



Коновалова Анна Евгеньевна

ЛЕСОВОДСТВЕННЫЕ ОСОБЕННОСТИ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ С
КРАСНЫМИ И ЖЕЛТЫМИ МИКРОСТРОБИЛАМИ В НАСАЖДЕНИЯХ
НАЗАРОВСКО-МИНУСИНСКОЙ МЕЖГОРНОЙ ВПАДИНЫ

4.1.6 – Лесоведение, лесоводство, лесные культуры, агролесомелиорация,
озеленение, лесная пирология и таксация

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном научном учреждении «Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук» Институте леса им. В.Н. Сукачева Сибирского отделения Российской академии наук – обособленном подразделении ФИЦ КНЦ СО РАН (ИЛ СО РАН).

Научный руководитель: **Пименов Александр Владимирович**, доктор биологических наук, зам. директора по научной работе, зав. лабораторией фитоценологии и лесного ресурсоведения.

Официальные оппоненты: **Шейкина Ольга Викторовна**, доктор биологических наук, доцент кафедры лесных культур, селекции и биотехнологии Института леса и природопользования ФГБОУ ВО «Поволжский государственный технологический университет».

Вайс Андрей Андреевич, доктор сельскохозяйственных наук, профессор, и.о. зав. кафедрой лесной таксации, лесоводства и геодезии Института лесных технологий ФГБОУ ВО «Сибирский государственный университет науки и технологий им. академика М.Ф. Решетнева».

Ведущая организация: ФГБУН Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаверова Уральского отделения Российской академии наук.

Защита состоится «10» декабря 2024 г. в 10 часов 00 минут на заседании диссертационного совета Д 24.1.228.05 на базе Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук» по адресу: 660036, г. Красноярск, Академгородок, д. 50/28, ИЛ СО РАН, конференцзал. Тел./факс (391) 243-36-86; E-mail: institute_forest@ksc.krasn.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ИЛ СО РАН и на сайте организации <http://forest.akadem.ru>.

Автореферат разослан «__» _____ 2024 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета

доктор биологических наук, доцент



Гродницкая Ирина Дмитриевна

Общая характеристика работы

Актуальность темы исследования. Современное управление лесами, уровень охраны, защиты и воспроизводства лесов должны соответствовать возросшим социальным, экологическим и экономическим требованиям (Основы государственной политики..., 2013). Предполагается интенсификация лесного комплекса Российской Федерации (Концепция интенсивного использования..., 2015). Снижение рисков, связанных с интенсификацией лесопользования в условиях изменений климата (Павлов, 2009; Постановление Президиума РАН № 195, 2019) помимо организационно-управленческих изменений (Бондарев и др., 2015) требует новых знаний в первую очередь о регулировании роста лесных древесных видов (Бузыкин, 2007), многие нюансы которого остаются недостаточно изученными.

Значимым фактором устойчивости и продуктивности лесных экосистем являются функциональные особенности внутривидовой структуры древесных видов. Наиболее показательными в этом отношении являются виды с обширным географическим ареалом и широкой экологической амплитудой условий произрастания, ярким представителем которых является сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). Элементы внутривидовой структуры *P. sylvestris*, дифференцируемые по окраске мужских генеративных структур (микростробилов или пыльников) – краснопыльниковая (*P.s.* L. f. *erythranthera* Sanio) и желтопыльниковая (*P.s.* L. f. *sulfuranthera* Kozubow) формы, предположительно определяют пластичность вида в широком спектре экологических условий (Дудник, 2006; Тарханов, Бирюков 2013; Пименов, 2015; Седельникова, Пименов, 2015; Аганина, Тарханов, 2016; Темботова и др., 2017). Исследование этих форм в условиях близких к пределу распространения вида раскрывает закономерности поддержания устойчивости ценопопуляций сосны обыкновенной.

Степень разработанности темы. Предыдущие исследования сосны обыкновенной выявили достоверные различия в соотношении числа деревьев краснопыльниковой и желтопыльниковой форм в разных частях ареала вида, на основании чего сформировалось представление о зависимости этого соотношения от общих зонально-климатических условий (Черепнин, 1980). В то же время, различия в соотношении форм в древостоях наблюдались и в пределах одного географического района. В связи с этим, выдвигались различные гипотезы о причинах изменения формовой структуры популяций сосны обыкновенной (Особенности формирования..., 1984; Санников, Петрова, 2003; Дудник и др., 2006; Милютин и др., 2013; Тарханов, Бирюков, 2013; Пименов, 2015). Однако, в настоящее время, отсутствует консолидированное мнение о факторах, под воздействием которых происходит формирование популяций с определенным составом. Значение внутривидового полиморфизма по данному признаку в функционировании популяций сосны обыкновенной, включая лесоводственные свойства и адаптационные способности, до настоящего времени остаются малоизученными.

Цель работы: оценка лесоводственных особенностей краснопыльничковой и желтопыльничковой форм в функционировании ценопопуляций сосны обыкновенной в различных условиях местопроизрастания Назаровско-Минусинской межгорной впадины.

Задачи:

1. Изучение структуры ценопопуляций сосны обыкновенной в контексте соотношения числа деревьев краснопыльничковой и желтопыльничковой форм.
2. Выявление факторов, определяющих формовое соотношение в ценопопуляциях сосны обыкновенной.
3. Анализ структуры древостоев по диаметру стволов с учетом формовой принадлежности деревьев в различных лесорастительных условиях.
4. Оценка лесоводственной роли краснопыльничковой и желтопыльничковой форм в ценопопуляциях сосны обыкновенной.

Научная новизна. Выявлены экотопические особенности в соотношении числа деревьев краснопыльничковой и желтопыльничковой форм в ценопопуляциях сосны обыкновенной Назаровско-Минусинской межгорной впадины.

Впервые теоретико-информационным методом проведено исследование сопряженности соотношения числа деревьев краснопыльничковой и желтопыльничковой форм с признаками условий местопроизрастания, позволившее выявить различные статистически достоверные связи, проанализировать структуры этих связей.

Также, впервые путем расчета информационных показателей проведена оценка сопряженности продуктивности роста деревьев по диаметру и окраске микростробиллов в экотопических разностях естественных и искусственных ценопопуляций сосны обыкновенной, выявившая лесоводственные особенности краснопыльничковой и желтопыльничковой форм.

