

ОРИГИНАЛЬНЫЕ
СТАТЬИ

УДК 630x165.51:630*17:582.475.4

**КАРЛИКОВЫЕ СОСНЫ В ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ
ШИРИНСКОГО БОРА ХАКАСИИ***

© 2013 г. И. В. Тихонова

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН

660036 Красноярск, Академгородок

E-mail: selection@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 22.04.2008 г.

Работа посвящена исследованию низкорослых сосен (*Pinus sylvestris* L.), растущих на скалах в одном из остепненных боров Хакасии. Наряду с высокой морфологической изменчивостью они характеризуются большей сопряженностью всех учетных таксационных признаков ствола и кроны. Оценен их вклад в популяционную норму реакции по элементам фитомассы ствола и кроны, а также объемным характеристикам древесного яруса лесного фитоценоза. Несмотря на мало значимую роль этой группы в приросте биологической продукции древостоя, низкорослые сосны могут обладать селективным преимуществом в пессимальных условиях роста.

Морфологическая изменчивость, годовые приросты, адаптивная норма реакции, фитомасса.

Карликовые растения довольно часто встречаются в природе, как правило, в условиях, сильно отклоняющихся от экологического оптимума древесных видов [26, 36–38]. Один из чрезвычайно полиморфных видов, способных производить карликовые растения, – сосна обыкновенная, на что обращали внимание многие известные лесоводы [8, 10, 13, 22, 31, 35]. Карликовые сосны описаны ими на песках, болотах и каменистых склонах.

Как свидетельствуют результаты некоторых исследований, низкорослость обусловлена не только внешними, но и внутренними наследственными факторами [9, 15, 17, 18, 35]. Представляется, что сохранение на протяжении тысячелетий наследственной основы, обеспечивающей появление карликовых форм у многих видов растений, не случайно и имеет важное приспособительное значение для их выживания в неблагоприятные климатические периоды. Многие исследователи отмечают селективное преимущество низкорослых форм в неблагоприятных условиях роста, их высокую устойчивость к вредителям и болезням, низкую требовательность к освещению и почвенному питанию, тепло- и влагообеспечению [3, 17, 20, 32]. В этой связи изучение карликовости

для нас являлось составной частью исследования проблемы наследственности и изменчивости видов в динамике их нормы реакции [33].

В настоящей работе решались следующие задачи: определить адаптивную норму реакции популяции с учетом карликовых деревьев по фактическим и расчетным данным изменчивости вегетативных органов и элементов надземной фитомассы, рассмотреть ростовые корреляции низкорослых деревьев в сравнении с типичными.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Карликовые сосны были отобраны на скалах в Ширинском бору (республика Хакасия). Состав древостоя 7С2Лц1Б, участки чистого соснового и смешанного леса пространственно разделены: смешанный лес занимает равнинную территорию, чистый сосняк – скалы и окружающие их склоны. Пробные площади заложены в чистом сосняке: на скалах – каменисто-лишайниковом, на пологих склонах – разнотравно-злаковом. Почва мало-мощная, слабообразованная, дерново-подбур иллювиально-железистый. По среднемуголетним данным ближайшей метеостанции [1], сумма осадков за год составляет 280–320 мм, сумма температур выше 10°C – 1600 град., продолжительность вегетационного периода – 150 дней. Учитывая климатическую географию вида и островной характер

* Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (11-04-98008-р_сибирь_а и 11-04-92226-Монг-а).

популяции, данные условия можно считать пограничными для сосны. Для выделения карликовой формы использовали описания А.И. Ирошникова [8] и В.В. Шульги [35]. Карликовыми считали деревья, высота которых не превышает величины $1/2$ от популяционного среднего значения одного класса возраста.

Возраст типичных деревьев – от 27 до 192 лет. Густота типичных насаждений – 600–900 деревьев на 1 га, V-Va классы бонитета. Парцелла карликовых сосен встречается на скалах, густота 150 шт га⁻¹, возраст их от 28 до 196 лет. Высота карликовых сосен в возрасте 100 лет и более варьирует от 1 до 5 м, диаметр ствола – от 3.4 до 27.0 см, форма кроны – от овальной до зонтико-видной. Рядом с ними на скалах встречаются типичные деревья высотой 7–9 м с длинной хвоей и побегами.

Всего было учтено 12 морфологических признаков вегетативных органов у 34 карликовых и 180 типичных деревьев: размеры ствола и кроны, годовых побегов и хвои. Исследования проводили в 2003–2004 гг. Надо отметить, что продолжительность жизни хвои у большинства деревьев составляет 3–4 года (пределы в обеих группах – от 2 до 7 лет). Образцы хвои (по 50 пар хвоинок) отбирали с однолетних побегов в средней и нижней части по всему периметру кроны. Высушенную хвою (по 50 пар хвоинок) взвешивали. Длину боковых однолетних побегов измеряли в 15-кратной повторности на тех же побегах. Возраст деревьев определяли с помощью возрастного бурава. На высоте 0.9 м у типичных и у основания ствола карликовых деревьев брали керны, подсчитывали годовые кольца и измеряли их ширину под микроскопом МБС-10 с точностью 0.01 мм.

