

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный  
исследовательский центр «Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской  
академии наук» (ФИЦ КНЦ СО РАН)

На правах рукописи



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

Диссертация  
на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель  
д.б.н. Пименов А.В.

Красноярск – 2024

## Содержание

Введение.....	4
Глава 1. Исследования формового разнообразия сосны обыкновенной .....	11
Глава 2. Сосняки Назаровско-Минусинской межгорной впадины .....	19
2.1. Природно-климатические особенности Назаровско-Минусинской межгорной впадины.....	19
2.2. Объекты исследования .....	28
Глава 3. Методы выявления лесоводственных особенностей краснопыльниковой и желтопыльниковой форм сосны обыкновенной .....	40
3.1. Общие подходы .....	40
3.2. Полевые исследования.....	41
3.3. Первичная обработка данных полевых исследований .....	43
3.4. Анализ эмпирических данных .....	44
Глава 4. Влияние экотопических условий на соотношение краснопыльниковой и желтопыльниковой форм сосны обыкновенной в древостоях .....	57
4.1. Взаимосвязи признаков условий местопроизрастания в Назаровско-Минусинской межгорной впадине .....	57
4.2. Сопряженность густоты насаждений с высотным местоположением, бонитетом, трофотопом, гигротопом и группами типов леса .....	69
4.3. Структура ценопопуляций сосны обыкновенной по соотношению краснопыльниковой и желтопыльниковой форм.....	71
4.4. Сопряженность структуры ценопопуляций сосны обыкновенной по соотношению краснопыльниковой и желтопыльниковой форм с признаками условий местопроизрастания ...	75
Глава 5. Таксационные диаметры краснопыльниковой и желтопыльниковой форм сосны обыкновенной в различных экотопических условиях .....	84
5.1. Распределение диаметров краснопыльниковой и желтопыльниковой форм сосны обыкновенной .....	84
5.2. Сопряженность таксационного диаметра с густотой и формовым составом насаждений ...	89

5.3. Структура связи таксационного диаметра с краснопыльниковой и желтопыльниковой формами сосны обыкновенной в различных условиях местопроизрастания .....	92
Выводы .....	107
Список литературы .....	109

## Введение

**Актуальность темы исследования.** Естественные экосистемы создают и поддерживают благоприятную для человека среду, одновременно являясь и важным источником разнообразных ресурсов. Нормальное и стабильное функционирование экосистем планетарного масштаба помимо жизнеобеспечения человечества также является залогом успешного ведения различных направлений хозяйственной деятельности. Ее дестабилизация и изменения негативно сказываются на различных аспектах жизни, в том числе социальной, экономической и политической (Устойчивое развитие..., 2015).

Одними из важных элементов биосферы Земли являются лесные экосистемы с их разносторонним влиянием на атмосферу, почву, животный мир, водорегулирующей функцией и другими аспектами экосистемных связей (Holdridge, 1967; Nytteborn et al., 2005 и др.). На долю Российской Федерации приходится более 20 % мировых лесных ресурсов, лесные земли занимают 863,5 млн га (по данным Рослесхоза на 1.10.19). Малонарушенные и девственные лесные массивы являются важнейшими наземными центрами стабилизации биосферных процессов. Крупнейшие из них находятся на территории нашей страны (Журавлева и др., 2016). Значительная часть неосвоенных лесов развиваются в малопродуктивных условия произрастания: криолитозона, заболоченные территории и т.п. Помимо этого, расширение эксплуатации лесов ограничено возможностью утраты устойчивости ландшафтов и опасностью деградации средообразующих функций биогеоценозов, увеличением рисков природных и техногенных катастроф (Павлов, 2009).

Современное управление лесами, уровень охраны, защиты и воспроизводства лесов должны соответствовать возросшим социальным, экологическим и экономическим требованиям (Основы государственной политики ..., 2013). В рамках государственной лесной политики предполагается интенсификация лесного комплекса Российской Федерации (Концепция ..., 2015). Масштабное сокращение площади естественных лесных экосистем и уничтожение биологического разнообразия неизбежно ведет к потере мощности природных регуляторных функций. Динамическое равновесие экосистем определяется эффективностью и устойчивостью функций входящих в нее видов и популяций, что, в свою очередь, зависит от их внутреннего разнообразия. В условиях бореальной зоны относительно невысокий уровень видового разнообразия компенсируется повышенным внутривидовым и внутривидовым разнообразием. Оно является основой стабильности и эффективности экологических функций вида в разнообразных и нестабильных условиях среды. Поэтому при интенсивном ведении хозяйства опасность представляет не только снижение площадей малонарушенных и девственных лесов, но и нарушение их естественной структуры, уровня разнообразия (Павлов,

2009). Изучение формового разнообразия древесных растений является важным направлением в лесоведении (Сукачев, 1934б).

Для снижения рисков кризисных ситуаций, связанных с интенсификацией лесопользования в условиях изменений климата, стоит задача превращения лесного хозяйства в эффективную отрасль биоэкономики замкнутого цикла (Постановление Президиума РАН № 195, 2019). В современном мире в производстве усиливается тенденция использования биопродукции искусственных высокопродуктивных систем. В нашей стране наиболее перспективным направлением повышения интенсивности ведения лесного хозяйства должно стать не пионерное освоение малонарушенных и девственных лесов, а повышение эффективности лесопользования в производных лесах на ранее освоенных территориях с высоким экономическим потенциалом и развитой инфраструктурой (Бондарев и др., 2015).

Одной из ключевых задач повышения экономической эффективности лесопользования является увеличение продуктивности древесной растительности. Наиболее целесообразное направление решения данной задачи – улучшение качества проводимых технологических операций (регулирование густоты путем ведения рубок ухода, воздействие на фитоценотическую обстановку и селекционный отбор в ходе создания лесных культур). Помимо организационно-управленческих изменений это требует новых знаний в первую очередь о механизмах регулирования роста лесных древесных видов (Бузыкин, 1989; Бузыкин, 2007). Несмотря на имеющийся объем знаний о факторах, регулирующих продуктивность лесов, многие нюансы системы регулирования роста деревьев остаются недостаточно изученными.

В том числе, таковым является и вопрос функциональных особенностей внутривидовой структуры древесных видов, определяющих устойчивость лесных экосистем. При этом, наибольший интерес представляют виды высокой хозяйственной ценности с обширным географическим ареалом и широкой экологической амплитудой условий произрастания, ярким представителем которых является сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.).

Предположительно, формы *P. s. L. f. erythranthera* Sanio и *P. s. L. f. sulfuranthera* Kozubow являются адаптивными структурными элементами популяций, повышающими пластичность вида в широком спектре экологических условий (Пименов, 2015; Седельникова, Пименов, 2015).

