сосны обыкновенной в географических культурах в Красноярской лесостепи // Хвойные бореальной зоны, 2008. Т. 25, № 1–2. С. 62–68.
- [3] Наквасина Е.Н., Прожерина Н.А., Чупров А.В., Беляев В.В. Реакция роста сосны обыкновенной на климатические изменения в широтном градиенте // ИзВУЗ. Лесной Журнал, 2018. № 5. С. 82–93.
- [4] Однополова И.С. Семеношение различных климатипов сосны обыкновенной в Красноярском лесничестве Самарской области // Изв. Оренбургского государственного аграрного университета, 2017. № 2. С. 53–56.
- [5] Кузьмина Н.А. Особенности генеративных органов сосны обыкновенной разного происхождения в географических культурах // Хвойные бореальной зоны, 2007. Т. 24. № 2–3. С. 225–235.
- [6] Memišević Hodžić M., Bejtić S., Ballian D. Interaction Between the Effects of Provenance Genetic Structure and Habitat Conditions on Growth of Scots Pine in International Provenance Tests in Bosnia and Herzegovina // South-east European forestry, 2020, v. 11, no. 1, pp. 1–6.
- [7] Sophan Chhin Dendroclimatic analysis of white pine (*Pinus strobus* L.) using long-term provenance test sites across eastern North America // Forest Ecosystems, 2018, no. 18, pp. 1–15.
- [8] Zhang, Z., Jin, G., Feng, Z. Joint influence of genetic origin and climate on the growth of Masson pine (*Pinus massoniana* Lamb.) in China // Scientific Reports, 2020, no. 10, p. 4653.
- [9] Иванов А.М. Изучение морфологической изменчивости шишек сосны обыкновенной (*Pinus Sylvestris* L.) в Костромской области // Вестник МГУЛ – Лесной вестник, 2011. № 4. С. 192–195.
- [10] Бессчетнова Н.Н. Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). Репродуктивный потенциал плосовых деревьев. Нижний Новгород: Нижегородская государственная сельскохозяйственная академия, 2015. 586 с.
- [11] Balekogu, S., Calinskan, S. & Dirik, H. Effects of geoclimatic factors on the variability in *Pinus pinea* cone, seed, and seedling traits in Turkey native habitats // Ecological Processes, 2020, no. 9, p. 55.
- [12] Наквасина Е.Н., Бедрицкая Т.В. Семенные плантации северных экотипов сосны обыкновенной. Архангельск: ПГУ, 1999. 143 с.
- [13] Наквасина Е.Н., Юдина О.А., Прожерина Н.А., Камалова И.И., Минин Н.С. Географические культуры в ген-экологических опытах на Европейском Севере. Архангельск: Архангельский ГТУ, 2008. 308 с.

- [14] Проказин, Е.П., Богачев, А.В. Наследственная адаптация сосны обыкновенной к климатическим факторам и возможность ее оценки и прогнозирования // Генетика, селекция, семеноводство и интродукция лесных пород / под ред. Н.В. Чусова. М.: Центральный научно-исследовательский институт лесной генетики и селекции, 1975. С. 131–146
- [15] Курнаев С.Ф. Лесорастительное районирование СССР. М.: Лесная пром-сть, 1973. 240 с.
- [16] Ромедер Э., Шенбах Г. Генетика и селекция лесных пород. М.: Сельхозиздат, 1962. 268 с.
- [17] Мамаев С.А. Основные признаки методики исследования видовой изменчивости древесных растений // Индивидуальная и экологическая изменчивость растений / под ред. П.Л. Горчаковского. Свердловск: Уральский научный центр академии наук СССР, 1975. С. 3–14.
- [18] Kuusela K. Development of Nordic Forest Resources in the results of the European Timber Trend Studies // Communications of the Norwegian Forest Research Institute, 1986, v. 39, no. 15, pp. 265–281.
- [19] Ярмишко В.Т. Сосна обыкновенная и атмосферное загрязнение на Европейском Севере. СПб.: Изд-во НИИ химии, 1997. 210 с.
- [20] Белецкий И.Б. Плодоношение сосны на Кольском полуострове. Мурманск: Мурманское книжное изд-во, 1968. 131 с.
- [21] Каппер О.Г. Хвойные породы, Лесоводственная характеристика. М.: Гослесбумиздат, 1954. 303 с.
- [22] Наквасина Е.Н. Изменения в генеративной сфере сосны обыкновенной при имитации потепления климата // Изв. Санкт-Петербургской лесотехнической академии, 2018. № 209. С. 114–125.

Сведения об авторах

Чупров Алексей Владимирович — аспирант, Северный (Арктический) Федеральный университет имени М.В. Ломоносова, ст. специалист 1-го разряда управления использования лесов и договорных отношений Министерства природных ресурсов и лесопромышленного комплекса Архангельской обл., alexchuprov@mail.ru

Наквасина Елена Николаевна — д-р с.-х. наук, профессор, Северный (Арктический) Федеральный университет имени М.В. Ломоносова, nakvasina@yandex.ru

Прошерина Надежда Александровна — канд. биол. наук, ст. науч. сотр., ФГБУН Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаврова УрО РАН, pronad1@yandex.ru

Поступила в редакцию 12.01.2021.

