

## ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОСТРУКТУРНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ РАЗНЫХ ВОЗРАСТНЫХ ПОКОЛЕНИЙ В ПОПУЛЯЦИЯХ СОСНЫ (*PINUS SYLVESTRIS* L.) В УСЛОВИЯХ ПОСТОЯННОГО ИЗБИТОЧНОГО УВЛАЖНЕНИЯ ПОЧВ СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ АРХАНГЕЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ

С.Н. Тарханов<sup>✉</sup>, Е.А. Пинаевская, А.С. Пахов

ФГБУН «Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаврова  
УрО РАН», Россия, 163069, г. Архангельск, ул. Набережная Северной Двины, д. 23

tarkse@yandex.ru

Представлены материалы изучения изменчивости морфоструктурных показателей разных возрастных генеративных поколений ( $g_1$  и  $g_2$ ) в популяциях сосны в условиях постоянного избыточного увлажнения почв в северной тайге Архангельской обл. Показано распределение частоты встречаемости возраста и морфоструктурных показателей (размеров ствола и кроны, очищаемости ствола от сучьев, протяженности грубой коры, размеров и числа боковых побегов, длины и продолжительности жизни хвои) деревьев. Установлено, что в условиях постоянного избыточного увлажнения почв чаще встречаются деревья сосны с меньшими размерами ствола и кроны, худшей очищаемостью ствола от сучьев по сравнению с их средними значениями в популяциях. Показано, что большие высота и диаметр ствола, протяженность и диаметр кроны, лучшая очищаемость ствола от сучьев, большая протяженность грубой коры наблюдается у старшего генеративного поколения ( $g_2$ ), что обусловлено более высоким возрастом деревьев. Установлено, что связь высоты ствола с возрастом деревьев сильнее выражена в выборках молодых генеративных деревьев. В молодом возрасте она более линейна. Выявлено, что у молодого генеративного поколения ( $g_1$ ) значительно больше длина и масса шишек, длина, ширина и высота апофиза семенных чешуй по сравнению со старшим поколением ( $g_2$ ), а величина индекса формы апофиза шишек (отношение высоты апофиза к его ширине) у разных поколений существенно не различается.

**Ключевые слова:** сосна (*Pinus sylvestris* L.), возрастные поколения, изменчивость, морфоструктурные показатели, постоянное избыточное увлажнение почв, северная тайга

**Ссылка для цитирования:** Тарханов С.Н., Пинаевская Е.А., Пахов А.С. Изменчивость морфоструктурных показателей разных возрастных поколений в популяциях сосны (*Pinus sylvestris* L.) в условиях постоянного избыточного увлажнения почв северной тайги Архангельской области // Лесной вестник / Forestry Bulletin, 2022. Т. 26. № 6. С. 62–74. DOI: 10.18698/2542-1468-2022-6-62-74

Соотношение и динамика компонента изменчивости в общей структуре популяций служат основой для определения направлений и особенностей процесса приспособления популяций к изменяющимся факторам окружающей среды [1]. Вопрос о возрастной изменчивости таежных лесов сложен и недостаточно изучен. Для сосняков в условиях избыточного увлажнения почв характерно сочетание деревьев разных возрастных поколений [2]. Возрастная структура сосновых древостоев в таежных лесах формируется под влиянием множества факторов. Ее закономерное естественное усложнение во времени может происходить как в рамках одного поколения, так и по линии увеличения числа поколений древостоев (два генетических ряда развития древостоев) [3]. Для выявления процесса смены возрастных поколений возможно изучение наиболее простых из них, которые состоят из хорошо выраженных элементов леса [4, 5]. Морфоструктурные показатели

отражают динамику роста и развития отдельных деревьев и формирования древостоя в целом.

Базовым процессом, на основе которого осуществляется дифференциация дерева на качественно различные элементы — вегетативные и генеративные, является рост. Параметры стволов и крон деревьев «суммируют» влияние климатических, почвенных, ценологических и других факторов внешней среды на текущий рост побегов. В свою очередь, колебания показателей роста принято рассматривать как результат адаптации деревьев к изменяющимся экологическим условиям. От них зависит изменчивость морфоструктурных показателей деревьев, определяемая их наследственными различиями и условиями произрастания, причем наследственный фактор имеет наибольшее значение. Постоянное избыточное увлажнение болотных верховых почв северной тайги через корневую систему оказывает влияние на надземную часть растений. Корневая гипоксия существенно снижает биологическую продуктивность сосны. Адаптация отдельных

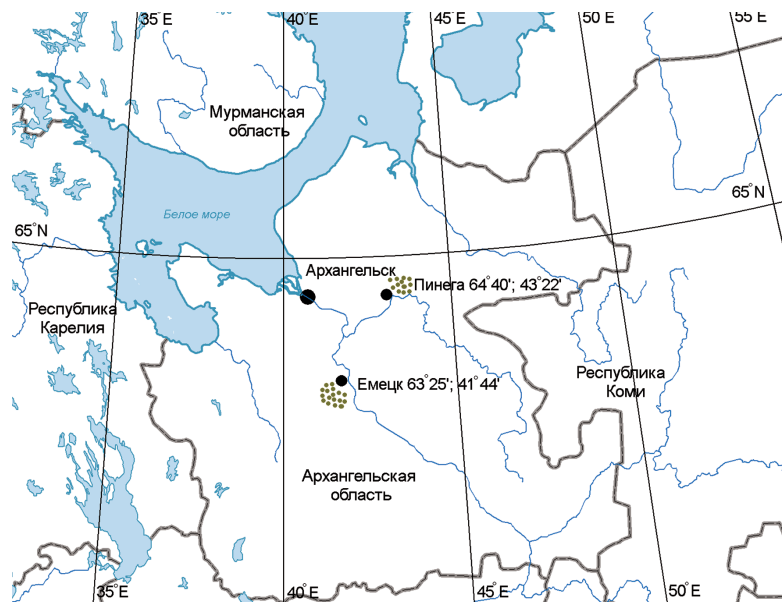


Рис. 1. Карта-схема района исследований  
Fig. 1. Schematic map of study areas

деревьев и популяций в целом к этим условиям проявляется в развитии устойчивости к избытку почвенной влаги. Формируются фенотипические проявления устойчивости, в частности, более мелкая и поверхностная корневая система, отрицательный геотропизм корней и др. [6]. Наряду с изменениями физиолого-биохимических процессов, вследствие трансформации корневой системы результатом адаптации к избыточному увлажнению почвы является медленный рост, что влечет за собой потерю апикального доминирования, сокращение объема вегетативной и генеративной сфер, снижение продолжительности жизни и длины хвои, уменьшение размера шишек.

### Цель работы

Цель работы — изучение изменчивости морфоструктурных показателей у деревьев разных возрастных поколений в северотаежных популяциях сосны для выявления особенностей их роста и развития в условиях постоянного избыточного увлажнения почв.

### Материалы и методы

Район исследований: бассейны рек Северная Двина и Пинега (рис. 1). Объект исследований: вегетативная и генеративная сферы сосны в сосняках кустарничково-сфагновых на болотных верховых торфяных почвах в северной тайге Архангельской обл. Торф, как правило, сфагновый или пушице-сфагновый, низкой степени разложения, имеет сильную реакцию среды (рН солевой суспензии составляет 2,6...3,2), высокую обменную и гидролитическую кислотность, очень низкую степень насыщенности основаниями

(11...14%). Содержание золы в верхнем слое торфа — 2...4%. Торф верхних горизонтов почвенного профиля характеризуется низкой объемной массой, высокой полевой влажностью, близкой к полной влагоемкости (90...94%).

