

УДК 630*561.24 (470.343)

DOI: 10.25686/2306-2827.2019.3.25

ГРУППОВАЯ И ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ГОДИЧНОГО ПРИРОСТА ДЕРЕВЬЕВ ПО ВЫСОТЕ В КУЛЬТУРАХ СОСНЫ МАРИЙСКОГО ЗАВОЛЖЬЯ

Ю. П. Демаков, Т. В. Нуреева

Поволжский государственный технологический университет,
Российская Федерация, 424000, Йошкар-Ола, пл. Ленина, 3
E-mail: DemakovYP@volgatech.net

Приведены результаты анализа изменчивости годичного прироста деревьев по высоте на 23 пробных площадях, заложенных на территории Республики Марий Эл в культурах сосны различного возраста, густоты и условий произрастания. Показано, что его величина варьирует у деревьев в очень больших пределах, что свидетельствует о высокой чувствительности их к флуктуациям условий среды и больших адаптационных возможностях. Ход роста каждого дерева индивидуален, а ценопопуляций, в пределах однотипных лесорастительных условий, очень синхронен. Прирост деревьев после лет с холодным вегетационным периодом снижается так же значительно, как после засух. Величины годичного прироста деревьев после аномальных по погодным условиям лет являются самостоятельными их фенотипическими признаками, не связанными как между собой, так и со средним годичным приростом. Предложена новая методика оценки фенотипической структуры ценопопуляций деревьев. Установлено, что ранговое положение деревьев в ценозе по их высоте не остаётся постоянным в течение их жизни. За первые 20 лет из группы исходно худших деревьев переходит в средние 54 % их числа, а из группы средних в худшие – 11 %. Из числа же лучших деревьев в средние переходит 38 % особей, а в худшие – 8 %. Сделан вывод о том, что отбор хозяйственно ценных фенотипов деревьев по величине их годичного прироста в высоту после аномальных по погодным условиям лет, а также по стабильности их роста затруднён и в принципе бесперспективен.

Ключевые слова: лесные культуры; сосна обыкновенная; условия среды; погодные условия; хозяйственно ценные признаки; отбор.

Введение. Актуальность темы работы обусловлена необходимостью совершенствования методов оценки фенотипической структуры ценопопуляций деревьев и раннего отбора в них перспективных в селекционном отношении особей, обеспечивающих повышение производительности насаждений и устойчивости их к неблагоприятным погодным условиям. Одним из хозяйственно ценных фенотипических признаков деревьев является их годичный прирост, характер изменения которого в природных и искусственно созданных насаждениях изучен пока довольно слабо [1–4], что указывает на це-

лесообразность дальнейшего продолжения исследований.

Фундаментальными свойствами всех живых организмов являются устойчивость и изменчивость, которые хотя и разнонаправлены, но неразрывно связаны между собой в эволюционном процессе [5]. Первое из них проявляется в способности к сохранению некоторого постоянства структуры и функций организмов в нестабильной среде существования, а второе связано, напротив, с их приспособлением к изменениям внешних условий. В процессе взаимодействия организма со средой изменяется, однако, не сама структура

© Демаков Ю. П., Нуреева Т. В., 2019.

Для цитирования: Демаков Ю. П., Нуреева Т. В. Групповая и индивидуальная изменчивость годичного прироста деревьев по высоте в культурах сосны Марийского Заволжья // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Сер.: Лес. Экология. Природопользование. 2019. № 3 (43). С. 25–45. DOI: 10.25686/2306-2827.2019.3.25

генома, а программа его работы, выражающаяся в смене нормы реакции на лимитирующие факторы в сложившейся экологической обстановке [6, 7]. Вся наблюдаемая изменчивость какого-либо признака в ценопопуляции растений, которая называется фенотипической, разделяется на генотипическую, т. е. наследственную, и паратипическую, вызванную внешними условиями. Эффективность искусственного отбора особей с целью создания перспективных сортов во многом зависит от степени выраженности генотипической изменчивости хозяйственно ценных признаков в ценопопуляциях, которые в этом отношении, как правило, очень неоднородны [8, 9] и у большинства древесных растений в лесах России пока ещё детально не изучены, что свидетельствует об актуальности этой проблемы.

Выделение генотипической изменчивости у любого биологического вида возможно только на основе анализа поведения большой группы особей, связанных между собой узлами взаимного существования на ограниченной территории в условиях постоянно изменяющихся условий среды. Сложность этой задачи состоит в том, что степень адаптации любого генотипа в ценопопуляциях растений не является величиной постоянной, а зависит от возраста особи, взаимоотношения её с соседями, пестроты почвенного покрова и скорости изменения абиотических факторов среды [7, 10–14]. Основной проблемой популяционной биологии является вскрытие механизма, позволяющего различным генотипам оптимизировать стратегию реакций на колебания параметров состояния среды обитания [15]. При проведении таких исследований лучше всего использовать величину годичного прироста хвойных деревьев [7], поскольку этот показатель прост в оценке и в полной мере характеризует степень приспособленности фенотипа к условиям среды.

Цель работы заключалась в совершенствовании методов оценки фенотипической структуры ценопопуляций деревьев сосны

обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и возможностей раннего отбора перспективных в селекционном отношении особей в лесных культурах Марийского Заволжья по величине их годичного прироста в высоту.

Объекты и методика. Исследования проведены на 23 пробных площадях в культурах сосны разного возраста (от 14 до 43 лет), густоты и лесорастительных условий, заложенных в различных лесничествах Республики Марий Эл. Измерение годичного прироста в высоту проведено у 353 срубленных модельных деревьев разного размера и не имеющих каких-либо дефектов ствола (измерено в общей сложности более 7,5 тыс. приростов). Цифровой материал обработан методами математической статистики [16–18] с использованием стандартных пакетов прикладных программ Excel и Statistica. При выделении генотипической и паратипической составляющей в рядах годичного прироста деревьев опирались в основном на работы В.А. Драгавцева [19–23] и Л.В. Яковлевой [24], внося небольшие изменения в предложенные ими алгоритмы.

Результаты и обсуждение. Анализ полученного материала показал, что величина годичного прироста по высоте у деревьев сосны в ценопопуляциях варьирует в очень больших пределах (табл. 1), что свидетельствует о высокой чувствительности их к флуктуациям условий среды и больших адаптационных возможностях. В первые пять лет после создания лесных культур пределы изменения величины годичного прироста деревьев во всех типах лесорастительных условий (ТЛУ) практически одинаковы. В дальнейшем же среднее значение показателя, характеризующее успешность существования деревьев, наиболее велико в насаждениях, созданных в свежих сурамянях, однако максимальное значение во всех ТЛУ составляет 85–90 см. Стандартное отклонение годичного прироста деревьев изменяется в ценопопуляциях от 8,5 до 19,9 см, а коэффициент вариации – от 11,3 до 42,1 %. Наибольшие значения средней величины прироста отмечаются в возрасте культур от 15 до 30 лет в зависимости от их

начальной густоты и условий произрастания, которые хотя и оказывают определённое влияние на величину годичного прироста деревьев в высоту, но не изменяют в целом общей картины флуктуаций, происходящих под действием колебаний климата (рис. 1 и 2). Расчёты показали, что рост ценопопуляций деревьев в высоту в пределах одного ТЛУ происходит очень синхронно: коэффициент корреляции между рядами их годичного прироста изменяется от 0,83 до 0,98. Лишь в очень редких случаях его значение между различными экотопами может снижаться до 0,29. Вклад лесорастительных условий экотопа в общую изменчивость годичного прироста древостоев может изменяться в зависимости от выбранного интервала времени, как показал дисперсионный анализ, от 10,7 до 44,9 %, флуктуаций климата – от 41,3 до 73,6 %. При этом, неучтённых факторов, составляющих так называемые «шумы», т. е. отклонения фактических его значений в динамических рядах от средней величины каждого года, – от 8 до 15,7 %. Именно эта составляющая представляет для нас особый интерес, указывая на генотипические различия ценопопуляций и возможности их использования в селекционной работе. Вычленив же вклад

собственно генотипической составляющей по этим данным невозможно. Для этого надо проанализировать поведение отдельных фенотипов в ценопопуляциях.

Рост деревьев в пределах каждой ценопопуляции происходит не столь синхронно, о чём убедительно свидетельствует изменение значений коэффициента вариации их прироста в различные по погодным условиям годы. Анализ исходного материала показал, что величина этого показателя изменяется в разных ТЛУ практически синхронно и в определённой мере зависит от средней величины прироста деревьев в пределах каждого календарного года, убывая в целом по мере её увеличения (рис. 3). Дифференциация фенотипов по приросту наиболее резко проявляется, как нами было установлено, спустя 1–2 года после неблагоприятных по погодным условиям лет, когда его величина существенно снижается по сравнению со средним уровнем. Это отмечалось, к примеру, после погодных аномалий 1972, 1978 и 1980 годов, когда величина коэффициента вариации прироста деревьев в ценопопуляциях резко возрастала, что указывает на сходство реакции фенотипов к изменениям метеорологических факторов.

Таблица 1

Фенотипическая изменчивость прироста деревьев сосны в разных лесорастительных условиях

Возраст, лет	Объем выборки	Статистические показатели рядов прироста деревьев*					
		M_x	min	max	Размах	S_x	CV
Сухие и свежие боры							
3–5	641	24,8	5	63	58	9,5	38,4
6–10	1240	37,4	3	80	77	12,6	33,8
11–15	1244	41,6	11	88	77	12,5	30,0
16–25	1394	37,9	9	77	68	8,8	23,2
26–35	690	35,1	11	60	49	8,5	24,2
Свежая суборь							
3–5	34	23,8	7	40	33	8,6	36,2
6–10	75	47,4	8	86	78	19,9	42,1
11–15	75	45,5	12	86	74	18,9	41,6
16–25	150	53,6	18	75	57	12,5	23,3
26–35	150	56,1	26	81	55	11,4	20,3
Свежая рамень							
3–5	45	26,1	5	61	56	13,8	52,7
6–10	75	57,9	17	87	70	16,9	29,2
11–15	75	71,3	52	90	38	8,1	11,3

*Здесь и далее: M_x – среднее арифметическое значение показателя, см; min, max – минимальное и максимальное его значения, см; S – среднеквадратическое отклонение, см; CV – коэффициент вариации, %.