Принята к публикации 26.03.2021.

SCOTS PINE (*PINUS SYLVESTRIS* L.) CONES PHENOTYPIC VARIATION GROWING IN PROVENANCE TRIALS OF ARKHANGELSK REGION

A.V. Chuprov^{1,2}, E.N. Nakvasina¹, E.A. Prozherina³

¹Northern (Arctic) Federal University named after M.V. Lomonosov, 17, Naberezhnaya Severnoy Dviny, 163002, Arkhangelsk, Russia

²Ministry of Natural Resources and Timber Industry of the Arkhangelsk Region, 18, Vyucheyskogo, 163000, Arkhangelsk, Russia

³N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 23, Naberezhnaya Severnoy Dviny, 163000, Arkhangelsk, Russia

nakvasina@yandex.ru

The study results of phenotypic variability of Scots pine cones climatype (23 variants) in provenance trials in the Plesetsk forestry of the Arkhangelsk region, created in 1977, are given. The distribution of cones in the collection of provenance according to the forms of the apophysis proposed by Pravdin L.F. is presented, linear parameters, mass, shape coefficient and density of cones are determined. Pine provenances were conditionally divided into two groups depending on the geographical coordinates of the original plantations — western (with a latitudinal localization of climates from 68 to 55 degrees. N., but close in longitude) and eastern (with a longitude localization of climates from 40 to 73 degrees. E., but close in latitude) groups. In both groups, the distribution of cones according to the forms of the apophysis has a similar structure, the form of the apophysis f. gibba is most pronounced. The severity of the shape of the apophysis of the cone can be associated with the genetic features of the species and with the conditions of the growth place of the original plantations. Significant correlation connections between shape of cones apophysis with temperature climatic indices are established. In the collection of provenances, when growing under the same type of conditions, the length and width of the cone are equalized between offspring, however, the increase in the mass of the bump and the decrease in its density are under great genetic control, although it is associated with the geographical origin of the offspring.

Keywords: provenance trial, Scots pine, apophysis of cones, biometric indicators, climatic characteristics

Suggested citation: Chuprov A.V., Nakvasina E.N., Prozherina E.A. *Izmenchivost' shishek sosny obyknovennoy (Pinus sylvestris L.), proizrastayushchey v geograficheskikh kul'turakh Arkhangel'skoy oblasti* [Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) cones phenotypic variation growing in provenance trials of Arkhangelsk region]. *Lesnoy vestnik / Forestry Bulletin*, 2021, vol. 25, no. 3, pp. 24–33. DOI: 10.18698/2542-1468-2021-3-24-33