Теоретическая и практическая значимость материала. Результаты работы вносят существенный вклад в познание лесоводственных особенностей краснопыльничковой и желтопыльничковой форм сосны обыкновенной, механизма адаптации ценопопуляций сосны обыкновенной. Полученные результаты могут быть полезны специалистам в области ботаники, экологии, лесоведения и лесоводства при исследовании популяционной структуры различных насаждений сосны обыкновенной, а методический подход может быть применен для исследования лесоводственных особенностей ценопопуляций различных растений.

Материалы исследования имеют практическое значение для устойчивого управления лесами, лесоводства, искусственного лесовосстановления и селекции. Учет лесоводственных особенностей форм сосны обыкновенной при проведении лесохозяйственных мероприятий позволит сохранить функциональную устойчивость лесных экосистем при повышении интенсивности ведения хозяйства. Методика и результаты исследования могут быть включены в лекционные курсы биологических специальностей.

Методология и методы исследования. Работа включала в себя проектирование, проведение исследования, оценку и самооценку результатов. Концептуальная стадия включала в себя выявление противоречия и

формулирование проблемы, определение цели и выбор критериев. На следующей стадии проводилось построение гипотезы с дальнейшим ее уточнением. На стадии конструирования проводилось определение задач и ресурсных возможностей. После проведения технологической подготовки было проведено исследование, включающее теоретический и эмпирический этапы. Затем последовало оформление результатов, включающее апробацию и оформление итогов работы.

В основу диссертационного исследования был положен системный подход (Берталанфи, 1969). Теоретической основой также послужили концепция биогеоценоза, постулирующая комплексный подход к изучению связей биоценозов с условиями местообитания (Сукачев, 1972), представления о ценопопуляции, как о части популяции, развивающейся в границах биогеоценоза (Любарский, 1976; Робатнов, 1978 и др.), теория микроэволюции (Грант, 1991, Гродницкий, 2002 и др.), морфологический подход к изучению эколого-географической вариабельности древесных видов (Правдин, 1964; Мамаев, 1973; Видякин, 2001 и др.). В ходе работы над диссертацией использовались методы полевых исследований (топоэкологического профилирования), морфофенотипический, биометрический, сравнительно-экологический, лесоводственно-таксационный и статистические (в том числе теории информации).

Положения, выносимые на защиту:

1. Условия местопроизрастания определяют соотношение краснопыльничковой и желтопыльничковой форм в ценопопуляциях сосны обыкновенной.

2. Условия местопроизрастания неодинаково влияют на рост ствола по диаметру краснопыльничковой и желтопыльничковой форм сосны обыкновенной.

3. Краснопыльничковая и желтопыльничковая формы сосны обыкновенной имеют различные экологические предпочтения, в связи с чем представляют собой компоненты внутривидового разнообразия, обеспечивающие выживаемость и эффективность продукционного процесса вида в широком диапазоне лесорастительных условий.

Степень достоверности и апробация результатов. Достоверность исследования основывается на: тщательном анализе широкого круга выполненных ранее научно-исследовательских работ по предмету исследования, большом объеме эмпирических данных, собранных в ходе полевых работ, применении апробированного научно-методического аппарата, подборе адекватного статистического метода обработки результатов наблюдений. Результаты исследования хорошо согласуются с рядом отечественных работ, освещающих вопросы морфологии, физиологии и экологии сосны обыкновенной. Также аналогичные результаты исследования внутривидового разнообразия популяций сосны обыкновенной были получены на территориально отдаленных объектах другими авторами.

Личный вклад автора. Работа выполнена в Институте леса им. В.Н. Сукачева СО РАН – обособленном подразделении ФИЦ КНЦ СО РАН. Совместно с руководителем диссертации были поставлены цель и задачи

исследования, апробирована методика натурных обследований, обсуждались полученные результаты. Основной сбор эмпирических данных проводился автором совместно с сотрудниками лаборатории фитоценологии и лесного ресурсоведения. Непосредственно автором осуществлялись обработка, анализ, интерпретация и обобщение полученных результатов.

Материалы диссертации были представлены в рамках следующих мероприятий: Всероссийская научно-практическая конференция «Ландшафтное планирование», 13-15 октября 2011 г., г. Москва; Всероссийская научная конференция с международным участием «Биоразнообразие и культуроценозы в экстремальных условиях», 20-22 августа 2012 г., г. Апатиты; Международная конференция «Биогеоценология и ландшафтная экология: итоги и перспективы», 28-30 ноября 2012 г., г. Томск; Вторая всероссийская научная конференция (с международным участием) «Окружающая среда и устойчивое развитие регионов», 9-11 октября 2013 г., г. Казань; Всероссийская научная конференция с международным участием, посвященная 70-летию Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН «Лесные биогеоценозы бореальной зоны: география, структура, функции, динамика», 16-19 сентября 2014 г., г. Красноярск; XIII Убсунурский Международный симпозиум «Экосистемы Центральной Азии: исследования, сохранение, рациональное использование», 4-6 июля 2016 г., г. Кызыл; Всероссийская научно-практической конференция с международным участием «Интенсификация лесного хозяйства России: проблемы и инновационные пути решения», 19-23 сентября 2016 г., г. Красноярск; IV международная научная конференция «Экология и география растений и растительных сообществ» 16-19 апреля 2018 г., г. Екатеринбург; Всероссийская конференция с международным участием, посвященная 75-летию Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН «Лесные экосистемы бореальной зоны: биоразнообразие, биоэкономика, экологические риски», 26-31 августа 2019 г., г. Красноярск.

Основные результаты работы изложены в 11 научных работах, из них 2 статьи в рецензируемых изданиях, рекомендованных Высшей аттестационной комиссией Министерства образования и науки Российской Федерации по специальности «Лесоведение, лесоводство, лесные культуры, агролесомелиорация, озеленение, лесная пирология таксация», 9 материалов и тезисов докладов на конференциях различного уровня, включая международные.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 5 глав и заключения. Список цитируемой литературы включает 229 наименований, из них 62 на иностранных языках. Всего в диссертации 127 стр., 47 рисунков и 18 таблиц.