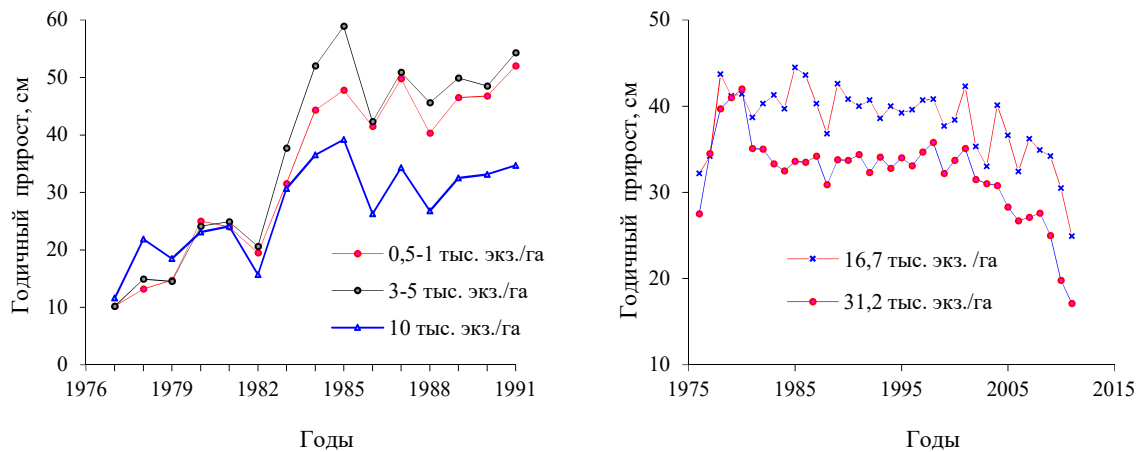


Рис. 1. Динамика прироста деревьев по высоте в культурах сосны разной начальной густоты

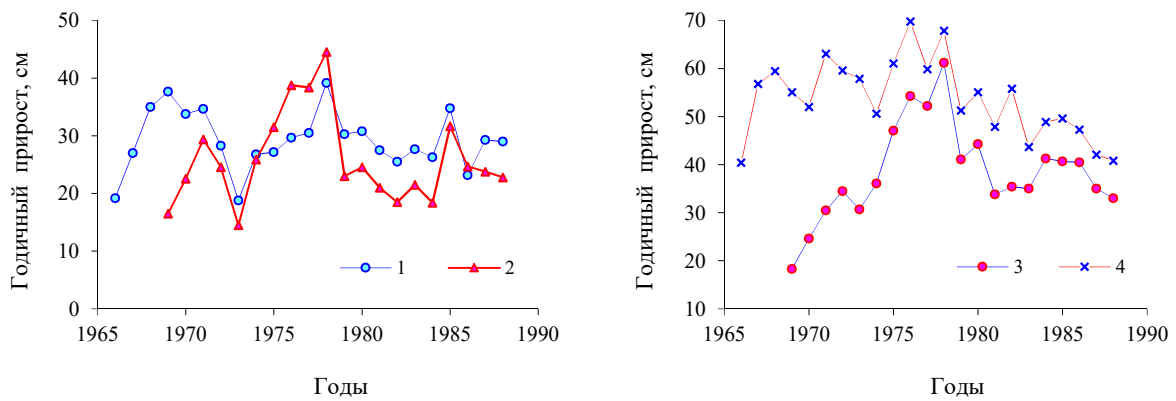


Рис. 2. Реакция различных по технологиям создания и условиям произрастания древостоев сосны искусственного происхождения на погодные аномалии 1972, 1978 и 1980 годов: 1 – ТЛУ А₁ бороздная обработка почвы, 2 – ТЛУ А₁ сплошная обработка почвы, 3 – ТЛУ А₂ сплошная обработка почвы, 4 – ТЛУ В₂ сплошная обработка почвы

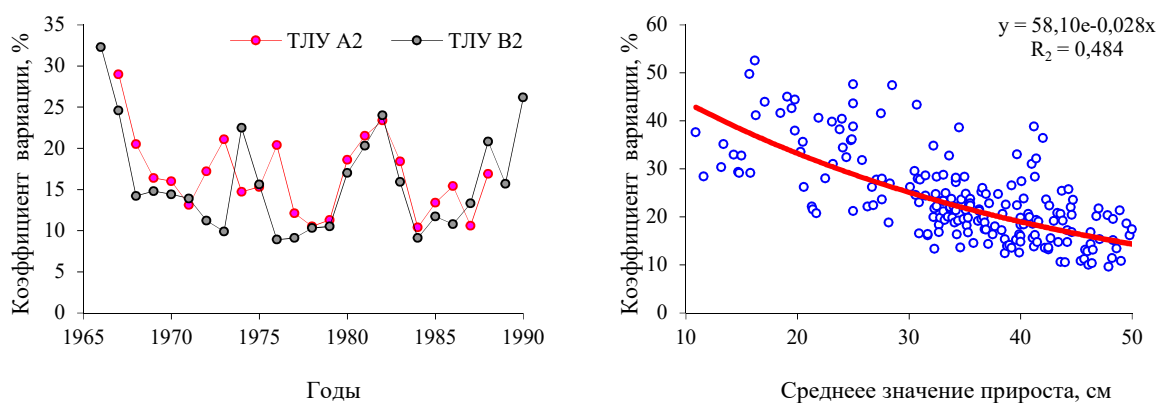


Рис. 3. Динамика коэффициента вариации годичного прироста деревьев по высоте в культурах сосны и его зависимость от средней величины в одни и те же годы

По изменению величины коэффициента вариации прироста деревьев в различные по погодным условиям годы можно судить только лишь о степени проявления

генотипического полиморфизма особей в ценопопуляциях, но нельзя оценить его вклад в фенотипическую изменчивость, а тем более выделить хозяйственно ценные

генотипы. Для этого нужны иные методы и подходы. Так, в частности, для оценки степени гетерогенности ценопопуляций можно использовать корреляционный анализ рядов прироста входящих в них фенотипов. Чем меньше сходство в характере роста деревьев в выборке, оцененное по среднему значению коэффициента корреляции для каждой из присутствующих в ней пар деревьев (r_w), тем сложнее устроена ценопопуляция и тем сильнее проявляется в ней эффект взаимодействия «генотип – среда» [7, 22, 23]. Характер изменения параметра r_w в природных и искусственно созданных ценопопуляциях и его информативное значение, отражающее устойчивость их функционирования при постоянных флуктуациях параметров климата, изучены пока довольно слабо [14, 25, 26], что указывает на необходимость расширения фронта исследований.

Проведённые нами расчёты показали, что значения коэффициента корреляции между рядами значений прироста деревьев в ценопопуляциях изменяются от $-0,49$ до $+0,97$ и представляют собой непрерывный ряд чисел, характер распределения которых в каждой из них сугубо специфичен (рис. 4). Величина же r_w у каждой ценопопуляции является величиной положительной и изменяется в пределах от $0,19$ до $0,85$, составляя в среднем по выборке $0,67$. При значении $r_w < 0,2$ ценопопуляцию сле-

дует считать очень неоднородной в этом отношении, если же оно заключается в пределах от $0,21$ до $0,40$ – слабо однородной, при $0,41$ – $0,6$ – среднеоднородной, при $0,61$ – $0,8$ – высокооднородной, при $> 0,81$ – практически однородной, в которой присутствуют особи, одинаково реагирующие на внешние факторы. По средней же величине прироста и высоте деревьев каждая из ценопопуляций может быть при этом либо «плохой», либо «хорошей», поскольку признаки скорости роста фенотипов и отзывчивости их к факторам среды могут быть и не связанными между собой. Установлено, однако, что при увеличении величины r_w значение коэффициента детерминации функции, аппроксимирующей ход роста древостоев, пропорционально увеличивается, т. е. динамика прироста становится более стабильной.

Дополнительную информацию о степени гетерогенности ценопопуляции несут показатели асимметрии и эксцесса совокупности значений коэффициентов корреляции между рядами прироста деревьев. Расчёты показали, что величина асимметрии изменяется в выборке от $-2,00$ до $+0,095$, а эксцесса – от $-1,22$ до $+3,52$. Степень однородности ценопопуляций по характеру роста слагающих их особей обратно пропорциональна величине асимметрии и прямо пропорциональна величине эксцесса рядов коэффициентов корреляции.

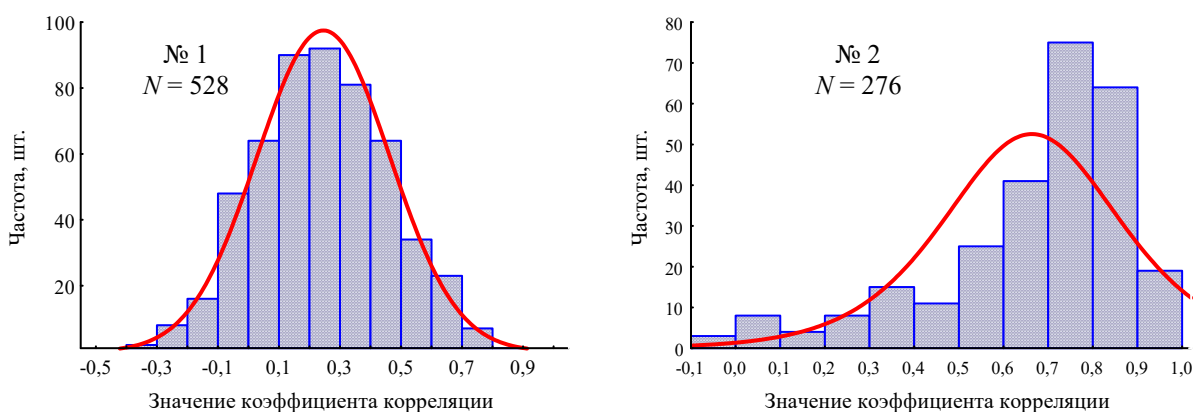


Рис. 4. Характер распределения значений коэффициентов корреляции между рядами прироста деревьев на разных участках лесных культур: № 1 – кв. 95 Чернушкинского лесничества Учебно-опытного лесхоза ПГТУ, ТЛУ А₁, исходная густота 31,2 тыс. экз./га, возраст 42 года; № 2 – кв. 17 Старожильского лесничества Пригородного лесхоза, ТЛУ А₂, исходная густота 12,5 тыс. экз./га, возраст 15 лет

Для оценки степени гетерогенности ценопопуляций по характеру роста слагающих их особей можно использовать также анализ изменений значений коэффициентов корреляции рядов прироста деревьев между различными годами, которые являются строками матрицы исходных данных. Чем меньше сходство в характере роста одних и тех же деревьев в разные по погодным условиям годы, тем сильнее проявление в ценопопуляции эффектов взаимодействия «генотип – среда» и тем сложнее, следовательно, она устроена. Расчёты показали, что значения коэффициента корреляции между величиной прироста деревьев в разные годы изменяются в пределах всей исследованной выборки ценопопуляций от -0,95 до +0,99, представляя собой, как и значения коэф-

фициента корреляции между рядами прироста деревьев в ценопопуляциях, непрерывный ряд чисел, характер распределения которых в каждой из них индивидуален (рис. 5). Среднее значение коэффициента корреляции, оцененное по совокупности данных для каждой из присутствующих в матрице пар строк (r_z), является в каждой ценопопуляции также величиной положительной и изменяется в пределах от 0,01 до 0,49. Величины r_z и r_w абсолютно не связаны между собой, отражая качественно разную информацию о фенотипическом и генотипическом разнообразии в ценопопуляциях, в каждой из которых характер динамики значений коэффициента корреляции между приростами деревьев в смежные годы специфичен (рис. 6 и 7).

