

О СТАБИЛИЗАЦИИ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПРИРОСТОВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В РАЗНЫХ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ ЕВРОПЕЙСКОЙ ТЕРРИТОРИИ РОССИИ

О. В. Максимова, канд. техн. наук, ведущий научный сотрудник, ФГБУ «Институт глобального климата и экологии им. Академика Ю. А. Израэля», o-maximova@yandex.ru, Университет науки и технологий МИСИС, Москва, Россия,

А. Е. Кухта, канд. биол. наук, ведущий научный сотрудник, ФГБУ «Институт глобального климата и экологии им. Академика Ю. А. Израэля», anna_koukhta@mail.ru, Москва, Россия,

С. Б. Суслова, младший научный сотрудник, ФГБУН Институт географии РАН, Москва, Россия s.b.suslova@igras.ru, Москва, Россия

Аннотация. На материале сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L., произрастающей на трех особо охраняемых природных территориях Европейской территории России — в Волжско-Камском государственном природном биосферном заповеднике, в Центрально-Лесном государственном природном биосферном заповеднике и в комплексном заказнике регионального значения «Полярный круг» (на южной границе ареала сосны, в географическом его центре и на севере), определялась динамика изменчивости рядов линейных и радиальных приростов. Применялись статистические методы выявления периодов стабилизации варибельности рядов данных. Обнаружено, что в исследованных станциях, расположенных в разных географических условиях, параметры варибельности как линейных, так и радиальных приростов *P. sylvestris*, сходны и обнаруживают тенденцию к снижению и стабилизации с течением времени. Исключение составляют биотопы, выходящие за границы зоны оптимума данного вида. По признаку размеров годичных колец к пессимальной области экологической ниши сосны обыкновенной относится ряд биоценозов Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника, испытывающих наибольший недостаток влаги в сравнении с другими биотопами, получающими достаточное количество осадков. По признаку роста междоузлий сфагновые местообитания севера ареала (заказник «Полярный круг») представляют собой зону пессимума для *P. sylvestris*, о чем свидетельствует положительная временная динамика изменчивости признака. На краях экологической ниши, в условиях, неблагоприятных для произрастания, происходит постоянная дифференциация маргинальных особей, вследствие чего изменчивость в популяции возрастает. В то же время в зоне оптимума вида после периода острой конкуренции наступает снижение и стабилизация варибельности, при условии отсутствия значительных климатических и антропогенных воздействий.

Abstract. On the material of the Scots pine *Pinus sylvestris* L., growing in three nature reserves of the European territory of Russia, i.e., in the Volga-Kama State Natural Biosphere Reserve, in the Central Forest State Natural Biosphere Reserve and in the complex reserve of regional significance “The Arctic Circle” (on the southern border of the pine habitat, in its geographical center and in the north), geographical patterns of linear and radial increments series variability were determined. Statistical methods were used to identify the periods of the data series variability stabilization. It was found that in all habitats of the three studied protected areas located in different geographical conditions, the parameters of variability of *P. sylvestris* both linear and radial increments are similar and show a tendency to decrease and stabilize over time. The exception is biotopes that go beyond this species optimum zone boundaries. Due to the annual rings size, a number of biocenoses of the Volga-Kama State Natural Biosphere Reserve, which experience the greatest lack of moisture in comparison with other biotopes, which receive a sufficient amount of precipitation, belong to the pessimal zone of the Scots pine's ecological niche. On the basis of inter-nodes growth in sphagnum habitats in the north of the species habitat (“The Arctic Circle” reserve) represents a zone of pessimum for *P. sylvestris*, as evidenced by the increment positive temporal dynamics variability. At the ecological niche edges, under unfavorable growing conditions, there is a constant differentiation of marginal individual trees, as a result of which the variability in the population increases. At the same time, in the species optimum zone, after a period of intense competition, the variability decreases and stabilizes, provided there is no significant climatic and anthropogenic impacts absence.

Ключевые слова: сосна обыкновенная *P. sylvestris* L., стабилизация, линейный прирост, радиальный прирост, варибельность.

Keywords: the Scots pine *Pinus sylvestris* L., stabilization, linear growth, radial growth, variability.

Введение. В последние десятилетия все большую актуальность приобретают исследования откликов лесных экосистем на воздействия антропогенного загрязнения и изменения климата. В качестве показателей подобных откликов широко используются параметры линейных и радиальных приростов деревьев. При этом приросты стволов по диаметру (радиальные приросты) используются в долгосрочном и палеоклиматическом анализе [1, 2]; размеры междоузлий (линейные приросты) являются удобным объектом оперативного мониторинга современных воздействий на лесные биогеоценозы [3–5]. Изменчивость параметров приростов представляет собой показатель откликов деревьев на изучаемые воздей-

ствия. Следует отметить, что сопряженность линейных и кольцевых приростов деревьев в настоящее время изучена недостаточно. Сходной тематике посвящены исследования, проведенные в регионе Среднего Поволжья [2], однако совместное изучение динамики изменчивости линейных и кольцевых приростов ранее не осуществлялось.

Таежный биом в Европейской России образует широкую полосу (до 800 км), протянувшуюся с запада на восток, от границы с Финляндией до водораздельного хребта Уральских гор. Одной из пород-эдикаторов бореальных (таежных) лесов является сосна обыкновенная *Pinus sylvestris* L., — объект данных исследований.