По относительным диаметрам ствола и кроны ($D_{кр}/L_{кр}$ и $d_{ств}/h_{ств}$) изучали особенности формового разнообразия карликовых и типичных деревьев. С этой же целью использовали корреляционный и регрессионный анализы.

Кроме того, рассчитывали фитомассу деревьев по фракциям. Объем ствола определяли как $V_{ств} = fgh$, где f – старое видовое число, определенное по таблицам [16], g – площадь сечения ствола на высоте груди (у карликовых форм – на высоте $0.1h$), h – высота дерева. Для более точного определения видового числа у 17 типичных и у всех карликовых сосен предварительно измеряли диаметры ствола на высоте $0.1h$ и $0.33h$ [14, 34]. Массу ствола получали умножением его объема на объемный вес древесины. Последний показатель приняли за 0.5, так как, по данным многих иссле-

дователей, он колеблется в небольших пределах и в среднем составляет 0.48–0.52 [16, 28]. Объем кроны определяли как объем квадратического параболоида ($I = \pi D^2 L/8$), а площадь поверхности кроны – как $M = 1/4\pi D(4L^2 + D^2)^{0.5}$ [14]. Массу кроны и хвои, а также их индексы поверхности рассчитывали по формулам, предложенным В.М. Горбатенко [6, с. 21–22] для остепненных боров Тувы:

$$P_{кр} = 0.8841gd_{ств} + 1.4441gL_{кр} + 0.7731gD_{кр} + 1.534,$$

$$P_{хв} = 0.7041gd_{ств} + 1.3211gL_{кр} + 0.9151gD_{кр} + 1.527,$$

где $d_{ств}$ – диаметр ствола, см; $L_{кр}$, $D_{кр}$ – протяженность и диаметр кроны, м; $P_{кр}$, $P_{хв}$ – масса кроны и хвои, кг. Площадь поверхности кроны и хвои ($S_{кр}$, $S_{хв}$, га га⁻¹) для пробных площадей рассчитывали на основе данных о суммарной массе кроны и хвои на единицу площади:

$$S_{кр}/10^4 = 0.031P_{кр} + 1.26,$$

$$S_{хв}/10^4 = 0.094P_{хв} + 0.633.$$

Ошибка в определении массы кроны, согласно [6], составляет $\pm 10\%$, массы хвои $\pm 15\%$ [6].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Все карликовые формы значительно уступают в росте одновозрастным высокорослым деревьям, их высота относительно нормы варьирует в пределах 0.09–0.5 (табл. 1). При этом пределы абсолютных значений высоты деревьев в двух выборках перекрываются, так как при отнесении деревьев в одну из выборок учитывали их возраст и относительную для одновозрастной нормы высоту. Надо отметить, что карликовые сосны существенно отличаются от типичных не только темпами роста в высоту, но и по диаметру. В качестве примера на рис. 1 приведены хронологии радиальных приростов нескольких деревьев сравниваемых групп. Так, у карликовых деревьев существенно ниже ($P < 0.001$) значения радиальных приростов ствола деревьев: за 20 лет роста (1985–2004 гг.) у карликовых сосен старше 50 лет среднее значение прироста составляло 0.342 мм (с колебаниями от 0.173 до 0.508), а у типичных деревьев – 0.821 мм с индивидуальными отклонениями от 0.360 до 1.615 мм. Интересно, что у большей части карликовых форм радиальные приросты в первые годы жизни значительно превышают приросты типичных деревьев за аналогичный период их роста и развития, при этом у них очень рано заканчивается период активного роста – после

Таблица 1. Морфологические характеристики деревьев

Признак	Нормально развитые деревья		Карликовые деревья	
	$X_{cp} \pm m$	Lim	$X_{cp} \pm m$	Lim
Высота, м (h)	8.4±0.22	4.6–15.5	2.1±0.31	0.4–5.0
Протяженность кроны, м (L)	5.5±0.15	1.7–10.4	1.7±0.23	0.6–4.1
Диаметр ствола, см (d)	22.6±0.67	8.5–58.0	9.5±1.78	3.5–27.0
Диаметр кроны, м (D)	4.3±0.14	1.2–9.5	1.8±0.37	0.55–5.4
Длина, мм				
– побега	32.0±2.94	21.0–47.0	17.4±3.08	0.5–36.5
– хвои	50.9±1.27	34.8–69.5	38.4±2.42	29.7–56.7
Масса 50 пар хвоинок, гр.	2.67±0.11	1.41–3.88	1.32±0.13	0.81–2.26
Относительный диаметр ствола (dh^{-1})	0.029±0.001	0.014–0.064	0.048±0.004	0.018–0.091
Относительный диаметр кроны (DL^{-1})	0.990±0.049	0.392–2.633	1.229±0.117	0.450–3.846

первых 6–15 лет жизни (у типичных деревьев в Ширинском бору он длится 35–50 лет), когда значения кривой возрастного тренда снижаются до 0.5 от максимального.