На основании общепринятых методов [7–11] приведены лесоводственно-геоботаническое описание и таксационная характеристика древостоев. На четырех пробных площадях сформированы выборки из вступивших в стадию семеношения относительно молодых ( $g_1$ ) и средневозрастных ( $g_2$ ) генеративных деревьев [12]. В емецкой популяции (63°25' с. ш. и 41°44' в. д.) сформированы выборки деревьев в возрасте 20...40 лет ( $g_1$ ) и 50...80 лет ( $g_2$ ); в пинежской (64°40' с. ш. и 48°22' в. д.) — соответственно 30...45 ( $g_1$ ) и 60...100 ( $g_2$ ). На пробных площадях у 25 деревьев сосны каждого возрастного поколения определяли высоту и диаметр ствола на уровне 1,3 м от поверхности земли, а также абсолютную протяженность и диаметр кроны, измеряли высоту прикрепления к стволу первого мертвого сучка и первой живой ветви, протяженность грубой коры. На 20 ветвях первого порядка у каждого из этих деревьев определяли морфоструктурные показатели боковых однолетних побегов: длину и диаметр побега, длину хвои, подсчитывали число однолетних боковых побегов в мутовке. На ветвях первого порядка определяли предельный возраст хвои. С каждого учетного дерева отбирали по 10 шишек и определяли длину, массу (в воздушно-сухом состоянии) шишки, длину, ширину, высоту и индекс формы апофиза шишки (величину отношения высоты апофиза к ширине, по А.И. Видякину [13]) (рис. 2).



**Рис. 2.** Форма апофиза семенных чешуй шишек пинежской (а) и емецкой (б) популяций сосны  
**Fig. 2.** Apophysis of cones seed scales of Pinega (a) and Emeck (b) pine populations

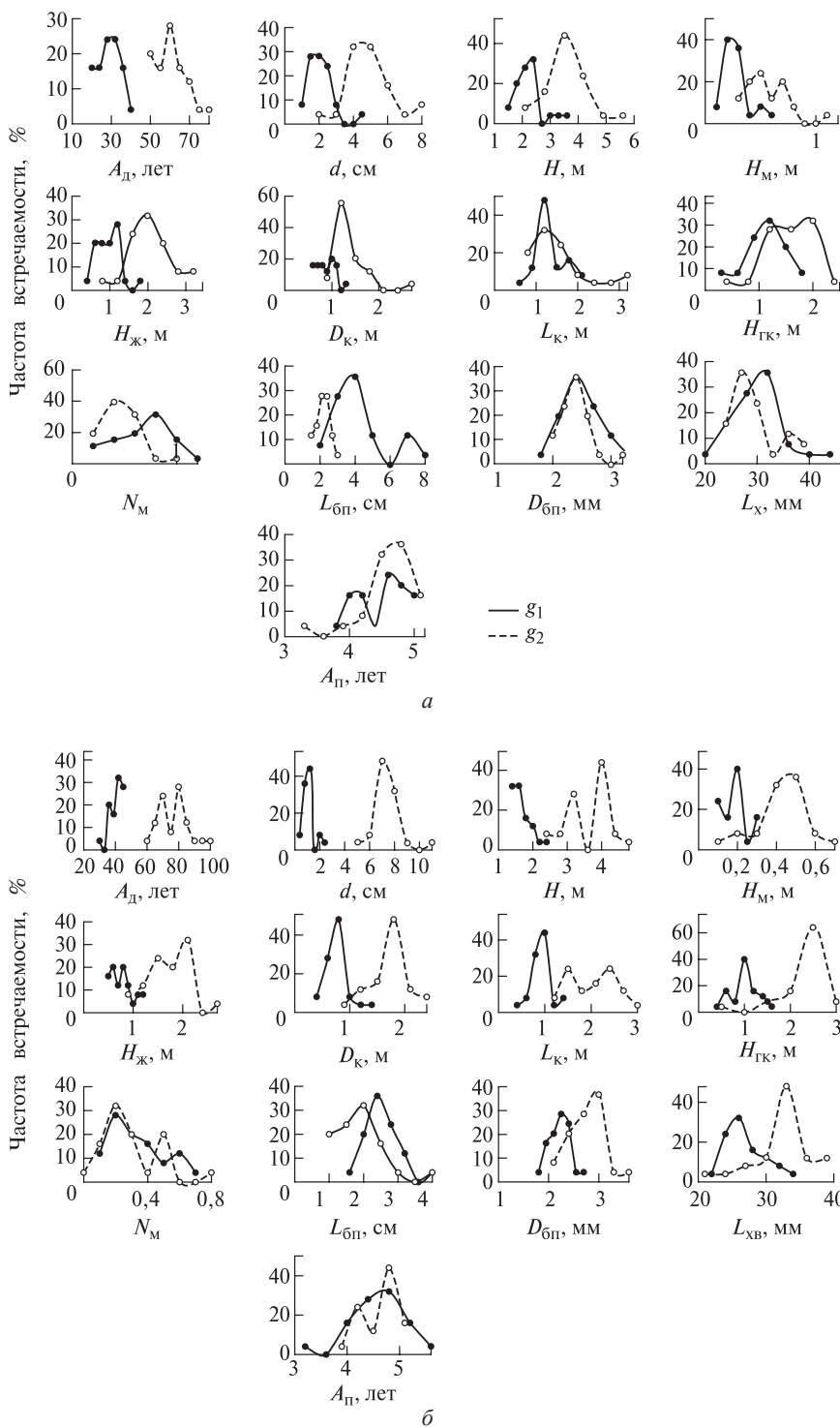
При определении объема репрезентативных выборок руководствовались полученными нами ранее результатами по эндогенной и индивидуальной изменчивости данных признаков с учетом 5%-го уровня значимости средней величины, хотя при высокой вариации допускали 10%-й уровень [14]. Все материалы исследований обработаны методами дисперсионного и корреляционного анализа с использованием *t*-критерия Стьюдента и *F*-критерия Фишера на 5%-м уровне значимости по Н.Н. Свалову [15]. Уровень изменчивости определяли по эмпирической шкале С.А. Мамаева [16].

## Результаты и обсуждение

Распределение деревьев по основным морфо-структурным показателям характеризует процесс постепенного формирования структуры древостоев. Кривые распределения численности деревьев в емецкой и пинежской популяциях сосны четко дифференцированы по выделенным возрастным поколениям  $g_1$  и  $g_2$  в отношении тех основных морфо-структурных показателей, которые прямо связаны с возрастом деревьев. Это выражается в смещении мод распределения частоты встречаемости деревьев по этим показателям у разных поколений относительно друг друга главным образом по размерам ствола, очищаемости ствола от сучьев (рис. 3).

Асимметрия ( $A$ ) и эксцесс ( $E$ ) рядов распределения представлены преимущественно положительными значениями, что свидетельствует о значительном числе молодых деревьев в обеих популяциях. Кривые распределения численности деревьев в обеих популяциях по возрасту сильнее редуцированы у молодого генеративного поколения, нежели, у старшего. То же самое можно отметить и в отношении распределения частоты встречаемости деревьев по морфо-структурным показателям. У старшего поколения кривые рас-

пределения числа деревьев по этим показателям более «растянуты». Вероятно, это связано с более узким возрастным диапазоном в выборках учетных деревьев молодого генеративного поколения как в емецкой (18...38 лет), так и в пинежской (30...45 лет) популяции по сравнению со старшим поколением (соответственно 50...80 лет и 60...100 лет). Кривые распределения в выборках деревьев более молодого возрастного поколения положительно асимметричны в обеих популяциях по высоте дерева и диаметру ствола на высоте 1,3 м от поверхности земли ( $A = 1,0...1,4$ ). В старшем возрастном поколении кривые частоты встречаемости деревьев для емецкой и пинежской популяции менее асимметричны по высоте дерева и диаметру ствола на высоте 1,3 м от поверхности земли, хотя величины асимметрии также положительны. В емецкой популяции положительный эксцесс выражен в рядах распределения частоты встречаемости деревьев старшего поколения по высоте прикрепления первого мертвого сучка ( $E = 1,5$ ), протяженности и диаметру кроны ( $E = 1,4...1,5$ ). Кривые распределения частоты встречаемости деревьев ( $g_2$ ) также положительно асимметричны по высоте прикрепления первого мертвого сучка, протяженности и диаметру кроны ( $A = 1,0...2,0$ ) (рис. 3). В пинежской популяции положительный эксцесс рядов распределения частоты встречаемости деревьев более молодого возрастного поколения проявляется по протяженности и диаметру кроны ( $E = 1,6...1,8$ ), а в старшем возрасте ( $g_2$ ) выражены положительные асимметричность и эксцесс по протяженности грубой коры ( $A = 1,8$ ;  $E = 6,0$ ). В пинежской популяции положительная асимметричность частоты встречаемости деревьев старшего поколения выражена в длине бокового побега и в числе побегов в мутовке ( $A = 1,0...1,1$ ), а положительный эксцесс проявляется по длине побега ( $E = 1,5$ ).