Благодарности. Я глубоко признательна своему научному руководителю д.б.н. А.В. Пименову за постановку актуальной проблемы, всемерную поддержку и постоянную помощь. Благодарю к.ф.-м.н. Г.Б. Кофмана за обсуждения на всех этапах работы, советы и конструктивную критику, д.б.н., профессора Д.И. Назимову за сохранение и передачу традиций школы академика В.Н. Сукачева. Признательна д.б.н. В.В. Виноградову за помощь в проведении полевых работ в Минусинских ленточных борах.

Основное содержание работы

Глава 1. Исследования формового разнообразия сосны обыкновенной

На основании генетически закрепленных вариаций окраски микростробиллов различают две формы сосны обыкновенной – *Pinus sylvestris* L. f. *erythranthera* Sanio и *Pinus sylvestris* L. f. *sulfuranthera* Kozubow, которые принято в лесоведении и лесоводстве называть краснопыльниковой и желтопыльниковой.

Помимо особенностей соотношения краснопыльниковой и желтопыльниковой форм в популяциях (Козубов, 1962; Правдин, 1964; Черепнин, 1980; Особенности формирования популяции сосны обыкновенной, 1984; Санников, Петрова, 2003; Дудник и др., 2006; Пименов, Седельникова, 2009; Новикова, 2012; Тарханов, Бирюков, 2013; Пименов, 2015; Седельникова, Пименов, 2015; Темботова и др., 2017), также существуют различия между ними на физиологическом уровне. Сама особенность окраски микростробиллов у желтопыльниковых сосен обусловлена содержанием хлорофилла и повышенным содержанием каротиноидов, а у краснопыльниковых – содержанием каротиноидов, отличных по составу пигментов и повышенным в десятки раз содержанием антоцианов (Козубов, 1962). При этом поверхность микростробиллов окрашена одним слоем пигмента, стабильным в онтогенезе, в пределах дерева и клона. На индивидуальном уровне по каждому пигменту имеется непрерывная изменчивость от светлых до темных тонов, вследствие чего дискретны именно вариации пигмента: желтый и красный (Видякин, 2004).

В условиях постоянного избыточного увлажнения почвы в низовье Северной Двины выявлены существенные различия биохимических показателей у краснопыльниковой и желтопыльниковой форм (Тарханов, 2011; Тарханов, Пинаевская, 2015; Аганина, Тарханов, 2016).

В популяциях сосны Ширинского, Минусинского и Балгазынского боров И.В. Тихоновой выявлена сопряженность признака желтопыльниковости с ксерофитизацией хвои и кроны деревьев (Сосна степных и лесостепных боров Сибири, 2013). Однако, автор предположила, что они, хотя и строго наследуются, но слабо связаны с особенностями роста и реакции на условия среды.

Таким образом, вопрос связи соотношения деревьев с различной окраской микростробиллов в ценопопуляциях сосны обыкновенной с различными условиями произрастания, а также их роли в обеспечении устойчивости остается недостаточно изученным.

Глава 2. Сосняки Назаровско-Минусинской межгорной впадины

2.1. Природно-климатические особенности Назаровско-Минусинской межгорной впадины

Район исследования расположен в Назаровско-Минусинской межгорной впадине Алтае-Саянской горной страны (Средняя Сибирь, 1964; Рельеф Алтае-Саянской горной области, 1988). Климат резкоконтинентальный (Справочник по климату СССР ..., 1970).

Почвы каштановые, черноземы от южных и обыкновенных до выщелоченных, горные лесные, горные подзолистые и дерново-подзолистые (Градобоев, 1954).

В растительном покрове среди степной растительности преимущественно развиты различные формации луговых степей и их петрофитных вариантов по крутым южным склонам. Значительные площади занимают остепненные суходольные луга. Лесные фитоценозы представлены березняками, лиственничниками и сосняками. По долинам рек развиты осоково-злаковые луга, низинные травяные болота и заросли кустарников (Растительный покров Хакасии, 1976).

2.2. Объекты исследования

Объектом послужили ценопопуляции *P. sylvestris*, занимающие типичные боровые и петрофитные экотопы Назаровско-Минусинской межгорной впадины, а также искусственные насаждения в степной зоне (таблица 1).

В ходе работ в 2012-2014 гг. было заложено 29 постоянных лесоводственных пробных площадей (ПП) в травяно-болотной (ТБ – № 11, 14, 15, 26), разнотравной (РТ – № 21, 29), вейниково-разнотравной (ВНРТ – № 13, 23, 24), мезофильно-разнотравной (МезРТ – № 16, 27) остепненно-разнотравной (ОСРТ – № 1-8, 17, 19, 20, 28), олиготрофно-разнотравной (ОЛРТ – № 9, 10), лишайниковой остепненной (ЛишОС – № 18, 22), ритидиевой (РИТ – № 12, 25) группах типов леса; обследовано 1209 деревьев.

Глава 3. Методы выявления лесоводственных особенностей краснопыльничковой и желтопыльничковой форм сосны обыкновенной

3.1. Общие подходы

Изучение лесоводственных особенностей форм *P. sylvestris* представляет собой задачу по анализу сложных объектов, систем, которые представляют собой как отдельные особи, так и целые насаждения, чья деятельность обуславливается взаимодействием эндогенных и экзогенных факторов (Морозов, 1949; Нестеров, 1954; Сукачев, 1972; Никитин, Швиденко, 1978). Исходя из этого, использовался системный подход (Эшби, 1959; Берталанфи, 1969; Одум, 1986а).

В качестве элементарной единицы совокупности растений одного вида рассматривается ценопопуляция, развивающаяся в границах относительно-однородных условий (Любарский, 1976; Работнов, 1978), в пределах которых однородны взаимоотношения между членами ценопопуляции и условиями местообитания, и между особями ценопопуляции (Корчагин, 1964; Одум, 1986б).

В качестве генетически детерминированных маркеров выбран фен окраски микростробиллов.

В то же время, рост растения является реакцией генома на факторы внешней среды, происходящей посредством комплекса физиологических процессов (Судачкова, 1977). Поскольку признак роста по диаметру сосны обыкновенной наследуется слабо (Райт, 1978), определяющую роль в данном случае имеют лесорастительные условия. Исходя из этого, таксационный диаметр

рассматривался, как один из показателей реакции генотипа на комплекс условий местопроизрастания.