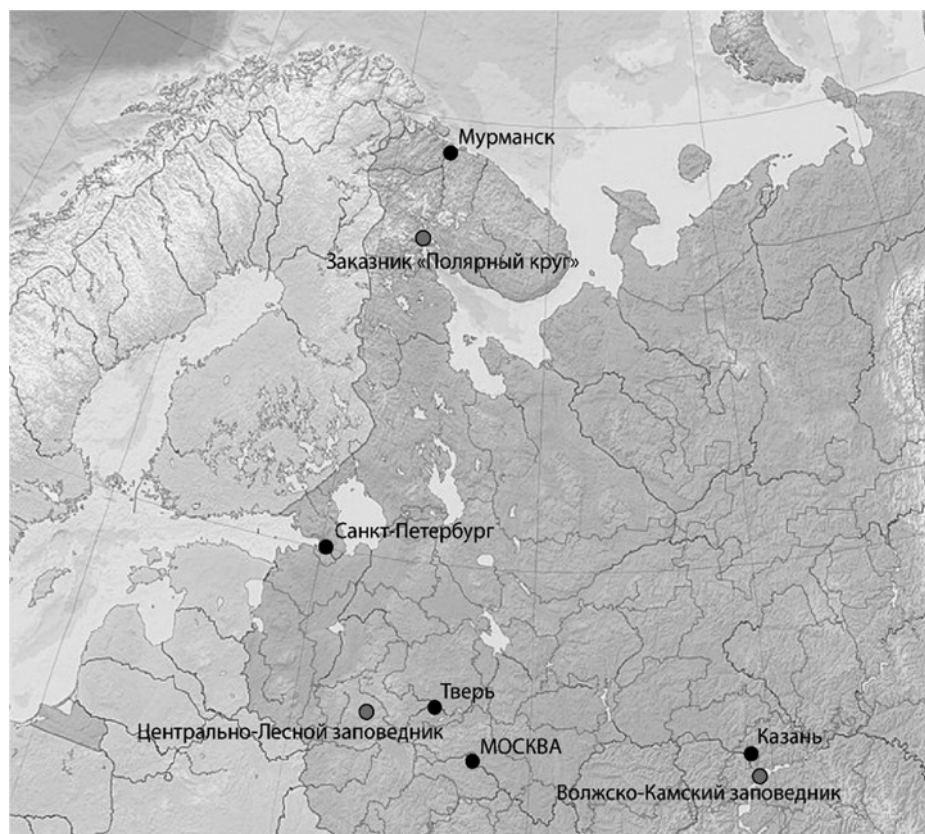


Рис. 1. Карта-схема районов исследования

Средообразующим фактором бореальных экосистем является гумидный климат, а также высокий уровень мозаичности форм микро- и мезорельефа. Все многообразие стадий северной, средней, южной тайги, занятых сосняками, классифицируется в соответствии с типологией В. Н. Сукачева [6]. Сосняки сфагновые (*Pineta sylvestris fruticuloso-sphagnosa*) представляют собой влажные местообитания. Сосняки свежих местообитаний (*Pineta fruticuloso-hylocomiosa*) характеризуются наличием зеленых мхов и кислицы, брусники, черники в травяно-кустарничковом ярусе. Для сухих местообитаний характерны сосняки лишайниковые (*Pineta sylvestris cladinosia*)¹.

Изменчивость параметров приростов сосны обыкновенной, характеризующих отклик деревьев на воздействие среды обитания, неоднородна во времени. Периоды высокой вариабельности (вследствие, например, конкуренции) могут сменяться этапами стабилизации, длительность которых различна в разных географических условиях. Характер изменчивости приростов деревьев, ее динамика и периоды стабилизации служат ин-

формативными показателями состояния лесных экосистем и могут использоваться в прогнозировании откликов фитоассоциаций на вероятные изменения климата.

Цель исследования — выявление географических закономерностей характера временной изменчивости линейных и радиальных приростов *P. sylvestris* в различных местообитаниях ареала сосны на основе статистических методов выявления периодов стабилизации данных.

Регион исследования. Измерения биометрических показателей в древостоях сосны проводились на трех особо охраняемых природных территориях (ООПТ) Европейской территории России — в Волжско-Камском государственном природном биосферном заповеднике (Раифский участок) (55°18' N, 49°17' E), в Центральном-Лесном государственном природном биосферном заповеднике (56°31' N, 56°26' E) и в комплексном заказнике регионального значения «Полярный круг» (66°34' N, 33°08' E). Все рассматриваемые ООПТ располагаются в биоме тайги и размещаются в направлении с юга на север — на южной границе ареала *P. sylvestris*, в географическом его центре и на севере (рис. 1).

Волжско-Камский государственный природный биосферный заповедник (далее — ВКГЗ) рас-

¹ База данных «Ценофонд Европейской России» <http://cepl.rssi.ru/bio/flora/princip.htm> (дата обращения 20.01.2023).

положен на востоке Республики Татарстан, на левобережье Волги, в подзоне смешанных хвойно-широколиственных лесов. Основная часть Раифского участка находится в котловинообразном понижении (Раифская котловина) среднелейстоценовой террасы с волнистой поверхностью, расчлененной долинами рек Сумка и Сер-Булак, и характеризуется преобладанием биоценозов южной тайги². Значение гидротермического коэффициента Селянинова (ГТК) для ВКГЗ составляет 1,10 [3].

Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник (далее — ЦЛГЗ) находится в Тверской области, в северо-западной части территории Европейской России, на водоразделе верховий рек Волга и Западная Двина, на юго-западе Валдайской возвышенности. Во флоре представлены бореальные (голарктические, евроазиатские и восточноевропейско-сибирские) и неморальные виды; фитоценозы заповедника характеризуются как южно-таежные³. Значение ГТК для ЦЛГЗ составляет 1,62 [7].

Комплексный заказник регионального значения «Полярный круг» (далее — заказник «Полярный круг») расположен в Мурманской области, на Карельском берегу Кандалакшского залива Белого моря, в Пяозерско-Топозерском округе, представляющем собой озерное плато, несколько приподнятое на западе и равномерно спускающееся к востоку, с разреженными осветленными таежными лесами. Входит в биом северной тайги⁴. Значение ГТК для данной территории составляет 2,20 [3].

В заказнике «Полярный круг» и ВКГЗ исследования проводились в свежих, сухих и влажных биотопах, в ЦЛГЗ — во влажных, что обусловлено особенностями природных условий данных ООПТ.

Методы и материалы. Изучалась изменчивость линейных (размеры междоузлий) и радиальных (размеры годовичных колец) приростов сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L., 1753 (класс *Pinopsida*, порядок *Pinales*, семейство *Pinaceae*)⁵.

² Волжско-Камский государственный природный биосферный заповедник, <https://vkgz.ru/gu> (дата обращения 20.01.2023).

³ Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник, <https://www.clgz.ru> (дата обращения 20.01.2023).

⁴ Беломорская биологическая станция им. Н. А. Перцова Биофака МГУ им. М. В. Ломоносова, <http://wsbs-msu.ru> (дата обращения 20.01.2023).

⁵ Gymnosperm Database (https://www.conifers.org/pi/Pinus_sylvestris.php) (дата обращения 22.12.2022).

Измерения линейных приростов (подроста, молодняка и приспевающих деревьев) проводились в ВКГЗ и ЦЛГЗ в 2002 г., в заказнике «Полярный круг» в 2007 г. по методике, подробно представленной в [3, 4]. Пробные площади (ПП), каждая радиусом по 10 м, были заложены маршрутным методом в свежих (27 ПП), сухих (9 ПП) и влажных (47 ПП) местообитаниях. На каждой ПП случайным образом отбиралось по пять деревьев не моложе 7 лет и не выше 2,5 м. Деревья, соответствующие таким требованиям, выбирались, поскольку экземпляры выше 2,5 м невозможно измерять без риска сломать ствол; деревья моложе 7 лет не содержат достаточного материала для анализа. У выбранных экземпляров измерялись размеры междоузлия стволика/ствола, начиная с верхнего и до последнего четко различимого над корневой шейкой. Линейные приросты были измерены за следующие периоды: в ЦЛГЗ — 1978—2002 гг., в ВКГЗ — 1981—2002 гг., в заказнике «Полярный круг» — 1988—2007 гг.

Приросты индексировались делением значений прироста каждого года на скользящее среднее по пяти годам (т. е. из них удалялась возрастная компонента). Таким образом, становилось возможным проведение процедуры сравнения рядов линейных приростов деревьев разного возраста [2].