**Рис. 3.** Кривые распределения деревьев разных возрастных поколений ( $g_1, g_2$ ) по морфоструктурным показателям: *a* — емецкая популяция; *б* — пинежская популяция;  $A_d$  — возраст дерева;  $d$  — диаметр ствола на высоте 1,3 м от поверхности земли;  $H$  — высота дерева;  $H_m$  — высота прикрепления первого мертвого сучка;  $H_{ж}$  — высота прикрепления первой живой ветви;  $D_k$  — диаметр кроны;  $L_k$  — протяженность кроны;  $H_{ГК}$  — протяженность грубой коры;  $N_m$  — число боковых побегов в мутовке;  $L_{бп}$  — длина бокового побега;  $D_{бп}$  — диаметр бокового побега;  $L_x$  — длина хвои;  $A_{п}$  — предельная продолжительность жизни хвои

**Fig. 3.** Distribution curves of different age trees generations ( $g_1, g_2$ ) according to morphostructural parameters: *a* — Emeck population; *б* — Pinega population;  $A_d$  — age of the tree;  $d$  — diameter of the trunk at a height of 1,3 m from the ground;  $H$  — height of the tree;  $H_m$  — height of attachment of the first dead knot;  $H_{ж}$  — height of attachment of the first live branch;  $D_k$  — crown diameter;  $L_k$  — crown length;  $H_{ГК}$  — length of rough crust;  $N_m$  — the number of lateral shoots in the whorl;  $L_{бп}$  — length of the lateral shoot;  $D_{бп}$  — diameter of the lateral shoot;  $L_x$  — length of the needles;  $A_{п}$  — limiting life span of needles

Все это свидетельствует о большей частоте встречаемости деревьев с меньшими высотой и диаметром ствола, более узкой и менее протяженной кроной, худшей очищаемостью ствола от сучьев по сравнению с их средними значениями в емецкой и пинежской популяциях в условиях постоянного избыточного увлажнения почв. В пинежской популяции чаще встречаются деревья с меньшей протяженностью грубой коры, более короткими боковыми побегами и их меньшим числом в мутовке по сравнению со средним значением по популяции.

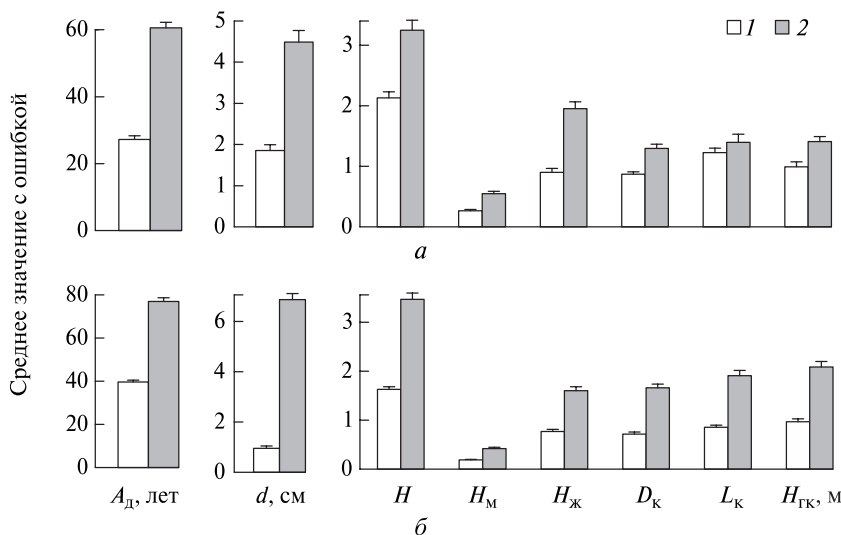
В целом полученные данные распределения деревьев по этим показателям соответствуют ранее полученным результатам по усть-двинской популяции сосны [17]. В емецкой популяции у поколения  $g_2$  проявляется отрицательная (правая) асимметрия распределения численности деревьев по предельной продолжительности жизни хвои ( $A = -1,2$ ). Это означает значительное присутствие в популяции деревьев с более старой хвоей. Для частоты распределения деревьев по предельной продолжительности жизни хвои, длине и диаметру бокового побега характерен положительный эксцесс ( $E = 1,0$ ).

Установлены существенные различия среднего возраста поколений  $g_1$  и  $g_2$  при критических значениях  $t$ -критерия Стьюдента как в емецкой

( $t$ -критерий = 16,9;  $t_{0,05} = 2,1$ ), так и в пинежской ( $t$ -критерий = 7,6;  $t_{0,05} = 2,1$ ) популяциях. Средние значения морфоструктурных показателей ствола и кроны, очищаемости ствола от сучьев, протяженности грубой коры деревьев разных возрастных поколений сосны ( $g_1$  и  $g_2$ ) в обеих популяциях существенно различаются на 5%-м уровне значимости ( $t$ -критерий,  $p < 0,05$ ). У старшего поколения ( $g_2$ ) больше размеры ствола и кроны, лучше очищаемость ствола от сучьев, больше протяженность грубой коры (рис. 4).

В пинежской популяции установлены значительные различия между поколениями  $g_1$  и  $g_2$  по длине, диаметру бокового побега и длине хвои ( $t$ -критерий = 3,9...5,5;  $t_{0,05} = 2,1$ ), а в емецкой — по длине и числу боковых побегов в мутовке ( $t$ -критерий = 3,3...5,3;  $t_{0,05} = 2,1$ ). Более высокие средние значения длины побегов — у молодого генеративного поколения, а диаметр побега и длины хвои — больше у старшего поколения (рис. 5).

Однофакторный дисперсионный анализ подтверждает значительное влияние возрастного поколения на высоту ( $p < 0,001$ ) и диаметр ( $p < 0,001$ ) ствола, а также на очищаемость ствола от сучьев, диаметр кроны, протяженность грубой коры в обеих популяциях, причем в пинежской популяции влияние возрастного фактора более значимо (табл. 1).



**Рис. 4.** Морфоструктурные показатели (среднее значение с ошибкой) деревьев разных возрастных поколений сосны: а — емецкая популяция; б — пинежская популяция; 1, 2 — поколения  $g_1$  и  $g_2$  соответственно;  $A_d$  — возраст дерева;  $d$  — диаметр ствола на высоте 1,3 м от поверхности земли;  $H$  — высота дерева;  $H_M$  — высота прикрепления первого мертвого сучка;  $H_ж$  — высота прикрепления первой живой ветви;  $D_k$  — диаметр кроны;  $L_k$  — протяженность кроны;  $H_{ГК}$  — протяженность грубой коры

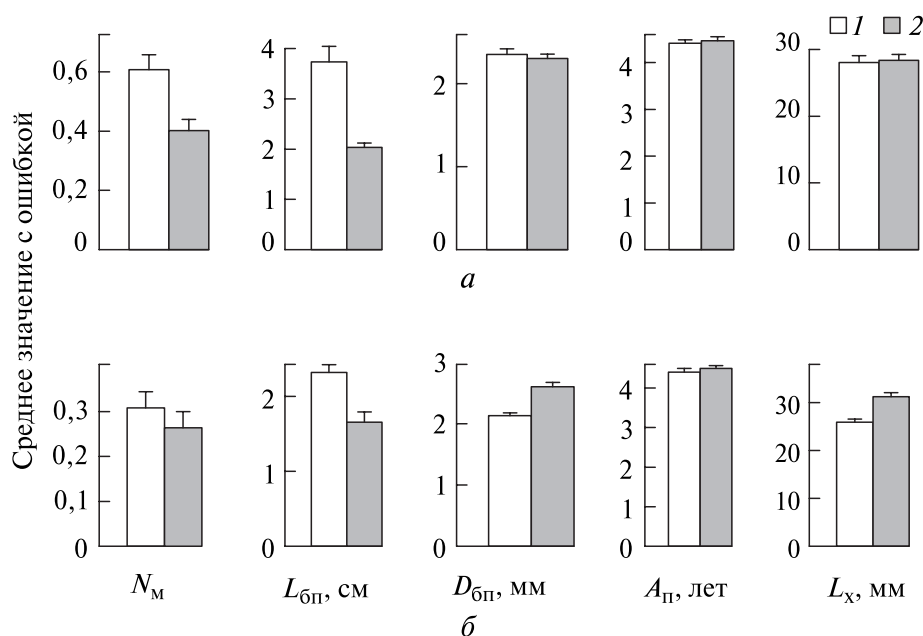
**Fig. 4.** Morphostructural parameters (mean value with error) of different age pine generations: а — Emeck population; б — Pinega population; 1, 2 — generations  $g_1$  and  $g_2$ , respectively;  $A_d$  — age of the tree;  $d$  — diameter of the trunk at a height of 1,3 m from the ground;  $H$  — height of the tree;  $H_M$  — height of attachment of the first dead knot;  $H_ж$  — height of attachment of the first live branch;  $D_k$  — crown diameter;  $L_k$  — crown length;  $H_{ГК}$  — length of rough bark