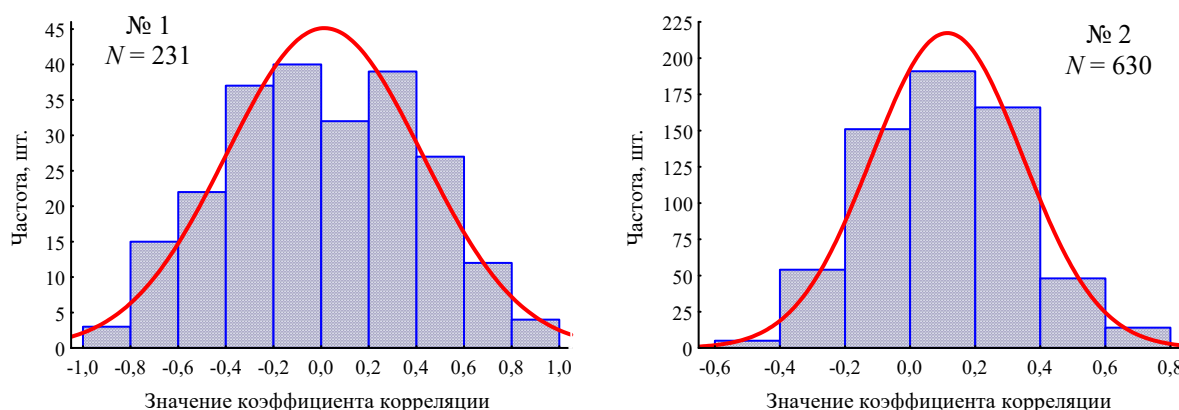


Рис. 5. Характер распределения значений коэффициентов корреляции между приростом деревьев в ценопопуляциях в разные по погодным условиям годы: № 1 – кв. 77 Визимьярского лесничества, ТЛУ А₂, исходная густота 22,3 тыс. экз./га, возраст 23 года; № 2 – кв. 95 Чернушкинского лесничества Учебно-опытного лесхоза ПГТУ, ТЛУ А₁, исходная густота 32 тыс. экз./га, возраст 42 года

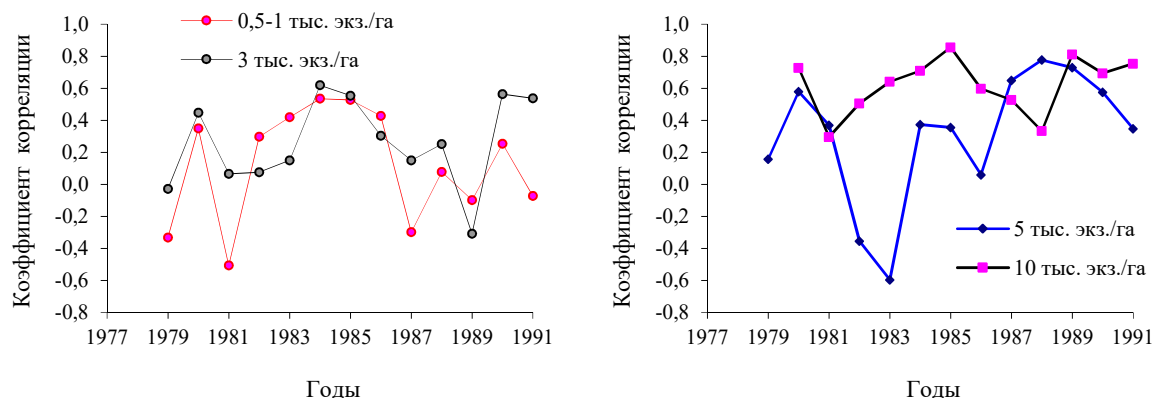


Рис. 6. Динамика значений коэффициента корреляции между приростами деревьев в смежные годы в культурах сосны разной густоты, расположенных в Силикатном лесничестве Марий Эл

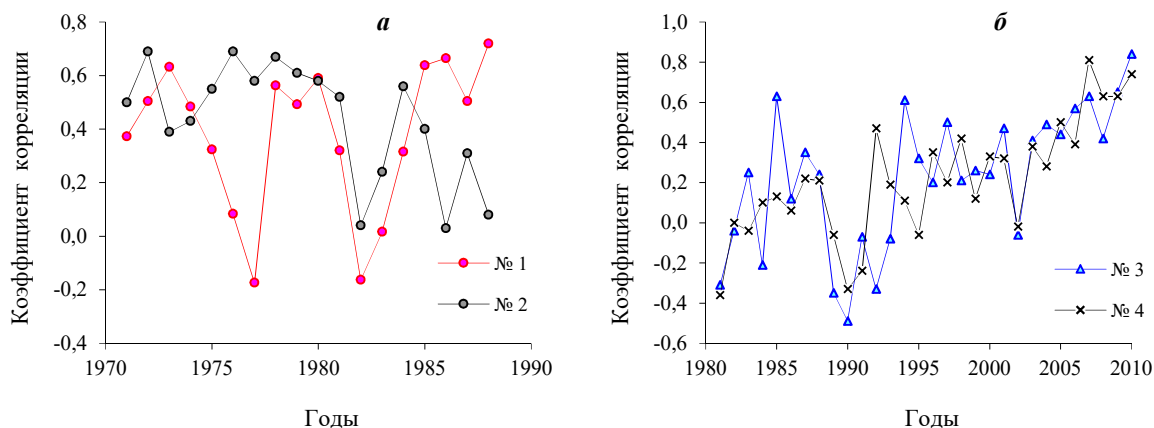


Рис. 7. Динамика значений коэффициента корреляции между приростами деревьев в смежные годы на участках культур сосны, расположенных в разных лесничествах Республики Марий Эл: а – Старожильское, б – Чернушкинское, № 1 – сплошная обработка почвы, № 2 – бороздная обработка почвы, № 3 – густота 16,7 тыс. экз./га, № 4 – густота 31,2 тыс. экз./га

Таблица 2

Изменчивость факторов дисперсии годичного прироста деревьев по высоте в различных экотопах

Фактор дисперсии	Показатели доли вклада фактора в общую дисперсию, % (N = 25)				
	M_x	X_{\min}	X_{\max}	Размах	S_x
Особь	7,9	0,8	24,6	23,8	5,6
Годы	64,0	18,5	82,2	63,7	17,9
Прочие факторы (шумы)	28,1	13,5	68,7	55,2	15,0

Анализ изменения величин r_w и r_z позволяет судить лишь о степени полиморфизма ценопопуляций по характеру роста в ней отдельных особей, но не решает задачи по разложению фенотипической изменчивости на генотипическую и паратипическую. Это можно сделать, в определённой мере, с помощью дисперсионного анализа. Расчёты показали, что вклад различных факторов в общую дисперсию величины годичного прироста деревьев изменяется в зависимости от структуры ценопопуляций, а также объёма и репрезентативности выборки в очень больших пределах (табл. 2). Менее всего изменяется доля вклада такого фактора, как «средняя скорость роста деревьев», характеризующего их средний годичный прирост или же высоту, достигнутую в определённом возрасте, а наибольшая доля его приходится, в большинстве случаев, на возрастную тренд и годичные колебания, которые, как нами было установ-

лено [27], далеко не всегда связаны с погодными условиями.

Довольно велик вклад в общую изменчивость прироста деревьев, как свидетельствуют приведённые данные, также комплекса факторов, неподдающихся прямой оценке и составляющих так называемые «шумы». В число этих факторов входят и особенности реакции деревьев на колебания климата, которые зависят, возможно, от их генотипа, однако доказать это на основе только анализа динамики годичного прироста невозможно. Для этого необходимо создавать испытательные культуры I, а затем и II порядка из потомства особей, различающихся по определённым фенотипическим признакам. Окончательный результат можно будет получить, при этом, только спустя несколько десятилетий [28, 29], что ставит под сомнение саму целесообразность проведения работ в области селекции древесных растений. Дополнительным доводом

в пользу этого высказывания является «золотое правило» популяционной генетики, гласящее, что выигрыш, достигнутый за счёт одного признака, ведёт к потерям за счёт другого. В постоянно меняющихся условиях среды ни один генотип не может превосходить другие по приспособленности ко всем возможным ситуациям, и генетическая неоднородность популяций, поддерживаемая за счёт внутренних механизмов, является необходимым условием их устойчивого существования и развития.

Полученные данные свидетельствуют, казалось бы, о генотипической неоднородности ценопопуляций сосны и возможностях селекционного отбора деревьев в них как по энергии роста, так и особенностям реакций на колебания климата, в том числе и на засухи [30]. Для уточнения этого положения и обоснованного выбора признаков по выделению хозяйственно ценных генотипов необходимо детально проанализировать особенности роста деревьев на достаточно длинном отрезке времени, в течение которого могли бы встречаться годы с резко различающимися погодными условиями. При этом необходимо также учитывать, что с увеличением возраста деревьев возникают определённые технические сложности измерения у них годичного прироста по высоте и резко возрастают трудозатраты. Выполнить одновременно эти требования при проведении исследований, удачно совместив их, довольно сложно, однако

природа сделала нам щедрый подарок, которым мы и воспользовались. Такие условия сложились в 1988 году, когда нам удалось собрать весьма обширный материал в густых культурах сосны, созданных в очагах восточного майского хруща по сплошной обработке почвы в лишайниковом и лишайниково-мшистом типах леса, где условия для роста деревьев являются очень жёсткими, что способствует их лучшей дифференциации. В качестве важнейших признаков для выделения хозяйственно ценных генотипов мы использовали среднюю величину годичного прироста деревьев, характеризующую успешность их развития в ценопопуляциях, средние величины прироста за первые и последние пять лет, прирост после экстремальных по погодным условиям лет (1973 и 1981), а также отношение приростов между смежными годами (1973/1972 и 1981/1980). Значения всех признаков нормировали по отношению к средним величинам в каждой ценопопуляции, что позволило в определённой мере устранить влияние условий произрастания деревьев. Расчёты показали, что величина каждого из этих признаков имеет весьма значительную изменчивость (табл. 3). Особенно сильно варьируют у деревьев значения прироста 1973 года, а также отношение их к величине прироста 1972 года, когда в летний период отмечалась аномально жаркая и сухая погода [31]. Меньше же всего изменяется у них величина среднего годичного прироста.