Анализ рядов индексов линейных приростов проводился отдельно для сухих, свежих и влажных местообитаний. В отличие от линейных, для индексов радиальных приростов исследование выполнялось по объединенным данным всех указанных типов биотопов географически разных ООПТ. Это связано с незначимыми отличиями индексов радиальных приростов по отношению к их местообитанию [8].

Для оценки параметров радиальных приростов измерения проводились на территории ВКГЗ в 2002 г., в ЦЛГЗ в 2008 г., в 2016 г. — на территории заказника «Полярный круг». Возраст деревьев на выбранных ПП варьировал от 32 (ВКГЗ) до 378 лет (заказник «Полярный круг»). Было отобрано по два керна у 84 деревьев во всех типах биотопов. В работе использованы дендрохронологические образцы, взятые из живых деревьев. Радиальные приросты измерялись за периоды: в ЦЛГЗ — 1930—2008 гг., в ВКГЗ — 1981—2002 гг. и в заказнике «Полярный круг» — 1978—2016 гг.

Камеральные измерения и обработка данных производились при помощи программ Coorecorder, CDendro и TsapWin [9]. Контроль качества образцов выполнен с помощью программы COFECNA [10]. Радиальный прирост древесины для каждого дерева был получен методом осред-

нения значений приростов двух кернов, взятых с противоположных сторон ствола.

В дендрохронологических сериях для удаления возрастного тренда была использована программа ARSTAN [11]. Значение линейного прироста за каждый год делилось на значение точечной аппроксимирующей функции за этот год. В результате были получены динамические ряды индексов приростов, для которых становилось возможным сравнение биометрических показателей деревьев разного возраста, с учетом мозаичности местообитаний изучаемых древостоев [4, 12, 13].

Вариабельность индексов радиальных и линейных приростов сосны изучалась с помощью анализа среднего квадратического отклонения (СКО). Для выявления долговременных трендов изменения вариабельности индексов приростов проводилось сглаживание временных рядов простой скользящей средней. Параметром сглаживания служили годовые усредненные индексы приростов деревьев исследуемых площадок каждой ООПТ. Выбор длины периода сглаживания обусловлен балансом между чувствительностью и надежностью и выбирался для каждого ряда индексов. Чем меньше этот период, тем больше будет разнообразных точек, которым соответствуют индексы приростов. Если же в нем слишком много таких точек, то начальные точки могут превратиться в информационный шум. Поэтому избыток точек (т. е. слишком малый базовый период сглаживания) дает множество ложных сигналов, что приводит к избыточности разнообразия точек для выявления общего тренда изменчивости. С другой стороны, недостаток разнообразия точек (т. е. длительный базовый период) может привести к выявлению ложной тенденции. Основным критерием выбора в задаче исследования было выявление начального периода (назовем этот период *базовым*), по истечении которого наблюдалось статистически значимое изменение тренда вариабельности. Длина этого периода выбиралась в качестве длины периода сглаживания. Таким образом, исключалось влияние случайных факторов сильной изменчивости на начальных этапах роста деревьев и выявлялся долгосрочный тренд.

Для выбора периода сглаживания проводилась оценка влияния периодов времени на изменения вариабельности индексов линейных и радиальных приростов с помощью однофакторного дисперсионного анализа [14]. Проводилось сравнение той части дисперсии, которая обусловлена изменением периода времени, с дисперсией, обусловленной факторами внутри этих времен-

ных периодов, согласно статистике Фишера с $(k - 1)$ и $(n - k)$ степенями свободы

$$F = \frac{SSA/(k-1)}{SSW/(n-k)},$$

где n — общий объем данных; k — число уровней фактора (в исследовании рассматривалось два периода времени для каждого набора индексов приростов, т. е. $k = 2$); SSA (Sum of Squares Among Groups) — межгрупповая вариация (в исследовании характеризует изменение вариабельности относительно периода времени); SSW (Sum of Squares Within Groups) — внутригрупповая вариация (в исследовании задает разброс внутри выбранных периодов времени, взятых за уровни фактора). Согласно критерию Фишера, если рассчитанная статистика F больше критического значения (т. е. рассчитанная по ней величина $pvalue$ меньше выбранного уровня значимости), то основная гипотеза о существовании различий между средними двух групп отвергается и принимается альтернативная гипотеза [14]. В случае нарушения предпосылок классического дисперсионного анализа, в нашем исследовании это обуславливалось выделяющимися наблюдениями внутри временных групп, использовался непараметрический критерий Краскела-Уоллиса (H -критерий), который, по существу, является одномерным дисперсионным анализом, но основан на рангах [15]. Этот критерий не требует нормальности данных и нечувствителен к выбросам, H -статистика критерия имеет вид

$$H = \frac{12}{N(N+1)} \sum_{i=1}^m \frac{R_i^2}{n_i} - 3(N+1),$$

где n_i — число наблюдений в группе i , $N = \sum_{i=1}^m n_i$ —

общее число наблюдений во всех m группах, а R_i — сумма рангов наблюдений в группе i . При основной гипотезе отсутствия различий в распределениях между группами суммы подсчитанных рангов в каждой из групп должны быть незначимы, т. е. сравнимы после учета любых различий в размере выборки.

Во всех статистических критериях выбирался уровень значимости $\alpha = 0,05$ [14]. Реализация статистических критериев проводилась в программном модуле *Statistica 15*⁶ и пакете *Excel 2016*.

Результаты и обсуждение. Исследование стабилизации вариабельности индексов приростов сосны обыкновенной состояло из двух основных

⁶ <http://statsoft.ru/products/> (дата обращения 22.12.2022).

этапов. На *первом этапе* выявлялся базовый период, после которого наблюдались изменения трендов variability. Данный анализ проводился как для радиальных, так и для линейных приростов *P. sylvestris*, произрастающих в разных биотопах на исследуемых ООПТ. На *втором этапе* проводилось сглаживание индексов по найденному на первом этапе базовому периоду с помощью простой скользящей средней.

Вариабельность индексов радиальных приростов. Длина базового периода рядов variability индексов радиальных приростов *P. Sylvestris*, произрастающей в заказнике «Полярный круг», составила 28 лет (предпосылки дисперсионного анализа выполняются, статистика критерия $F_{расч} = 12,294$ и для нее величина $p_{value} = 0,001 \ll 0,05$, что говорит о статистической значимости различий по СКО в базовом и постбазовом периодах).

Период наибольших различий рядов variability индексов радиальных приростов в ЦЛГЗ составил 42 года (предпосылки дисперсионного анализа выполняются, статистика критерия $F_{расч} = 3,200$ и для нее величина $p_{value} = 0,076 \ll \alpha^2$, соответственно различия оказались незначимыми на уровне $\alpha = 5 \%$, но их можно признать значимыми на уровне 10%). Различия относительно выбранного базового периода оказались наибольшими среди проверенных и продемонстрированы при помощи диаграммы *boxplot* на рис. 2: в постбазовом периоде интерквартильный размах для СКО, задаваемый величиной ящика, меньше, так же как и полный размах и медиана, отображенные на диаграмме.