Т а б л и ц а 1

**Однофакторный дисперсионный анализ влияния возрастного поколения на морфоструктурные показатели деревьев ( $F_{0,05} = 4,04$ )**

The results of a one-way ANOVA analysis of the age generation influence on the morphostructural parameters of trees ( $F_{0,05} = 4,04$ )

Показатель	Емецкая популяция			Пинежская популяция		
	Критерий Фишера	Показатель силы влияния фактора	Ошибка показателя силы влияния фактора	Критерий Фишера	Показатель силы влияния фактора	Ошибка показателя силы влияния фактора
Высота дерева, м	34,62	0,419	0,17	174,59	0,784	0,004
Диаметр ствола на высоте 1,3 м от поверхности земли, см	69,71	0,592	0,014	542,79	0,919	0,002
Высота прикрепления первого мертвого сучка, м	40,16	0,456	0,017	56,88	0,542	0,010
Высота прикрепления первой живой ветви, м	67,43	0,584	0,014	78,67	0,621	0,008
Протяженность кроны, м	1,18	0,024	0,021	85,27	0,640	0,008
Диаметр кроны, м	29,35	0,379	0,018	127,44	0,726	0,006
Высота поднятия грубой коры, м	12,31	0,204	0,020	78,31	0,620	0,008



**Рис. 5.** Морфоструктурные показатели (среднее значение с ошибкой) боковых побегов разных возрастных поколений сосны: *а* — емецкая популяция; *б* — пинежская популяция; 1, 2 — поколения  $g_1$  и  $g_2$  соответственно;  $N_M$  — число боковых побегов в мутовке;  $L_{бп}$  — длина бокового побега;  $D_{бп}$  — диаметр бокового побега;  $A_{п}$  — предельная продолжительность жизни хвои;  $L_x$  — длина хвои

**Fig. 5.** Morphostructural parameters (mean value with error) of lateral shoots of different age pine generations: *a* — Emeck population; *б* — Pinega population; 1, 2 — generations  $g_1$  and  $g_2$ , respectively;  $N_M$  — the number of lateral shoots in the whorl;  $L_{бп}$  — length of the lateral shoot;  $D_{бп}$  — diameter of the lateral shoot;  $A_{п}$  — limiting life span of needles;  $L_x$  — length of the needles

Однофакторный дисперсионный анализ показал влияние возрастного поколения на длину побега в обеих популяциях ( $p < 0,001$ ) (табл. 2). В емецкой популяции влияние возрастного поко-

ления доказано в отношении числа боковых побегов в мутовке ( $p < 0,01$ ). В пинежской популяции подтверждено влияние поколения на диаметр бокового побега ( $p < 0,001$ ) и длину хвои ( $p < 0,001$ ).

**Однофакторный дисперсионный анализ влияния возрастного поколения на морфоструктурные показатели побегов ( $F_{0,05} = 4,04$ )**

The results of a one-way ANOVA analysis of the age generation influence generation on the morphostructural parameters of shoots ( $F_{0,05} = 4,04$ )

Показатель	Емецкая популяция			Пинежская популяция		
	Критерий Фишера	Показатель силы влияния фактора	Ошибка показателя силы влияния фактора	Критерий Фишера	Показатель силы влияния фактора	Ошибка показателя силы влияния фактора
Длина бокового побега, см	27,83	0,367	0,018	15,11	0,239	0,016
Диаметр бокового побега, мм	0,29	0,006	0,021	30,59	0,386	0,013
Длина хвои, мм	0,06	0,001	0,021	24,69	0,340	0,014
Предельная продолжительность жизни хвои, лет	0,26	0,005	0,021	0,69	0,014	0,021
Число боковых побегов в мутовке, шт.	11,00	0,186	0,020	0,75	0,015	0,021

Метод корреляционных плеяд позволяет рассматривать морфоструктуру популяции как единое целое, а с учетом возраста деревьев — сравнивать отдельные группы (поколения) по направленности и силе взаимодействия как прямых, так и косвенных показателей.

Проведенный нами анализ исходил из предположения об адаптационных сдвигах в сопряженной изменчивости морфоструктурных показателей в стрессовых местообитаниях [18, 19]. Это можно наблюдать уже в пределах одного поколения, а соотношение признаков устойчиво сохраняется, оставаясь неизменным свойством особи [20, 21]. Вместе с тем, эволюция корреляционных структур протекает медленнее, чем изменение внешних признаков, и только путем перестройки незначительного числа связей при сохранении стабильности основной части корреляционного скелета организма [22].

Для изучения роста необходимо установить корреляцию основных морфоструктурных показателей с возрастом деревьев. В пределах выборок молодых генеративных деревьев ( $g_1$ ) установлены достоверная зависимость высоты от возраста деревьев ( $r = 0,51 \pm 0,18$  — емецкая популяция;  $r = 0,40 \pm 0,19$  — пинежская популяция). В выборках более старых деревьев ( $g_2$ ) достоверные связи высоты и возраста деревьев при критических значениях  $t$ -критерия Стьюдента не выявлены ( $t < t_{0,05}$ ). Это соответствует результатам, полученным ранее И.Н. Кутявиным [5] для подобного типа сосняков Северного Приуралья. Между диаметром ствола на высоте 1,3 м от поверхности земли и возрастом деревьев установлена достоверная корреляция у старшего поколения в пинежской популяции ( $r = 0,40 \pm 0,19$ ).

Таким образом, связь высоты ствола и возраста дерева сильнее выражена в выборках более молодых генеративных деревьев сосны. В молодом

возрасте она более линейна. Учитывая, что возраст деревьев сосны в выборках ( $n = 50$ ) емецкой и пинежской популяций составляет 18...80 лет (емецкая популяция) и 30...100 лет (пинежская популяция), можно отметить отсутствие четко выраженной стадии «затухания» роста по высоте и диаметру ствола. По данным В.И. Левина [2], в условиях Европейского Севера относительно интенсивный рост сосны по диаметру ствола продолжается в возрасте 200 лет и более. В условиях крайнесеверной тайги [23] рост по высоте наиболее интенсивен до возраста 80...100 лет. Поэтому для характеристики связей морфоструктурных показателей ствола с возрастом деревьев более пригодны линейные уравнения, которые подбираются методом наименьших квадратов отклонений (рис. 6).

У молодого поколения как в емецкой, так и пинежской популяциях с возрастом деревьев положительно коррелирует высота прикрепления первой живой ветви (один из показателей, характеризующий развитие кроны и очищаемость ствола от сучьев) и протяженность грубой коры ( $n = 25$ ;  $r = 0,47...0,60$ ;  $t_r = 2,6...3,5$ ). У старшего поколения в емецкой популяции эти связи сохраняются ( $r = 0,47...0,66$ ;  $S_r = 0,16...0,18$ ), а в пинежской популяции они отсутствуют. С повышением возраста деревьев у поколения  $g_1$  в емецкой популяции увеличивается длина боковых побегов и предельный возраст хвои ( $r = 0,47...0,49$ ;  $S_r = 0,18$ ). У старшего поколения подобные связи не наблюдаются. В пинежской популяции корреляция морфоструктурных показателей боковых побегов с возрастом деревьев отсутствует у обоих поколений.