В исследованиях внутривидового разнообразия сосны обыкновенной применялся узкий перечень статистических методов (описательная, параметрическая и непараметрическая статистика, дисперсионный анализ, метод главных компонент). Это вызвано особенностями структуры исходных данных, накладывающих ограничения на выбор вида математической обработки данных натурных обследований. Часть методов неприменима к данным, представленным в номинальной или бинарной шкале, большинство из них нетерпимо к нулевым значениям признаков, а некоторые методы проявляют низкую чувствительность, вследствие чего

мы получаем недостоверные результаты. Применение же нескольких методов к разнородным наборам данных значительно усложняет анализ получаемых результатов.

Для избежания таких затруднений требуется подбор нового для данной области исследований статистического метода. Двумя наиболее подходящими являются метод  $\chi^2$  и информационный анализ. Оба применимы для анализа двухвходовых таблиц сопряженности (информационный анализ включает расчеты условной энтропии и других характеристик согласованности распределений). Но информационные характеристики обладают большей чувствительностью, что и определяет предпочтительность данного метода. При этом, для тщательного исследования разнообразных признаков сосны обыкновенной и среды ее обитания важно проводить поэтапный анализ единого набора данных с использованием различных статистических методов от простой описательной статистики до более сложного анализа связей.

Таким образом, применение нетрадиционного для исследований внутрипопуляционного разнообразия математического метода в комплексе с широко применяемыми расширяет возможности анализа и позволяет получить больше новых знаний о эколого-морфологических особенностях краснопыльниковой и желтопыльниковой форм сосны обыкновенной. А их изучение в условиях близких к пределу выносливости вида раскрывает закономерности поддержания устойчивости ценопопуляций на фоне природных и антропогенных изменений.

**Степень разработанности темы.** Предыдущие исследования популяций 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 внутрипопуляционного полиморфизма по данному признаку в функционировании популяций сосны обыкновенной, включая лесоводственные свойства и адаптационные способности, до настоящего времени остаются малоизученным.

**Цель работы:** оценка лесоводственных особенностей краснопыльниковой и желтопыльниковой 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 краснопыльниковой и желтопыльниковой 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 краснопыльниковой и желтопыльниковой форм в ценопопуляциях сосны обыкновенной.

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

Впервые теоретико-информационным методом проведено исследование сопряженности соотношения числа деревьев краснопыльниковой и желтопыльниковой 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 мужских генеративных структур в экотопических разностях естественных и искусственных ценопопуляций сосны обыкновенной, выявившая лесоводственные особенности краснопыльниковой и желтопыльниковой форм.

**Теоретическая и практическая значимость материала.** Результаты работы вносят существенный вклад в познание лесоводственных особенностей краснопыльниковой и желтопыльниковой 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 условий (ресурсных возможностей), на основе которых была построена программа исследования. После проведения технологической подготовки работа вошла в стадию проведения исследования, включающую теоретический и эмпирический этапы. Затем последовало оформление результатов, включающее апробацию и оформление итогов проведенной работы.

В основу диссертационного исследования был положен системный подход (Берталанфи, 1969). Теоретической основой работе 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.), морфлогический 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:**

1. Всероссийская научно-практическая конференция «Ландшафтное планирование», 13–15 октября 2011 г., г. Москва;
2. Всероссийская научная конференция с международным участием «Биоразнообразие и культуросоциология в экстремальных условиях», 20–22 августа 2012 г., г. Апатиты;
3. Международная конференция «Биогеоценология и ландшафтная экология: итоги и перспективы», 28–30 ноября 2012 г., в г.Томск;
4. Вторая всероссийская научная конференция (с международным участием) «Окружающая среда и устойчивое развитие регионов», 9–11 октября 2013 г., г. Казань;
5. 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;
6. XIII Убсунурский Международный симпозиум «Экосистемы Центральной Азии: исследования, сохранение, рациональное использование», 4–6 июля 2016 г., г. Кызыл;
7. Всероссийская научно-практической конференция с международным участием «Интенсификация лесного хозяйства России: проблемы и инновационные пути решения», 19–23 сентября 2016 г., г. Красноярск;
8. IV международная научная конференция «Экология и география растений и растительных сообществ» 16–19 апреля 2018 г., г. Екатеринбург;
9. 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 2 научных статьях в научных журналах, рекомендованных Высшей аттестационной комиссией Министерства образования и науки РФ по

специальности «Лесоведение, лесоводство, лесные культуры, агролесомелиорация, озеленение, лесная пирология таксация».

**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 помощь 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.

## Глава 1. Исследования формового разнообразия сосны обыкновенной

Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) является самым распространенным видом своего рода в мире. Ее естественный ареал простирается по всей Азии и Европе от 70° до 37° с.ш. и от 7° до 126° в.д. На Кавказе, в Испании и Турции *P. sylvestris* произрастает на высотах более 2100 м над у.м. *P. sylvestris* имеет широкое хотя и прерывистое распространение. В целом ареал *P. sylvestris* формировался в процессе расселения вида в послеледниковый период и под воздействием все усиливающегося антропогенного пресса, зачастую, в изолированных районах, разделенных большими расстояниями, в широком спектре эдафических и климатических факторов (Prus-Glowacki, Stephan, 1994; Dvornyk, 2001; Mátyás et al., 2004). На севере граница ареала достигает предела распространения древесных пород. На юге же она произрастает в виде изолированных популяций удаленных друг от друга на большие расстояния (Steven, Carlisle, 1959; Правдин, 1964; Vidakovic, 1991; Volosyanchuk, 2002; Farjon, 2005). Это предполагает большую экологическую толерантность, о чем свидетельствует диапазон климатических условий, от экстремально холодного климата на севере Сибири до мягкого средиземноморского климата Южной Испании и от влажного океанического климата западной Шотландии до сухого континентального климата Центральной Европы и Азии. *P. sylvestris* формирует устойчивые растительные сообщества, преимущественно, на бедных почвах, однако, способна расти в широком спектре экологических условий, включая северо-таежные, степные и болотные территории (Carlisle, Brown, 1968; Поликарпов и др., 1986). Сосна может выступать как в качестве пионерного (Stoll et al., 1994; Richardson, 1998; Kätzel, 2008), так и коренного лесообразующего вида (Шиманюк, 1962; Побединский, 1965; Mátyás et al., 2004; Heinken, 2008). Отдельные популяции *P. sylvestris* выполняют роль эдификаторов в растительных сообществах, имеющих международное природоохранное значение (ЕЕС, 1992). Кроме того, *P. sylvestris* является одним из наиболее коммерчески значимых евразийских лесных древесных видов (Volosyanchuk, 2002).

