

2. Weber H.E., Moravec J., Theurillat J.-P. International code of phytosociological nomenclature. 3rd ed. // J. Veg. Sci. – 2000. – Vol. 11, № 5. – P. 739–768.
3. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). – СПб. : Мир и семья-95, 1995. – 992 с.
4. Чеботарев А.И. Гидрологический словарь. – Л.: Гидрометеоиздат, 1970. – 306 с.
5. Таран Г.С. Осиновые и березовые леса поймы средней Оби (*Spiraeo salicifoliae-Populetum tremulae* Taran 1993) // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. – Барнаул, 1998. – Вып. 4. – С. 82–89.



УДК 581.1: 630.181: 630.174.754

В.Ф. Забуга, Г.А. Забуга

СЕЗОННЫЙ РОСТ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В ЛЕСОСТЕПНОМ ПРЕДБАЙКАЛЬЕ

Для сосны обыкновенной, растущей в лесостепном Предбайкалье, определили сроки начала, окончания, продолжительность видимого роста, соотношение и статистическую взаимосвязь размеров осевых побегов, хвои, ствола и скелетных корней.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, побеги, ствол, скелетные корни, периодичность роста, линейный и радиальный прирост.

V.F. Zabuga, G.A. Zabuga

SEASONAL GROWTH OF THE SCOTCH PINE VEGETATIVE ORGANS IN THE PRED-BAIKAL FOREST-STEPPE

For the Scotch pine growing in the Pred-Baikal forest-steppe, the terms of start, end, visible growth duration, the correlation and the statistical relationship of the size of the axial shoots, needles, trunk and skeletal roots were determined.

Key words: Scotch pine (*Pinus sylvestris* L.), shoots, trunk, skeletal roots, growth periodicity, linear and radial growth.

Введение. Изучение сезонного роста побегов, хвои, ствола и скелетных корней, с одной стороны, расширяет представления о взаимосвязи ростовых процессов вегетативных органов в системе целого дерева. С другой, исходя из размеров органов и аллометрических закономерностей, складывающихся в рамках биосистемы древесного растения, приближает к пониманию меры обусловленности выполняемых вегетативными органами функций, их периодически изменяющимися размерами [13, 14].

Цель работы. Изучить периодичность прироста побегов, хвои, ствола и скелетных корней и с помощью статистических методов исследовать взаимосвязь ежегодных размеров вегетативных органов сосны обыкновенной, растущей в лесостепном Предбайкалье.

Объект и методы исследований. Экспериментальный материал был получен на опытном участке, расположенном в 80 км северо-восточнее г. Иркутска. Климат резко континентальный, с незначительным количеством осадков (271 мм/год), низкой влажностью воздуха в апреле-июне,

коэффициентом увлажнения 0,6–0,8, свидетельствующим о недостаточном увлажнении района наблюдений [1].

Измерения проводили в течение 1976–2005 гг. на опытном участке в высокополнотном мертвопокровном сосняке II с последующим переходом его в III класс возраста, класс бонитета I. Период наблюдений приходился на первую половину стадии кульминации текущего прироста соснового насаждения.

Прирост побегов и хвои, кронообразующих органов сосны, измеряли в миллиметрах металлической линейкой. Измерение длины побегов проводили ежесуточно, а хвои – ежедекадно на протяжении всего периода их роста в 1976–1986 гг. и 2003–2005 гг. на модельных деревьях сосны, растущих рядом с двумя трехъярусными деревянными вышками, построенными в 1976 году. В 1987–2005 гг. сезонный прирост побегов и хвои регистрировали только в конце вегетации.

Радиальный рост исследовали методом микроскопического анализа [9]. Образцы древесины вырезали из периферической части на высоте 1,3 м с южной стороны ствола, а скелетного корня – диаметром 40–50 мм на расстоянии 0,5–1,0 м от комля ствола со стороны поверхности земли. Эти участки исследуемых органов сосны имели минимальный годичный прирост по радиусу, а также незначительную эксцентричность годичных колец в период наблюдений [5, 6]. Образцы, на которых измеряли ширину годичного кольца (ШГК) в мм, брали ежедекадно в течение периода роста ствола в 1976–1986 гг., ствола и скелетного корня в 2004–2005 гг. В остальные годы наблюдений образцы ствола и скелетных корней сосны исследовали в конце вегетации.