У поколения  $g_1$  в обеих популяциях установлены положительные тесные связи высоты и диаметра ствола на высоте 1,3 м от поверхности земли ( $r = 0,85...0,91$ ;  $S_r = 0,08...0,11$ ), а умеренные и тесные — у этих основных показателей

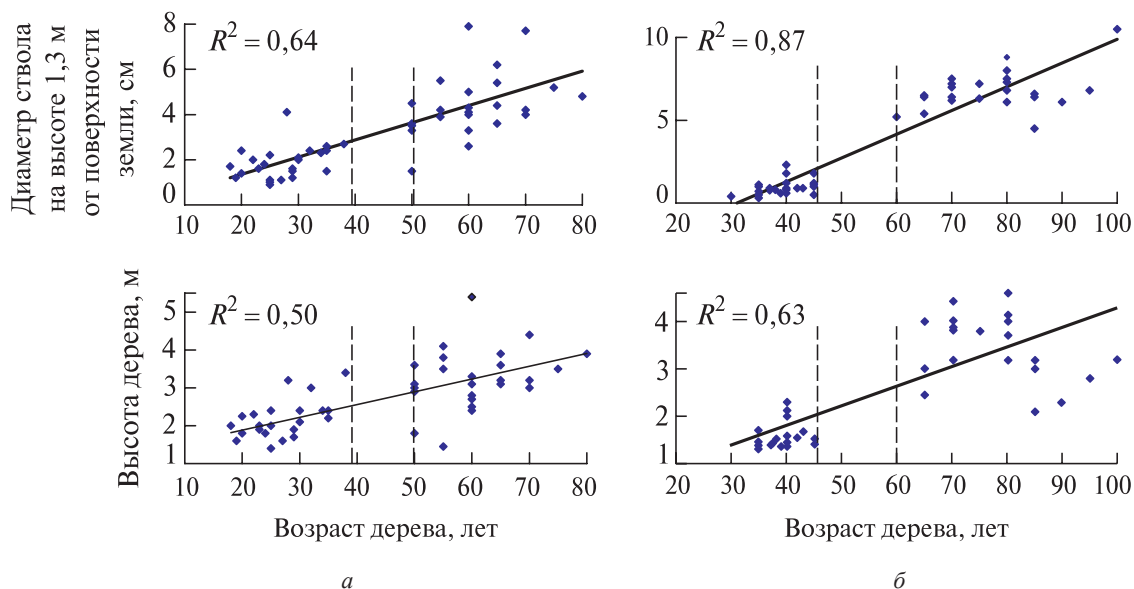


Рис. 6. Зависимость показателей ствола от возраста дерева: *a* — емецкая популяция; *б* — пинежская популяция;  $R^2$  — величина достоверности аппроксимации линейного тренда; штриховые линии — разрывы между возрастными поколениями

Fig. 6. Dependence of the trunk parameters on the age of the trees: *a* — Emeck population; *б* — Pinega population;  $R^2$  — the value of the reliability of the approximation of the linear trend; dashed lines — gaps between age generations

с размерами (диаметром и протяженностью) кроны, высотой прикрепления первой живой ветви и протяженностью грубой коры ( $r = 0,49 \dots 0,82$ ;  $S_r = 0,12 \dots 0,18$ ). В обеих популяциях у поколения  $g_2$  также установлены положительная тесная ( $r = 0,81 \pm 0,12$  — емецкая популяция) и умеренная ( $r = 0,51 \pm 0,18$  — пинежская популяция) корреляция высоты и диаметра ствола. В емецкой популяции у поколения  $g_2$  установлены достоверные положительные связи размеров кроны, высоты прикрепления первого мертвого сучка (очищаемости ствола от сучьев), высоты прикрепления к стволу первой живой ветви с высотой и диаметром ствола ( $r = 0,41 \dots 0,61$ ;  $S_r = 0,17 \dots 0,19$ ). В пинежской популяции у поколения  $g_2$  также выражена связь высоты и диаметра ствола с протяженностью грубой коры ( $r = 0,58 \dots 0,69$ ;  $S_r = 0,15 \dots 0,17$ ). В обеих популяциях у поколения более молодого генеративного возраста высота прикрепления первого мертвого сучка и первой живой ветви положительно коррелируют между собой ( $r = 0,52 \dots 0,56$ ;  $S_r = 0,17 \dots 0,18$ ). У старшего поколения в пинежской популяции установлена корреляция протяженности грубой коры с высотой и диаметром ствола ( $r = 0,58 \dots 0,69$ ;  $S_r = 0,15 \dots 0,17$ ). В емецкой популяции такая связь отсутствует. Это, по-видимому, обусловлено более молодым возрастом деревьев данного поколения (50...80 лет) по сравнению с поколением  $g_2$  в пинежской популяции (60...100 лет). В пинежской популяции у поколения  $g_1$  выявлена прямая связь диаметра боковых побегов с высотой и диаметром ствола

( $r = 0,43 \dots 0,58$ ;  $S_r = 0,17 \dots 0,19$ ). Диаметр и длина бокового побега у поколения  $g_1$  этой популяции положительно коррелирует с диаметром кроны ( $r = 0,46 \dots 0,49$ ;  $S_r = 0,18 \dots 0,19$ ). Наличие этих связей, вероятно, характерно для деревьев молодого возраста в пинежской популяции. В емецкой популяции такие связи не выявлены. По данным С.А. Мамаева [16], у сосны обыкновенной в условиях Урала показатели ствола и кроны, протяженность грубой коры не коррелируют с размером хвои. По нашим данным, в условиях постоянного избыточного увлажнения почв выявлена положительная корреляция длины хвои и диаметра бокового побега у разных поколений в обеих популяциях ( $r = 0,42 \dots 0,79$ ;  $S_r = 0,13 \dots 0,19$ ). Длина хвои также положительно коррелирует с очищаемостью ствола от сучьев у деревьев старшего поколения ( $r = 0,48 \dots 0,52$ ;  $S_r = 0,18 \dots 0,19$ ). Вероятно, это связано с режимом освещенности в нижней части кроны деревьев.

Нами установлено, что эндогенная изменчивость морфоструктурных показателей боковых побегов в пределах одного и того же года значительно варьирует. Следовательно, их эндогенная вариабельность в пределах кроны зависит от индивидуальных особенностей дерева и связана с нормой реакции генотипа на изменения внешних условий. По мнению авторов работы [24], более низкий уровень эндогенной изменчивости того или иного показателя может свидетельствовать о его функциональной важности и указывает на довольно жесткую наследственную программу индивидуального развития. Морфоструктурные



**Индивидуальная изменчивость морфоструктурных показателей  
разных возрастных поколений ( $g_1, g_2$ )**

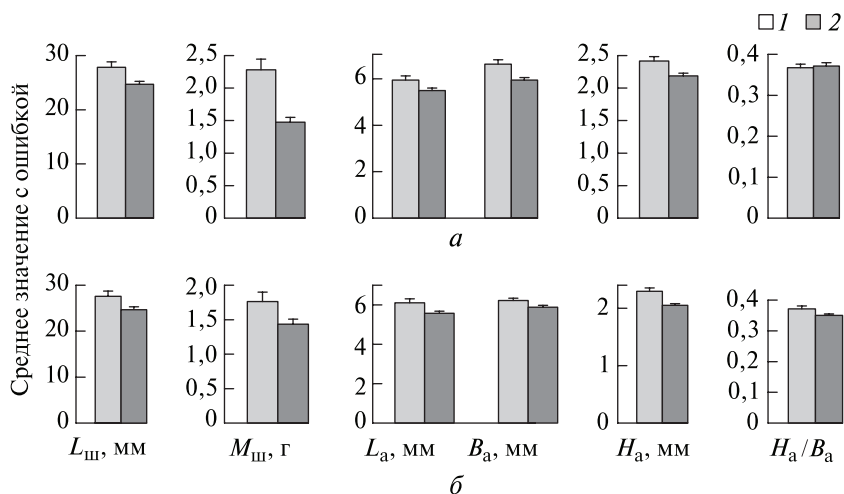
Individual variability of different age generations ( $g_1, g_2$ ) morphostructural parameters