References

- [1] Pravdin L.F. *Sosna obyknovennaya* [The Scots pine], Moscow: Nauka, 1964, 190 p.
- [2] Novikova T.N. *Osobennosti semenosheniya sosny obyknovennoy v geograficheskikh kul'turakh v Krasnoyarskoy lesostepi* [Features of seed-growing scots pine in provenance trial in the Krasnoyarsk forest-steppe]. *Khvoynye boreal'noy zony* [Coniferous boreal zones], 2008, iss. 25, no. 1–2, pp. 62–68.
- [3] Nakvasina E.N., Prozherina N.A., Chuprov A.V., Belyaev V.V. *Reaktsiya rosta sosny obyknovennoy na klimaticheskie izmeneniya v shirotnom gradiente* [Growth response of Scots Pine to Climate in the Latitudinal Gradient] *Lesnoy Zhurnal* (Russian Forestry Journal), 2018, no. 5, pp. 82–93.
- [4] Odnopolova I.S. *Semenoshenie razlichnykh klimatipov sosny obyknovennoy v Krasnoyarskom lesnichestve Samarskoy oblasti* [Seed of various climates of cots pine in the Krasnoyarsk forestry of the Samara region]. *Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta* [Bulletin of the Orenburg State Agrarian University], 2017, no. 2, pp. 53–56.
- [5] Kuz'mina N.A. *Osobennosti generativnykh organov sosny obyknovennoy raznogo proiskhozhdeniya v geograficheskikh kul'turakh* [Features of generative organs of scots pine of various origins in provenance trial]. *Khvoynye boreal'noy zony* [Coniferous boreal zones], 2007, no. 24, pp. 225–235.
- [6] Memišević Hodžić M., Bejtić S., Ballian D. Interaction Between the Effects of Provenance Genetic Structure and Habitat Conditions on Growth of Scots Pine in International Provenance Tests in Bosnia and Herzegovina. *South-east European forestry*, 2020, v. 11, no. 1, pp. 1–6.
- [7] Sophan Chhin Dendroclimatic analysis of white pine (*Pinus strobus* L.) using long-term provenance test sites across eastern North America. *Forest Ecosystems*, 2018, no. 18, pp. 1–15.
- [8] Zhang, Z., Jin, G., Feng, Z. Joint influence of genetic origin and climate on the growth of Masson pine (*Pinus massoniana* Lamb.) in China. *Scientific Reports*, 2020, no. 10, p. 4653.
- [9] Ivanov A.M. *Izuchenie morfologicheskoy izmenchivosti shishek sosny obyknovennoy (Pinus Sylvestris L.) v Kostromskoy oblasti* [Study of morphological variability of scots pine cones (*Pinus Sylvestris* L.) in the Kostroma region]. *Moscow state forest university bulletin – Lesnoy vestnik*, 2011, no. 4, pp. 192–195.
- [10] Besschetnova N.N. *Sosna obyknovennaya (Pinus sylvestris L.). Reproductivnyy potentsial plyusovykh derev'ev* [Scots pine. Breeding potential of plus tree]. *Nizhny Novgorod: Nizhegorodskaya gosudarstvennaya sel'skokhozyaystvennaya akademiya* [Nizhny Novgorod State Agricultural Academy], 2015, 586 p.
- [11] Balekogu, S., Calinskan, S. & Dirik, H. Effects of geoclimatic factors on the variability in *Pinus pinea* cone, seed, and seedling traits in Turkey native habitats. *Ecological Processes*, 2020, no. 9, p. 55.
- [12] Nakvasina E.N., Bedritskaya T.V. *Semennyye plantatsii severnykh ekotipov sosny obyknovennoy* [Seed plantations of northern ecotypes of scots pine], Arkhangel'sk: PGU, 1999, 143 p.
- [13] Nakvasina E.N., Yudina O.A., Prozherina N.A., Kamalova I.I., Minin N.S. *Geograficheskie kul'tury v gen-ekologicheskikh opytakh na Evropeyskom Severe* [Provenance trials in gene-ecological experiments in the European North]. Arkhangel'sk: Arkhangel'sk State Technical University, 2008, 308 p.
- [14] Prokazin E.P., Bogachev A.V. *Nasledstvennaya adaptatsiya sosny obyknovennoy k klimaticheskim faktoram i vozmozhnost' ee otsenki i prognozirovaniya* [Hereditary adaptation of scots pine to climatic factors and the possibility of its assessment and forecasting]. *Genetika, selektsiya, semenovodstvo i introduktsiya lesnykh porod* [Genetics, selection, seed production and introduction of forest species], 1975, pp. 131–146.
- [15] Kurnaev S.F. *Lesorastitel'noe rayonirovanie SSSR* [Forest zoning in USSR]. Moscow: Lesnaya promyshlennost' [Forest Industry], 1973, 240 p.
- [16] Romeder E., Shenbakh G. *Genetika i selektsiya lesnykh porod* [Genetics and breeding of forest species]. Moscow: Sel'khozizdat, 1962, 268 p.
- [17] Mamaev S.A. *Osnovnye priznaki metodiki issledovaniya vidovoy izmenchivosti drevesnykh rasteniy* [Main features of the methodology for studying species variability of woody plants]. *Individual'naya i ekologicheskaya izmenchivost' rasteniy* [Individual and ecological variability of plants], 1975, pp. 3–14.
- [18] Kuusela K. Development of Nordic Forest Resources in the results of the European Timber Trend Studies. *Communications of the Norwegian Forest Research Institute*, 1986, v. 39, no. 15, pp. 265–281.
- [19] Yarmishko V.T. *Sosna obyknovennaya i atmosfernoe zagryaznenie na Evropeyskom Severe* [Scots pine and atmospheric pollution in the European North]. St. Petersburg: Izd-vo NII khimii [Publishing House of Research Institute of Chemistry], 1997, 210 p.
- [20] Beletskiy I.B. *Plodonoshenie sosny na Kol'skom poluostrove* [Fruiting of pine on the Kola Peninsula]. Murmansk: Murmanskoe knizhnoe izd-vo [Murmansk book publishing house], 1968, 131 p.
- [21] Kapper O.G. *Khvoynye porody, Lesovodstvennaya kharakteristika* [Softwood. Silvicultural characteristic]. Moscow: Goslesbumizdat, 1954, 303 p.
- [22] Nakvasina E.N. *Izmeneniya v generativnoy sfere sosny obyknovennoy pri imitatsii potepnenii klimata* [Changes in the generative sphere of scots pine when simulating climate warming]. *Izvestiya Sankt-Peterburgskoy lesotekhnicheskoy akademii* [Bulletin of the St. Petersburg Forestry Academy], 2018, no. 209, pp. 114–125.

Authors' information

Chuprov Aleksey Vladimirovich — Pg. Student of the Northern (Arctic) Federal University, named after M.V. Lomonosov, Senior Specialist of the 1st category of Ministry of Natural Resources and Forestry of Arkhangel'sk Region, alexchuprov@mail.ru

Nakvasina Elena Nikolaevna — Dr. Sci. (Agriculture), Professor of the Northern (Arctic) Federal University named after M.V. Lomonosov, nakvasina@yandex.ru

Vezherina Nadezhda Aleksandrovna — Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher of the N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, pronad1@yandex.ru

Received 12.01.2021.

Accepted for publication 26.03.2021.