Кроме того, карликовые формы характеризуются меньшими приростами боковых однолетних побегов, более короткой хвоей, большей измен-

чивостью по диаметру и форме кроны (овальной, шаровидной, зонтиковидной, комбинированной). С учетом разновозрастности выборок они достоверно различаются по относительному диаметру ствола ($P < 0.01$), более сбежистого у карликовых деревьев, и более округлой кроной ($P < 0.05$). Этот признак некоторые авторы связывают с засухо-

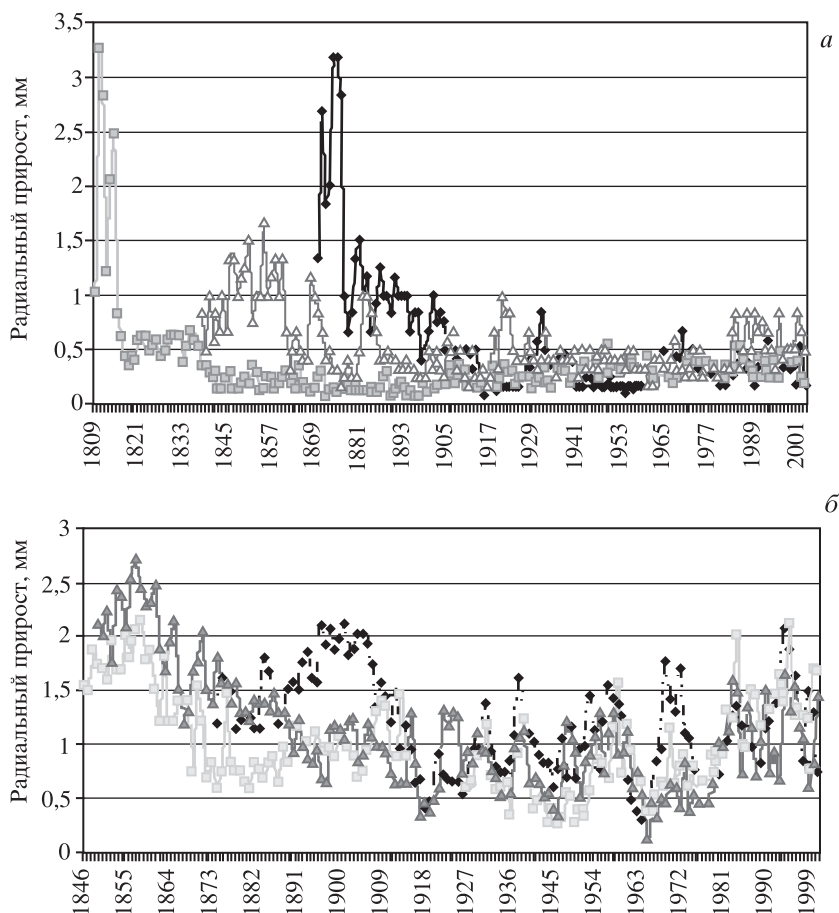


Рис. 1. Динамика радиальных приростов трех карликовых (а) и трех типичных (б) деревьев.