Дискретность и широта ареала *P. sylvestris* не могла не проявиться в образовании множества локальных популяций, существенно отличающихся по ряду морфологических, анатомических и генетических признаков. Различными авторами описан ряд таксонов, трактуемых как самостоятельные виды (*P. cretaceae*, *P. sosnovskii* и др.), подвиды или расы (Правдин, 1964; Mirov, 1967; Мамаев, 1973; Gaussen, 1976; Бобров, 1978; Черепнин, 1980; Козубов, Муратова, 1986; Prus-Glowacki et al., 2003, 2012; и др.). Кроме того, встречаемость популяций *P. sylvestris* в различных географических зонах послужила основой для описания нескольких климатических типов, которые иногда рассматривались как разные таксоны (*P. sylvestris* var. *lapponica*, *P. sylvestris* var. *mongolica* LITV.), и экотипов (Дендрология..., 1934;

Svoboda, 1953; Carlisle, 1958; Бобров, 1978; Molotkov, Patlaj, 1991). Однако, в последние десятилетия таксономическое деление *P. sylvestris* было прекращено (Christensen, 1997; Schütt, Stimm, 2006; Farjon, 2010). В настоящее время в мире насчитывается более чем 140 подвидовых таксонов *P. sylvestris* (Правдин, 1964; Goncharenko et al. 1994).

Исследования последних лет подчеркивают превышение полиморфизма внутри популяций над различиями между географически разобщенными группировками (Schütt, Stimm, 2006). На фоне общей относительно слабой генетической подразделенности существует выраженная фенотипическая дивергенция в региональных экстремальных местообитаниях, что делает актуальным исследование структуры ценопопуляций *P. sylvestris* в различных экологических условиях (Санников, Петрова, 2003). Эта внутривидовая изменчивость во многом и определяет значительную адаптационную способность вида в широком спектре экологических условий (Видякин, 1991; Gregorius, 1994; Newton et al., 1999; Ziehe et al., 1999).

Изучение внутривидового разнообразия *P. sylvestris*, как правило, осуществляется на биометрической (Животовский, 1991; Bobowicz, Korczyk, 1994; Орлова, 2001; Urbaniak et al., 2003; Androsiuk, Urbaniak, 2006) и/или генетической основе. Последняя активно развивается, и в настоящее время к изучению *P. sylvestris* уже применяется ряд методов: кариологический и ценогенетический (Aass, 1957; Saylor, 1964; Абатурова, 1978; Буторина и др., 1979; Абатурова, Шершукова, 1981; Кириченко, Коц, 1981; Сунцов, 1984; Буторина, 1989; Калашник, 1992; Муратова, Седельникова, 1993; Седельникова и др., 2004; Муратова и др., 2005; Седельникова, 2008), аллозимный (Rasmuson, Rudin, 1971; Ларионова, 1977; Prus – Glowacki, Szweykowski, 1977; Полозова, 1978; Духарев, 1979; Ларионова, Милютин, 1981; Kieliszewska - Rokicka, 1981; Санников, Петрова, 2003; Санников и др., 2012; Тихонова, Семерилов, 2010; Зацепина, 2014; Экарт и др., 2014; Шигапов, 2005; Naydenov, 2005 и др.) и метод выделения ДНК-маркеров (Sinclair et al., 1998; Soranzo et al., 2000; Lopez et al. 2002; Wachowiak et al., 2004; Naydenov, 2007; Видякин и др., 2012; Семерилов и др., 2014; 2015). Однако активное развитие генетических методов не умоляет значимости, а скорее стимулирует, изучение внутривидовой структуры *P. sylvestris* на основе разнообразия генетически обусловленных морфологических и анатомических признаков (Милютин и др., 2018).

К настоящему времени накоплен значительный объем данных по географической изменчивости и популяционной структуре сосны в Сибири (Правдин, 1964; Мишуков, 1966; Ирошников, 1967; 1977; Милютин и др., 2000; и др.). В качестве фенотипических маркеров внутривидовой дифференциации *P. sylvestris* используются морфология кроны и габитус (Мишуков, 1964; Ирошников, 1978; и др.), размер, строение и физиология хвои (Петренко, 1967; Тюкин, 1974; Bobowicz, Korczyk 1994; Видякин, 1999; Urbaniak et al., 2003; Androsiuk, Urbaniak, 2006; Марущак, 2007; Donnelly et al., 2016), побегов и почек (Орлова, 2001), морфологические

признаки генеративных органов, таких как размер, цвет, форма шишек (Нестерович, Чеканинская, 1953; Кузьмина, 1978), цвет, размер, вес, жирность семян (Simak, 1953; Белостоков, 1962; Мамаев, 1965; Mirov, 1967; Черепнин, 1980; Грабова, 1984; Видякин, Глотов, 1999; Видякин, 2001 и др.) и окраска микростробилов (Дендрология..., 1934; Некрасова, 1959; Козубов, 1962; Петров, 1963; Жаркова, 1974; и др.). Последнему признаку, несмотря на его явную физиологическую обусловленность, уделяется очень мало внимания, по-видимому, в виду трудностей наблюдения, связанных с ограниченными сроками пыления сосны (2-3 недели в год).

На основании вариаций окраски мужских генеративных структур различают две формы сосны обыкновенной (рисунок 1). Впервые краснопыльничковая сосна была описана в Северной Европе, как разновидность сосны обыкновенной (Sanio, 1871). По описанию, такие деревья имели пурпурную окраску микростробилов, сохраняющуюся в течении всей жизни, и единичное распространение среди сосен с обычной серно-желтой окраской микростробилов.



Рисунок 1. *Pinus sylvestris* L. f. *sulfuranthera* Kozubow (слева) и *Pinus sylvestris* L. f. *erythranthera* Sanio (справа)

В дальнейшем она лишь периодически упоминалась в ряде работ по флоре и систематике хвойных пород. В частности указывалось ее произрастание на дюнах у Сестрорецка, в окрестностях оз. Байкал и др. (Флора СССР, 1934). Эти указания как бы ограничивают распространение краснопыльничковой формы какими-то специфическими условиями местопроизрастания.

Но в работе 1959 года Т.П. Некрасова отметила широко распространенное совместное произрастание краснопыльниковой и желтопыльниковой форм (Некрасова, 1959). Ею было проведено исследование проращивания пыльцы и наблюдение за ходом цветения сосен с красными и желтыми микростробилами. На их основе было сделано предположение о том, что краснопыльниковая сосна представляет собой ту часть популяции, которая обеспечивает наличие полноценной пыльцы при холодной погоде во время цветения. Исходя из чего, она предложила рассматривать краснопыльниковые и желтопыльниковые сосны в качестве фенологических форм.