Таблица 1. Основные характеристики пробных площадей

ПП №	Формула насаждения	Средний возраст, лет	Средняя высота, м	Средний диаметр, см	Густота, шт./га	Относительная полнота	Группы типов леса	Высота, м над у. м.
1	10С+Л	50	9,8	23,5	233	0,57	ОСРТ	657
2	10С	60	11	17,8	321	0,28	ОСРТ	671
3	5С4Л1Б	60	11	16,5	275	0,2	ОСРТ	672
4	6С3С1Б+Л	50	11	11,5	436	0,16	ОСРТ	676
5	10С	100	15,8	37,5	178	0,6	ОСРТ	665
6	10С	47	8,93	18,9	242	0,36	ОСРТ	660
7	5С5С	45	14	26	264	0,46	ОСРТ	655
8	7С2С1Л	60	11	22	237	0,32	ОСРТ	598
9	10С+Л	71	9,55	15,5	413	0,42	ОЛРТ	542
10	10С	55	6,86	14,6	76	0,06	ОЛРТ	360
11	10С	55	6,36	15,6	68	0,08	ТБ	358
12	10С	55	11,6	20,6	230	0,6	РИТ	355
13	10С	55	11,8	19,6	461	0,5	ВНРТ	356
14	10С	55	6,94	11,8	766	0,4	ТБ	354
15	10С	55	6,31	11,3	1378	0,8	ТБ	354
16	10С	40	14	13	2185	0,95	МезРТ	556
17	10С+Б	160	9,16	21,8	122	0,2	ОСРТ	688
18	10С	160	16,6	25,9	233	0,46	ЛишОС	585
19	10С+Б	80	10,5	12,1	453	0,21	ОСРТ	577
20	9С1Б	30	7,94	9,49	456	0,17	ОСРТ	615
21	9С1Л+Б	100	14,1	24,1	64	0,18	РТ	640
22	9С1С	90	10,8	19,3	182	0,2	ЛишОС	533
23	10С	90	12,3	26,8	67	0,13	ВНРТ	548
24	10С	50	15,7	32	108	0,27	ВНРТ	284
25	10С	65	17,6	31,4	352	0,81	РИТ	330
26	10С	60	12,4	23	316	0,5	ТБ	278
27	10С	270	20,1	38	198	0,84	МезРТ	286
28	7С3С	95	18	36,9	126	0,4	ОСРТ	325
29	10С	55	18	33,4	274	0,72	РТ	270

Поэтому, во-первых, анализировалось влияние факторов среды на формовой состав ценопопуляций, во-вторых, на интенсивность роста ствола краснопыльниковой и желтопыльниковой форм.

Проводилось сравнительное изучение состава и структуры ценопопуляций *P. sylvestris* по экологическим рядам (Корчагин, 1964).

3.2. Полевые исследования

Закладка пробных площадей осуществлялась в соответствии с ОСТ 56-69-83 «Площади пробные лесоустроительные. Метод закладки», за исключением

требований к объему перечета деревьев, обеспечивая однородность участков (Кузьмичев, 1977; Доспехов, 1985; Методы изучения..., 2002). Пробные площади размещались на топоэкологических профилях, равномерно охватывая характерные для районов исследования геоморфологические комплексы (Юнатов, 1964).

Применялся перечислительный метод таксации с оценкой ландшафтно-экологической приуроченности участков. По окраске микростробилов определялась форма каждого дерева. Тип леса устанавливался по классификации В.Н. Сукачева (Сукачев, Зонн, 1961), тип условий местопроизрастания по классификации Алексеева-Погребняка (Погребняк, 1968).

3.3. Первичная обработка данных полевых исследований

Таксационные характеристики древостоев рассчитаны по стандартным методикам (Анучин, 1971; ОСТ 56-109-99).

3.4. Анализ эмпирических данных

Вычислялись сводные статистические характеристики (Иванова и др., 1981; Доспехов, 1985), критерий Шапиро-Уилка (Хан, Шапиро, 1969; Shapiro, Wilk, 1965), критерий Шапиро-Франсиа (Дэйвид, 1979), критерий Уэлча, критерий Фишера, критерий Манна-Уитни и критерий Сиджела-Тьюки (Кобзарь, 2006).

Рассмотрение ценопопуляции, как элемента биогеоценоза, является предпосылкой применения к ней системного подхода и количественных методов изучения связей, получивших развитие в теории информации (Шеннон, 1963; Винер, 1983). Информационный анализ хорошо зарекомендовал себя при оценке связей биологических систем (Арманд, 1975; Пузаченко, Скулкин, 1981; Legendre, 1998; Orłóci at al., 2002; Hampe et al., 2003; Kang, 2007).

Данные о ценопопуляциях сосны комбинировались в двухкомпонентные системы (двухвходовые таблицы сопряженности). По ним рассчитывались информационные характеристики (Кульбак, 1967; Вентцель, 1969; Елисеева, 1982). Формулы расчета важнейших энтропийных характеристик приведены в таблице 2.

Таблица 2. Основные информационные характеристики

Информационная характеристика	Формула
Энтропия подсистемы	$H(X) = -\sum_{i=1}^n p_i \log p_i$
Общая энтропия системы	$H(X, Y) = -\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^m P_{ij} \log P_{ij}$
Полная взаимная информация	$I(X, Y) = H(X) + H(Y) - H(X, Y)$
Минимальная статистически значимая общая взаимная информация	$I_0 = \chi^2 df / (2n)$
Коэффициент нормированной информации	$R_{X Y} = \frac{I(X, Y)}{H(X)}$

Частная информация	$I_{x_i \leftrightarrow y_j} = \log \frac{P_{ij}}{P_i r_j}$
--------------------	---

Теоретико-информационный анализ позволяет находить даже слабо уловимые (экспертно) связи биологических объектов, проводить сравнение связей разных систем, выявлять структуры внутрисистемных связей. Метод имеет ряд преимуществ: полное отсутствие предварительных предположений о характере распределения выборки, применимость к номинальным шкалам, нечувствительность к перестановкам переменных и нулевым значениям и др. (Кульбак, 1967; Кофман и др., 2014).

В расчетах использовался логарифм при основании 2 и энтропия измерялась в битах. Во всех расчетах использовался уровень значимости $p=0,95$.