Таблица 3

Изменчивость фенотипических признаков прироста у деревьев в сухих и свежих борах

Фенотипический признак	Статистика относительных значений признака, % (N = 91)				
	M_x	X_{min}	X_{max}	Размах	S_x
Средний годичный прирост	100	80,2	124,2	44,0	8,0
Прирост за первые пять лет	100	64,4	136,0	71,7	11,8
Прирост за последние пять лет	100	67,8	137,2	69,5	13,1
Прирост в 1973 году	100	39,1	185,6	146,5	25,0
Отношение прироста 1973 и 1972 годов	72	38,2	134,3	96,1	20,0
Прирост в 1978 году	100	76,2	130,6	54,5	11,1
Прирост в 1979 году	100	60,7	160,6	99,9	14,5
Отношение прироста 1979 и 1978 годов	64	37,8	126,9	89,1	11,5

Интересно отметить, что прирост деревьев в 1979 году в ответ на погодные аномалии 1978 года, выразившиеся в недостатке тепла и избытке летних осадков [32], снизился в целом значительно, чем после засухи 1972 года. Далеко не все деревья при этом снижали прирост после неблагоприятных по погодным условиям лет. У некоторых из них он даже увеличился, составив 127–137 % по отношению к предыдущему году (рис. 8). Доля таких деревьев в ценопопуляциях была, однако, небольшой, не превышающей 5–7 %. Различие реакции деревьев на эти аномалии свидетельствует о гетерогенности ценопопуляций по этому признаку, но не доказывает ещё его генетической обусловленности. Эти различия могут быть обусловлены, в частности, пространственной неоднородностью условий среды в экотопе и взаимоотношениями между особями в ценозе. Так, к примеру, величина прироста деревьев после этих по-

годных аномалий в сухих борах снизилась в среднем сильнее, чем свежих: после засухи 1972 года она уменьшилась в первых из них в 1,69 раза, а во вторых – всего в 1,14 раза по сравнению с предшествующим годом ($p < 0,01$). То же самое произошло в 1979 году: средний прирост деревьев в сухих борах снизился в 1,93 раза, а в свежих борах – в 1,47 раза ($p < 0,01$). Характер распределения числа деревьев по величине отношения их прироста в смежные годы был в каждом из них неодинаков, что свидетельствует о специфичности реакции особей на различные погодные аномалии: в 1973 году он приближался к закону Гаусса, а в 1979 – имел очень большой эксцесс. Прирост деревьев в годы, следовавшие за погодными аномалиями, изменялся прямо пропорционально его величине в предшествующем году (рис. 9), однако в остальные годы теснота и даже знак корреляционной связи очень сильно варьировали (рис. 10).

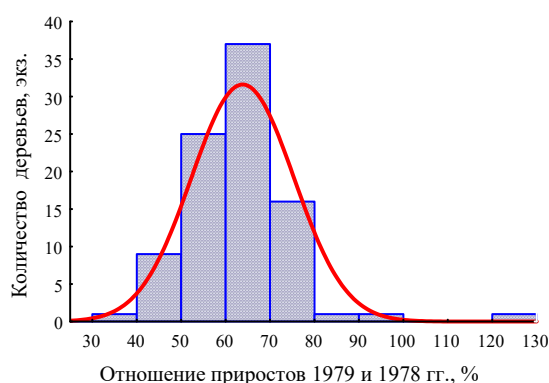
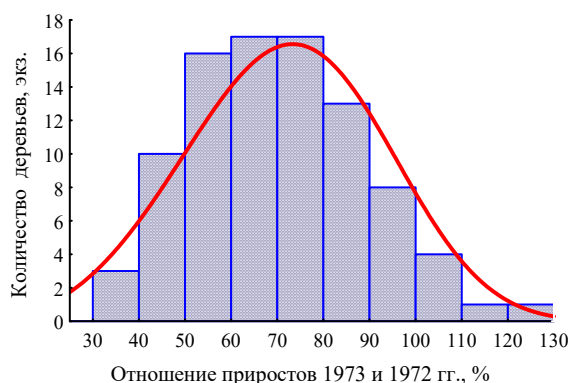


Рис. 8. Характер распределения количества деревьев в ценопопуляциях по величине отношения их прироста в смежные годы с погодными аномалиями

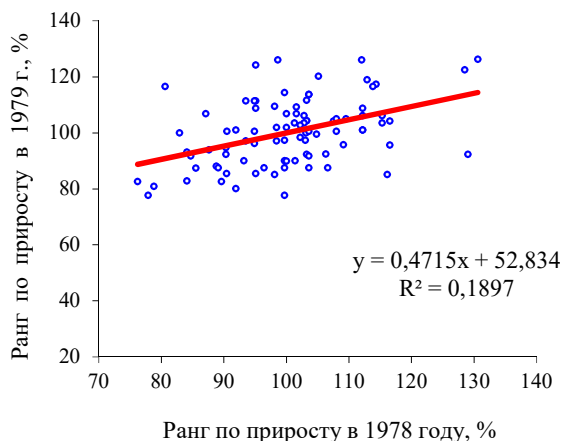
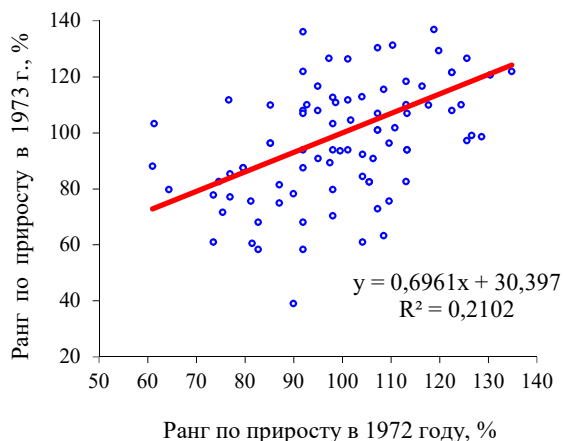


Рис. 9. Характер связи годовых приростов деревьев в смежные годы с погодными аномалиями

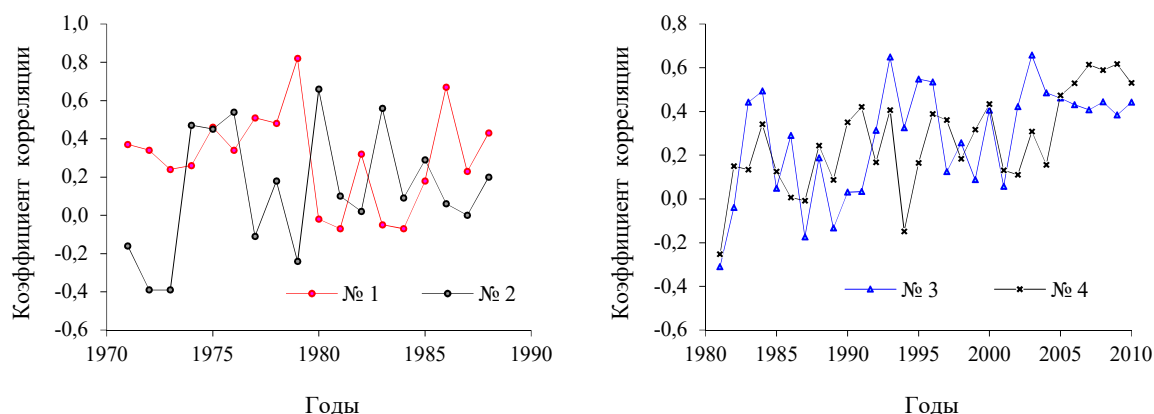


Рис. 10. Динамика значений коэффициента корреляции между рангом деревьев в культурах по приросту текущего года и их рангом по высоте в предшествующем году: № 1 – сухой бор; № 2 – свежий бор; № 3 – густота 16,7 тыс. экз./га; № 4 – густота 31,2 тыс. экз./га

Расчёты показали, что большинство фенотипических признаков деревьев довольно слабо коррелирует между собой (табл. 4), что указывает на их информативное различие. Тесная положительная связь ($r = 0,73$) имеется только между величинами их прироста за последние пять лет и среднего годовичного прироста, у которого проявляется связь средней тесноты с приростами в 1973 и 1979 годах, а также приростом за первые пять лет. Такая же теснота связи обнаружена между отношением приростов в смежных годах с погодными аномалиями (1973/1972 и 1979/1978) и их приростом в предшествующем году.

Информативность фенотипических признаков можно более чётко установить при разделении всей совокупности деревьев на три качественно различные группы (худшие, средние, лучшие) по какому-либо одному из них. Так, при кластериза-

ции деревьев по величине их среднего прироста за первые пять лет различия наиболее резко выражены, как показали расчёты, по величине прироста в 1973 году: минимальные их значения отмечаются у худших особей, а максимальные – у лучших (табл. 5). По отношениям приростов в смежные с погодными аномалиями годы (1973 и 1972, 1979 и 1978) различия между этими группами деревьев статистически не достоверны. По значениям остальных признаков различия между группами деревьев достоверны, но выражены в целом слабо. При разделении же деревьев по их приросту в 1973 году различия между их группами наиболее резко выражены по величине прироста в 1979 году (табл. 6), последовавшего за аномально прохладным и дождливым 1978 годом. По остальным показателям различия выражены слабее, хотя являются статистически достоверными.

Таблица 4

Матрица коэффициентов корреляции между фенотипическими признаками деревьев сосны

Фенотипический признак	Значение коэффициента корреляции между признаками						
	1	2	3	4	5	6	7
1. Средний годичный прирост	1,00						
2. Прирост за первые пять лет	0,57	1,00					
3. Прирост за последние пять лет	0,73	0,17	1,00				
4. Прирост в 1973 году	0,51	0,50	0,25	1,00			
5. Отношение прироста 1973 и 1972 гг.	0,18	-0,01	0,14	0,61	1,00		
6. Прирост в 1978 году	0,51	0,20	0,22	0,10	-0,02	1,00	
7. Прирост в 1979 году	0,54	0,28	0,20	0,45	0,26	0,35	1,00
8. Отношение прироста 1979 и 1978 гг.	0,13	0,10	0,04	0,32	0,42	-0,34	0,64

Таблица 5

Фенотипические признаки деревьев разных групп, выделенных по относительной величине их среднего годовичного прироста за первые пять лет

Фенотипический признак	Среднее значение признака у деревьев разных кластеров, %		
	Худшие (N = 13)	Средние (N = 67)	Лучшие (N = 11)
Средний годовичный прирост	91,7 ± 2,2	100,4 ± 0,8	107,6 ± 1,9
Прирост за первые пять лет	81,6 ± 2,0	100,2 ± 0,8	120,3 ± 2,0
Прирост за последние пять лет	94,3 ± 4,2	101,0 ± 1,5	100,4 ± 4,2
Прирост в 1973 году	81,3 ± 5,8	99,5 ± 2,6	125,3 ± 9,7
Отношение прироста 1973/1972 гг.	76,0 ± 7,5	70,0 ± 2,3	77,6 ± 7,4
Прирост в 1978 году	96,6 ± 2,7	100,0 ± 1,4	104,0 ± 2,1
Прирост в 1979 году	91,1 ± 3,8	105,0 ± 1,8	107,7 ± 2,6
Отношение прироста 1979/1978 гг.	60,6 ± 2,6	63,9 ± 1,6	65,5 ± 3,0

Таблица 6

Фенотипические признаки деревьев разных групп по величине их прироста в 1973 году

Фенотипический признак	Среднее значение признака у деревьев разных кластеров, %		
	Худшие (N = 13)	Средние (N = 65)	Лучшие (N = 13)
Средний годовичный прирост	93,9 ± 2,6	99,8 ± 0,8	107,2 ± 2,4
Прирост за первые пять лет	92,4 ± 2,5	99,7 ± 1,3	109,0 ± 4,1
Прирост за последние пять лет	96,8 ± 5,1	99,5 ± 1,4	105,7 ± 4,0
Прирост в 1973 году	63,7 ± 2,6	99,0 ± 1,7	141,5 ± 4,9
Отношение прироста 1973/1972 гг.	51,9 ± 4,0	70,9 ± 2,0	96,1 ± 5,5
Прирост в 1978 году	98,3 ± 3,1	99,8 ± 1,3	102,6 ± 3,6
Прирост в 1979 году	88,8 ± 3,5	99,5 ± 1,5	113,5 ± 4,9
Отношение прироста 1979/1978 гг.	58,2 ± 2,1	63,0 ± 1,1	72,4 ± 5,4

Весьма важным фенотипическим признаком деревьев является среднеквадратическое отклонение относительной величины текущего приращения прироста, которое можно назвать коэффициентом стабильности их роста [33], который вычисляется следующим образом:

$$K_{CP} = [\sum (Z_i - Z_{cp})^2 / (n-1)]^{0,5};$$

$$Z_i = 100 \times (X_i - X_{i-1}) / X_{i-1},$$

в котором K_{CP} – коэффициент стабильности роста дерева в течение исследуемого промежутка времени, %; Z_i – текущее приращение прироста, %; Z_{cp} – среднее арифметическое приращение прироста, %; n – объём выборки (количество измерений); X_i – прирост дерева в текущем году,

см; X_{i-1} – прирост дерева в предыдущем году, см.