Показатель	Емецкая популяция						Пинежская популяция					
	$g_1$			$g_2$			$g_1$			$g_2$		
	min	max	CV, %	min	max	CV, %	min	max	CV, %	min	max	CV, %
Возраст дерева $A_d$ , лет	18	38	20,4	50	80	13,5	30	45	10,4	60	100	12,7
Диаметр ствола на высоте 1,3 м от поверхности земли $d$ , см	0,9	4,1	38,0	1,5	7,9	31,4	0,3	2,3	47,9	4,5	10,5	17,2
Высота дерева $H$ , м	1,4	3,4	23,7	1,45	5,4	24,8	1,35	2,3	15,9	2,1	4,6	18,6
Высота прикрепления первого мертвого сучка $H_m$ , м	0,1	0,6	45,3	0,3	1,1	34,6	0,1	0,3	36,0	0,1	0,7	33,3
Высота прикрепления первой живой ветви $H_{ж}$ , м	0,4	1,7	35,0	0,8	3,2	28,5	0,5	1,2	28,6	0,8	2,6	25,9
Диаметр кроны $D_k$ , м	0,6	1,3	22,5	0,9	2,5	26,3	0,4	1,3	28,4	0,8	2,4	22,1
Протяженность кроны $L_k$ , м	0,6	2,1	29,1	0,7	3,2	48,5	0,4	1,4	24,5	1,0	2,8	27,8
Протяженность грубой коры $H_{гк}$ , м	0,1	1,7	41,8	0,3	2,3	30,1	0,4	1,6	30,5	0,1	3,0	26,9
Число боковых побегов в мутовке $N_m$ , шт.	0,2	1,1	40,8	0,1	0,9	46,5	0,1	0,7	58,5	0,0	0,8	67,7
Длина бокового побега $L_{бп}$ , см	1,0	7,2	41,6	1,3	2,8	20,4	1,6	3,8	22,5	0,9	3,6	40,8
Диаметр бокового побега $D_{бп}$ , мм	1,8	3,1	14,7	1,9	3,0	11,0	1,8	2,6	10,0	1,9	3,3	14,1
Длина хвои $L_x$ , мм	17,0	40,2	18,4	22,5	37,8	15,3	21,4	32,7	11,5	20,5	38,9	14,0
Предельная продолжительность жизни хвои $A_{п}$ , лет	3,7	5,0	8,4	3,3	5,1	9,1	3,2	5,4	10,6	3,8	5,1	7,6

показатели, отличающиеся более высоким уровнем эндогенной вариабельности, остаются на этом высоком уровне у деревьев разного возрастного поколения.

Индивидуальный возраст деревьев сосны в емецкой популяции у обоих поколений ( $g_1$  и  $g_2$ ) характеризуется средним ( $CV = 14...20\%$ ), а в пинежской — низким уровнем ( $CV = 10...13\%$ ) изменчивости (табл. 3). Это указывает на более высокую дифференциацию возраста дерева в емецкой популяции. Между возрастными поколениями сосны установлены достоверные различия дисперсии индивидуального возраста дерева и морфоструктурные показатели (высоты и диаметра ствола, протяженности и диаметра кроны, высоты прикрепления первого мертвого сучка и первой живой ветви, протяженности грубой коры) в обеих популяциях ( $F > F_{0,05}$ ). Известно [16, 25], что индивидуальная изменчивость является, с одной стороны, результатом наследственных различий деревьев, с другой — расхождением условий их произрастания, причем наследственный фактор имеет наибольшее значение.

Известно [16], что длина шишек изменяется из года в год в зависимости от урожая, однако ранг деревьев в погодичной репродукции сохраняется. Длина шишки не зависит от степени раскрытости семенных чешуй, в отличие от ее ширины, что позволяет корректно проводить сравнительную оценку по этому параметру в разные временные периоды вне зависимости от температуры и влажности воздуха или других факторов. Длина шишки тесно коррелирует с ее массой [16]. В обеих популяциях у более молодого поколения ( $g_1$ ) значительно больше длина и масса шишки ( $t = 2,1...4,4$ ;  $t_{0,05} = 2,1$ ), длина, ширина и высота апофиза семенных чешуй ( $t = 2,1...3,6$ ;  $t_{0,05} = 2,1$ ) по сравнению со старшим поколением ( $g_2$ ). Значение индекса формы апофиза шишек (отношение высоты апофиза к его ширине) существенно не различается ( $t < t_{0,05}$ ) (рис. 7). Однофакторный дисперсионный анализ подтверждает влияние возрастного поколения на морфоструктурные показатели шишек в обеих популяциях: длину и массу шишки ( $F = 4,5...5,0$ ;  $F_{0,05} = 4,0$  — пинежская популяция);  $F = 7,1...19,4$ ;



**Рис 7.** Морфоструктурные показатели (среднее значение с ошибкой) шишек сосны разных возрастных поколений: *а* — емецкая популяция; *б* — пинежская популяция; 1, 2 — поколения  $g_1$  и  $g_2$  соответственно;  $L_{ш}$  — длина шишки;  $M_{ш}$  — масса шишки;  $L_a$  — длина апофиза;  $B_a$  — ширина апофиза;  $H_a$  — высота апофиза;  $H_a/B_a$  — индекс формы апофиза

**Fig. 7.** Morphostructural parameters (mean value with error) of pine cones of different age generations: *а* — Emeck population, *б* — Pinega population, 1, 2 — generations  $g_1$  and  $g_2$ , respectively;  $L_{ш}$  — length of the cone;  $M_{ш}$  — mass of the cone;  $L_a$  — length of the apophysis,  $B_a$  — width of the apophysis,  $H_a$  — height of the apophysis;  $H_a/B_a$  — apophysis forms index

$F_{0,05}=4,0$  — емецкая популяция; длину, ширину и высоту апофиза семенных чешуй  $F=4,9...12,8$ ;  $F_{0,05}=4,0$  — пинежская популяция;  $F=4,3...10,5$ ;  $F_{0,05}=4,0$  — емецкая популяция). Таким образом, возрастное поколение деревьев в популяциях сосны оказывает существенное влияние на размеры и массу шишек, форму семенных чешуй. Согласно С.А. Мамаеву [16], форма апофиза не связана с каким-либо другим показателем дерева.

Ранее было установлено [26], что размеры шишек имеют наследственный характер и зависят от условий произрастания сосны. По форме апофиза семенных чешуй выделяются внутривидовые формы сосны (*Pinus sylvestris* L.). Согласно нашим данным [26], диапазон коэффициента эндогенной вариации ряда морфоструктурных показателей шишек в обеих популяциях шире у более молодого поколения по сравнению со старшим. Это относится к длине и массе шишки, длине и ширине апофиза семенных чешуй, а также к индексу формы апофиза ( $H_a/B_a$ ) (в пинежской популяции). Их изменчивость обусловлена влиянием многих онтогенетических и внешних факторов в периоды формирования женских генеративных почек и взрослых шишек [27]. Установлены достоверные различия дисперсий морфоструктурных показателей шишек в выборках деревьев разных возрастных поколений обеих популяций сосны: длины и массы шишки ( $F=3,4...5,0$ ;  $F_{0,05}=2,0$ ), длины апофиза семенных чешуй ( $F=3,4...4,0$ ;  $F_{0,05}=2,0$ ). Существенные различия дисперсии ширины апофиза семен-

ных чешуй между поколениями наблюдаются только в емецкой популяции ( $F > F_{0,05}$ ). Наиболее высокую индивидуальную вариабельность у обоих поколений имеет масса шишки:  $CV=37...39\%$  ( $g_1$ ) и  $CV=25...26\%$  ( $g_2$ ). Морфометрические показатели апофиза семенных чешуй в пределах поколения в обеих популяциях имеют более низкую индивидуальную вариабельность:  $CV=10...17\%$  ( $g_1$ ) и  $CV=7...10\%$  ( $g_2$ ). Индивидуальная изменчивость длины шишки занимает промежуточное положение:  $CV=16...17\%$  ( $g_1$ ) и  $CV=9\%$  ( $g_2$ ). В емецкой и пинежской популяциях изменчивость этих показателей выше у более молодого поколения.