Глава 4. Влияние экотопических условий на соотношение краснопыльничковой и желтопыльничковой форм сосны обыкновенной в древостоях

4.1. Взаимосвязи признаков условий местопроизрастания в Назаровско-Минусинской межгорной впадине

Интегральные показатели экотопических условий во многом отражают воздействие одних и тех же факторов среды, под влиянием которых происходит рост и отпад деревьев. В результате проявляются различные особенности в структуре древостоев. Поэтому первым шагом стало выявление связей между признаками условий произрастания характерных для изучаемой территории.

Во всех вариантах подсистемы являются достоверно не независимыми. Все характеристики условий местопроизрастания имеют сильную связь с высотным местоположением (бонитет – $R_{X/Y} = 0,27$; трофотоп – $R_{X/Y} = 0,18$; гигротоп – $R_{X/Y} = 0,23$; группы типов леса – $R_{X/Y} = 0,39$). На каждом интервале высот альтернативно представлены высокий и низкий классы бонитета, очевидно отражающие локальные понижения и повышения рельефа, в соответствии с которыми меняются и почвенно-гидрологические условия. В целом, группы типов леса наиболее полно характеризуют лесорастительные условия.

4.2. Сопряженность густоты насаждений с высотным местоположением, бонитетом, трофотопом, гигротопом и группами типов леса

Густоты насаждений и признаки условий местопроизрастания статистически достоверно связаны. При этом высокие значения коэффициента нормированной информации свидетельствуют о сильной зависимости от условий среды (высотное местоположение – $R_{X/Y} = 0,1736$; бонитет – $R_{X/Y} = 0,2476$; трофотоп – $R_{X/Y} = 0,2891$; гигротоп – $R_{X/Y} = 0,2886$; группы типов леса – $R_{X/Y} = 0,3840$). Трофотоп оказывает немного большее влияние на густоту, чем гигротоп. Это подтверждает представление о сильной зависимости густоты от почвенного плодородия (Пшеничникова, 1989). Наибольшее значение коэффициента нормированной информации характеризует влияние комплекса лесорастительных

условий, описываемого группами типов леса, которое показывает 38% зависимость густоты от условий местопроизрастания.

Таким образом, помимо естественноисторического фактора начальной густоты насаждения, складывающейся в момент прорастания семян в силу наличия или отсутствия источников обсеменения, фитоценотической обстановки, погодных условий и т.д., сильнейшее влияние на густоту к возрасту репродуктивной спелости оказывают экотопические условия. Густота древостоев и экотопические условия являются связанными, но не полностью взаимозависимыми факторами развития ценопопуляций сосны. Поэтому в анализе условий, влияющих на формовую структуру ценопопуляций, они должны рассматриваться как отдельные подсистемы, но при интерпретации результатов важно учитывать их взаимодействие между собой.

4.3. Структура ценопопуляций сосны обыкновенной по соотношению краснопыльниковой и желтопыльниковой форм

В большинстве анализируемых ценопопуляций *P. sylvestris* преобладает желтопыльниковая форма (от 50 до 100%). Долевое участие деревьев краснопыльниковой формы в среднем составляет $13,6 \pm 2,5$ %.

4.4. Сопряженность структуры ценопопуляций сосны обыкновенной по соотношению краснопыльниковой и желтопыльниковой форм с признаками условий местопроизрастания

Во всех вариантах расчетов подсистемы не независимы. Наименьшую связь имеют трофность почв и бонитет древостоя. Наибольшая связь у групп типов леса. Влияние высотного местоположения в 2,3 раза меньше влияния локальных условий произрастания, характеризуемых группами типов леса, и незначительно превышает влияние почвенного увлажнения. Это следствие «зашумления» общеклиматических связей влиянием более локальных факторов (особенностей мезо- и микрорельефа, подстилающих горных пород и т.д.).

При сравнении связи признаков условий произрастания с густотой насаждения и его формовым составом, в последнем случае связь значительно слабее. Наименьшая разница влияния принадлежит высотному местоположению. Из чего следует, что, несмотря на умеренные значения коэффициента нормированной информации (около 0,1), влияние высотного местоположения на характеристики древостоя стабильно существенно. Формовой состав в 19,6 раза меньше зависит от почвенного плодородия, чем густота насаждения. Таким образом, значимыми факторами для формирования насаждения с определенным соотношением форм являются климатические особенности, характеризующиеся изменением высотного местоположения, и характер почвенного увлажнения. В то же время, на формирование насаждения определенной густоты влияние оказывает, прежде всего, плодородие и, в меньшей степени характер почвенного увлажнения. Это позволяет рассматривать формы в качестве генетически обусловленных внутривидовых единиц с определенной требовательностью к условиям среды.

Глава 5. Таксационные диаметры краснопыльничковой и желтопыльничковой форм сосны обыкновенной в различных экологических условиях

5.1. Распределение диаметров краснопыльничковой и желтопыльничковой форм сосны обыкновенной

Структура древостоев по диаметрам краснопыльничковой и желтопыльничковой форм в различных лесорастительных условиях может кардинальным образом отличаться. Например, при небольших различиях в густоте (ПП № 22 – 182 шт./га, № 24 – 108 шт./га) очевидна разница вариационных рядов диаметров двух форм в сосняке лишайниковом остепненном и вейниково-разнотравном на ПП № 22 и № 24 соответственно (рисунок 1). Это, косвенно, подтверждает индивидуальную зависимость продуктивности роста по диаметру данных форм от условий местопроизрастания.