Расчёты показали, что величина этого показателя изменяется в пределах всей исследованной совокупности деревьев от 18 до 64 %: чем ниже её значение, тем стабильнее (устойчивее) рост конкретного дерева и тем слабее оно реагирует на изменение условий среды. Данный фенотипический признак деревьев связан только с годовичным приростом за первые пять лет и приростом в 1973 году (табл. 7). Различия между разными группами деревьев по остальным же признакам, особенно среднему годовичному приросту, выражены крайне слабо, что свидетельствует об их информативной независимости.

Таблица 7

Фенотипические признаки деревьев разных групп по индексу устойчивости их роста

Фенотипический признак	Среднее значение признака у деревьев разных кластеров, %		
	Худшие (N = 12)	Средние (N = 35)	Лучшие (N = 44)
Коэффициент стабильности роста	54,8 ± 1,8	38,2 ± 0,6	26,7 ± 0,6
Средний годичный прирост	98,0 ± 2,1	98,1 ± 1,4	102,1 ± 1,2
Прирост за первые пять лет	92,4 ± 2,4	99,1 ± 2,0	105,8 ± 1,8
Прирост за последние пять лет	97,2 ± 4,3	98,4 ± 2,3	102,0 ± 1,8
Прирост в 1973 году	81,9 ± 6,8	96,0 ± 4,3	108,1 ± 3,3
Отношение прироста 1973/1972 гг.	60,4 ± 7,0	63,6 ± 2,5	81,5 ± 2,7
Прирост в 1978 году	100,4 ± 2,9	98,3 ± 2,1	101,2 ± 1,5
Прирост в 1979 году	105,2 ± 6,2	95,2 ± 2,3	102,4 ± 1,8
Отношение прироста 1979/1978 гг.	62,5 ± 6,1	61,1 ± 1,9	66,0 ± 1,0

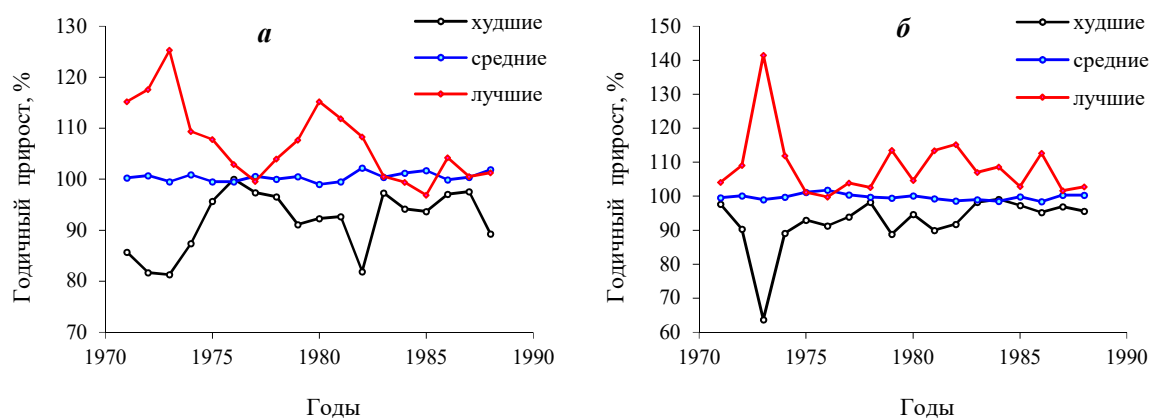


Рис. 9. Динамика относительной величины текущего годичного прироста деревьев разных кластеров, выделенных по его величине за первые пять лет (а) и в 1973 году (б)

Характер динамики среднего прироста у выделенных групп деревьев, выраженного в относительных показателях по каждому году, имеет свои особенности (рис. 9). Так, в группе средних деревьев его величина была практически стабильной во времени, оставаясь все годы на уровне, близком к 100 %. У лучших и худших деревьев прирост варьировал в очень больших пределах (у первых их них – от 96,6 до 125,3 %, у вторых – от 81,3 до 99,5 % относительно среднего значения в конкретный календарный год). До 1975 года, когда культуры имели возраст 7–9 лет, у лучших деревьев его величина была самой высокой. В 1976–1978 гг. прирост у деревьев всех групп был практически одинаковым, что явилось последствием

засухи 1972 года. Небольшие различия в приросте отмечались также в 1983–1987 гг. вслед за предшествующими погодными аномалиями.

Приведённые данные показывают, что изменение прироста у лучших и худших деревьев происходило диаметрально противоположным образом, свидетельствуя об их взаимной обусловленности: увеличение прироста у лучших деревьев сопровождалось снижением его у худших. Подобное явление было отмечено Н.М. Горшениным [34], который связывает его с процессом отпада отставших в росте деревьев, зависящим как от напряжённости конкурентных отношений в ценозах, так и от колебаний метеорологических условий. Каждая депрессия роста деревьев, проис-

ходящая после погодных аномалий, приводит к скачкообразному увеличению их отпада, освобождению части жизненного пространства, увеличению прироста наиболее развитых особей и его дальнейшему снижению у ослабленных. Напряжённость конкурентной борьбы особей за жизненное пространство в лесу наиболее резко проявляется, как установлено исследователями [35], в благоприятные для их роста периоды.

Прирост деревьев у разных групп их жизнеспособности в культурах сосны исходной густотой 12–15 тыс. экз./га, созданных в сухих и свежих борах Республики Марий Эл, обусловлен, таким образом, в основном их ценогическими отношениями, что математически подтверждают следующие уравнения регрессии:

$$Y = 193,3 - 0,95 \times X; \quad R^2 = 0,535;$$

$$Y = 700,0 - 0,85 \times X - 5,15 \times Z; \quad R^2 = 0,999;$$

в которых Y – ранг худших по приросту деревьев в i -м году, выделенных по их высоте в возрасте пять лет, %; X – ранг лучших по приросту деревьев, %; Z – ранг средних по приросту деревьев, %.

Ранговое положение деревьев в ценозе по их высоте, как показали расчёты, не остаётся постоянным в течение их жизни, что существенно затрудняет ранний отбор перспективных особей при рубках ухода и в селекционных целях. Так, за 20 лет из группы исходно худших деревьев в средние перешло 54 % их числа, а из группы средних в худшие – 11 % (табл. 8). Из числа лучших деревьев в средние перешло 38 % особей, а в худшие – 8 %.

Затруднено проводить уверенно отбор особей и по комплексу их фенотипических признаков, о чём свидетельствует невысокое значение коэффициента детерминации множественного уравнения регрессии, описывающего их влияние на ранг дерева:

$$Y = 0,225 \times X_1 + 0,063 \times X_2 + 0,242 \times X_3 + 0,131 \times X_4 + 33,92; \quad R^2 = 0,590; \quad S_{yx} = 5,2;$$

где Y – ранг дерева по его высоте в возрасте 20 лет, %; X_1 – ранг дерева по приросту в первые пять лет, %; X_2 – ранг по приросту в 1973 году, %; X_3 – ранг по приросту в 1978 году, %; X_4 – ранг по приросту в 1979 году, %; S_{yx} – стандартная ошибка оценки.

Какие же факторы вызывают ритмику роста деревьев, т. е. чередование периодов подъёма и спада величины индексов их текущего годовичного прироста? Одной из причин этого должны являться, исходя из логических рассуждений, флуктуации метеорологических параметров. Проведённые нами расчёты показали, как указывалось выше, что влияние погодных условий предшествующего года на величину изменчивости индекса годовичного прироста в каждом ТЛУ проявляется весьма слабо и сугубо специфично [27]. Другой причиной ритмики роста деревьев являются, по мнению Г. Клебса, высказанному им ещё в конце 19 века, физиологические факторы [по 36]. Снижение текущего прироста у них происходит, как считает этот исследователь, в результате истощения запасов питательных веществ в корнях и их резерва в ризосфере, после восстановления которых прирост вновь увеличивается.

Таблица 8

Переход деревьев из одной группы деревьев в другую по их ранговому положению в ценозе

Группа и количество деревьев в первые пять лет	Количество и доля деревьев разных рангов по их высоте в возрасте 20 лет, экз., %		
	Худшие	Средние	Лучшие
Худшие (N = 13)	6 (46)	7 (54)	0 (0,0)
Средние (N = 65)	7 (11)	50 (77)	8 (12)
Лучшие (N = 13)	1 (8)	5 (38)	7 (61)

Каждая ценопопуляция, таким образом, образует с почвой, населённой грибами, беспозвоночными и микроорганизмами, саморегулирующуюся динамическую экосистему, функционирующую на основе взаимобратных связей, вызывающих колебательный режим её состояния. Время восстановления запасов питательных веществ в почве зависит от её механического состава, физико-химических свойств, уровня залегания грунтовых вод и режима их проточности, а также густоты древостоя и его физиологического состояния. Колебания же погоды оказывают на этот процесс лишь модифицирующее, хотя и достаточно мощное воздействие, определённое влияние на величину которого может оказывать возраст деревьев, что связано как с особенностями протекания физиологических процессов у молодых и старых растений, так и со степенью развития и глубиной проникновения их корневых систем.

Ещё одной причиной различий ритмики роста деревьев является, как считают некоторые исследователи [37–39], неодинаковая способность особей к резервированию в своих органах ресурсов питательных веществ и их распределению между ними. Быстро растущие особи основную часть аккумулированной солнечной энергии вкладывают, по их данным, в прирост древесной массы и не создают долговременных запасов питательных веществ, а медленно же растущие, наоборот, оставляют их в резерве. В определённой мере этот вывод подтверждают и результаты наших исследований, показавшие различие скорости ответных реакций деревьев на изменения условий среды: у одних особей снижение величины прироста происходило уже на следующий после климатогенного стресса год, а у других же – на второй и даже третий. Причинами неодинаковой ритмики роста деревьев могут являться различия у них соотношения между массой хвои и размером водопроводящей зоны заболонной древесины [40–

42], особенности архитектоники корневых систем [43–48].