Фенологические фазы роста и развития определяли по методике [3]. В первую треть периода наблюдений сроки и продолжительность фенофаз роста и развития сосны определяли путем непосредственных измерений, в другие годы – расчетным способом по установленной ранее зависимости начала и окончания ростовых процессов от факторов внешней среды [4]. Для этого использовали соответствующие метеоданные, полученные на метеостанции п. Усть-Орда, находящейся в 20 км от опытного участка. Прирост исследуемых органов ежегодно измеряли на 15 модельных деревьях сосны. В течение периода исследований деревья сосны по мере необходимости замещались. Полученные результаты обработаны статистически с помощью программы Statistica v5.5.

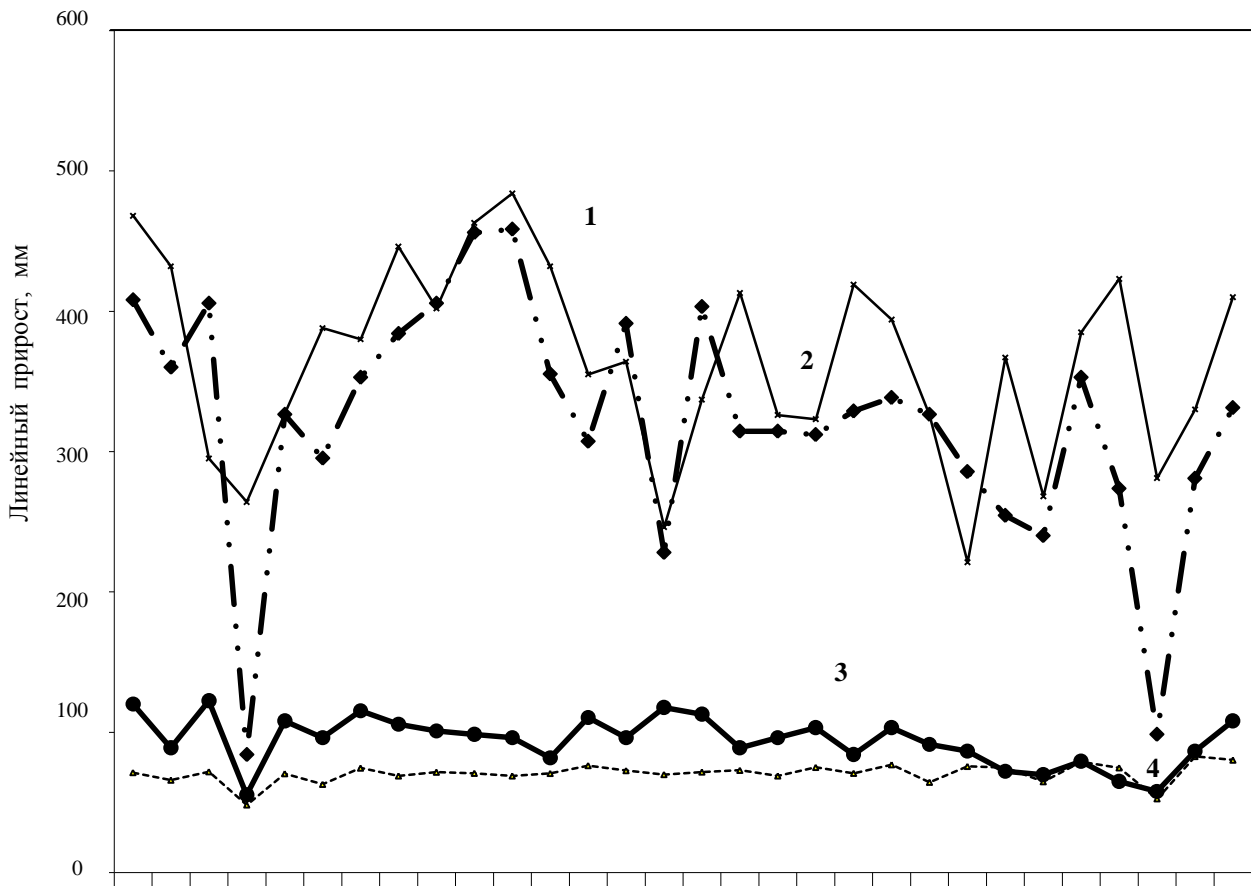
Результаты исследований и их обсуждение. Исследования показали значительное колебание сроков начала и окончания видимого роста вегетативных органов сосны. Так, вслед за ростом побегов примерно через две декады начинала расти хвоя. Прирост ствола по радиусу на высоте 1,3 м, как правило, совпадал с началом роста хвои. Радиальный прирост скелетных корней на расстоянии 0,5–1,0 м от комля фиксировали примерно на две декады позднее по сравнению с исследуемым участком ствола.