## Выводы

Установленное распределение численности деревьев в емецкой и пинежской популяциях сосны показало их четкую дифференциацию по генеративным поколениям ( $g_1$  и  $g_2$ ) в отношении основных морфоструктурных показателей, которые прямо связаны с возрастом деревьев. Смещение мод распределения частоты встречаемости деревьев по этим показателям у разных поколений относительно друг друга наблюдается, главным образом, по размерам ствола, очищению ствола от ветвей и сучьев. Преимущественно положительные значения асимметрии и эксцесса рядов распределения деревьев по морфоструктурным показателям свидетельствуют о значительном числе более молодых деревьев в популяциях.

Большие размеры ствола и кроны, лучшая очищаемость ствола от сучьев, большая протяженность грубой коры, более толстые боковые побеги и более длинная хвоя присущи старшему генеративному поколению ( $g_2$ ), что связано с возрастом деревьев.

Связь высоты ствола и возраста деревьев сильнее выражена в выборках молодых генеративных деревьев сосны. В молодом возрасте она более линейна.

Установленные уровни эндогенной изменчивости морфоструктурных показателей боковых побегов в пределах одного и того же года подвержены значительным колебаниям, что свидетельствует о зависимости варибельности морфоструктурных показателей от индивидуальных особенностей деревьев и их реакции на изменения внешних условий.

У более молодого генеративного поколения ( $g_1$ ) существенно больше длина и масса шишек, длина, ширина и высота апофиза семенных чешуй по сравнению со старшим поколением ( $g_2$ ), что связано с формированием шишек в процессе онтогенеза.


Знание особенностей изменчивости морфоструктурных показателей разных генеративных поколений сосны в условиях постоянного избыточного увлажнения почв позволяет более эффективно проводить лесохозяйственные мероприятия, направленные на формирование устойчивых насаждений.

*Работа выполнена в рамках выполнения государственного задания ФГБУН «Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаверова УрО РАН» (№ ГР 122011400384-2).*

## Список литературы

- [1] Драгавцев В.А. Методы популяционного эксперимента с растениями // Успехи современной генетики, 1974. Вып. 5. С. 221–228.
- [2] Левин В.И. Сосняки Европейского Севера (строение, рост и таксация древостоев). М.: Лесная пром-сть, 1966. 152 с.
- [3] Цветков В.Ф., Семенов Б.А. Сосняки Крайнего Севера. М.: Агропромиздат, 1985. 116 с.
- [4] Цветков В.Ф., Цветков И.В. Лес в условиях аэротехногенного загрязнения. Архангельск: Изд-во Архангельского ГТУ, 2003. 354 с.
- [5] Кутявин И.Н. Сосновые леса Северного Приуралья: строение, рост, продуктивность. Сыктывкар: ИБ Коми НЦ УрО РАН, 2018. 176 с.
- [6] Веретенников А.В. Метаболизм древесных растений в условиях корневой аноксии. Воронеж: Изд-во Воронежского университета, 1985. 151 с.
- [7] Сукачев В.Н., Зонн С.В. Методические указания к изучению типов леса. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 144 с.
- [8] Полевая геоботаника. Т. 3. М.; Л.: Наука, 1964. 531 с.
- [9] Паршевников А.Л. Руководство по полевому исследованию лесных почв. Архангельск: Изд-во Архангельского института леса и лесохимии, 1974. 45 с.
- [10] Анучин Н.П. Лесная таксация. М.: Лесная пром-сть, 1982. 552 с.
- [11] ОСТ 56-69–83. Площади пробные лесоустроительные. Методы закладки. М.: Изд-во ЦБНТИ Гослесхоза СССР, 1983. 14 с.
- [12] Демаков Ю.П. Защита растений. Жизнеспособность и жизнестойкость древесных растений. Йошкар-Ола: Изд-во Марийского ГТУ, 2002. 76 с.
- [13] Видякин А.И. Изменчивость формы апофизов шишек в популяциях сосны обыкновенной на востоке европейской части России // Экология, 1995. № 5. С. 356–362.
- [14] Трульв О.А. Математическая статистика в лесном хозяйстве. Минск: Высшая школа, 1966. 232 с.
- [15] Свалов В.В. Вариационная статистика. М.: Лесная пром-сть, 1977. 178 с.
- [16] Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства *Pinaceae* на Урале). М.: Наука, 1972. 284 с.
- [17] Тарханов С.Н., Бирюков С.Ю. Морфоструктура и изменчивость биохимических признаков популяции сосны (*Pinus sylvestris* L.) в стрессовых условиях устья Северной Двины // Сибирский экологический журнал, 2014. Т. 21. № 2. С. 319–327.
- [18] Munch E. Investigation on the Harmony of Tree Shape // Jahrb. Wiss. Bot., 1938, bd. 86, no. 4, pp. 581–673.
- [19] Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса: Избр. тр. М.: Наука, 1983. 360 с.
- [20] Берг Р.Л. Экологическая интерпретация корреляционных плеяд // Вестник Ленинградского ГУ, 1959. Т. 9. № 2. С. 21.
- [21] Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 272 с.
- [22] Шмидт В.М. Математические методы в ботанике. Л.: Изд-во Ленинградского гос. университета, 1984. 288 с.
- [23] Семенов Б.А., Цветков В.Ф., Чибисов Г.А., Елизаров Ф.П. Притундровые леса европейской части России (природа и ведение хозяйства). Архангельск: Изд-во Архангельского ГТУ, 1998. 334 с.
- [24] Яблоков А.В. Популяционная биология. М.: Высшая школа, 1987. 303 с.
- [25] Путенихин В.П., Фарукушина Г.Г. Внутривидовая фенотипическая изменчивость лиственницы Сукачева на Урале // Лесоведение, 2004. № 1. С. 38–47.
- [26] Правдин Л.Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М.: Наука, 1964. 191 с.
- [27] Cousens J. An Introduction to Woodland Ecology. Edinburgh: Oliver and Boyd, 1974, 151 p.

## Сведения об авторах

**Тарханов Сергей Николаевич**  — д-р биол. наук, зав. лабораторией приарктических лесных экосистем, ФГБУН «Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаверова УрО РАН», [tarkse@yandex.ru](mailto:tarkse@yandex.ru)

**Пинаевская Екатерина Александровна** — канд. биол. наук, ст. науч. сотр. лаборатории приарктических лесных экосистем, ФГБУН «Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаверова УрО РАН», [aviatorov8@mail.ru](mailto:aviatorov8@mail.ru)

**Пахов Александр Сергеевич** — мл. науч. сотр. лаборатории приарктических лесных экосистем, ФГБУН «Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаверова УрО РАН», [aleksander.pakhoff@yandex.ru](mailto:aleksander.pakhoff@yandex.ru)

Поступила в редакцию 10.06.2022.

Одобрено после рецензирования 20.09.2022.

Принята к публикации 12.10.2022.

# MORPHOSTRUCTURAL VARIABILITY PARAMETERS OF DIFFERENT AGE GENERATIONS IN PINE (*PINUS SYLVESTRIS* L.) POPULATIONS UNDER CONSTANT EXCESSIVE SOIL MOISTURE IN NORTHERN TAIGA OF ARKHANGELSK REGION

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

N.P. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 23, emb. Northern Dvina, 163069, Arkhangelsk, Russia

[tarkse@yandex.ru](mailto:tarkse@yandex.ru)

The data is presented for studying the variability of morphostructural parameters of different age ( $g_1$  and  $g_2$ ) pine populations under conditions of constant excessive soil moisture of the northern taiga of the Arkhangelsk region. The frequency of occurrence distribution of the age and morphostructural parameters (size of the trunk and crown, self-pruning, length of coarse bark, size and number of side shoots, length and life span of needles) of trees is shown. It has been established that pine trees with smaller trunk and crown sizes, worse self-pruning are more common. Greater height and diameter of the trunk, length and diameter of the crown, better self-pruning, a greater length of the coarse bark is observed in the older generation ( $g_2$ ). This is due to the older age of the trees. It has been established that the relationship between the height of the trunk and the age of the trees is higher in the samples of young generative trees. It was revealed that the young generation ( $g_1$ ) has a significantly greater length and mass of cones, the length, width and height of the apophysis of seed scales compared to the older generation ( $g_2$ ).