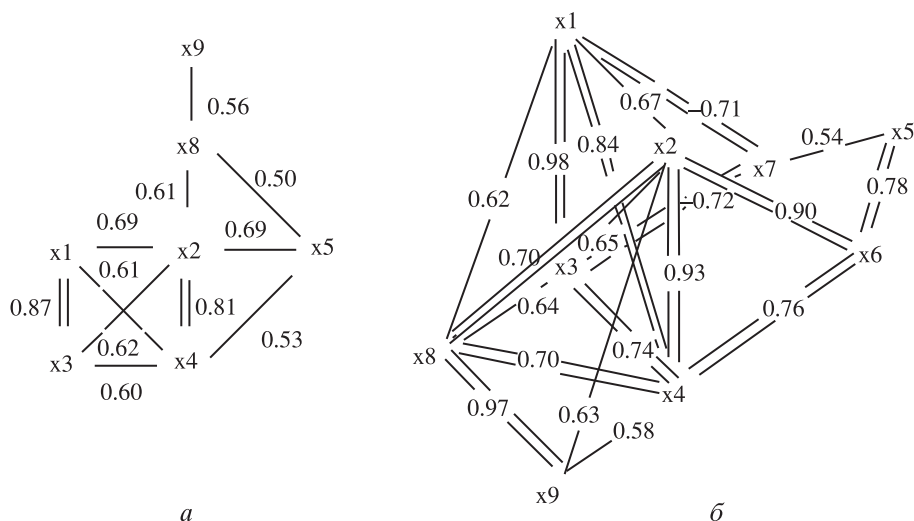


Рис. 2. Корреляционная структура морфологических признаков вегетативных органов типичных (а) и карликовых (б) деревьев: x1 – высота ствола, x2 – диаметр ствола, x3 – протяженность кроны, x4 – диаметр кроны, x5 – относительный диаметр ствола, x6 – относительный диаметр кроны, x7 – отношение диаметра ствола к диаметру кроны, x8 – длина хвои, x9 – масса 50 пар хвоинок; $-R_x > 0.5$; $= R_x > 0.7$.

устойчивостью дерева [27]. Вместе с тем обе выборки показали сходство по признаку отношения диаметра ствола к диаметру кроны ($d_{\text{ств}} D_{\text{кр}}^{-1}$) – его средних значений и дисперсий, а также полное совпадение границ распределения значений. Как известно, этот показатель используется для определения продуктивности ассимиляционного аппарата. Мы предполагали, и литературные данные это подтверждают [E. Assmann, 1961, цит. по 14], что в худших условиях роста для производства той же массы древесины карликовым деревьям требуется гораздо бо́льшая по размерам крона. Из отмеченного выше равенства и удовлетворительного состояния крон следует, что комбинирование относительных форм ствола и кроны в процессе формообразования у карликовых деревьев позволяет им поддерживать достаточно высокую эффективность работы фотосинтетического аппарата и оптимальное соотношение воспринимающей свет поверхности кроны и прироста ствола (стволовой массы). Следовательно, высокое формовое и размерное разнообразие карликовых форм, на первый взгляд кажущееся бессистемным, подчиняется общим законам аллометрического роста вида и направлено на поддержание оптимального продукционного процесса.

Об этом может свидетельствовать большая коррелированность признаков у низкорослых сосен (рис. 2). Корреляционный анализ показывает, что все вариации морфологических форм кроны у карликовых деревьев строго регулируются пропорциями всех учтенных признаков ствола и кроны, некоторые из этих связей функциональны. У типичных деревьев морфологические

корреляции выражены слабее, – единственным относительным показателем, тесно связанным с первичными таксационными признаками, является относительный диаметр ствола. У карликовых деревьев – это относительный диаметр кроны и соотношение диаметров ствола и кроны. Последний признак у карликовых деревьев связан обратной связью с высотой дерева ($r = -0.71$). То есть чем выше карликовое дерево, тем большую долю в его объеме и массе будет занимать крона и тем меньше будет ее КПД. Наличие такой корреляции указывает на существование “напряжения” роста в высоту у карликовых особей. В норме этот признак достаточно широко комбинируется с другими, поэтому не показывает существенной корреляции. Интересно, что для отображения корреляционной структуры признаков в пространстве для карликовых сосен нам потребовалось третье измерение и объемность, корреляционная решетка выборки типичных деревьев уместилась на плоскости.

Поскольку корреляции большинства учтенных нами признаков варьируют с возрастом [14, 34], был проведен анализ корреляций остатков после аппроксимации значений признаков и удаления из них возрастных трендов. Наибольшие возрастные зависимости установлены для высоты и диаметра ствола, диаметра кроны, а также для длины хвои и массы единицы длины хвои. Надо отметить, что карликовые сосны отличались лучшей аппроксимацией вышеназванных признаков и более высокими значениями R^2 (от 0.331 до 0.762) по сравнению с типичными соснами (от 0.145 до 0.428). Результаты анализа корреляций

остатков не показали достоверных различий между сравниваемыми выборками: K_d [24], рассчитанный из матрицы коэффициентов корреляции, взятых по модулю, равнялся 0.405 для типичных сосен и 0.346 для низкорослых. Поэтому высокая сопряженность исходных значений признаков у карликовых деревьев может объясняться не только большей “канализованностью” их развития, но и различиями в возрастном составе выборок.

Свойство сосны формировать карликовые организмы, способные переносить существенные ограничения в условиях роста, свидетельствует об очень широкой норме реакции и экологической пластичности вида. Результаты исследования показывают, что минимальное значение высоты карликового дерева может перекрываться максимальным для популяции значением одно-возрастной нормы в 22 раза. Отметим, что это не просто сокращение размеров дерева, но и, соответственно, ограничение его потребностей в почво- и влагообеспеченности, а, следовательно, возможность расширения диапазона биологического потенциала соснового биогеоценоза без изменения его типологической структуры.