Окончание роста побегов в высоту обычно регистрировали в конце июня – начале июля, а хвои – в первой, реже во второй декаде августа. Окончание образования трахеид у исследуемых участков ствола и скелетных корней по времени совпадало. Расхождение по срокам начала и окончания ростовых процессов обуславливало разную продолжительность периодов видимого роста вегетативных органов сосны в годы наблюдений. Наибольшей она была у ствола ($7,8 \pm 0,1$ декады), наименьшей – у скелетного корня ($5,0 \pm 0,2$ декады). При этом побеги в среднем росли – $5,5 \pm 0,1$, а хвоя – $7,0 \pm 0,2$ декады.

Согласно полученным результатам, начало роста исследуемых органов зависело главным образом от температурных условий среды [3], а окончание – от эндогенных факторов [7]. В засушливые годы видимый рост вегетативных органов сосны заканчивался примерно на декаду раньше. Несмотря на условия внешней среды, период ростовой активности побегов и хвои, формирования кроны, полностью перекрывал аналогичный период роста ствола и скелетных корней сосны.

На рисунке представлены ежегодные изменения прироста кронообразующих (побеги и хвоя) и скелетных органов сосны (ствол и скелетные корни). Максимальная амплитуда, отражающая раз-

мах колебаний ежегодных размеров, составляла у побегов и хвои 238 и 34,6 мм, а ствола и скелетного корня – 1,56 и 0,28 мм соответственно. Снижение ежегодного прироста кронообразующих и скелетных органов «синхронизировалось» в вегетации с крайне экстремальным увлажнением среды (рис.). По ежегодному приросту рассчитывали относительную скорость роста (RGR, мм/мм за год) как отношение абсолютного прироста исследуемых вегетативных органов сосны за данный сезон к уже достигнутой в предыдущую вегетацию его величине [8].



Ежегодные изменения прироста осевого побега (ASL, 1), хвои (ANL, 4), ствола на высоте 1,3 м (ARW_{st} , 2) и скелетного корня (ARW_{skr} , 3) на расстоянии 0,5–1,0 м от комля сосны обыкновенной

Характеристика статистических связей между ежегодным приростом исследуемых органов сосны представлена в таблице 1. В большинстве своем ежегодный прирост побегов и хвои и RGR этих органов значимо коррелировал с ШГК ствола и скелетного корня и их RGR. При этом не было обнаружено значимой статистической связи между ежегодным приростом и RGR побегов и аналогичными показателями прироста скелетных корней. Результаты, указывающие на взаимосвязь прироста побегов в высоту и ствола сосны в радиальном направлении, согласуются с установленными ранее [2]. Вместе с тем была показана тесная статистическая связь ежегодного прироста хвои и ее RGR с ШГК и RGR ствола и скелетного корня сосны.

Таблица 1

Результаты расчета парной корреляции между параметрами размеров и относительной скорости роста кронообразующих и скелетных органов сосны обыкновенной

Переменные (Var. X & Var. Y)	Средняя арифметиче- ская	Стандартное отклонение	r (X, Y)	rl	t	p
RGR _{sh} RGR _{st} (N = 29)	0,0196 0,1384	0,1873 0,7061	0,4163	0,1733	2,3793	0,0247
RGR _{sh} RGR _{skr} (N = 29)	0,0196 0,0037	0,1873 0,2784	0,1611	0,0260	0,8483	0,4037
RGR _{nd} RGR _{st} (N = 29)	0,0300 0,1384	0,2751 0,7061	0,8222	0,6761	7,5071	0,0000
RGR _{nd} RGR _{skr} (N = 29)	0,0300 0,0037	0,2751 0,2784	0,7408	0,5488	5,7305	0,0000
ASL ARW _{st} (N = 30)	364,6333 1,3387	70,6250 0,3612	0,6783	0,4602	4,8858	0,0000
ASL ARW _{skr} (N = 30)	364,6333 0,3910	70,6250 0,0746	0,1967	0,0387	1,0616	0,2975
ANL ARW _{st} (N = 30)	70,5733 1,3387	7,0310 0,3612	0,5292	0,2801	3,3005	0,0026
ANL ARW _{skr} (N = 30)	70,5733 0,3910	7,0310 0,0746	0,4525	0,2048	2,6851	0,0120

Примечание: RGR_{sh}, RGR_{nd}, RGR_{st}, RGR_{skr} – относительная скорость роста (Relative Growth Rate) побега, хвои, ствола и скелетного корня соответственно; ASL – ежегодная длина побега (Annual Shoot Length); ANL – ежегодная длина хвои (Annual Needle Length); ARW_{st} – ширина годовичного кольца ствола (Annual Ring Width of Stem); ARW_{skr} – ширина годовичного кольца скелетного корня (Annual Ring Width of Skeletal Root). Жирным шрифтом выделены значимые при $p < 0,05$ коэффициенты парной корреляции (r). N – объем выборки.