Однако, вскоре были опубликованы результаты работы Г.М. Козубова, где он, основываясь на биохимическом анализе пигментов в пластидах и клеточном соке микростробилов и хвои, измерений температур мужских и женских колосков и хвои, проращивании пыльцы, изучении анатомического строения хвои и форм апофиза шишек пришел к выводу, что краснопыльниковые и желтопыльниковые сосны биологически разнокачественны, и краснопыльниковые являются формой более приспособленной к северным и горным районам (Козубов, 1962). Так как краснопыльниковые и желтопыльниковые сосны совместно встречаются в различных экологических условиях и определенных мест произрастания не имеют, он посчитал целесообразным различать их как биологические формы внутри вида. По результатам этого исследования за краснопыльниковыми соснами окончательно закрепилось название *Pinus sylvestris* L. f. *erythranthera* Sanio, а желтопыльниковые сосны получили название *Pinus sylvestris* L. f. *sulfuranthera* Kozubow.

В той же работе (Козубов, 1962) было отмечено изменение доли участия в составе древостоя краснопыльниковых сосен в различных типах леса (от 18,4 % в сосняках вересковых и лишайниковых до 46,6 % в тундре Хибинских гор).

Исходя из собственных наблюдений Л.Ф. Правдин утверждал, что на территории СССР везде преобладает желтопыльниковая форма, а участие краснопыльниковой формы не превышает 1 - 5 %, за исключением Кавказа, где она встречается единично (Правдин, 1964). Впрочем, недавние исследования на Центральном Кавказе, на территории национального парка «Приэльбрусье» в Баксанском ущелье показали, что доля участия краснопыльниковой формы здесь непостоянна и возрастает с продвижением в горы с 5,2 % до 33 % в интервале высот от 1500 до 2500 м над у.м. (Темботова и др., 2017).

Проведя детальные наблюдения в различных географических районах Сибири В.Л. Черепнин пришел к заключению, что признак окраски микростробилов является чрезвычайно «чутким» по отношению к температурному режиму условий произрастания (Черепнин, 1980). Даже небольшие его изменения отражаются на процентном соотношении форм в древостое. Чем теплее и мягче условия роста, тем больше процент деревьев желтопыльниковой

формы. В более холодных и континентальных условиях Средней и Восточной Сибири В.Л. Черепнин отмечает рост процента участия в древостое краснопыльничковой формы до 100 % (север Иркутской области).

В ходе изучения популяций сосны в районе междуречья верховий Западной Двины и ее притока Велесы были выявлены достоверные различия в формовом составе болотных (23 - 28 % краснопыльничковой формы) и суходольных (4,3 % краснопыльничковой формы) насаждений (Особенности формирования популяции сосны обыкновенной, 1984). Авторы предположили, что данные отличия представляют собой наследственно обусловленный фенотипический полиморфизм, в основе которого лежат условия местопроизрастания, формирующие определенный генофонд насаждения по этому признаку.

При сравнении популяций подзон предлесостепи и средней тайги Западной Сибири выявлены достоверные различия относительной численности краснопыльничковых сосен болотных и суходольных экотопов (Санников, Петрова, 2003). Отмечено увеличение доли краснопыльничковых сосен в суходольных экотопах ( $9,6 \pm 0,6$  %) по сравнению с сосняками кустарничково-сфагновыми ( $3,9 \pm 0,4$  %) в подзоне предлесостепи. В средней тайге, напротив, в болотных экотопах доля краснопыльничковых сосен в древостое составляет  $16,45 \pm 1,02$  %, а в суходольных –  $6,28 \pm 1,62$  %. Также большая доля краснопыльничковых сосен в болотных биогеоценозах находилась и в Южной Карелии. Сходное соотношение форм наблюдалось в популяциях Русской равнины. Кроме того, в Западной Сибири на олиготрофных болотах в большинстве случаев доля краснопыльничковой формы увеличивается в направлении с юга на север. При изучении предгорных и горных популяций сосны обыкновенной С.Н. Санников и И.В. Петрова (2003) не обнаружили различий в формовом соотношении древостоев на территории Южного Урала. В Карпатах же доля краснопыльничковой формы в горной популяции составила 25,5 %, а в предгорной только 8 %. В целом, авторы пришли к выводу, что окраска мужских генеративных структур не коррелирует с местом произрастания и, по-видимому, зависит от случайного дрейфа генов.

В бассейне реки Северная Двина отмечено варьирование соотношения форм сосны в различных типах или группах типов леса, что привело исследователей к мысли о зависимости соотношения краснопыльничковых и желтопыльничковых деревьев от лесорастительных условий (Дудник и др., 2006; Тарханов, Бирюков, 2013). В частности, большая встречаемость присуща краснопыльничковой форме в условиях хорошего освещения, в древостоях с малой сомкнутостью крон, редианах сфагнового типа леса, верховых болотах, а также в сосняках брусничных. Желтопыльничковая сосна чаще встречалась в более густых насаждениях черничного типа с лучшими почвенными условиями. По их данным, участие краснопыльничковой формы в составе древостоев в северотаежных популяциях Северо-Двинского бассейна часто сопоставимо, а в

редких случаях даже несколько превосходит желтопыльниковую форму. С улучшением условий произрастания доля участия деревьев с красными микростробилами снижается до 10 – 20 % от общего числа деревьев.

А.В. Пименовым и Т.С. Седельниковой было установлено, что на болотах различных типов водно-минерального питания и минеральных суходолах таежной зоны Западно-Сибирской равнины более высокие значения энергии прорастания и всхожести семян свойственны желтопыльниковой форме (Пименов, Седельникова, 2009). Также выявлено, что нарушение числа хромосом наиболее характерно для желтопыльниковой формы на болоте и для краснопыльниковой формы на суходоле. Помимо этого, краснопыльниковая форма сосны обыкновенной отличается от желтопыльниковой большими размерами хромосом, несколько более высокими значениями концентрации ядерной ДНК и уровня внутривидовой изменчивости (Седельникова, Пименов, 2015). Основываясь на данных различиях и особенностях гидротермического режима почв было сделано предположение, что желтопыльниковая форма выступает в качестве доминантного генотипа оптимальных условий произрастания, а краснопыльниковая – представляет собой, скорее всего, сопутствующий генотип пессимальных условий, обеспечивающий стабильную репродукцию пыльцы в условиях более холодного и короткого вегетационного периода гидроморфных экотопов (Пименов, 2015).