Базовый период для рядов изменчивости индексов радиальных приростов ВКГЗ составил 42 года (предпосылки дисперсионного анализа не выполняются ввиду наличия выделяющихся наблюдений, применен непараметрический *H*-критерий, статистика которого составила $H_{расч} = 5,221$ и величина $p_{value} = 0,022 < \alpha$, что говорит о статистической значимости различий данных по СКО в базовом и постбазовом периодах).

Построенные по каждой исследуемой ООПТ скользящие средние для СКО индексов радиальных приростов с установленными периодами сглаживания, а также соответствующие тренды с указанием коэффициента детерминации⁷ R^2 , представлены на рис. 3 (номеру периода сглажи-

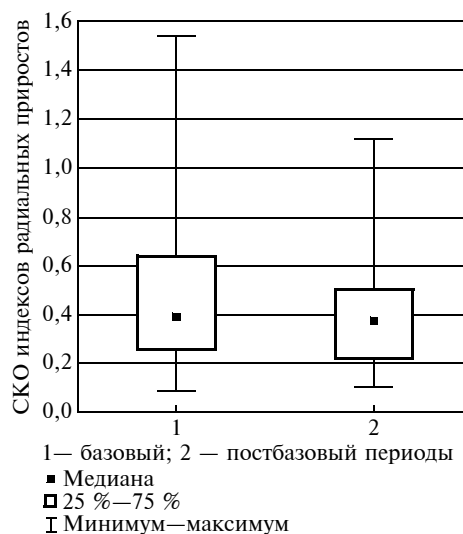


Рис. 2. Диаграммы *boxplot* для СКО индексов радиальных приростов в базовом и постбазовом периодах в ЦЛГЗ

вания не присваивался год в силу его несущественности для цели работы — выявления долгосрочной тенденции variability. В заказнике «Полярный круг» и ЦЛГЗ наблюдаются статистически значимые многолетние нисходящие тренды, что свидетельствует об убывающей тенденции variability индексов радиальных приростов. Подобная закономерность обусловлена отпадом части подроста на ранних стадиях роста дерева, последующим снижением конкуренции между особями и, следовательно, смягчением давления стабилизирующего отбора [16].

Для радиальных приростов сосны, произрастающей в ВКГЗ, наблюдается значимый восходящий тренд (см. рис. 3), объясняемый разнообразием variability данных на разных пробных площадях, обнаруженном при выявлении базового и постбазового периодов. Это диктует необходимость рассмотреть скользящие средние для интерквартильных размахов (*IQR*), которые характеризуют variability типичных особей сосны (рис. 4). В данном случае типичными мы считаем особи, произрастающие в зоне оптимума экологической ниши вида [2, 8].

Скользящие средние для *IQR* демонстрируют нисходящий значимый тренд, что свидетельствует об уменьшении со временем variability для типичных представителей выборки, произрастающих в зоне оптимума, независимо от типа местообитания. Различие динамики изменчивости особей зон оптимума и пессимума объясняется, по нашему мнению, тем, что сосняки Раифского участка ВКГЗ произрастают на южной границе ареала *P. sylvestris*, в условиях климата, переходного от гумидного к семиаридному. Как

⁷ Коэффициент детерминации (R^2) — это доля дисперсии зависимой переменной, обусловленная рассматриваемой зависимостью, т. е. объясняющими переменными, диапазон изменения которого варьируется от 0 до 1. Регрессионные модели с коэффициентом детерминации выше 0,8 признаются достаточно хорошими.

указано выше, значение ГТК для ВКГЗ составляет 1,10 [3], территория характеризуется дефицитом осадков, а также их неравномерным и мозаичным поступлением. Наличие доступной влаги в значительной степени определяется количеством осадков и представляет собой лимитирую-

щий рост древостоев фактор [2, 4, 17]. Недостаток ресурса определяет постоянное выпадение маргинальных особей, произрастающих в зонах пессимума (в условиях недостатка воды) [16]. Указанные особенности среды обитания обуславливают невозможность стабилизации изменчивости