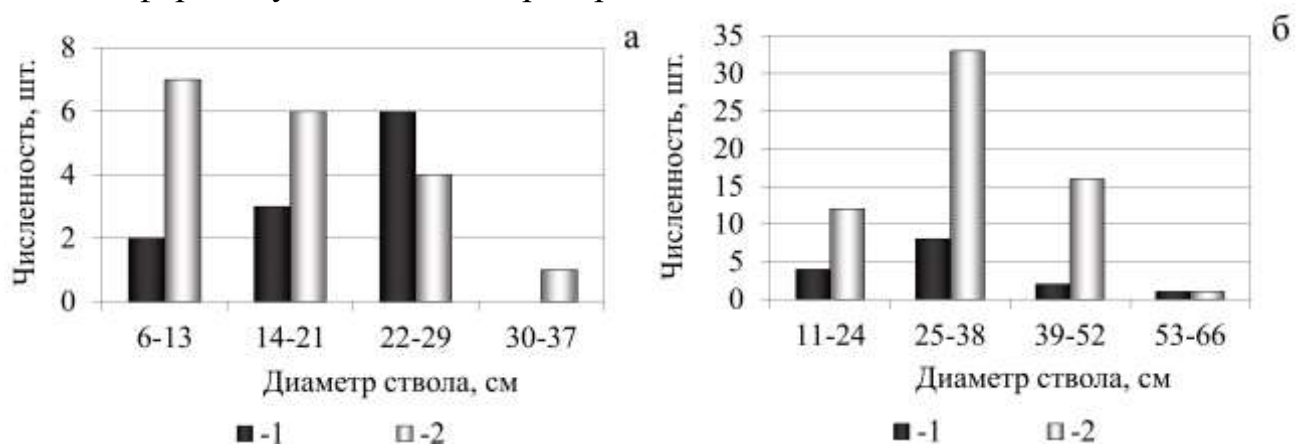


Рисунок 1. Распределение диаметров форм сосны; а – ПП № 22, б – ПП № 24; 1 – *P. sylvestris* f. *erythranthera*, 2 – *P. sylvestris* f. *sulfuranthera*

Деревья краснопыльничковой формы имеют больший средний диаметр только в олиготрофно-, вейниково-разнотравной и лишайниковой остепненной группах типов леса в довольно сухих условиях (ПП № 9, 10, 13 и 22).

Близкими средними значениями характеризуются распределения обеих форм в травяно-болотной группе типов леса с различной густотой насаждения (ПП № 15 – 1378 шт./га и № 26 – 316 шт./га). Таким образом, густота влияет на разницу среднего диаметра насаждения в целом (ПП № 15 – 11,3 см, № 26 – 23 см), но не на средние диаметры форм в каждой ценопопуляции.

5.2. Сопряженность таксационного диаметра с густотой и формовым составом насаждений

Густота древостоя достоверно умеренно влияет на структуру древостоя по диаметру ($R_{YX} = 0,128769$).

Информационными характеристиками систем «окраска микростробилов - таксационный диаметр» в различных лесорастительных условиях выявлено, что все рассмотренные подсистемы статистически достоверно связаны. При интродукции минусинской популяции в сухостепные условия связь сохраняется. Такая сопряженность имеется как в сосняках южной части Минусинской котловины, так и в петрофитных сосняках Кузнецкого Алатау и Батеневского

кряжа. Соответствие диаметра ствола деревьям определенной формы свойственно сосне в целом на территории Назаровско-Минусинской межгорной впадины.

Влияние формовой принадлежности на диаметр принимает как малые значения ($R_{yx} \approx 0,0052$ на ПП № 25), так и средней силы, приближающиеся к 0,1. А на ПП № 18 коэффициент нормированной информации приблизительно 0,2.

Если сравнивать связи густоты и формовой принадлежности дерева, то в большинстве случаев последняя на один-два порядка слабее влияет на таксационный диаметр, но остается статистически значимой. А в отдельном случае превышает приблизительно в 1,6 раза, что, по-видимому, обусловлено олиготрофными условиями, в которых сформировалось насаждение с равным участием обеих форм. Это показывает, насколько сильной может быть зависимость роста от генетических особенностей, связанных с окраской микростробиллов.

5.3. Структура связи таксационного диаметра с краснопыльниковой и желтопыльниковой формами сосны обыкновенной в различных условиях местопроизрастания

5.3.1. Петрофитные сосняки Батеневского кряжа

На юго-восточном склоне 8° в сосняке остепненно-разнотравной группы типов леса деревья краснопыльниковой формы имеют исключительно небольшой диаметр ствола (рисунок 2а). На крутом юго-западном склоне в сосняке олиготрофно-разнотравном краснопыльниковая форма имеет положительную связь со средним и большим диаметром (рисунок 2б). При этом средний диаметр ствола больше на участке, относящемся к остепненно-разнотравной группе типов леса (ПП № 1 – 23,5 см, ПП № 9 – 15,5 см) в более благоприятных лесорастительных условиях.

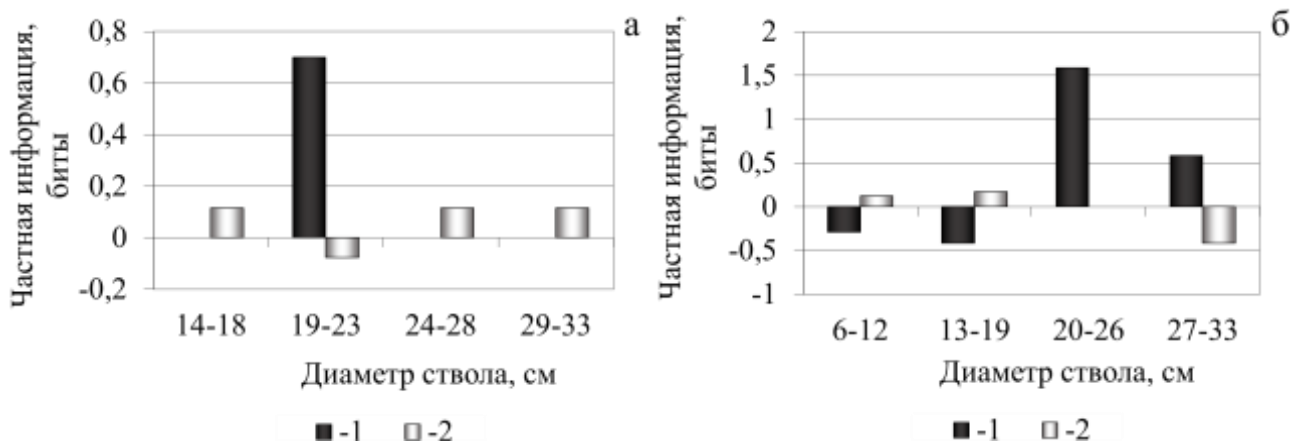


Рисунок 2. Структура связи диаметров стволов и форм сосны; а – ПП № 1, б – ПП № 9; 1 – *P. sylvestris* f. *erythranthera*, 2 – *P. sylvestris* f. *sulfuranthera*

5.3.2. Петрофитные сосняки Кузнецкого Алатау

В сосняке вейниково-разнотравном на выпуклой форме рельефа (ПП № 23) у деревьев краснопыльниковой формы зафиксированы различные диаметры, но информационный анализ показал их связь с большим диаметром. На крутом юго-

восточном склоне (ПП № 18) деревья краснопыльниковой формы связаны с наименьшим, а на крутом южном склоне – с большим диаметром.