Исследуя сибирские климатотипы сосны в географических культурах Западного Забайкалья, Т.Н. Новикова наблюдала доленое участие деревьев желтопыльниковой формы (Новикова, 2012). В группе климатотипов из оптимальных и близких к оптимальным условий (Канский, Ачинский, Ермаковский, Даурский) оно составило 97 %. В районах с достаточной теплообеспеченностью и дефицитом увлажнения (Балгазынский, Минусинский, Заудинский, Кяхтинский) доля желтопыльниковой формы снижается до 89 %. В группе климатотипов (Богучанский, Нижне-Енисейский), произрастающих в условиях дефицита тепла и избыточного увлажнения ее участие в составе насаждений еще меньше (74 %), и достигает минимума у Северо-Енисейского и Туруханского климатотипов – 57 %. По результатам корреляционного анализа Татьяна Николаевна констатирует различную тесноту положительной связи встречаемости желтопыльниковой формы с продолжительностью периода вегетации. Теснота связи наиболее высокая ( $R = 0,99$ ) в группе климатотипов, произрастающих в холодных, избыточно влажных условиях, в засушливых, и достаточно теплообеспеченных условиях снижается до  $R = 0,48$ , а в условиях оптимума до  $R = 0,23$ . Аналогичная закономерность присутствует между показателями встречаемости желтопыльниковой формы и суммой температур более  $5^{\circ}\text{C}$ , что свидетельствует о зависимости встречаемости данных форм от лимитирующих климатических факторов. В целом, Т.Н. Новикова в этой работе приходит к выводу о сходстве биологических особенностей и свойств различных климатотипов географических культур с естественными популяциями районов

происхождения семенного материала, в том числе соотношения краснопыльниковой и желтопыльниковой форм.

Помимо особенностей соотношения краснопыльниковой и желтопыльниковой форм в популяциях, также существуют различия между представителями этих форм сосны обыкновенной и на физиологическом уровне. Так, сама особенность окраски мужских генеративных структур 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 микростробилов 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 в сезонной динамике биохимических показателей у краснопыльниковой и желтопыльниковой форм (Аганина, Тарханов, 2016). В частности, отмечено большее увеличение концентрации стрессовых белков в хвое осенью у деревьев краснопыльниковой формы. В тех же условиях выявлено, что в более молодом возрасте (40 - 60 лет) краснопыльниковая форма опережает в росте по диаметру желтопыльниковую, но со временем (более 80 лет) ситуация меняется на противоположную (Тарханов, Пинаевская, 2015). В сосняках кустарничково-сфагновых северной тайги в периоды вегетации с избыточным количеством осадков по увеличению активности пероксидазы, сильнее реагируют на аэротехногенное воздействие деревья краснопыльниковой формы (Тарханов, 2011).

Интересные результаты анализа сопряженности морфологических признаков в популяциях сосны Ширинского, Минусинского и Балгазынского боров были получены И.В. Тихоновой (Милютин и др., 2013) при использовании метода главных компонент. И хотя этот вид анализа относится к разведочным методам статистики, немаловажным представляется выявленная сопряженность признака желтопыльниковости с ксерофитизацией хвои и кроны деревьев. Однако, поскольку величина вклада окраски генеративных структур в главные компоненты невелика и эти признаки широко комбинируются между собой, автор предположил, 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 мужских генеративных структур в ценопопуляциях *P. sylvestris* с различными условиями произрастания, а также роли этих форм в обеспечении устойчивости остается недостаточно изученным. Особенно слабой стороной этого направления исследований является ограниченное применение

статистики связанное с особенностями структуры исходных данных, накладывающих ряд ограничений на применение некоторых методов (номинальные шкалы, бинарность данных, нулевые значения и т.п.). Только применение адекватного математического аппарата на достаточной выборке полевых наблюдений способно внести ясность в данный вопрос.

В целом, из литературных данных следует, что *P. sylvestris* обладает высокой географической и внутривидовой изменчивостью. Перспективным, генетически обусловленным признаком внутривидового разнообразия *P. sylvestris* является окраска мужских генеративных структур. Формы *P. s. L. f. erythranthera* Sanio и *P. s. L. f. sulfuranthera* Kozubow встречаются в большей части ареала сосны в различном соотношении. Существует ряд гипотез о связи структуры популяций с различным соотношением форм и различных экологических факторов. Изучение формовой структуры популяций в различных экологических условиях позволит выявить адаптивные свойства вида, получить представление о механизмах реализации его жизненной стратегии.

## Глава 2. Сосняки Назаровско-Минусинской межгорной впадины

### 2.1. Природно-климатические особенности Назаровско-Минусинской межгорной впадины

Район исследования расположен в межгорной впадине Алтае-Саянской горной страны (рисунок 2), в свою очередь, расположенной на юге Средней Сибири. По А.А. Мистрюкову данное понижение между Кузнецким Алатау, Восточным и Западным Саяном имеет название Назаровско-Минусинской межгорной впадины (Рельеф..., 1988). Минусинскую, Сыдо-Ербинскую и другие котловины, образующие межгорную впадину, почти меридионально пересекает долина р. Енисея (Средняя Сибирь..., 1964).

На западе впадина отделена от горного сооружения Кузнецкого Алатау кулисообразными разломами в виде уступов. На юге она изолирована от гор Западного Саяна почти прямолинейным тектоническим уступом, высотой более 250 м, вытянутом в восток-северо-восточном (почти субширотном) направлении от верховьев Абакана до верховий Казыра. Восточная граница между межгорной впадиной и Восточным Саяном в рельефе почти не выражена. Частично она имеет тектоническую природу и отражается в рельефе, а местами горы, понижаясь, постепенно переходят во впадину. Вся Назаровско-Минусинская межгорная впадина разделена субширотными хребтами-перемычками (Сахсар, Коссинский, Батеневский, Солгонский, Арга) на ряд котловин. Эти хребты рассматриваются как элементы рельефа межгорной впадины. Их рельеф изменяется от низкогорного до мелкосопочного пенепленизированного (в районе котловин). Абсолютные отметки колеблются от 500 (хр. Арга) до 1200 м (Батеневский кряж). Перемычки делят впадину на более мелкие понижения и котловины. Почти все они имеют вид овала, вытянутого в субширотном направлении. Котловины расположены на различных гипсометрических уровнях (от 400 до 600 м), самая северная (Назаровская котловина) представляет собой равнину с грядово-холмистым рельефом в южной части. Гряды узкие, вытянутые в северо-западном направлении. Северная часть котловины менее расчленена и имеет уклон в сторону хр. Арга, который ограничивает всю Назаровскую котловину с севера. Следующая к югу (Чебаково-Балахтинская, известная как Северо-Минусинская) котловина по характеру рельефа также неоднородна. На юге преобладает холмисто-куэстовый рельеф, местами встречается мелкосопочник, много озер (Шира, Иткуль, Черное, Беле). В северной части рельеф мало расчленен. Встречаются овраги и балки. Северо-восточная часть (район Красноярского водохранилища) существенно отличается от остальных частей котловины. Рельеф здесь холмистый, постепенно переходящий в низкогорный. Размеры котловины 180×100 км. Южнее находится Сыдо-Ербинская (или Средне-Минусинская) котловина, сравнительно небольшая по площади, имеет длину около 120 км и ширину 300 км, вытянута в северо-

восточном направлении. Поверхность представлена грядами холмов, северно-восточного простирания и разделяющими их широкими долинами рек Сыды, Ербы, Тесь. Наконец, на самом юге простирается обширное понижение, расположенное почти полностью на левобережье Енисея, граничащее на юге с крутыми склонами Западного Саяна. Это Минусинская котловина (или Южно-Минусинская). Рельеф ее тоже разнообразен: в правобережье Енисея преобладает холмистый, постепенно повышающийся к востоку и переходящий в низкогорный, на левой стороне водохранилища – в основном равнинный, местами встречаются повышения в виде куэстовых гряд. Котловина лежит на высоте 400–500 м. Эта котловина имеет длину около 200 км и ширину 100 км (Рельеф..., 1988).