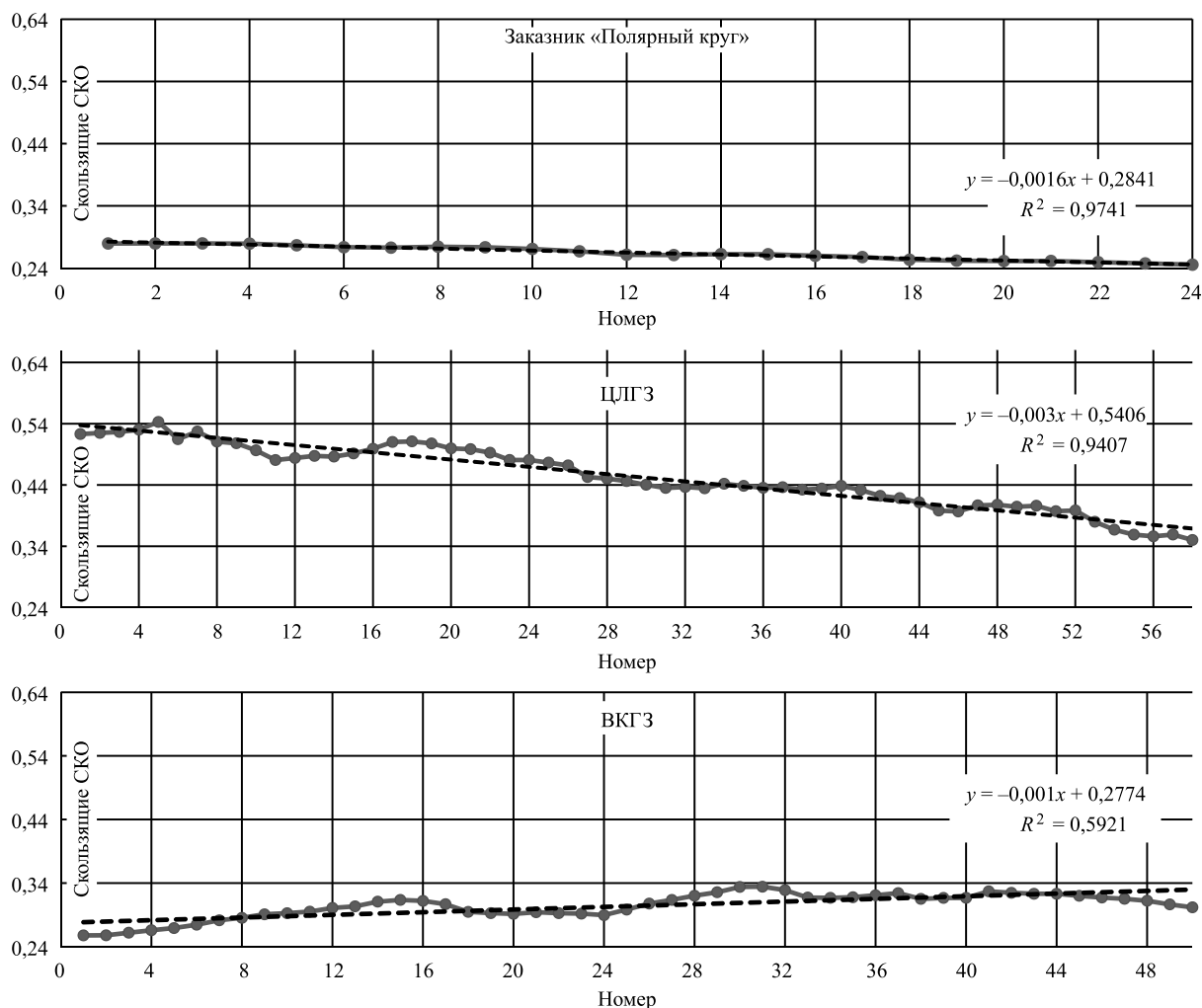


Рис. 3. Скользящие средние для СКО индексов радиальных приростов и их тренды в различных заповедниках: заказник «Полярный круг» с периодом сглаживания 28 лет, ЦЛГЗ и ВКГЗ с периодом сглаживания 42 года (по оси абсцисс отмечен номер периода сглаживания)

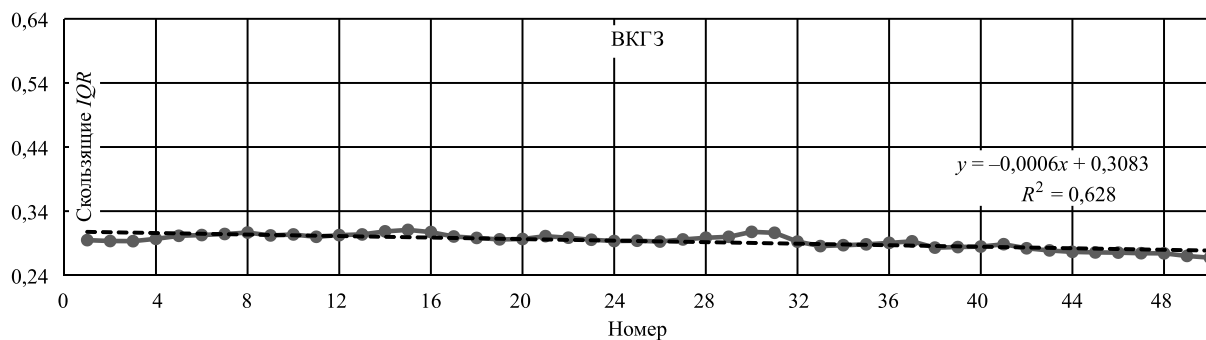


Рис. 4. Скользящие средние для интерквартильных размахов (IQR) индексов радиальных приростов и их тренд в ВКГЗ с периодом сглаживания 42 года (по оси абсцисс отмечен номер периода сглаживания)

популяции по краям ее экологической ниши, в условиях дефицита влаги.

Вариабельность индексов линейных приростов.

В отличие от рядов индексов радиальных приростов, ряды индексов линейных приростов существенно короче, поэтому в данном случае применялся непараметрический H -критерий как аналог однофакторного дисперсионного анализа для выявления базового периода для сглаживания. Исследование проводилось для каждого биотопа отдельно, так как в работе [8] было показано значимое влияние типа биотопа на вариабельность линейных приростов. При этом свежие биотопы считаются оптимальными для роста *P. sylvestris* по уровню обеспеченности ресурсами (включая эдафические, микроклиматические и иные условия), а влажные и сухие местообитания представляют собой края экологической ниши — зоны пессимума [6, 16].

Длина базового периода вариабельности рядов индексов линейных приростов в свежих биотопах в заказнике «Полярный круг» составила 9 лет (статистика критерия $H_{расч} = 4,425$ и величина $p_{value} = 0,035 < \alpha$, что подтверждает значимость отличий СКО в базовом и постбазовом периодах). В сухих и влажных местообитаниях статистически значимых различий в базовых и постбазовых периодах не выявлено, поэтому последующее сглаживание для сравнимости общих тенденций со свежим биотопом заказника «Полярный круг» проводилось с периодом 9 лет. Для свежих биотопов ВКГЗ и влажных биотопов ЦЛГЗ базовый период для СКО составил 7 лет. При этом данных для построения трендов изменчивости приростов в сухих и влажных биотопах ВКГЗ оказалось недостаточно; значимый тренд был выявлен для свежих биотопов. Для ВКГЗ статистика критерия $H_{расч} = 4,807$ и величина $p_{value} = 0,028 < \alpha$, а для ЦЛГЗ получено $H_{расч} = 6,208$ и величина $p_{value} = 0,013 < \alpha$. На рис. 5 представлены сглаженные данные по СКО всех ООПТ с указанием тренда и его коэффициента детерминации R^2 .

По заказнику «Полярный круг» значимо убывающий тренд для СКО индексов линейных приростов наблюдается в свежем биотопе, незначимый — в сухом и значимо возрастающий — во влажном. Последний результат объясняется, вероятно, избыточным количеством влаги в корнеобитаемом слое, который характеризуется недостатком кислорода, пониженными температурами и значениями pH. Следует отметить, что ГТК на данной ООПТ равен 2,5 и характерен для избыточного увлажнения. Вероятно, возрастание изменчивости здесь, как и в ВКГЗ для радиальных приростов, обусловлено, согласно закону

Шелфорда, действием лимитирующего фактора, с той лишь разницей, что на южной границе ареала рост сосняков лимитирует ее дефицит, а на севере во влажных местообитаниях — избыток. Таким образом, влажные биотопы заказника «Полярный круг» представляют собой края экологической ниши сосны обыкновенной и зону пессимума, в которой постоянно происходит выпадение особей из древостоя. В этих условиях изменчивость не может стабилизироваться во времени [3, 17].

В то же время для ВКГЗ и ЦЛГЗ в указанных биотопах формируются значимо убывающие тренды (см. рис. 5). На рассматриваемых ООПТ данные местообитания относятся скорее к зоне оптимума, и сосняки здесь не испытывают недостатка ресурсов. После отпада части подроста конкуренция в популяции и прессинг отбора снижаются, и изменчивость в древостое становится более упорядоченной [6, 16, 17].

Сравнительный анализ вариабельности индексов в разных географических условиях. Анализ рисунков 3–5 выявляет, что в среднем вариабельность индексов радиальных приростов спадает медленнее, чем изменчивость линейных приростов (на что указывают коэффициенты построенных трендов). При этом в ЦЛГЗ наблюдаются тренды с максимальным наклоном для обоих видов индексов. Помимо того, что длины базового периода сглаживания для индексов линейных приростов существенно меньше, дополнительно выявлено, что углы наклона трендов по всем местообитаниям всех ООПТ для них больше, чем у индексов радиальных. Тем самым демонстрируется наиболее быстрая скорость стабилизации вариабельности для линейных приростов, несмотря на их меньшую вариабельность по сравнению с радиальными. Выявленные закономерности объясняются, по нашему мнению, большей зависимостью апикальных почек, чем камбия, от условий произрастания [2, 8].