5.3.3. Боровые, петрофитные и припойменные сосняки южной части Минусинской котловины

В сосняке мезофильно-разнотравном (ПП № 27) установлена связь деревьев краснопыльниковой формы с диаметрами ниже среднего (в насаждении). В остальных сосняках они имели различные диаметры, но связаны в большей степени с максимальным диаметром.

5.3.4. Искусственные сосняки на приозерном склоне оз. Шира

Различия частной информации в древостоях одного возраста и происхождения, являются результатом влияния экотопических особенностей. При недостаточном увлажнении, на выпуклых элементах рельефа с наветренной стороны, в летние месяцы сильнее страдающих от суховеев, и на отдалении от береговой линии, сопряженность имеет сходный вид: положительные значения частной информации краснопыльниковой формы с большими диаметрами стволов и желтопыльниковой – с меньшими. В условиях лучшего обеспечения почвенной влагой на вогнутом элементе рельефа, вблизи и на среднем удалении от береговой линии основное количество деревьев с большим диаметром ствола относится к желтопыльниковой форме, а к деревьям краснопыльниковой формы – средние или малые.

В искусственных насаждениях сосны, созданных в ксерофитных условиях Ширинской степи, в экстремальных условиях роста, связанных с особым дефицитом влаги или периодическим почвенным переувлажнением, повышается участие в насаждениях краснопыльниковой формы. В условиях особенно жесткого недостатка влаги она имеет сравнительно больший диаметр. Краснопыльниковая форма проявляет толерантность в отношении воды, ее представители эвригидричны. Желтопыльниковая форма более чувствительна в этом отношении, что представляет форму специализации. Такие особи более эффективны в усвоении поступающей энергии и продукционном процессе (Одум, 1986а). Будучи стеногидричны, в подходящих условиях они отличаются большим диаметром ствола. При этом климатические условия, по-видимому, благоприятствуют общему доминированию по численности желтопыльниковой формы.

При зарастании территории возобновление формируется с промежуточным формовым составом по отношению к смежным экотопически отличающимся древостоям. В процессе естественного изреживания происходит отпад деревьев наименее приспособленной к условиям формы. При близком к оптимальному для сосны почвенному увлажнению особи желтопыльниковой формы побеждают в борьбе за жизненное пространство, в результате увеличиться отпад представителей краснопыльниковой формы. В менее благоприятных условиях, конкурентное давление на краснопыльниковую форму ниже. В результате снижения отпада увеличиться ее участие в древостое. Обеим формам для успешного роста требуется определенный диапазон состояний среды,

экстремальные условия угнетают обе формы. На критически бедных и очень сухих почвах в лишайниково-остепленном сосняке и в избыточно влажных условиях травяно-болотных сосняков наблюдается сильное снижение роста по диаметру обеих форм.

Возможность для успешного роста краснопыльниковой формы возникает вследствие их повышенной терпимости к отклонению от оптимума влажности и плодородия почв. Это наблюдается в узком промежутке диапазона условий среды (олиготрофно-разнотравных сосняках на бедных сухих почвах). В остальных условиях, диаметры ствола желтопыльниковой формы больше, что говорит о ее значительном конкурентном преимуществе на большей части градиента лесорастительных условий исследуемой территории.

Выводы

1. В Назаровско-Минусинской межгорной впадине насаждения сосны обыкновенной сформированы преимущественно желтопыльниковой формой, как и в других частях ареала с условиями, в целом, благоприятными для вида. Участие краснопыльниковой формы в древостоях значительно меньше и непостоянно, что типично для большей части ареала сосны обыкновенной.

2. Высокие коэффициенты нормированной информации признаков условий местопроизрастания свидетельствуют об экотопической обусловленности соотношения краснопыльниковой и желтопыльниковой форм в ценопопуляциях сосны обыкновенной. Максимальное влияние на структуру ценопопуляций оказывает лимитирующий фактор почвенного увлажнения, который отражается такими признаками как гигротоп и группа типов леса.

3. В олиготрофных условиях Назаровско-Минусинской межгорной впадины таксационный диаметр дерева в большей степени определяется формовой принадлежностью, а не густотой древостоя, как в других условиях.

4. На выровненных и вогнутых участках рельефа в благоприятных для сосны обыкновенной условиях увлажнения лучшая выживаемость и больший таксационный диаметр ствола характерен деревьям желтопыльниковой формы.

5. На участках с выпуклой формой рельефа и недостаточным увлажнением лучшая выживаемость и больший таксационный диаметр ствола характерен представителям краснопыльниковой формы.

6. На пониженных участках рельефа в условиях сезонного избыточного увлажнения при высокой густоте древостоя лучшая выживаемость характерна деревьям краснопыльниковой формы, а больший таксационный диаметр стволов – деревьям желтопыльниковой формы.

7. Вместе с методами описательной, параметрической и непараметрической статистики применение теоретико-информационного метода существенно улучшило качество математической обработки данных о таксационном диаметре краснопыльниковой и желтопыльниковой форм сосны обыкновенной в различных лесорастительных условиях. Высокая чувствительность информационных характеристик позволила получить достоверные значения связи при относительно небольших объемах выборки, что особенно важно при статистической обработке

данных обследования разреженных насаждений и однородных по лесорастительным условиям участков малой площади.

8. Результаты исследований естественных и искусственных сосняков Назаровско-Минусинской межгорной впадины подтверждают гипотезу об адаптивной роли краснопыльниковых и желтопыльниковых форм, как структурных элементов в ценопопуляциях, повышающих пластичность вида в широком спектре условий местопроизрастания.