Назаровско-Минусинская межгорная впадина в тектоническом отношении представляет собой прогиб. Ее возникновение и формирование относятся к нижнедевонскому времени, в течение которого в данной области образовались разломы северо-западного простирания, что привело к образованию опущенных и приподнятых зон. В ходе развития происходили процессы тектонического опускания и поднятия, выветривания и образования кор выветривания, формирования речной сети и террас, обводнения и спуска озер. Современная эпоха характеризуется формированием высокой и низкой пойм. На последнем этапе развития рельефа происходят локальные тектонические подвижки в пределах неоструктур, унаследованных от более древних этапов (Алтае-Саянская горная область, 1969).

Гидрография представлена двумя речными бассейнами. Почти вся межгорная впадина рассечена Енисеем и его многочисленными притоками, и только незначительная ее часть – речным бассейном Оби (р. Чулым). Строение бассейна Енисея в данном районе ассиметрично: правые притоки значительно длиннее левых. Долины рек системы Енисея широкие, глубоко врезаемые. Для Енисея, Тубы, Абакана характерно разделение русла на несколько рукавов. Руслу Чулыма и его притоков Серж, Кадат, Туим образуют широкие заболоченные поймы с множеством стариц. Главные реки начинают покрываться льдом во второй половине ноября, а их притоки в первой. Ледоход начинается в мае. Речной годовой сток неравномерный. Зимний расход воды крайне мал из-за недостаточного грунтового питания. Основная часть стока падает на весенне-летние месяцы, когда сбрасываются талые снеговые и летние дождевые воды. Почти в центре Назаровсе-Минусинской межгорной впадины находится Красноярское водохранилище. Ширина его изменяется от 900 м в местах пересечения отрогов Восточного Саяна до 8-10 км в районе котловин (Рельеф..., 1988).

Климат характеризуется резко выраженной континентальностью (таблица 1). Абсолютная температура колеблется от  $-50^{\circ}$  до  $+36 - 40^{\circ}$ , наименьшая средняя температура в январе (от  $-19^{\circ}$  до  $-25^{\circ}$ ). Годовые амплитуды температур составляют  $90^{\circ}\text{C}$ . Суточные колебания

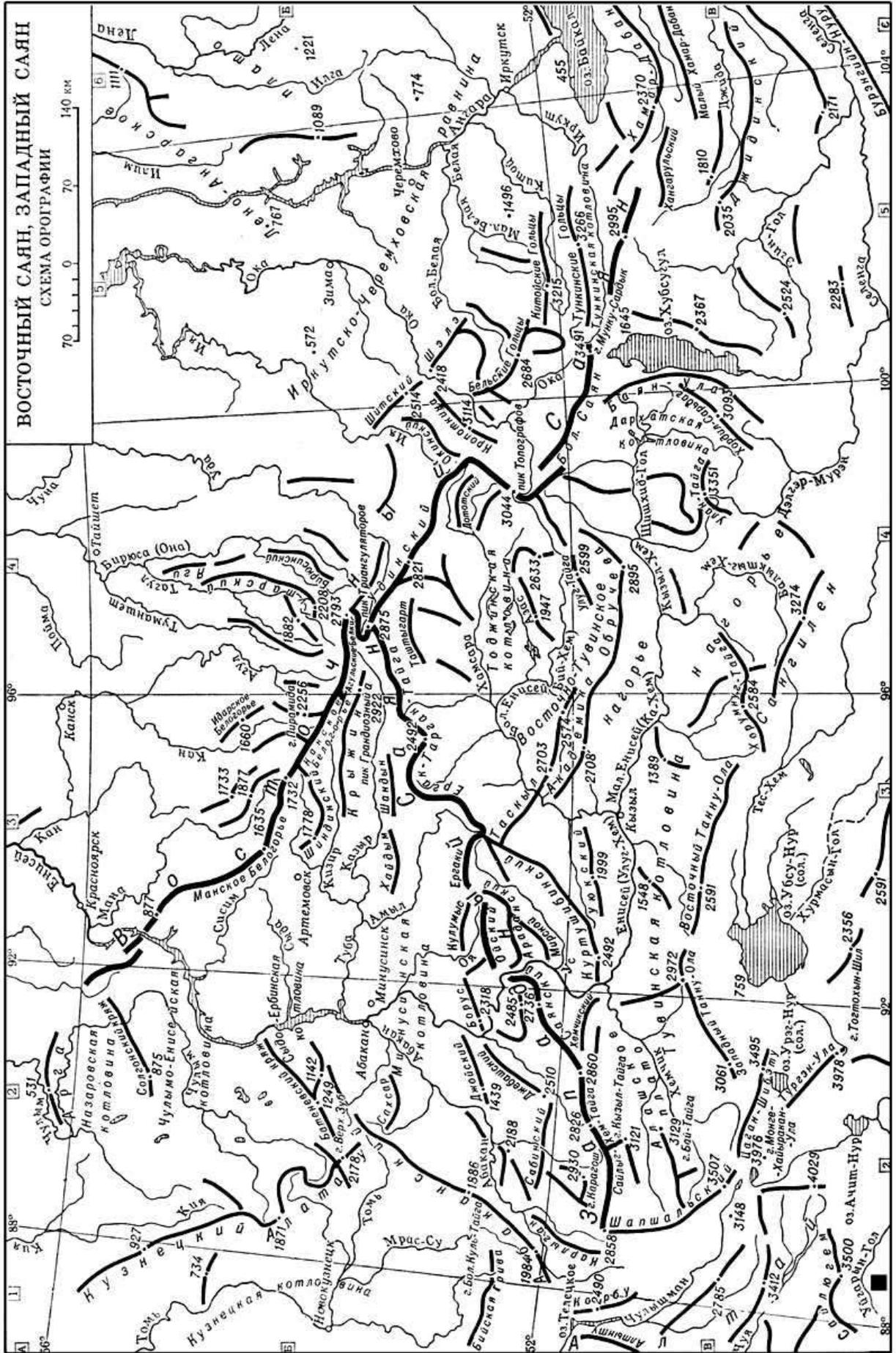


Рисунок 2. Восточный и Западный Саян, схема орографии (Большая советская энциклопедия, 1969—1978)

температур доходят до 30°C (май – днем + 25°, ночью - 5°). Воздушные массы западного и юго-западного направления, преодолевая Кузнецкий Алатау, охлаждаются, что приводит к выпадению осадков на его западном склоне (до 3000 мм/год). На восточном склоне Кузнецкого Алатау и в примыкающей западной части Назаровско-Минусинской межгорной впадины количество осадков значительно уменьшается (до 360 – 240 мм/год, в отдельные годы до 160 мм, например, в 1945 г.), в восточной части межгорной впадины количество осадков увеличивается (до 350 – 475 мм/год). Выпадение осадков в течении года неравномерное: на летние месяцы приходится около 50 – 60% общего количества в виде ливневых дождей, в зимние месяцы выпадает до 10% осадков. Снежный покров в степных районах покрывает землю не полностью, что приводит к интенсивному промерзанию грунтов и морозному выветриванию. Летом за счет постоянных ветров западного и юго-западного направлений в степной зоне проявляется ветровая эрозия (Справочник..., 1970).