Результаты регрессионного анализа (табл. 2) свидетельствовали о значимом совместном влиянии как изменчивости RGR побега и хвои на изменчивость RGR скелетных органов, так и изменчивости ежегодного линейного прироста побега и хвои на изменчивость радиального прироста ствола и скелетного корня сосны. Как видим (табл. 2), величина RGR побегов и хвои объясняла более половины изменчивости RGR и ствола, и скелетного корня сосны. При этом ежегодный прирост побега и хвои определял соответственно 57 и 23 % изменчивости ШГК ствола и скелетных корней сосны.

Согласно полученным результатам, не все коэффициенты линейных регрессионных уравнений, представленные в таблице 2, оказались значимы при $p < 0,05$. При этом остатки регрессий в основном были без заметной автокорреляции, за исключением уравнения, выражающего связь ШГК скелетного корня и линейного прироста кронообразующих органов сосны. В ходе анализа было установлено, что доля влияния ежегодного прироста кронообразующих органов сосны на изменчи-

вость ШГК ее скелетных органов увеличивалась при переходе от простой линейной модели регрессии к линейной модели, включающей линейные эффекты и эффекты взаимодействия факторов, и полной квадратической модели.

Таблица 2

Результаты регрессионного анализа показателей роста кронообразующих и скелетных органов сосны обыкновенной

ЗП (Dep. Var.)	НЗП (Indep. Var.)	Показатели множественной регрессии (Multiple regression results)				Регрессионные характеристики зависимой переменной (Reg. Sum. For Dep. Var.)			Анализ остатков регрессионного уравнения (Residual analysis)	
		КМК (Multiple R)	КД (R ² или RI)	F- критерий	p	Коэффициент уравнения регрессии (B)	Стандартная ошибка коэффициентов (St. Err. of B)	Вероятность нулевой гипотезы для коэффициентов	Коэф. Д-У (D-W d)	СКК (Serial Corr.)
RGR _{st} (N=29)	RGR _{nd}	0,839	0,705	31,022	0,0E-05	2,892	0,423	0,0E-05	2,348	-0,176
	RGR _{sh}					0,457	0,288	0,125		
RGR _{skr} (N=29)	RGR _{nd}	0,744	0,554	16,153	0,28E-04	1,137	0,205	0,8E-05	1,988	-0,068
	RGR _{sh}					-0,077	0,139	0,583		
ARW _{st} (N=30)	ANL	0,757	0,573	18,124	0,1E-04	0,019	0,007	0,008	1,782	0,089
	ASL					0,003	0,001	0,3E-03		
ARW _{skr} (N=30)	ANL	0,477	0,228	3,982	0,031	0,005	0,020	0,016	1,139	0,391
	ASL					0,6E-04	0,19E-03	0,750		

Примечание: ЗП – зависимые переменные; НЗП – независимые переменные; КМК (Multiple R) – коэффициент множественной корреляции; КД (R² или RI) – коэффициент детерминации; p – вероятность нулевой гипотезы для F-критерия; коэф. Д-У (D-W d) – коэффициент Дарбина-Уотсона; СКК (Serial Corr.) – сериальный коэффициент корреляции. Другие обозначения были даны в таблице 1.

Полученные результаты статистического анализа не были случайными и, по-видимому, отражали взаимосвязь, существующую между фотосинтезирующей кроной и водопроводящими скелетными частями древесного растения, структура годичных колец которых обуславливает подачу воды в крону. В ряде работ [5, 12, 15] подобную взаимосвязь доказывали аллометрические зависимости, установленные между массой или поверхностью ассимилирующих CO₂ органов, с одной стороны, и площадью поперечного сечения заболони ствола – с другой. Поскольку в основе поверхностно-массовых соотношений кронообразующих и скелетных органов древесного растения в конечном итоге лежат их линейные и радиальные сезонные приросты, по-видимому, поэтому были получены значимые статистические связи между изменчивостью ежегодного прироста побегов и хвои, их RGR и ШГК ствола и скелетных корней, а также RGR этих органов.