Всё это свидетельствует о том, что задача о причинах ритмики роста деревьев относится к разряду весьма трудно разрешимых с позиций традиционных методов математической статистики. Очевидно, при поиске корреляционных зависимостей годичного прироста с параметрами среды необходимо учитывать то обстоятельство, что величина ответной реакции деревьев на внешнее воздействие определяется не суммарным действием всех факторов, а, согласно правилу Либиха, лишь одного из них, который является в текущий момент времени лимитирующим. Выделить же его довольно сложно, т. к. в лесной зоне лимитирующие факторы могут меняться между собой местами не только в многолетнем плане, но и даже в течение одного года.

Выводы

1. Величина годичного прироста по высоте у деревьев сосны в ценопопуляциях варьирует в очень больших пределах, что свидетельствует о высокой чувствительности их к флуктуациям условий среды и больших адаптационных возможностях.

2. Ход роста каждого дерева индивидуален, однако максимальное значение годичного прироста по высоте составляет у них, независимо от лесорастительных условий, 85–90 см. Наибольшие значения средней величины прироста отмечаются в возрасте культур от 15 до 30 лет в зависимости от их начальной густоты и условий произрастания. Рост ценопопуляций деревьев в высоту в пределах одного типа лесорастительных условий происходит очень синхронно, хотя они довольно неоднородны по характеру роста слагающих их деревьев.

3. Дифференциация деревьев в ценопопуляциях по величине их годичного прироста наиболее резко проявляется спустя 1–2 года после климатических аномалий, на которые древостои в каждом типе

лесорастительных условий реагируют по-разному. Наиболее сильно снижается прирост культур сосны после засухи или же недостатка тепла в сухих борах. Культуры же, произрастающие в субориях и раменах, реагируют на погодные аномалии гораздо слабее. Увеличение густоты культур сосны приводит к сглаживанию колебаний годичного прироста деревьев в них. Прирост деревьев после лет с холодным и избыточно влажным вегетационным периодом снижается в целом не менее значительно, чем после засух. Далеко не все деревья при этом снижали прирост после неблагоприятных по погодным условиям лет. У некоторых из них он даже увеличился, составив 127–137 % по отношению к предыдущему году. Доля таких деревьев в ценопопуляциях была, однако, небольшой, не превышающей 5–7 %.

4. Для оценки степени гетерогенности ценопопуляций по ритмике роста деревьев целесообразно использовать корреляционный анализ рядов прироста: чем меньше среднее значение коэффициента корреляции для каждой из присутствующих в ней пар деревьев (r_w), тем сложнее она устроена и тем сильнее проявляется в ней эффект взаимодействия «генотип–среда». При значении $r_w < 0,2$ ценопопуляцию следует считать очень неоднородной в этом отношении, если же оно заключается в пределах от 0,21 до 0,40 – слабо однородной, при 0,41–0,6 – среднегетерогенной, при 0,61–0,8 – высокогетерогенной, при $> 0,81$ – практически однородной, в которой присутствуют особи, одинаково реагирующие на внешние факторы. Дополнительную информацию о степени гетерогенности ценопопуляций несут показатели асимметрии и эксцесса совокупности значений коэффициентов корреляции между рядами прироста деревьев.

5. Вклад лесорастительных условий в общую изменчивость годичного прироста древостоев может изменяться в зависимости от выбранного интервала времени от 10,7 до 44,9 %, флуктуаций климата – от

41,3 до 73,6 %, а неучтённых факторов, составляющих так называемые «шумы», – от 8 до 15,7 %. Вклад же скорости роста деревьев в общую изменчивость их годичного прироста по высоте изменяется в ценопопуляциях, в зависимости от объёма выборки и вошедших в неё особей, а также временного интервала, от 0,8 до 24,6 %, влияния их возраста и флуктуаций климата – от 18,5 до 82,2 %, а особенностей реакции генотипов на изменения условий среды и других неучтённых факторов – от 13,5 до 68,7 %.

6. Большинство фенотипических признаков деревьев довольно слабо коррелирует между собой, что указывает на их информативное различие. Тесная положительная связь имеется только между величинами их прироста за последние пять лет и среднего годичного прироста, у которого проявляется связь средней тесноты с приростом за первые пять лет, а также с приростами после аномальных по погодным условиям лет.

7. Ранговое положение деревьев по их высоте в ценозе не остаётся постоянным в течение всей их жизни, что затрудняет ранний отбор перспективных особей при рубках ухода и в селекционных целях. Так, за первые 20 лет из группы исходно худших деревьев переходит в средние 54 % их числа, а из группы средних в худшие – 11 %. Из числа же лучших деревьев в средние переходит 38 % особей, а в худшие – 8 %. Изменение прироста у лучших и худших деревьев происходит диаметрально противоположным образом, что свидетельствует об их взаимной обусловленности, связанной с процессом отпада отставших в росте особей, происходящей после депрессии их роста вслед за погодными аномалиями.

8. Причиной ритмики роста деревьев являются в большей степени не колебания метеопараметров, которые оказывают на этот процесс только некоторое модифицирующее воздействие, а физиологические и ценотические факторы.

9. Отбор в ценопопуляциях хозяйственно ценных фенотипов деревьев по величине их годичного прироста в высоту после аномальных по погодным условиям лет, а также по стабильности (устойчивости) их роста затруднён и в принципе бесперспективен. В постоянно меняющихся условиях среды ни один генотип не может превосходить другие по приспособленности ко всем возможным ситуациям, и генетическая неоднородность популяций является необходимым условием их устойчивого существования и развития.

10. Уверенно доказать генетическую предопределённость особенностей реакций деревьев на колебания климата на основе анализа динамики их годичного прироста невозможно. Для этого необходимо создать испытательные культуры из потомства особей, различающихся по определённым фенотипическим признакам, и ждать окончательный результат только через несколько десятилетий, что ставит под сомнение саму целесообразность проведения работ в области селекции хвойных древесных растений.

Список литературы

1. Рубцов В. И., Ильин А. М. К вопросу о влиянии осадков и температуры воздуха на прирост сосны // Науч. записки Воронежского ЛТИ. Воронеж, 1956. Т. XV. С. 57–62.
2. Мартынов А. Н. Влияние метеорологических факторов на годичный прирост ели и сосны в Ленинградской области // Экология. 1978. № 6. С. 74–76.
3. Листов А. А. Динамика годичного линейного прироста побегов и хвои у подроста сосны в лишайниковых борах Печерского Заполярья // Лесоведение. 1979. № 2. С. 23–33.
4. Бабич Н. А., Прохоров В. П. Влияние осадков и температуры воздуха на прирост культур сосны в высоту // Известия вузов: Лесной журнал. 1994. № 1. С. 18–23.
5. Яблоков А. В., Юсуфов А. Г. Эволюционное учение. М.: Высшая школа, 1989. 335 с.
6. Драгавцев В. А. Уроки эволюции генетики растений // Биосфера. 2012. Т. 4, № 3. С. 251–262.
7. Драгавцев В. А. Экспрессная оценка адаптивности приростов отдельных монопоидальных хвойных деревьев в естественных популяциях // Принципы и способы сохранения биологического разнообразия. Йошкар-Ола: МарГУ, 2019. С. 5–8.
8. Санников С. Н., Петрова И. В. Дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург: Уральское отделение РАН, 2003. 248 с.
9. Романовский М. Г., Щекалев Р. В. Система вида у древесных растений. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 212 с.
10. Lande R. Genetics and demography in biological conservation // Science. 1988. Vol. 16, No 241. P. 1455–1460.
11. Population viability analysis: data requirements and essential analyses / White G. C., Boitani L., Fuller T. K. et al. // Research Techniques in Animal Ecology. New York: Columbia University Press, 2000. P. 288–331.
12. Смиряев А. В., Кильчевский А. В. Генетика популяций и количественные признаки. М.: Колос-с, 2007. 270 с.
13. Orr H. A. Fitness and its role in evolutionary genetics // Nat. Rev. Genet. 2009. Vol. 10, N 8. P. 531–539.
14. Смиряев А. В. Влияние корреляции приспособленности генотипов на жизнеспособность популяции // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. 2016. Вып. 2. С. 22–32.
15. Acar M., Mettetal J., van Oudenaarden A. Stochastic switching as a survival strategy in fluctuating environments // Nat. Genetics. 2008. Vol. 40. Pp. 471–475.
16. Биометрия / Н.В. Глотов, Л.А. Животовский, Н.В. Хованов, и др. Л.: Изд-во Ленинградского университета, 1982. 264 с.
17. Зайцев Г. Н. Математический анализ биологических данных. М.: Высшая школа, 1991. 182 с.
18. Гринин А. С., Орехов Н. А., Новиков В. Н. Математическое моделирование в экологии. М.: ЮНИТИ-ДАНА, 2003. 269 с.
19. Драгавцев В. А., Лаврова Л. А., Плеханова Л. Г. Эколого-генетический анализ линейного прироста сосны обыкновенной в районе Тунгусской катастрофы 1908 г. // Генетика. 1976. Т. 12, № 1. С. 127–138.
20. Драгавцев В. А., Нечипоренко В. Н. О распределении генетических отклонений статистических элементарных признаков в растительных популяциях // Генетика. 1972. Т. 8, № 6. С. 124–147.
21. Драгавцев В. А., Утелишева Н. В. К проблеме онтогенетической изменчивости генетико-статистических параметров в растительных популяциях // Генетика. 1975. Т. 11, № 11. С. 128–140.
22. Драгавцев В. А. Алгоритмы эколого-генетической инвентаризации генофонда и методы конструирования сортов сельскохозяйственных

растений по урожайности, устойчивости и качеству. СПб: РИО ВИР, 1994. 50 с.

23. Драгавцев В. А. Новый метод эколого-генетического анализа полигенных количественных признаков растений. СПб: РИО ВИР, 2005. 51 с.

24. Яковлева Л. В. Эколого-генетический анализ линейного прироста хвойных при отборе на быстроту роста // Лесоведение. 1981. № 3. С. 85–90.

25. Chang Shu Mei. The contribution of spontaneous mutation to variation in environmental response in *Arabidopsis thaliana*: responses to nutrients // *Evolution*. 2003. Vol. 57. P. 984–994.

26. Extensive cross-environment fitness variation lies along few axes of genetic variation in the model alga, *Chlamydomonas reinhardtii* / Malcom J.W., Hernandez K.M., Likos R. et al. // *New Phytol.* 2015. Vol. 205. No 2. Pp. 841–851.

27. Демаков Ю. П., Иванов А. В., Сафин М. Г. Факторы динамики годичного прироста в высоту сосновых древостоев Республики Марий Эл // Лесные экосистемы в условиях изменения климата: биологическая продуктивность и дистанционный мониторинг. Йошкар-Ола: МарГТУ, 2011. С. 66–76. [Электронный ресурс]. URL: <http://csfm.marstu.net/publications.html>

28. Раевский Б. В., Щурова М. Л. Методика селекционно-генетической оценки клонов сосны обыкновенной на лесосеменных плантациях // Сибирский лесной журнал. 2016. № 5. С. 91–98.