Таблица 1. Основные климатические показатели на территории Назаровско-Минусинской межгорной впадины (Справочник..., 1970)

Метеорологические станции	Сумма температур выше 10°, °С	Сумма осадков, °С	Сумма осадков за период с температурой	Средняя температура мая, °С	Средняя температура июня, °С	Коэффициент Мезенцев	Коэффициент Селянинова	Влажность воздуха в 13 час. в конце мая, %
Шира	1663	350	175	8,7	15,4	0,5	1,1	40,0
Уйбат	1573	325	175	8,6	15,0	0,5	1,1	40,0
Минусинск	1979	325	205	10,3	17,1	0,5	1,0	42,0

Все разнообразие почвообразующих пород Назаровско-Минусинской межгорной впадины объединяется в несколько групп.

В Кузнецком Алатау элювиально-делювиальные комплексы широко распространены на известняках и изверженных породах, в Западном Саяне – на кристаллических сланцах. Разнообразные по составу метаморфические сланцы (наиболее типичный продукт метаморфизма – хлоритовые сланцы) имеют маломощную кору выветривания. Только на седловинах горных хребтов, на пологих склонах и шлейфах элювиально-делювиальная толща бывает мощнее, достигая иногда 2–2,5 м.

Элювиально-делювиальные комплексы девона и пермокарбона имеют широкое распространение почти во всех районах Назаровско-Минусинской межгорной впадины с

холмистым и низкогорным рельефом. Породы этого комплекса, особенно зеленоватые песчаники (алевролиты) верхнего девона и пермокарбона, всегда сильно карбонатны и в ряде случаев засолены легкорастворимыми солями. Карбонатность пород и засоленность продуктов выветривания верхнедевонских и пермокарбонных отложений оказывают влияние на почвообразование, проявляющееся в формировании и распространении почв засоленного ряда.

Делювиальные желто-бурые и розоватые тяжелые суглинки и глины часто контактируют с вышеотмеченными породами. Для них характерна большая мощность рыхлой толщи, меньшая хрящеватость. Они распространены в районах с пологохолмистым рельефом и широкими межхолмистыми понижениями.

Лессы и лессовидные суглинки распространены только в Абакано-Енисейском междуречье (Койбальская степь), так же как перевеянные ветром речные и озерно-речные пески и супеси древних долин рек и озерных котловин.

Валунные и галечниковые древнеаллювиальные отложения соответствуют древним руслам рек и участкам древних озер. Обычно они перекрыты слоем суглинистого наноса различной степени галечниковатости.

Современные аллювиальные отложения речных долин очень разнообразны по характеру отложения, механическому и химическому составу. В горных районах Западного Саяна и Кузнецкого Алатау они представлены песками и суглинками с галечником, имеют кислую реакцию и небольшую величину потери при прокаливании. В лесостепных и степных районах аллювиальные отложения мелкоземисты и часто карбонатны в зависимости от пойм низкого и высокого уровней (Градобоев, 1954).

Данные группы почвообразующих пород также разделяются по механическому, химическому, минералогическому составу, физическим и физико-механическим свойствам. Все это оказывает разнообразное влияние на процесс почвообразования, лесорастительные и многие другие свойства почв.

Почвы Назаровско-Минусинской впадины разнообразны и распространены согласованно проявлениям широтной зональности и вертикальной поясности. Закономерности в пространственном размещении почв на левобережье Енисея выражены менее четко, чем в смежном правобережье. Наиболее пониженные части территории с абсолютными высотами 200–300 м заняты каштановыми почвами, по мере нарастания высоты и смены опустыненных степных фитоценозов настоящими и луговыми степями развиваются черноземы южные и обыкновенные (300–450 м), черноземы обыкновенные (500–700 м), черноземы обыкновенные и выщелоченные (600–700 м), а под лесами на высотах 700–1500 м – горные лесные, горные подзолистые и дерново-подзолистые почвы.

В профиле от г. Абакана к Кузнецкому Алатау отмечается с нарастанием высот смена каштановых почв, комплексирующихся с солонцами, южными черноземами также в комплекс с солонцами, затем обыкновенными черноземами и, наконец, смена последних горными темно-серыми, горными лесными дерновыми, горно-таежными перегнойными почвами. Еще выше имеет место распространение почв горно-луговых. в этом профиле полностью выпадают почвы лесостепного комплекса, выщелоченные и оподзоленные черноземы, которые небольшими пятнами встречаются в северо-восточной части Кузнецкого Алатау.

В профиле от г. Абакана к Западному Саяну каштановые почвы енисейской и абаканской террас сменяются южными и обыкновенными черноземами Алтайской холмистой степи, затем опять совершается переход к каштановым почвам в Койбальской степи (пониженная степь – древнее русло Енисея) и смена их ближе к Саянам южными, обыкновенными, выщелоченными и оподзоленными черноземами. В горах имеет место последовательная смена горных серых лесных почв горными дерново-подзолистыми, горными подзолистыми и горно-таежными бурыми.

В профиле от г. Абакана на север до р. Чулым смена почв носит очень многообразный характер, но и здесь, кроме вертикальной поясности, проявляется широтная зональность. На севере профиля отмечается преобладающее развитие обыкновенных черноземов с небольшими пятнами черноземных солонцов, южнее сменяющихся южными черноземами и у г. Абакана – каштановыми почвами. Четкость широтной зональности нарушается Батеневским кряжем и среди южных черноземов появляются горно-лесные почвы и выщелоченные черноземы. В приалатауской части переходы и смены почв резки и часто контрастны, тогда как в присаянской части они, напротив, постепенны и отвечают обычным почвенным переходам для расчлененных территорий Сибири.

В общей схеме размещения почв наблюдаются закономерные изменения мощности гумусового слоя, количества гумуса, структурных агрегатов и других показателей плодородия почв. Так, мощность гумусового слоя увеличивается с 25 см у каштановых почв до 60 см у выщелоченных и оподзоленных черноземов, затем уменьшается до 25 см у горных дерново-подзолистых почв. Такая же закономерность наблюдается и в содержании гумуса. Если в каштановых почвах в верхнем горизонте количество гумуса составляет 3–4 %, в обыкновенных черноземах равнин – 6–8 %, то в обыкновенных черноземах предгорий – 9–10 % и горных темно-серых почвах – 12–15 %, а в дерново-подзолистых почвах его содержание резко снижается, составляя 5–6 % (Петров, 1952; Коляго, 1954).