Для того, чтобы приблизительно оценить степень различий между карликовыми формами и нормой по их затратам на рост и жизнедеятельность, был проведен пересчет морфологических признаков ствола и кроны в объемные характеристики, а затем в показатели массы и площади поверхности [6, 14, 23, 34]. Хотя на данные корреляции большое влияние оказывают внешние и внутренние факторы [2, 34] и вычисление массы фракций дерева косвенными методами дает определенную ошибку (большую для кроны и хвои), отмеченные зависимости общепризнаны [6, 11, 21, 25] и позволяют приближенно решить поставленную задачу. Мы не использовали прямые методы определения фитомассы деревьев для того, чтобы сохранить и без того малочисленную выборку низкорослых сосен как для самой популяции, так и в целях проведения дальнейших наблюдений за деревьями.

В результате расчетов оказалось, что по среднему суммарному объему надземной части одного дерева карликовые и нормальные деревья различаются в 20 раз, максимальные индивидуальные различия достигают 45 700 раз. Среднее типичное дерево превысило среднее карликовое по надземной фитомассе в 17 раз, наибольшие различия составили 4100 раз. Масса хвои в кронах средних для выборок деревьев различалась в 16 (максимально – в 3140 раз). Для обеих выборок отмече-

ны высокие значения эксцесса и правосторонней асимметрии по всем учтенным признакам.

В целом типичные насаждения в расчете на 1 га превысили парцеллы карликовых сосен по надземной фитомассе деревьев в 91 раз, фитомассе хвои – в 73, массе стволов – в 94, объему крон – в 77, индексу поверхности кроны – в 40, индексу поверхности хвои – в 12 раз. Из этого следует, что отношение индекса поверхности хвои (табл. 2, I) к объему кроны и фитомассе хвои у карликовых деревьев увеличивается в 3.5 и 6 раз, соответственно. В результате, несмотря на значительную надземную фитомассу и фитомассу стволов, приходящуюся на единицу массы хвои в карликовой парцелле, она дает меньший прирост фитомассы на единицу площади ассимиляционной поверхности хвои.

Кроме того, из различий в пропорциях произведенной карликовыми формами и типичными деревьями надземной фитомассы (в 91 раз) и площади поверхности хвои (в 12 раз) можно заключить, что популяционная норма реакции у сосны в Ширинском бору по произведенной фотосинтетической продукции в несколько раз выше нормы реакции по площади испаряющей/поглощающей поверхности хвои. Следовательно, можно предположить, что норма реакции популяции по количеству поглощенных элементов питания, приходящихся на 1 дерево (в том числе из-за сокращения потребления элементов питания в условиях недостатка влаги), может быть выше, чем по количеству испаряемой деревом влаги. По-видимому, эту разницу определяет зависимость между изменением поверхностно-объемного отношения в строении хвои (соотношение площади поверхности и объема хвои) и изменением ее массы. Для выяснения данного вопроса в дальнейшей работе предполагается учесть влияние анатомического строения поверхности хвои: толщины кутикулы, размеров и числа устьиц и других признаков [4, 5, 7, 12]. Без этих данных мы не можем сделать однозначных выводов относительно эффективности работы фотосинтетического аппарата сравниваемых выборок.

Для выяснения закономерностей популяционного разнообразия и места в нем карликовых особей использовали регрессионный анализ. Установлено, что у типичных особей, как и у карликовых, существуют довольно тесные корреляции между высотой и диаметром ствола, диаметром и протяженностью кроны дерева (рис. 3). Как видно из табл. 2, II, наличие карликовых сосен существенно раздвигает рамки популяционной нормы реакции за счет нижней ее