29. Рогозин М. В. Программа селекции хвойных в лесосеменном районе // Сибирский лесной журнал. 2016. № 5. С. 99–106.

30. Котов М. М. Засухоустойчивость и быстрота роста сосны в Среднем Поволжье // Лесное хозяйство. 1981. № 2. С. 46–49.

31. Демаков Ю. П. Диагностика устойчивости лесных экосистем (методические и методологические аспекты). Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 2000. 416 с.

32. Демаков Ю. П. Влияние экстремальных погодных условий и колебаний уровня грунтовых вод на состояние сфагновых сосняков Республики Марий Эл // Рубки и восстановление леса в Среднем Поволжье. М: ВНИИЛМ, 1992. С. 15–30.

33. Битвинская Т. Т. Дендроклиматические исследования. Л.: Гидрометеиздат, 1974. 172 с.

34. Горшенин Н. М. Закономерности внутривидовых взаимосвязей в чистых молодняках сосны, ели и пихты // Ботанический журнал. 1956. № 2. С. 221–229.

35. Русяцкас Ю. Ю. Динамика радиального прироста сосны в связи с дифференциацией деревьев // Закономерности роста и производительности древостоев. Каунас: Литовский НИИ лесного хозяйства, 1985. С. 91–92.

36. Цельникер Ю. Л. К вопросу о физиологических причинах ритмичности роста у деревьев // Ботанический журнал. 1950. Т. 35, № 5. С. 445–460.

37. Harper J. L. The effects of neighbors // *Population Biology of Plants*. London: Academic Press, 1977. P. 151–347.

38. Keddy P. A., Grace J. B., Tilman D. Competitive hierarchies and centrifugal organization in plant communities // *Perspectives on Plant Competition*. Academic Press, San Diego, CA, 1990. P. 266–290.

39. Wedin D., Tilman D. Competition among grasses along a nitrogen gradient: initial conditions and mechanisms of competition // *Ecol. Monogr.* 1993. Vol. 63. P. 199–229.

40. Вомперский С. Э., Иванов А. И. Связь площади поперечного сечения заболони с массой хвои сосны обыкновенной // Лесоведение. 1984. № 3. С. 60–65.

41. Сбалансированность системы водного транспорта у сосны обыкновенной. III. Площадь проводящей ксилемы и масса хвои / Л.К. Кайбиянен, П. Хари, Т.А. Сазонова и др. // Лесоведение. 1986. № 1. С. 31–37.

42. Иванов А. И., Дубинин А. И. Площадь сечения заболони и площадь зоны транзита влаги в ней у сосны обыкновенной // Лесоведение. 1992. № 5. С. 28–37.

43. Baldwin J. P. Competition for plant nutrients in soil: a theoretical approach // *J. Agric. Sci.* 1976. Vol. 87. P. 341–356.

44. Wilson B. J. Shoot competition and root competition // *Journal Appl. Ecol.* 1988. Vol. 25. P. 279–296.

45. Grubb P. J. Root competition in soils of different fertility: a paradox resolved? // *Phytocoenologia*. 1994. Vol. 24. P. 495–505.

46. Kadmon R. Plant competition along soil moisture gradients: a field experiment with the desert annual *Stipa capensis* // *Journal Ecology*. 1995. Vol. 83. P. 253–262.

47. Тихонова И. В. Карликовые сосны Ширинской лесостепи // Лесоведение. 2013. № 2. С. 22–30.

48. Сосна степных и лесостепных боров Сибири / Л.И. Милютин, Т.Н. Новикова, В.В. Тараханов и др. Новосибирск: Гео, 2013. 128 с.

Статья поступила в редакцию 26.07.19.

Принята к публикации 30.08.19.

Информация об авторах

ДЕМАКОВ Юрий Петрович – доктор биологических наук, профессор кафедры лесных культур, селекции и биотехнологии, Поволжский государственный технологический университет. Область научных интересов – биогеоценология, искусственное и плантационное лесовыращивание, математическое моделирование динамики лесных экосистем. Автор 340 публикаций, в том числе 12 монографий и учебных пособий.

НУРЕЕВА Татьяна Владимировна – кандидат сельскохозяйственных наук, доцент кафедры лесных культур, селекции и биотехнологии, Поволжский государственный технологический университет. Область научных интересов – искусственное и плантационное лесовыращивание, рекультивация нарушенных земель. Автор 150 публикаций, в том числе 12 монографий и учебных пособий.

UDC 630*165.3

DOI: 10.25686/2306-2827.2019.3.25

**GROUP AND INDIVIDUAL VARIABILITY
OF ANNUAL GROWTH OF TREES IN HEIGHT
IN PINE PLANTATIONS OF MARI TRANS-VOLGA REGION***Yu. P. Demakov, T. V. Nureeva*

Volga State University of Technology,
3, Lenin Sq., Yoshkar-Ola, 424000, Russian Federation
E-mail: DemakovYP@volgatech.net

Keywords: forest plantations; Scots pine; environment conditions; weather; economically valuable traits; selection.

ABSTRACT

Introduction. The relevance of the research is due to the need to improve the methods of early selection in the plantations of promising trees in terms of breeding, providing an increase in productivity of stands and their resistance to adverse weather conditions. The **goal** of the research is to improve the methods for assessing the phenotypic structure of tree cenopopulations and the possibilities of early selection of promising species in them. **Material and method.** The research was carried out in Mari El forestries on 23 trial areas in pine plantations of different ages (from 14 to 43 years), density and forest sites. Annual growth in height of 353 felled trees was measured. The trees did not have any trunk defects and were selected in the core diameter class. The material is processed with the standard methods of mathematical statistics using Excel and Statistica application packages. **Results and discussion.** The value of annual growth in height in pine trees varies within a very large limit. This is the evidence of a large adaptive capacity of trees and their high sensitivity to fluctuations in the environmental conditions. The growth course of each tree is purely individual, but the growth course of cenopopulations is very synchronous within the same forest sites. Growth of trees significantly declines after droughts and years with a cold vegetative season. **Conclusion.** The rank position of trees in a cenosis in terms of their height is not a constant one. This makes it difficult to make an early selection of promising trees. For the first 20 years of observations, 54 % of initially worst trees were moved to the group of average trees, 11 % of average trees were moved to the group of the worst trees. Of the best trees, 38% of trees were moved to the middle ones, and 8% - to the worst ones. Selection in cenopopulations of economically valuable phenotypes of trees on the size of their annual growth in height and on the stability of their growth after abnormal on weather conditions years, is difficult and, basically, hopeless. In a constantly changing environment, no phenotype can surpass others in adaptability to all possible situations. Genetic heterogeneity of populations is a necessary condition for their sustainable existence and development.

REFERENCES

1. Rubtsov V. I., Ilin A. M. K voprosu o vliyani osadkov i temperatury vozdukha na prirost sosny [On the Influence of Precipitation and Air Temperature on Pine Growth]. *Nauch.zapiski Voronezhskogo LTI* [Academic Notes of Voronezh Forestry Engineering Institute]. Voronezh, 1956. Vol. XV. Pp. 57–62. (In Russ.).
2. Martynov A. N. Vliyanie meteorologicheskikh faktorov na godichnyy prirost po vysote eli i sosny v Leningradskoy oblasti [The Influence of Meteorological Factors on the Annual Growth in Height of Spruce and Pine in the Leningrad Region]. *Ekologiya* [Ecology]. 1978. № 6. P. 74–76. (In Russ.).
3. Listov A. A. Dinamika godichnogo lineynogo prirosta pobegov i khvoi u podrosta sosny v lishaynikovykh borakh Pecherskogo Zapolyarya [Dynamics of Annual Linear Increment of Pine Shoots and Needles in the Lichen Coniferous Forests of the Pechery Polar Region]. *Lesovedenie* [Silviculture]. 1979. No 2. Pp. 23–33. (In Russ.).
4. Babich N. A., Prokhorov V. P. Vliyanie osadkov i temperatury vozdukha na prirost kultur sosny v vysotu [The Influence of Precipitation and Air Temperature on the Growth of Pine Plantations in Height]. *Izvestiya vuzov: Lesnoy zhurnal* [News of Higher Educational Institutions: Forestry Magazine]. 1994. No 1. Pp. 18–23. (In Russ.).
5. Yablokov A. V., Usufov A. G. *Evolutsionnoe uchenie* [Evolutionism]. Moscow: Vysshaya shkola, 1989. 335 p. (In Russ.).
6. Dragavtsev V. A. Uroki evolutsii genetiki rasteniy [Lessons of Evolution of Plant Genetics]. *Biosfera* [Biosphere]. 2012. Vol. 4, No 3. Pp. 251–262. (In Russ.).
7. Dragavtsev V. A. Ekspressnaya otsenka adaptivnosti prirostov otdelnykh monopodialnykh khvoynykh derevev v estestvennykh populyatsiyakh [Express Estimation of Adaptability of Growth of Particular Monopodial Coniferous Trees in Natural Populations]. *Printsipy i sposoby sokhraneniya biologicheskogo raznoobraziya* [The Principles and Methods to Conserve the Biological Diversity]. Yoshkar-Ola: MarGU, 2019. Pp. 5–8. (In Russ.).
8. Sannikov S. N., Petrova I. V. *Differentsiatsiya populyatsiy sosny obyknovnoy* [Differentiation of Scots Pine Populations]. Ekaterinburg: Uralskoe otdelenie RAN, 2003. 248 p. (In Russ.).
9. Romanovskiy M. G., Shchekalev R. V. *Sistema vida u drevesnykh rasteniy* [Species System of Woody Plants]. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2014. 212 p. (In Russ.).
10. Lande R. Genetics and demography in biological conservation. *Science*. 1988. Vol. 16, No 241. Pp. 1455–1460.
11. White G. C., Boitani L., Fuller T. K. et al. Population viability analysis: data requirements and essential analyses. *Research Techniques in Animal Ecology*. New York: Columbia University Press, 2000. Pp. 288–331.
12. Smiryayev A. V., Kilchevskiy A. V. *Genetika populyatsiy i kolichestvennyye priznaki* [Genetics Populations and Quantitative Traits]. Moscow: Kolos-s, 2007. 270 p. (In Russ.).
13. Orr H. A. Fitness and its role in evolutionary genetics. *Nat. Rev. Genet.* 2009. Vol. 10, No 8. Pp. 531–539.
14. Smiryayev A. V. Vliyanie korrelyatsii prisposoblennosti genotipov na zhiznesposobnost populyatsii [The Influence of Correlation of Adaptation of Genotypes on Population Viability]. *Izvestiya Timiryazevskoy selskokhozyaystvennoy akademii* [News of Timiryazev Agricultural Academy]. 2016. Iss. 2. Pp. 22–32. (In Russ.).
15. Acar M., Mettetal J., van Oudenaarden A. Stochastic switching as a survival strategy in fluctuating environments. *Nat. Genetics*. 2008. Vol. 40. Pp. 471–475.
16. Glotov N.V., Zhivotovskiy L.A., Khovanov N.V. et al. *Biometriya* [Biometry]. Leningrad: Izd-vo Leningradskogo universiteta, 1982. 264 p. (In Russ.).
17. Zaytsev G. N. *Matematicheskii analiz biologicheskikh dannykh* [Mathematical Analysis of Biodata]. Moscow: Vysshaya shkola, 1991. 182 p. (In Russ.).
18. Grinin A. S., Orekhov N. A., Novikov V. N. *Matematicheskoe modelirovanie v ekologii* [Mathematical Simulation in Ecology]. Moscow: YUNITI-DANA, 2003. 269 p. (In Russ.).
19. Dragavtsev V. A., Lavrova L. A., Plekhanova L. G. Ekologo-geneticheskii analiz lineynogo prirosta sosny obyknovnoy v rayone Tungusskoy katastrofy 1908 g. [Ecological and Genetic Analysis of Linear Growth of Scots Pine in the Area of Tungusskaya Disaster, 1908]. *Genetika* [Genetics]. 1976. Vol. 12, No 1. Pp. 127–138. (In Russ.).
20. Dragavtsev V. A., Nechiporenko V. N. O raspredelenii geneticheskikh otkloneniy statisticheskikh elementarnykh priznakov v rastitelnykh populyatsiyakh [On the Distribution of Genetic Deviations of Statistical Elementary Traits in Plant Populations]. *Genetika* [Genetics]. 1972. Vol. 8, No 6. Pp. 124–147. (In Russ.).
21. Dragavtsev V. A., Utelisheva N. V. K probleme ontogeneticheskoy izmenchivosti genetiko-statisticheskikh parametrov v rastitelnykh populyatsiyakh [On the Problem of Ontogenetic Variability of Genetic and Statistical Parameters in Plant Populations]. *Genetika* [Genetics]. 1975. Vol. 11, No 11. Pp. 128–140. (In Russ.).
22. Dragavtsev V. A. *Algoritmy ekologo-geneticheskoy inventarizatsii genofonda i metody konstruirovaniya sortov selskokhozyaystvennykh rasteniy*