Представленные в табл. 1 различные характеристики вариабельности приростов для одинаковых временных периодов (среди возможных на разных ООПТ) с целью их сопоставимости [14] подтверждают полученные в данной работе результаты.

Такие показатели, как СКО, IQR и коэффициент вариации⁸ V отличаются для индексов линейных приростов в заказнике «Полярный круг» с наименьшими значениями во влажном биотопе

⁸ Коэффициент вариации V определяется как отношение среднего квадратического отклонения к среднему, показывает степень изменчивости по отношению к среднему показателю выборки.

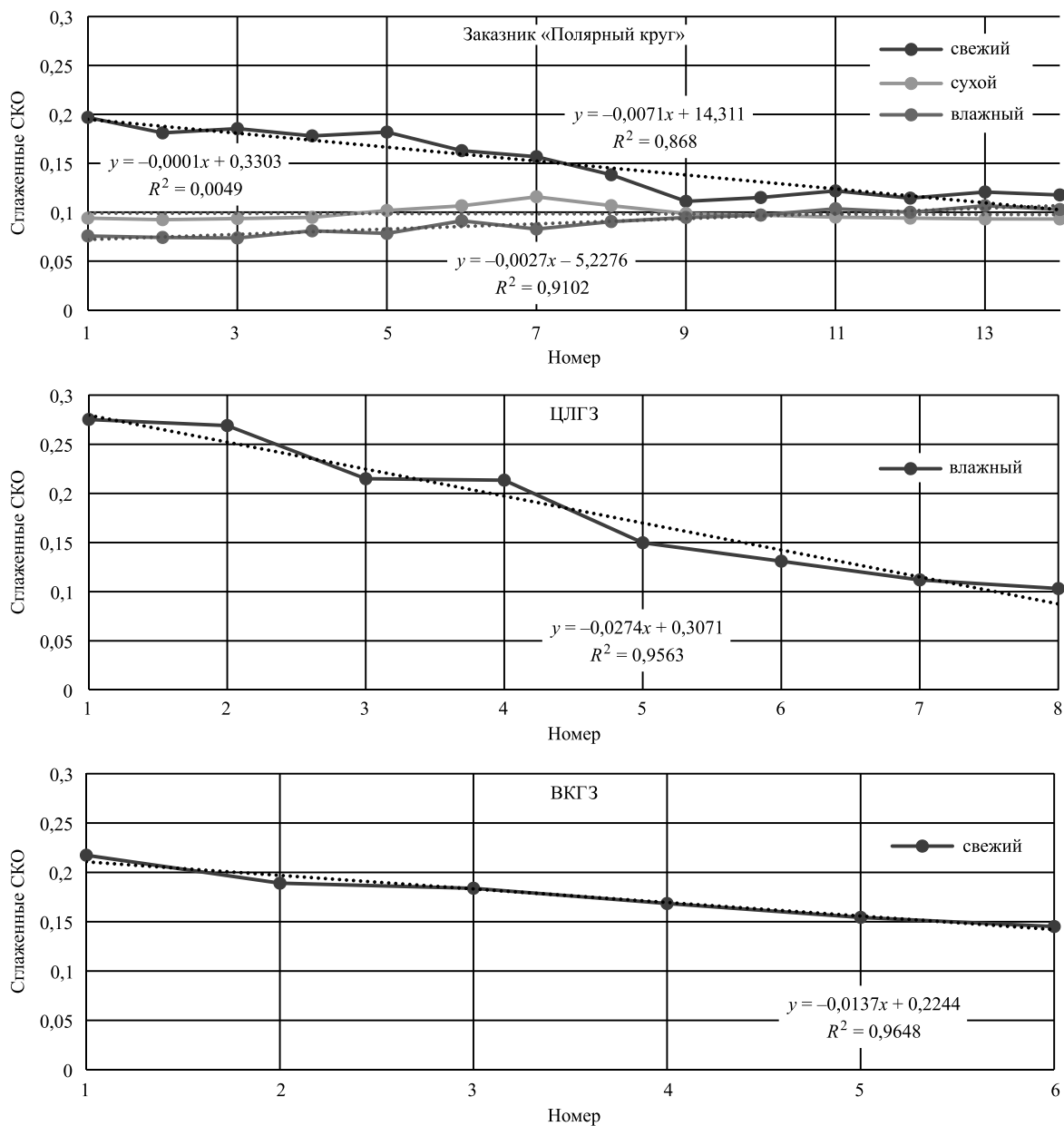


Рис. 5. Скользящие средние для СКО индексов линейных приростов и их тренды в различных заповедниках: заказник «Полярный круг» с периодом сглаживания 9 лет, ЦЛГЗ и ВКГЗ с периодом сглаживания 7 лет (по оси абсцисс отмечен номер периода сглаживания)

и наибольшими — в свежем. Причиной этого, как указано выше, является наибольшая конкуренция и давление стабилизирующего отбора на сфагновых болотах севера ареала сосны обыкновенной в условиях избыточного увлажнения (значение ГТК равно 2,50 [7]).

Отмечено самое высокое значение коэффициента вариации V для ЦЛГЗ в случае индексов радиальных приростов, что подтверждается выводами, сделанными для рис. 2 и 3, и выявляет неоднородность массива данных ($V = 42,46 > 35\%$ [14]). Обусловлено это более слабым давлением стабилизирующего отбора в ЦЛГЗ, в центре аре-

ала вида, по сравнению с южной границей и севером биомата тайги. В условиях, близких к оптимальным (коэффициент увлажнения равен 1,62 [7]), способность к выживанию и оставлению потомства реализуют различные, в том числе и девиантные, формы организмов за счет достаточной ресурсной базы. При этом следует отметить убывающий тренд изменчивости вследствие снижения уровня конкуренции в популяции [16].

Коэффициент вариации V для индексов радиальных приростов в среднем больше, чем для линейных, что обуславливает большее разнообразие радиальных приростов. Значения СКО наравне с

Таблица 1

Усредненные показатели: СКО (среднее квадратическое отклонение), *IQR* (интерквартильный размах), *R* (размах), *V* (коэффициент вариации в %) для а) индексов радиальных приростов за первые 50 лет, б) для индексов линейных приростов за первые 12 лет по заповедникам: заказник «Полярный круг», ЦЛГЗ, ВКГЗ

а)

ООПТ	Заказник «Полярный круг»	ЦЛГЗ	ВКГЗ
СКО	0,26	0,52	0,28
<i>IQR</i>	0,28	0,48	0,30
<i>R</i>	1,15	1,21	1,15
<i>V</i> (%)	26,39	42,46	24,26

б)

ООПТ	Заказник «Полярный круг»			ЦЛГЗ	ВКГЗ
тип биотопа	свежий	сухой	влажный	влажный	свежий
СКО	0,18	0,10	0,07	0,18	0,19
<i>IQR</i>	0,17	0,10	0,06	0,16	0,16
<i>R</i>	1,24	1,19	0,96	1,23	1,23
<i>V</i> (%)	17,19	9,68	7,32	19,53	19,48

показателем *IQR*, которые характеризуют полную и типичную вариабельность соответственно, для индексов радиальных приростов больше по всем ООПТ, чем для линейных. Выявленные закономерности объясняются тем, что в лесных экосистемах наблюдается более острая конкуренция за место кроны в доминирующем ярусе полого, чем по ширине ствола. Следовательно, дифференциация деревьев по высоте и последующее выпадение угнетенных особей из-за отставания в росте происходит на ранних стадиях развития древостоя, и изменчивость этого параметра быстро стабилизируется [8, 16].