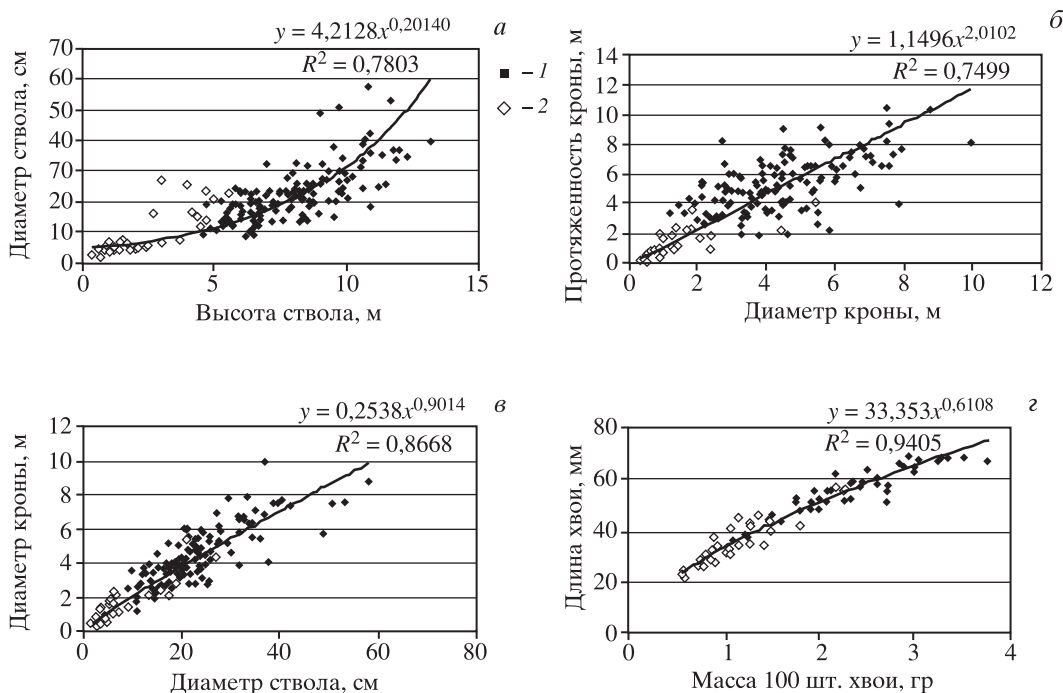


Рис. 3. Сопряженные изменения пар признаков: высоты и диаметра ствола (а), диаметра и протяженности кроны (б), диаметра ствола и диаметра кроны (в), длины и массы 50 пар хвоинок (г) у типичных (1) и карликовых (2) сосен.

границы, при этом характер взаимосвязи между признаками не изменяется. И в пропорции диаметра ствола к диаметру кроны карликовые особи выстраиваются в характерный для типичных особей популяции ряд. Из единства ряда изменения массы 50 пар хвоинок и их размеров (коэффициенты корреляции, соответственно, 0.86 и 0.97) следует пропорциональное изменение массы хвои с ее размерами и невысокая изменчивость ее плотности, а, значит, и сходство анатомического строения хвои, его относительных характеристик.

Таким образом, в результате проведенных исследований установлены пропорциональное изменение признаков в обеих сравниваемых группах и единство их структуры. Анализ соотношения элементов фитомассы типичных и карликовых сосен свидетельствует об отсутствии какого-либо ограничивающего влияния на рост карликовых деревьев со стороны хвои, что подтверждает выводы некоторых исследователей об одинаковой потенциальной интенсивности фотосинтеза хвои у сосен замедленного роста и сосен из высокопроизводительных древостоев [19]. Низкорослость может быть следствием существенного сокращения процессов фотосинтеза (прихода) и увеличения затрат на дыхание и другие процессы жизнедеятельности деревьев (расхода) в неблагоприятных условиях роста. У карликовых деревьев на воспроизводство

фотосинтетического аппарата используется существенно меньшая доля годичной продукции фотосинтеза, большая ее часть расходуется на формирование и обслуживание запаса пластических веществ [29, 30] и особенно на развитие корневой системы.

Заключение. Наличие карликовых деревьев существенно повышает популяционную адаптивную норму реакции сосны за счет расширения нижней границы абсолютных размеров ствола и кроны без изменения характера взаимосвязи между признаками. Сравнимые выборки обнаруживают пропорциональное изменение признаков ствола, кроны и хвои, что доказывает единство их структурной организации и тот факт, что норма реакции карликовых особей не выходит за пределы нормы реакции вида.

Минимальное значение высоты карликового дерева перекрывается максимальным для популяции значением одновозрастной нормы примерно в 20 раз. В Ширинском бору в расчете на 1 га парцеллы карликовых деревьев дают в 91 раз меньшую надземную продукцию, в 73 раза меньшую фитомассу хвои, в 77 раз меньший объем и в 40 раз меньшую площадь поверхности кроны, в 12 раз меньшую площадь поверхности хвои по сравнению с нормально развитыми деревьями. Соответственно уменьшаются потребности деревьев в почво- и влагообеспечен-

Таблица 2. Обобщенные показатели биологической продуктивности и занимаемого типичными и карликовыми насаждениями пространства в ширинской популяции

Показатель	Нормально развитые деревья	Карликовые деревья
I. Насаждения/парцеллы		
Фитомасса, т га ⁻¹		
надземная	106.15	1.141
ствола	89.27	0.956
кроны	16.88	0.185
хвои	8.43	0.115
Площадь поверхности кроны, га га ⁻¹	3.38	0.081
Индекс поверхности хвои, га га ⁻¹	8.56	0.74
Объем ствола, м ³ га ⁻¹	178.4	2.03
II. Отдельные деревья*		
Объем, м ³		
ствола	0.27 (0.02–1.65)	0.014(0.0001–0.128)
кроны	51.3 (3.5–313.2)	3.54 (0.006–25.1)
Площадь поверхности кроны, м ²	42.2 (6.5–154.3)	5.43 (0.116–41.5)
Фитомасса, кг		
надземная	132.7 (31.6–854.6)	7.6 (0.06–74.8)
ствола	111.6 (24.3–740.0)	6.37 (0.046–62.8)
кроны	21.1 (7.5–165.2)	1.23 (0.002–12.7)
хвои	12.0 (4.64–82.59)	0.77 (0.002–7.65)

* X_{cp} , в скобках – минимальные и максимальные значения.