Рассчитав отношение ширины годичного кольца ствола и скелетного корня к величине сезонного прироста побега и хвои, характеризовали линейную производительность кроны (ЛПК). Получили, что за период наблюдений на 1 мм длины осевого побега сосны приходилось $3,5 \cdot 10^{-3}$ – $4,5 \cdot 10^{-3}$ мм ШГК ствола (высота 1,3 м). При этом на 1 мм хвои текущего года в диапазоне ее длины от 60 до 80 мм приходилось $19,9 \cdot 10^{-3}$ – $20,1 \cdot 10^{-3}$ мм ШГК ствола и $5,1 \cdot 10^{-3}$ – $6,1 \cdot 10^{-3}$ мм ШГК скелетного корня (на 0,5–1,0 м от комля ствола сосны). При длине хвои менее 50 мм линейная производительность кроны сосны оказалась минимальной.

Заключение. В заключение отметим, что ежегодно в период вегетации сосны обыкновенной, растущей в лесостепи Предбайкалья, прирост ствола и скелетных корней имел место в фазы

роста побегов и хвои ее кроны. Соотношение сроков видимого роста кронообразующих и скелетных органов свидетельствовало о скоординированности и взаимосвязи ростовых процессов в системе целого дерева, которая проявлялась в виде значимых статистических связей между изменчивостью линейного прироста побегов и хвои и радиальным приростом ствола и скелетных корней сосны. Исходя из того, что ШГК ствола и скелетных корней фактически представляла собой ежегодно формируемые сосной радиальные размеры водопроводящих путей, получили, что ЛПК кроны сосны характеризовалась определенным постоянством своей величины на протяжении всего периода наблюдений, приходящегося на стадию кульминации текущего прироста соснового насаждения. Предположили, что за постоянством ЛПК, как и, возможно, других сходных с ним соотношений [10, 11], фактически стояла заложенная в онтогенетической программе роста и развития древесного растения инвариантность ресурсного влияния растущей кроны на радиальный прирост его скелетных частей.

Литература

1. Атлас Иркутской области. – М.: Иркутск, 1962. – 182 с.
2. Ваганов Е.А., Терсков И.А. Анализ роста дерева по структуре годичных колец. – Новосибирск: Наука, 1977. – 94 с.
3. Елагин И.Н. Сезонное развитие сосновых лесов. – Новосибирск: Наука, 1976. – 230 с.
4. Забуга В.Ф., Забуга Г.А. Особенности роста вегетативных органов сосны обыкновенной в лесостепном Предбайкалье // Экология. – 2007. – № 6. – С. 409–416.
5. Забуга В.Ф., Забуга Г.А. Зависимость структуры годичных колец ствола и скелетного корня сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) от факторов внешней среды в лесостепной зоне Предбайкалья // Сибирский экологический журнал. – 2010. – № 2. – С. 341–349.
6. Кайбияйнен Л.К., Софронова Г.Н. Роль транспортной системы в регуляции донорно-акцепторных отношений у *Pinus sylvestris* // Физиология растений. – 2003. – Т. 50. – № 1. – С. 136–143.
7. Крамер П.Д., Козловский Т.Т. Физиология древесных растений. – М.: Лесн. пром-сть, 1983. – 464 с.
8. Либберт Э. Физиология растений. – М.: Мир, 1976. – 580 с.
9. Лобжанидзе Э.Д. Камбий и формирование годичных колец древесины. – Тбилиси: Изд-во АН ГССР, 1961. – 159 с.
10. Root/shoot ratios for deriving below-ground biomass of *Pinus radiata* stands / P.N. Beets, S.H. Pearce, G.R. Oliver [et al.] // N.Z. J. Forest Sci. – 2007. – V. 37. – P. 267–288.
11. Relationship between tree dimension and coarse root biomass in mixed stands of European beech (*Fagus sylvatica* L.) and Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) / A. Bolte, T. Rahmann, M. Kurf [et al.] // Plant and Soil. – 2004. – V. 264. – P. 1–11.
12. Heitz P., Eckmüllner O., Sterba H. Leaf area of beech (*Fagus sylvatica* L.) from different stands in eastern Austria studied by randomized branch sampling // European Journal of Forest Research. – 2010. – V. 129. – № 3. – P. 401–408.
13. Pretzsch H. Re-evaluation of allometry: state-of-the-art and perspective regarding individuals and stands of woody plants // Progress in Botany. – Berlin Heidelberg. – Springer, 2010. – V. 71. – Part 5. – P. 339–369.
14. Testing generalized allometries in allocation modeling within an individual-based simulation framework / R. Seidle, W. Rammer, P. Bellos [et al.] // Trees: Structure and Function. – 2010. – V. 24. – P. 139–150.
15. Sellin A., Kupper P. Spatial variation in sapwood area to leaf area ratio and specific leaf area within a crown of silver birch // Trees – Structure and Function. – 2006. – V. 20. – P. 311–319.