Выводы. В результате анализа изменчивости приростов сосны, произрастающей в различных стациях, расположенных в Республике Татарстан (южная граница ареала), в Тверской области (географический центр ареала), в Мурманской области (север ареала), выявлены следующие закономерности.

Во всех местообитаниях трех исследованных ООПТ, расположенных в разных географических условиях, параметры вариабельности радиальных приростов *P. sylvestris* сходны и обнаруживают тенденцию к снижению и стабилизации с течением времени. Исключение составляют биотопы, выходящие за границы зоны оптимума данного вида. По признаку размеров годичных колец к пессимальной области экологической ниши сосны обыкновенной относится ряд биоценозов Раифского участка ВКГЗ, испытывающих наибольший недостаток влаги в сравнении с другими

биотопами заповедника, получающими достаточное количество осадков.

Динамика изменчивости линейных приростов сходна во всех биотопах севера, центра и юга восточно-европейского ареала *P. sylvestris* и так же как ряды аналогичных показателей радиального прироста, характеризуется стабилизацией и снижением вариабельности с течением времени. Однако и в случае линейных приростов существует исключение, связанное с произрастанием сосны на краю ее экологической ниши в неблагоприятных для вида условиях. По признаку роста ствола, т. е. междоузлий, сфагновые болота севера ареала (заказника «Полярный круг») представляют собой зону пессимума для *P. sylvestris*, о чем свидетельствует положительная временная динамика изменчивости признака.

Таким образом, на краях экологической ниши, в условиях, неблагоприятных для произрастания, происходит постоянная дифференциация маргинальных особей, вследствие чего конкуренция в популяции и изменчивость возрастают. При этом в местообитаниях исследованных ООПТ, не выходящих за пределы зоны оптимума, отмечается снижение вариабельности как радиальных, так и линейных приростов (после этапа отпада подраста) и ее стабилизация по мере развития древостоя. Выявленные закономерности, по-видимому, следует учитывать при анализе отклика лесных экосистем на прогнозные оценки изменения параметров среды обитания (согласно разработанным МГЭИК сценариям эволюции климатической системы Земли).

Исследование выполнено в рамках тем НИОКТР АААА-А20-120013190049-4 «Развитие методов и технологий мониторинга загрязнения природной среды вследствие трансграничного переноса загрязняющих веществ (ЕЭК ООН: ЕМЕП, МСП КМ) и кислотных выпадений в Восточной Азии (ЕАНЕТ)»; АААА-А20-120020590066-5 «Мониторинг глобаль-

ного климата и климата Российской Федерации и ее регионов, включая Арктику. Развитие и модернизация технологий мониторинга»; АААА-А19-119021990093-8 «Оценка физико-географических, гидрологических и биотических изменений окружающей среды и их последствий для создания основ устойчивого природопользования».

Библиографический список

1. Долгова Е. А., Соломина О. Н., Мацковский В. В., Добрянский А. С., Семеняк Н. А., Шпунт С. С. Пространственная изменчивость прироста сосны на Соловецких островах // Изв. РАН. Сер. геогр. — 2019. — № 2. — С. 41–50.
2. Кузнецова В. В., Чернокульский А. В., Козлов Ф. А., Кухта А. Е. Связь линейного и радиального прироста сосны обыкновенной с осадками разного генезиса в лесах Керженского заповедника // Изв. РАН. Сер. геогр. — 2020. — № 1. — С. 93–102.
3. Кухта А. Е., Попова Е. Н. Климатический сигнал в линейном приросте сосны обыкновенной бореальных фитоценозов побережья Белого моря // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. — 2020. — Т. 31. — № 3–4. — С. 33–45.
4. Chernogaeva G. M., Kuznetsova V. V., Kukhta A. E. Precipitation Effects on the Growth of Boreal Forest Stands in the Volga Region // Russ. Meteorol. Hydrol. — 2020. — No. 45 (12). — P. 851–857.
5. Misi D., Puchalka R., Pearson Ch., Robertson I., Koprowski M. Differences in the Climate-growth Relationship of Scots Pine: A Case Study from Poland and Hungary // Forests. — 2019. — No. 3 (10): 243.
6. Сукачев В. Н. Избранные труды: в 3 т. Т. 1. Основы лесной типологии и биогеоценологии / под ред. Е. М. Лавренко. — Л.: Наука, 1972. — 419 с.
7. Кухта А. Е., Пчелкин А. В., Полещук А. М. Оценка отклика древостоев сосны и ели Центрально-Лесного государственного природного заповедника на трансграничное загрязнение воздуха методами Международной совместной программы комплексного мониторинга // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. — 2018. — Т. 29. — № 4. — С. 29–37.
8. Максимова О. В., Кухта А. Е. Вариабельность линейных и радиальных приростов сосны обыкновенной побережья Белого моря в зависимости от условий произрастания // Экологический мониторинг и моделирование экосистем. — 2022. — № 3–4. — С. 20–36.
9. Rinn F., Jäkel S. TSAP, reference manual. — Frank Rinn, Heidelberg, 1996. — 262 p.
10. Holmes R. L. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement // Tree-Ring Bulletin, 1983. — Vol. 43. — P. 69–78.
11. Cook E., Peters K. The smoothing spline: A new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies // Tree-Ring Bulletin. — 1981. — Vol. 41. — P. 45–53.
12. Кухта А. Е., Румянцев Д. Е. Линейный и радиальный приросты сосны обыкновенной в Волжско-Камском и Центрально-Лесном государственных природных заповедниках // Лесной вестник (Forestry bulletin). — 2010. — № 3. — С. 88–95.
13. Румянцев Д. Е., Липаткин В. А., Епишков А. А., Волкова Г. Л. Статистические закономерности изменчивости временных рядов радиального прироста сосны обыкновенной по показателям синхронности на территории Русской равнины // Современные проблемы науки и образования. — 2015. — № 5. — Режим доступа: <http://www.science-education.ru/128-22526> (дата обращения: 20.01.2023).
14. Кобзарь А. И. Прикладная математическая статистика. Для инженеров и научных работников // М.: ФИЗМАТЛИТ, 2006. — 816 с.
15. Kruskal W. H., Wallis W. A. Use of ranks in one-criterion variance analysis // Journal of the American Statistical Association. — 1952. — Vol. 47. — No. 260. — P. 583–621.
16. Стороженко В. Г., Быков А. В., Петров А. В., Бухарева О. А. Устойчивость лесов. Теория и практика биогеоценологических исследований. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. — 173 с.
17. Koukhta A. E., Maksimova O. V. Effects of Growing Season Climatic Factors on Scots Pine Increment for the Middle Volga Region and the White Sea Coast // Russ. Meteorol. Hydrol. — 2022. — No. 47 (1). — P. 50–58.