ности, расширяется диапазон биологического потенциала соснового биогеоценоза, повышается его устойчивость к лимитирующим факторам роста.

Из результатов корреляционного и регрессионного анализов следует, что высокое формовое и размерное разнообразие низкорослых деревьев в популяции подчинено законам аллометрического роста, направленного на поддержание оптимального продукционного процесса в соответствии с имеющимися ресурсами. Группа карликовых сосен характеризуется более экономным строением хвои, которая имеет большую воспринимающую свет и испаряющую площадь поверхности по отношению к единице массы. Комбинирование относительных форм ствола, кроны и хвои в процессе онтогенеза позволяет низкорослым

деревьям поддерживать достаточно высокую эффективность работы ассимиляционного аппарата и оптимальное соотношение воспринимающей свет поверхности кроны и массы ствола. Снижение продуктивности кроны является одним из ограничивающих рост факторов у карликовых сосен.

На основании косвенных признаков (между типичными насаждениями и карликовыми парцеллами различия по надземной фитомассе деревьев в несколько раз больше, чем по площади поверхности хвои) можно предположить, что популяционная норма реакции у сосны по потребности в элементах питания может быть выше, чем по водному режиму.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агроклиматический справочник по Красноярскому краю и Тувинской автономной области. Л.: Гидрометеиздат, 1961. 287 с.
2. Артемьева Н.В., Кофман Г.Б. Пределы применимости гипотезы единства средней формы стволов // Лесоведение. 1984. № 4. С. 73–81.
3. Ахмедов Т.Ш. Конкурентные взаимодействия растений сортов яровой пшеницы с разным числом генов карликовости в диаллельных модельных популяциях и их учет при отборе: Автореф. дисс. ... канд. с.-х. наук: 06.01.05. М., 2005. 21 с.
4. Бендер О.Г. Морфо-анатомические и ультраструктурные характеристики хвои сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) в Горном Алтае: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук: 03.00.05. Красноярск, 2003. 20 с.
5. Голомазова Г.М., Минина Е.Г., Шемберг М.А. Интенсивность фотосинтеза узкокронных и ширококронных форм *Pinus silvestris* L. // Физиология растений. 1978. Т. 2. Вып. 1. С. 85–90.
6. Горбатенко В.М. Биологическая продуктивность сосновых фитоценозов в связи с климатическими условиями районов их произрастания: Автореф. дисс. ... канд. с.-х. наук: 06.563. Красноярск, 1970. 27 с.
7. Гуревич А.С., Шкапенко Т.Н., Алтухова Т.С. Соотношение роста и фотосинтеза как преадаптивная реакция растений // Тр. I Всерос. конф. по ботаническому ресурсоведению. СПб.: Изд-во Санкт-Петербург. ун-та, 1996. С. 193–194.
8. Ирошников А.И. О генотипическом составе популяций сосны обыкновенной в юго-восточной части ареала // Селекция хвойных пород Сибири. Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1978. С. 76–85.
9. Ирошников А.И. Исследования потомств лесных древесных растений: состояние и перспективы // Матер. совещ. "Лесные стационарные исследования". Тула: Гриф и К°, 2001. С. 44–47.