**Keywords:** pine (*Pinus sylvestris* L.), age generations, variability, morphostructural parameters, constant excessive soil moisture, northern taiga

**Suggested citation:** Tarkhanov S.N., Pinaevskaya E.A., Pakhov A.S. *Izmenchivost' morfostrukturnykh pokazateley raznykh vozrastnykh pokoleniy v populyatsiyakh sosny (Pinus sylvestris L.) v usloviyakh postoyannogo izbytochnogo uvlazhneniya pochv severnoy taygi Arkhangel'skoy oblasti* [Morphostructural variability parameters of different age generations in pine (*Pinus sylvestris* L.) populations under constant excessive soil moisture in northern taiga of Arkhangelsk region]. *Lesnoy vestnik / Forestry Bulletin*, 2022, vol. 26, no. 6, pp. 62–74.  
DOI: 10.18698/2542-1468-2022-6-62-74

## References

- [1] Dragavtsev V.A. *Metody populyatsionnogo eksperimenta s rasteniyami* [Methods of population experiment with plants]. *Uspekhi sovremennoy genetiki* [Advances in modern genetics], 1974, v. 5, pp. 221–228.
- [2] Levin V.I. *Sosnyaki Evropeyskogo Severa (stroenie, rost i taksatsiya drevostoev)* [Pine forests of the European North (structure, growth and forest inventory)]. Moscow: Lesnaya prom-t' [Timber industry], 1966, 152 p.
- [3] Tsvetkov V.F., Semenov B.A. *Sosnyaki Kraynego Severa* [Pine forests of the Far North]. Moscow: Agropromizdat, 1985, 116 p.
- [4] Tsvetkov V.F., Tsvetkov I.V. *Les v usloviyakh aerotekhnogennoho zagryazneniya* [Forest under conditions of aerotechnogenic pollution] Arkhangel'sk: Izd-vo Arkhangel'skogo gos. tekhn. universiteta, 2003, 354 p.
- [5] Kutuyavin I.N. *Sosnovye lesa Severnogo Priural'ya: stroenie, rost, produktivnost'* [Pine forests of the Northern Cis-Urals: structure, growth, productivity]. Syktyvkar: IB FRC Komi SC UB RAS, 2018, 176 p.
- [6] Veretennikov A.V. *Metabolizm drevesnykh rasteniy v usloviyakh kornevoy anoksii* [Metabolism of woody plants under conditions of root anoxia]. Voronezh: Izd-vo Voronezhskogo universiteta, 1985, 151 p.
- [7] Sukachev V.N., Zonn S.V. *Metodicheskie ukazaniya k izucheniyu tipov lesa* [Guidelines for the study of forest types]. Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1961, 144 p.

- [8] *Polevaya geobotanika* [Field Geobotany]. v. 3. Moscow, Leningrad: Nauka, 1964, 531 p.
- [9] Parshvenikov A.L. *Rukovodstvo po polevomu issledovaniyu lesnykh pochv* [Guide to the field study of forest soils]. Arkhangel'sk: Izd-vo Arkhangel'skogo instituta lesa i lesokhimii, 1974, 45 p.
- [10] Anuchin N.P. *Lesnaya taksatsiya* [Forest inventory]. Moscow: Lesnaya prom-t', 1982, 552 p.
- [11] *OST 56-69-83. Ploshchadi probnye lesoustroitel'nye. Metody zakladki* [Trial forest inventory areas. Bookmark Methods]. Moscow: Izd-vo TsBNTI Gosleskhoza SSSR, 1983, 14 p.
- [12] Demakov Yu.P. *Zashchita rasteniy. Zhiznesposobnost' i zhiznestoykost' drevesnykh rasteniy* [Plant protection. Vitality and vitality of woody plants]. Yoshkar-Ola: Izd-vo Mariyskogo gos. tekhn. universitet, 2002, 76 p.
- [13] Vidyakin A.I. *Izmenchivost' formy apofizov shishek v populyatsiyakh sosny obyknovennoy na vostoke evropeyskoy chasti Rossii* [Variability in the shape of cone apophyses in Scots pine populations in the east of the European part of Russia]. *Ekologiya* [Ecology], 1995, no. 5, pp. 356–362.
- [14] Trull' O.A. *Matematicheskaya statistika v lesnom khozyaystve* [Mathematical statistics in forestry]. Minsk: Vysshaya shkola, 1966, 232 p.
- [15] Svalov V.V. *Variatsionnaya statistika* [Variation statistics]. Moscow: Lesnaya prom-t', 1977, 178 p.
- [16] Mamaev S.A. *Formy vnutrividovoy izmenchivosti drevesnykh rasteniy (na primere semeystva Pinaceae na Urale)* [Forms of intraspecific variability of woody plants (on the example of the Pinaceae family in the Urals)]. Moscow: Nauka, 1972, 284 p.
- [17] Tarkhanov S.N., Biryukov S.Yu. *Morfostrukturai izmenchivost' biokhimicheskikh priznakov populyatsii sosny (Pinus sylvestris L.) v stressovykh usloviyakh ust'ya Severnoy Dviny* [Morphostructure and biochemical parameters of scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in the stressing environment of North Dvina estuary region]. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal* (Contemporary Problems of Ecology), 2014, t. 21, no. 2, pp. 319–327.
- [18] Munch E. Investigation on the Harmony of Tree Shape. *Jahrb. Wiss. Bot.*, 1938, bd. 86, no 4, pp. 581–673.
- [19] Shmal'gauzen I.I. *Puti i zakonomernosti evolyutsionnogo protsessa* [Ways and patterns of the evolutionary process]. Izbr. tr. Moscow: Nauka, 1983, 360 p.
- [20] Berg R.L. *Ekologicheskaya interpretatsiya korrelyatsionnykh pleyad* [Ecological interpretation of correlation pleiades]. *Vestnik Leningradskogo gos. universiteta* [Bulletin of the Leningrad state. university], 1959, t. 9, no. 2, p. 21.
- [21] Zhivotovskiy L.A. *Populyatsionnaya biometriya* [Population biometrics]. Moscow: Nauka, 1991, 272 p.
- [22] Shmidt V.M. *Matematicheskie metody v botanike* [Mathematical methods in botany]. Leningrad: Izd-vo Leningradskogo gos. universiteta, 1984, 288 p.
- [23] Semenov B.A., Tsvetkov V.F., Chibisov G.A., Elizarov F.P. *Pritundrovye lesa evropeyskoy chasti Rossii (priroda i vedenie khozyaystva)* [Tundra forests of the European part of Russia (nature and management)]. Arkhangel'sk: Izd-vo Arkhangel'skogo gos. tekhn. universiteta, 1998, 334 p.
- [24] Yablokov A.V. *Populyatsionnaya biologiya* [Population biology]. Moscow: Vysshaya shkola, 1987, 303 p.
- [25] Putenikhin V.P., Farukshina G.G. *Vnutrividovaya fenotipicheskaya izmenchivost' listvennitsy Sukacheva na Urale* [Intraspecific phenotypic variability of Larix Sukachewii Dyl. in the Urals]. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 2004, no. 1, pp. 38–47.
- [26] Pravdin L.F. *Sosna obyknovennaya. Izmenchivost', vnutrividovaya sistematika i selektsiya* [Common pine. Variability, intraspecific taxonomy and selection]. Moscow: Nauka, 1964, 191 p.
- [27] Cousens J. *An Introduction to Woodland Ecology*. Edinburgh: Oliver and Boyd, 1974, 151 p.

*The work was carried out within the framework of the state assignment of the N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (state registration no. 122011400384-2).*

## Authors' information

**Tarkhanov Sergey Nikolaevich** ✉ — Dr. Sci. (Biology), Head of the Laboratory of Subarctic Forest Ecosystems, N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, tarkse@yandex.ru

**Pinaevskaya Ekaterina Alexandrovna** — Cand. Sci (Biology), Senior Researcher of Laboratory of Subarctic Forest Ecosystems, N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, aviatorov8@mail.ru

**Pakhov Alexander Sergeevich** — Junior Researcher of Laboratory of Subarctic Forest Ecosystems, N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, aleksander.pakhoff@yandex.ru

Received 10.06.2022.

Approved after review 20.09.2022.

Accepted for publication 12.10.2022.

Вклад авторов: все авторы в равной доле участвовали в написании статьи  
 Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов  
 Authors' Contribution: All authors contributed equally to the writing of the article  
 The authors declare that there is no conflict of interest