- po urozhaynosti, ustoychivosti i kachestvu [Algorithms of Ecological and Genetic Inventory of the Gene Pool and Methods for Developing the Varieties of Agricultural Plants on Yield, Stability and Quality]. Saint-Petersburg: RIO VIR, 1994. 50 p. (In Russ.).
23. Dragavtsev V. A. *Novyy metod ekologo-geneticheskogo analiza poligennykh kolichestvennykh priznakov rasteniy* [A New Method of Ecological-Genetic Analysis of Polygenic Quantitative Traits of Plants]. Saint-Petersburg: RIO VIR, 2005. 51 p. (In Russ.).
24. Yakovleva L. V. *Ekologo-geneticheskiy analiz lineynogo prirosta khvoynykh pri otbore na bystritu rosta* [Ecological and Genetic Analysis of the Linear Growth of Conifers in the Selection for Growth Rate]. *Lesovedenie* [Silviculture]. 1981. No 3. Pp. 85–90. (In Russ.).
25. Chang Shu Mei. The contribution of spontaneous mutation to variation in environmental response in *Arabidopsis thaliana*: responses to nutrients. *Evolution*. 2003. Vol. 57. Pp. 984–994.
26. Malcom J.W., Hernandez K.M., Likos R. et al. Extensive cross-environment fitness variation lies along few axes of genetic variation in the model alga, *Chlamydomonas reinhardtii*. *New Phytol.* 2015. Vol. 205. No 2. Pp. 841–851.
27. Demakov Yu. P., Ivanov A. V., Safin M. G. *Faktory dinamiki godichnogo prirosta v vysotu sosnovykh drevostoev Respubliki Mariy El* [Factors of Dynamics of Annual Growth in Height of Pine Stands in the Republic of Mari El]. *Lesnye ekosistemy v usloviyakh izmeneniya klimata: biologicheskaya produktivnost i distantsionnyy monitoring* [Forest Ecosystems under Climate Change: Biological Productivity and Remote Monitoring]. Yoshkar-Ola: MarGTU, 2011. Pp. 66–76. URL: <http://csfm.marstu.net/publications.html> (In Russ.).
28. Raevskiy B. V., Shchurova M. L. *Metodika selektsionno-geneticheskoy otsenki klonov sosny obyknovnoy na lesosemennykh plantatsiyakh* [Methodology for Selection and Genetic Evaluation of Scots Pine Clones on Forest-Seed Plantations]. *Sibirskiy lesnoy zhurnal* [Siberian Forest Magazine]. 2016. No 5. Pp. 91–98. (In Russ.).
29. Rogozin M. V. *Programma selektsii khvoynykh v lesosemennom rayone* [The Program of Selection of Conifers in the Forest-Seed Area]. *Sibirskiy lesnoy zhurnal* [Siberian Forest Magazine]. 2016. No 5. Pp. 99–106. (In Russ.).
30. Kotov M. M. *Zasukhoustoychivost i bystrota rosta sosny v Srednem Povolzhe* [Drought Resistance and Rapid Growth of Pine in the Middle Volga Region]. *Lesnoe khozyaystvo* [Forestry]. 1981. No 2. Pp. 46–49. (In Russ.).
31. Demakov Yu. P. *Diagnostika ustoychivosti lesnykh ekosistem (metodicheskie i metodologicheskie aspekty)* [Diagnostics of Forest Ecosystems Sustainability (Methodical and Methodological Aspects)]. Yoshkar-Ola: Periodika Mariy El, 2000. 416 p. (In Russ.).
32. Demakov Yu. P. *Vliyanie ekstremalnykh pogodnykh usloviy i kolebaniy urovnya gruntovykh vod na sostoyanie sfagnovykh sosnyakov Respubliki Mariy El* [The Influence of Extreme Weather Conditions and Groundwater Level Fluctuations on the State of Sphagnum Pine Forests in the Republic of Mari El]. *Rubki i vosstanovlenie lesa v Srednem Povolzhe* [Forest Felling and Forest Regeneration in the Middle Volga Region]. Moscow: VNIILM, 1992. Pp. 15–30. (In Russ.).
33. Bitvinskak T. T. *Dendroklimaticheskie issledovaniya* [Dendroclimatic Research]. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1974. 172 p. (In Russ.).
34. Gorshenin N. M. *Zakonomernosti vnutrividovykh vzaimosvyazey v chistykh molodnyakakh sosny, eli i pikhty* [Regularities of Intraspecific Relations in Pure Young Forests (Pine, Spruce and Fir Forests)]. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical Magazine]. 1956. No 2. Pp. 221–229. (In Russ.).
35. Rusyatskas Yu. Yu. *Dinamika radialnogo prirosta sosny v svyazi s differentsiatsiey derevev* [Dynamics of Radial Increment of Pine in Connection with Differentiation of Trees]. *Zakonomernosti rosta i proizvoditelnosti drevostoev* [Regularities of Growth and Productivity of Stands]. Kaunas: Litovskiy NII lesnogo khozyaystva, 1985. Pp. 91–92. (In Russ.).
36. Tselniker Yu. L. *K voprosu o fiziologicheskikh prichinakh ritmichnosti rosta u derevev* [On the Problem of Physiological Causes of Rhythmic Growth of Trees]. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical Magazine]. 1950. Vol. 35, No 5. Pp. 445–460. (In Russ.).
37. Harper J. L. *The effects of neighbors*. *Population Biology of Plants*. London: Academic Press, 1977. P. 151–347.
38. Keddy P. A., Grace J. B., Tilman D. *Competitive hierarchies and centrifugal organization in plant communities*. *Perspectives on Plant Competition*. Academic Press, San Diego, CA, 1990. Pp. 266–290.
39. Wedin D., Tilman D. *Competition among grasses along a nitrogen gradient: initial conditions and mechanisms of competition*. *Ecol. Monogr.* 1993. Vol. 63. Pp. 199–229.
40. Vomperskiy S. E., Ivanov A. I. *Svyaz ploshchadi poperechnogo secheniya zaboloni s massoy khvoi sosny obyknovnoy* [Connection of the Cross-Sectional Area of Albur with the Mass of Scots Pine Needles]. *Lesovedenie* [Silviculture]. 1984. No 3. Pp. 60–65. (In Russ.).
41. Kaibiyainen L.K., Khari P., Sazonova T.A. et al. *Sbalansirovannost sistemy vodnogo transporta u sosny obyknovnoy*. III. *Ploshchad provodyashchey ksilemy i massa khvoi* [Balance of the Water Transport System for Scots Pine. III. The Area of Conductive Xylem and Mass of Needles]. *Lesovedenie* [Silviculture]. 1986. No 1. Pp. 31–37. (In Russ.).
42. Ivanov A. I., Dubinin A. I. *Ploshchad secheniya zaboloni i ploshchad zony tranzita vlagi v ney u*

sosny obyknovennoy [Cross-Sectional Area of Albur and the Area of the Moisture Transit Zone in it for Scots Pine]. *Lesovedenie* [Silviculture]. 1992. No 5. Pp. 28–37. (In Russ.).

43. Baldwin J. P. Competition for plant nutrients in soil: a theoretical approach. *J. Agric. Sci.* 1976. Vol. 87. P. 341–356.

44. Wilson B. J. Shoot competition and root competition. *Journal Appl. Ecol.* 1988. Vol. 25. Pp. 279–296.

45. Grubb P. J. Root competition in soils of different fertility: a paradox resolved? *Phytocoenologia*. 1994. Vol. 24. Pp. 495–505.

46. Kadmon R. Plant competition along soil moisture gradients: a field experiment with the desert annual *Stipa capensis*. *Journal Ecology*. 1995. Vol. 83. Pp. 253–262.

47. Tikhonova I. V. Karlikovye sosny Shirinskoy lesostepi [Dwarf Pine Trees in Shirinskaya Forest-Steppe]. *Lesovedenie* [Silviculture]. 2013. No 2. Pp. 22–30. (In Russ.).

48. Mitutin L.L., Novikova T.N., Tarakanov V.V. et al. *Sosna stepnykh i lesostepnykh borov Sibiri* [Pine in the Steppe and Forest-Steppe Coniferous Forests of Siberia]. Novosibirsk: Geo, 2013. 128 p. (In Russ.).

The article was received 26.07.19.

Accepted for publication 30.08.19.

For citation: Demakov Yu. P., Nureeva T. V. Group and Individual Variability of Annual Growth of Trees in Height in Pine Plantations of Mari Trans-Volga Region. *Vestnik of Volga State University of Technology. Ser.: Forest. Ecology. Nature Management*. 2019. No 3 (43). Pp. 25–45. DOI: 10.25686/2306-2827.2019.3.25

Information about the authors

Yurii P. Demakov – Doctor of Biological Sciences, Professor of the Department of Forest Species Selection and Bio-technologies, Volga State University of Technology. Research interests – biogeocenology, mathematical modelling of forest ecosystem dynamics. Author of 340 publications including 12 monographs and textbooks.

Tatiana V. Nureeva – Candidate of Agricultural Sciences, Associate Professor of Forest Crops, Breeding and Biotechnology Department, Volga State University of Technology. Research interests – cultivation of forest plantations, reclamation of disturbed lands. Author of 150 publications including 12 monographs and textbooks.