9. При формировании насаждений в экстремальных экотопах предпочтение следует отдавать краснопыльниковой форме сосны обыкновенной, способной не только выживать в условиях неблагоприятного увлажнения, но и успешно продуцировать стволовую древесину при недостатке влаги. При плантационном выращивании высокопродуктивных искусственных насаждений в условиях нормального или близкого к нему увлажнения предпочтение следует отдавать желтопыльниковой форме сосны. Такая стратегия позволит снизить уровень отпада и повысить стволовую продуктивность искусственных насаждений Назаровско-Минусинской межгорной впадины.

Перспективным представляется изучение лесоводственных особенностей краснопыльниковой и желтопыльниковой форм сосны в других природно-географических условиях. Особый интерес могут представлять ценопопуляции сосны в условиях контрастных, проанализированных в работе. Целесообразно исследование на северном пределе распространения *P. sylvestris*, а также в гумидных и супергумидных районах. Это позволит расширить представления о значимости форм сосны обыкновенной для поддержания устойчивости вида в широком спектре природно-климатических условий и повысить надежность прогнозирования естественной и антропогенной динамики лесных экосистем с ее участием.

Список работ, опубликованных автором по теме диссертации

Статьи, опубликованные в изданиях, рекомендованных ВАК:

1. Пименов, А.В. Экотипическая обусловленность соотношения желто- и краснопыльниковой форм в южносибирских популяциях сосны обыкновенной / Пименов А.В., **Коновалова А.Е.**, Коновалова М.Е., Кофман Г.Б., Седельникова Т.С., Ефремов С.П. // Лесоведение. – 2020. – № 6. – С. 493 – 502.

2. **Коновалова, А.Е.** Особенности роста по диаметру красно- и желтопыльниковой форм сосны обыкновенной / **Коновалова А.Е.**, Коновалова М.Е., Пименов А.В. // Сибирский лесной журнал. – 2020. – № 3. – С. 63 – 72.

Работы, опубликованные в материалах конференций:

1. Назимова, Д.И. Конкретизация внутриландшафтных связей в низкогорном рельефе методами информационного анализа / Назимова Д.И., Кофман Г.Б., Коновалова М.Е., **Коновалова А.Е.** // Всероссийская научно-практическая конференция «Ландшафтное планирование» (Москва, 13–15 октября 2011 г.) / Издательство Московского государственного университета. – М., 2011. – С. 59 – 62.

2. Коновалова, М.Е. Роль пирогенного фактора при интродукции сосны обыкновенной в сухостепные условия Хакасии / Коновалова М.Е., **Коновалова**

А.Е. // Биоразнообразии и культуросоциозы в экстремальных условиях: Материалы докладов Всероссийской научной конференции с международным участием, ПАБСИ КНЦ РАН (Апатиты-Кировск, 20–22 августа 2012 г.) / Сост. М.О. Иноземцева / «К&М». – Апатиты, 2012. – С. 64 – 65.

3. **Коновалова, А.Е.** Изменчивость морфологических признаков сосны обыкновенной в искусственных насаждениях Ширинской степи Хакасии. Биогеоценология и ландшафтная экология: итоги и перспективы: материалы IV Международной конференции, посвященной памяти Ю.А. Львова, 28–30 ноября / **Коновалова А.Е.**, Пименов А.В. / Томский гос. ун-т, Науч.-исслед. ин-т биологии и биофизики, Томское отд-ние Российского ботанического о-ва, Томское отд-ние О-ва почвоведов им. В.В. Докучаева / Томский гос. ун-т. – Томск, 2012. – С. 189 – 193.

4. **Коновалова, А.Е.** Мозаичность структуры лесного покрова заповедника «Столбы» / **Коновалова А.Е.**, Коновалова М.Е., Кофман Г.Б. // Окружающая среда и устойчивое развитие регионов: вторая всерос. научн. конф. (Казань, 9–11 октября 2013 г.) / Изд-во «Отечество». – Казань, 2013. – С. 51 – 54.

5. Кофман, Г.Б. Дифференцированная оценка сопряженности доминирующих древесных видов и элементов рельефа / Кофман Г.Б., Коновалова М.Е., **Коновалова А.Е.** // Лесные биогеоценозы бореальной зоны: география, структура, функции, динамика: Материалы Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 70-летию Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН. Сиб. отд-ние Рос. акад. наук, Ин-т леса им. В.Н. Сукачева СО РАН (Красноярск, 16–19 сентября 2014 г. / Изд-во СО РАН. – Новосибирск, 2014. С. 278 – 280.

6. **Коновалова, А.Е.** Морфометрическая дифференциация деревьев красно- и желтопыльниковой формы сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в контрастных экотопах юга Сибири / **Коновалова А.Е.**, Пименов А.В. // Экосистемы Центральной Азии: исследование, сохранение, рациональное использование: Материалы XIII Убсунурского Международного симпозиума (Кызыл, 4–7 июля 2016 г.) / Изд-во ТувГУ. – Кызыл, 2016. – С. 88 – 89.

7. **Коновалова, А.Е.** Инновационный подход к селекции сосны обыкновенной по признаку окраски мужских генеративных структур / **Коновалова А.Е.**, Пименов А.В. // Интенсификация лесного хозяйства России: проблемы и инновационные пути решения. Материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием (Красноярск, 19–23 сентября 2016 г.) / ИЛ СО РАН. – Красноярск, 2016. – С. 113 – 114.

8. **Коновалова, А.Е.** Сопряженность показателей условий местопроизрастания и соотношения краснопыльниковой и желтопыльниковой форм сосны обыкновенной / **Коновалова А.Е.** // Экология и география растений и растительных сообществ : материалы IV Международной научной конференции (Екатеринбург, 16–19 апреля 2018 г.) / Изд-во Урал. ун-та. – Екатеринбург; Гуманитарный ун-т, 2018. – С. 444 – 448.

9. **Коновалова, А.Е.** Сопряженность структуры ценопопуляций сосны обыкновенной по окраске микростробилов с условиями местопроизрастания **Коновалова А.Е.**, Пименов А.В., Кофман Г.Б., Коновалова М.Е. // Лесные

экосистемы бореальной зоны: биоразнообразие, биоэкономика, экологические риски: Сборник материалов Всероссийской конференции с международным участием, посвященная 75-летию Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН. Красноярск, 26–31 августа 2019 г. / ИЛ СО РАН. – Красноярск, 2019. – С. 190 – 192.