ON GROWTH VARIABILITY STABILIZATION OF THE SCOTS PINE IN DIFFERENT GEOGRAPHICAL CONDITIONS OF THE EUROPEAN TERRITORY OF RUSSIA

O. V. Maksimova, Ph. D. (Engineering), Leading Researcher, o-maksimova@yandex.ru, Yu. A. Izrael Institute of Global Climate and Ecology, University of Science and Technology "MISIS", Moscow, Russia,

A. E. Koukhta, Ph. D. (Biology), Leading Researcher, anna_koukhta@mail.ru, Yu. A. Izrael Institute of Global Climate and Ecology, Moscow, Russia,

S. B. Suslova, Researcher, s.b.suslova@igras.ru, Institute of Geography Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

References

1. Dolgova E. A., Solomina O. N., Matskovsky V. V., Dobryansky A. S., Semenyak N. A., Shpunt S. S. Prostranstvennaya izmenchivost' prirosta sosny' na Solovetskix ostrovax [Spatial variability of pine growth on the Solovetsky Islands]. *Izv. Akad. Nauk, Ser. Geogr.*, 2019. No. 2. P. 41–50 [in Russian].
2. Kuznetzova V. V., Chernokulsky A. V., Kozlov F. A., Kukhta A. E. Svyaz' linejnogo i radial'nogo prirosta sosny' obyknovnoy s osadkami raznogo genezisa v lesax Kerzhenskogo zapovednika [The Connection Between the Scots Pine's Linear and Radial Increment with Different Genesis of Precipitation in the Forests of the Kerzhenskiy Reserve]. *Izv. Akad. Nauk, Ser. Geogr.* 2020. No. 1. P. 93102 [in Russian].
3. Kukhta A. E., Popova E. N. Klimaticheskij signal v linejnom priroste sosny' obyknovnoy boreal'nyx fitocенозов poberezh'ya Belogo morya [Climatic signal in the linear growth of the Scots pine in boreal phytocenoses of the White Sea coast]. *Problemy ekologicheskogo monitoringa i modelirovaniya ekosistem*. 2020, Vol. 31, No. 3–4. P. 33–45 [in Russian].
4. Chernogaeva G. M., Kuznetsova V. V., Kukhta A. E. Precipitation Effects on the Growth of Boreal Forest Stands in the Volga Region. *Russ. Meteorol. Hydrol.* 2020. No. 45 (12), P. 851–857 [in English].
5. Misi D., Puchalka R., Pearson Ch., Robertson I., Koprowski M. Differences in the Climate-growth Relationship of the Scots Pine: A Case Study from Poland and Hungary. *Forests*, 2019. No. 3 (10): 243 [in English].
6. Sukachyov V. N. Izbrannye trudy v trekh tomah: Osnovy lesnoi tipologii i biogeotsenologii [Selected works in three volumes: Fundamentals of Forest Typology and Biogeocenology] / ed. by E. M. Lavrenko, 1972. *Leningrad: Nauka Publ.* Vol. 1. 419 p. [in Russian].
7. Kukhta A. E., Pcholkina A. V., Poleshchuk A. M. Ocenka otklika drevostoev sosny i eli Central'no-Lesnogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika na transgranichnoe zagryaznenie vozduha metodami Mezhdunarodnoj sovместnoy programmy kompleksnogo monitoringa [The Evaluation of the Pine and Fir Stands Response to Transboundary Pollution on the Central-Forest Reserve Territory Using Methods of the International Cooperative Programme on Integrated Monitoring of Air Pollution Effects on Ecosystems]. *Problemy ekologicheskogo monitoringa i modelirovaniya ekosistem*, 2018. Vol. 29. No. 4. P. 29–37 [in Russian].
8. Maksimova O. V., Koukhta A. E. Variabel'nost' linejnyh i radial'nyh prirostov sosny obyknovnoy poberezh'ya Belogo morya v zavisimosti ot uslovij proizrastaniya [Linear and Radial Growth Variability of the Scots Pine Depending on Growing Conditions on the White Sea Coast]. *Ekologicheskij monitoring i modelirovanie ekosistem*, 2022. No. 3–4. P. 20–36 [in Russian].
9. Rinn F., Jäkel S. TSAP, reference manual. Frank Rinn, Heidelberg, 1996. 262 p. [in English].
10. Holmes R. L. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin*, 1983. Vol. 43. P. 69–78 [in English].
11. Cook E., Peters K. The smoothing spline: A new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies. *Tree-Ring Bulletin*. 1981. Vol. 41. P. 45–53 [in English].
12. Kukhta A. E., Rummyantsev D. E. Linejnyj i radial'nyj prirosty sosny obyknovnoy v Volzhsko-Kamskom i Central'no-Lesnom gosudarstvennyh prirodnyh zapovednikah [Linear and radial increments of the Scots pine in the Volga-Kama and Central-Forest State Natural Reserves]. *Lesnoj vestnik (Forestry bulletin)*, 2010. No. 3. P. 88–95 [in Russian].
13. Rummyantsev D. E., Lipatkin V. A., Epishkov A. A., Volkova G. L. Statisticheskie zakonomernosti izmenchivosti vremennyh ryadov radial'nogo prirosta sosny obyknovnoy po pokazatelyam sinhronnosti na territorii Russkoj ravniny [Statistical patterns of variability of time series of radial growth of the Scots pine according to synchronicity indicators in the territory of the Russian Plain]. *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya*, 2015. No. 5. Available at: <http://www.science-education.ru/128-22526> (accessed: 20.01.2023) [in Russian].
14. Kobzar' A. I. Prikladnaya matematicheskaya statistika. Dlya inzhenerov i nauchnykh rabotnikov [Applied mathematical statistics. For engineers and scientists]. Moscow, FIZMATLIT. 2006. 816 p. [in Russian].
15. Kruskal W. H., Wallis W. A. Use of ranks in one-criterion variance analysis. *Journal of the American Statistical Association*. 1952. Vol. 47. No. 260. P. 583–621 [in English].
16. Storozhenko V. G., Bykov A. V., Petrov A. V., Bukhareva O. A. Ustoichivost' lesov. Teoriya i praktika biogeotsenoticheskikh issledovanii [Sustainability of forests. Theory and practice of biogeocenotic research]. Moscow, Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ. 2018, 173 p. [in Russian].
17. Koukhta A. E., Maksimova O. V. Effects of Growing Season Climatic Factors on Scots Pine Increment for the Middle Volga Region and the White Sea Coast. *Russ. Meteorol. Hydrol.*, 2022. No. 47 (1), P. 50–58 [in English].