10. *Кобранов Н.П.* Из области лесного семеноведения. Влияние величины и веса шишек на качество и количество семян у горной сосны. Отд. оттиск из "Лесн. журн." СПб.: Типограф. Санкт-Петербургского градоначальства, 1910. 25 с.
11. *Ковалев Ю.* Архитектура деревьев // Наука и жизнь. 1988. № 12. С. 59.
12. *Котов М.М., Забиякина Л.А., Индюкова Н.П.* Ксероморфность хвои у сосны обыкновенной различной степени засухоустойчивости // Экология. 1982. № 4. С. 83–85.
13. *Крылов Г.В.* Леса Сибири и Дальнего Востока. Л.: Гослесбумиздат, 1960. 152 с.
14. *Кузьмичев В.В.* Закономерности роста древостоев. Новосибирск: Наука, 1977. 157 с.
15. *Кулаева О.Н.* Карликовые мутанты и их роль в "зеленой революции" // Соросовский образоват. журн. 2000. Т. 6. № 8. С. 18–23.
16. Лесотаксационный справочник для южнотаежных лесов Средней Сибири. М.: ВНИИЛМ, 2002. 166 с.
17. *Лобачев Ю.В.* Селекционная ценность и проявление генов низкорослости у яровых пшениц в Нижнем Поволжье: Автореф. дисс. ... д-ра. с.-х. наук: 06.01.05. Саратов, 2000. 46 с.
18. *Мендель Г.* Опыты над растительными гибридами (с биографическим очерком) // *Мендель Г., Ноден Ш., Сажерэ О.* Избранные работы. М.: Наука, 1968. С. 3–66.
19. *Молчанов А.Г.* Баланс CO₂ в экосистемах сосняков и дубрав в разных лесорастительных зонах. Тула: Гриф и К^о, 2007. 284 с.
20. *Морозов Г.Ф.* Лесоводственная дендрология. Отношение древесных пород к свету. О типах насаждений // Конспект лекций. СПб.: Санкт-Петербург. лесной ин-т, 1903–1904. 456 с.
21. *Поздняков Л.К., Протопопов В.В., Горбатенко В.М.* Биологическая продуктивность лесов Средней Сибири и Якутии. Красноярск: Красноярск. книжн. изд-во, 1969. 152 с.
22. *Правдин Л.Ф.* Сосна обыкновенная. М.: Наука, 1964. 189 с.
23. *Пузанова Т.А., Кузьмичев В.В.* Вычисление запаса ствола древесины в молодых сосняках // Изв. СО РАН. Сер. биол. 1979. Т. 310. Вып. 2. № 10. С. 27–31.
24. *Ростова Н.С.* Изменчивость системы корреляций морфологических признаков // Бот. журн. 1999. № 11. С. 50–65.
25. *Семечкина М.Г.* Структура фитомассы сосняков. Новосибирск: Наука, 1978. 163 с.
26. *Серебряков И.Г.* Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. 374 с.
27. *Сивцев М.В., Кабузенко С.Н.* Некоторые элементы водного обмена и форма растений в связи с засухоустойчивостью // Рост и устойчивость растений. Киев: Наукова думка, 1967. Вып. 3. С. 256–262.
28. *Смоляк Л.П., Петров Е.Г., Русаленко А.И.* Объемный вес древесины и коры сосны в различных экологических условиях // Лесн. хоз-во. 1978. № 4. С. 70–71.
29. *Судацкова Н.Е., Шейн И.В., Романова Л.И., Милютин И.Л., Кудашова Ф.Н., Вараксина Т.Н., Степень Р.А.* Биохимические индикаторы стрессового состояния древесных растений. Новосибирск: Наука, 1997. 176 с.
30. *Судацкова Н. Е.* Физиолого-биохимические аспекты регуляции продуктивности лесов // Лесоведение. 2001. № 4. С. 32–37.
31. *Сукачев В.Н.* О болотной сосне // Лесн. журн. 1905. Вып. 3. С. 354–372.
32. *Сунцов А.В.* Формовое разнообразие сосны обыкновенной в Центральной Туве // Изменчивость и интродукция древесных растений Сибири. Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1984. С. 124–132.
33. *Тихонова И.В., Семериков В.Л.* Генетический полиморфизм карликовых сосен на юге Средней Сибири // Экология. 2010. № 5. С. 330–335.
34. *Усольцев В.А.* Биоэкологические аспекты таксации фитомассы древостоев. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 1997. 215 с.
35. *Шульга В.В.* О карликовой форме сосны и "ведьминой метле" // Лесоведение. 1979. № 3. С. 82–86.
36. *Boratynska K., Marcysiak K., Botatinski A.* *Pinus mugo* (*Pinaceae*) in the Abruzzi Mountains: high morphological variation in isolated populations // Botanical Journal of the Linnean Society. 2005. V. 147. № 3. P. 309–316.
37. *Chisman H., Lylo N.* A Dwarf Form of Eastern White Pine (*Pinus strobus* L.) // Journal of Forestry. 1958. V. 56. № 2. P. 110–112.
38. *Zimmermann M.H., Brown C.L.* Trees structure and function. Berlin; N.Y.: Springer, 1980. 336 p.

Dwarf Pine under Extreme Conditions of the Shirinsky Bor in Khakassia

I. V. Tikhonova

Dwarf pine (*Pinus sylvestris* L.) trees growing on cliffs in one of the steppe pine forests (Khakassia) were investigated. These dwarfish trees are characterized by the better association of all the taxation characteristics of stem and crown along with their high morphological variability. The contribution of them to the population norm of reaction was assessed according to the stem and crown phytomass elements and volumetric characteristics of the arboreal layer. Despite the low significant role of this group in the increment of biological production, dwarf pine trees may have a selective advantage under pessimal growth conditions.

Morphological variability, annual increment, adaptive norm of response, phytomass.