В Койбальской степи по межгрядным понижениям распространены наиболее мощные и богатые гумусом темно-каштановые почвы, так как в понижениях валунно-галечниковые наносы перекрыты более мощным слоем лессовидных суглинков. На гривах галечные отложения

залегают близко к поверхности, ухудшая водный режим и угнетая биологические процессы в почве. В Сорокаозерной песчаной степи наиболее бедны органическим веществом почвы, расположенные на буграх (дюнах). Обеднение происходит вследствие развеивания. В Уйбатской степи малоплодородные солонцовые почвы не всегда приурочены к понижениям, куда с дополнительными количествами влаги при поверхностном стоке поступает и некоторое количество легкорастворимых солей. Однако нередко встречаются солонцы и на верхней и средней частях склонов. Так, например, в межувалистом понижении в районе оз. Красное средняя часть южного склона покрыта солонцами разных видов, среди которых только пятнами размером в 2 м<sup>2</sup> встречаются зональные каштановые почвы. Здесь определяющим фактором развития солонцов явились почвообразующие породы, представленные зеленовато-бурыми сланцами, залегающими близко к дневной поверхности.

В холмистых и низкогорных районах на распределение и характер почвенного покрова оказывают влияние не только различия в абсолютных высотах, но и приближенность к Кузнецкому Алатау или Западному Саяну, или, напротив, отдаленность от них, крутизна, протяженность и экспозиция склонов, свойства почвообразующих пород. Так, около Кузнецкого Алатау в Саксарской степи (на высоте до 900 м) имеют место маломощные обыкновенные черноземы, а в Приабаканской низкогорной степи с меньшими высотами, но зато приближенной к Западному Саяну, встречаются даже выщелоченные высокогумусные черноземы. В пределах каждой возвышенности холмистого и низкогорного рельефа, как правило, в нижней части склонов почвы имеют большую мощность гумусового слоя.

Четкая закономерность в распределении почв затушевывается там, где почвообразующими породами выступают элювиально-делювиальные продукты выветривания верхнедевонских и пермокарбонных отложений. В связи с засоленностью этих пород здесь весьма широким распространением пользуются солонцовые почвы, причем не только по понижениям рельефа, но и на склонах всех экспозиций и на вершинах возвышенностей - непосредственно на щебнистом элювии пород.

Широкое и длительное проявление эрозионных процессов обусловило специфический характер поверхностной рыхлой толщи, являющейся почвообразующим субстратом. При преобладании сноса на водоразделах слабо развиты аккумулятивные четвертичные толщи, а доминируют элювиальные и делювиальные комплексы выветривания коренных горных пород. Плащ элювиальных и делювиальных пород весьма тонкий и часто покрывается трудно выветриваемыми известняками, сланцами и другими породами (Градобоев, 1954).

Разнообразие почвенного покрова наряду с климатическими условиями и характером рельефа в основном определяет структуру современного растительного покрова Назаровско-Минусинской впадины.

По отношению к общей зональности Северной Евразии Назаровско-Минусинская впадина по своему географическому положению принадлежит к зоне степей. Таким образом, степной тип растительности – здесь зонален. Но в то же время всякая межгорная депрессия является составной частью горной системы, в которую она входит, в связи с чем и распределение элементов растительного покрова подчиняется законам высотной поясности (Растительный покров ..., 1976).

В соответствии со степенью атмосферного увлажнения левобережье Енисея Назаровско-Минусинской межгорной впадины относится к антициклонической умеренно влажной (семигумидный), а правобережье Енисея к циклонической влажной (гумидный) географо-климатической фации или сектору. Каждый сектор характеризуется своими особенностями растительного покрова. Так в умеренно влажном секторе Назаровско-Минусинской впадины выделяются степной, подтаежно-лесостепной сосново-лиственничный и таежный лиственничный высотно-поясные комплексы типов леса (ВПК). Во влажном секторе выделяются лесостепной, таежный сосново-лиственничный и таежный кедровый ВПК (Поликарпов и др., 1986).

**Степной пояс** имеет амплитуду высот от 300 до 600 м. Основные степные массивы: Койбальская, Уйбатская, Абаканская, Ширинская расположены на более засушливом левобережье, в правобережной части находится лишь Минусинская степь. Наиболее важным климатическим барьером следует считать меридианально протянувшееся Кузнецкое нагорье, в дождевой тени которого расположены степи. Наименьшее количество осадков получает Уйбатская степь, расположенная рядом с восточными предгорьями Кузнецкого Алатау. Именно здесь находится наиболее ксерофильное ядро степной растительности (на плакорах развиты фитоценозы опустыненных степей).

Основная территория пояса до 50-х годов XX в принадлежала степной растительности преимущественно настоящих (мелкодерновинных и крупнодерновинных) и луговых степей. Под влиянием усиленного выпаса скота происходило обеднение и изменение видового состава мелкодерновинных степей и переходов их в злаково-полынные и злаково-осочковые мелкодерновинные степи. Позднее, в растительном покрове степного пояса степная растительность, включая и петрофитные пионерные сообщества стала занимать менее половины от всей площади пояса. Среди мелкодерновинных степей преобладает формация мелкодерновинной полидоминантной злаковой степи. Крупнодерновинные настоящие степи в основном представлены формациями ковыльных (тырсовых) и овсецовых. Здесь также выделяются ассоциации дигрессивного ряда, а связь с мелкодерновинными степями отражается через группу ассоциаций злаково-ковыльных степей, где наряду с ковылем-тырсой в значительном количестве присутствуют мелкодерновинные степные злаки. Луговые степи

уступают по площади настоящим степям не только потому, что их меньше было в коренном растительном покрове, но и в связи с более интенсивной распашкой мест с более богатыми черноземными почвами, которые характерны для фитоценозов этого класса формаций. Луговые степи сохранились только на склоновых местообитаниях островными массивами. Среди лугового типа растительности в степном поясе большое значение имеют как гликофитные, так и галофитные долинные луга, размещающиеся по долинам рек в условиях достаточного, избыточного или временно избыточного увлажнения. На участках временно избыточного увлажнения и в межгорных понижениях по берегам минерализованных озер распространены солончаковые луга, представленные рядом формаций, сменяющих друг друга по мере повышения концентрации солей в верхней части почвенного профиля. На пресных почвах в долинах рек с хорошим проточным увлажнением широко развиты овсяницевые, кострцовые, пырейные, злаковые полидоминантные, а на молодых прирусловых участках - разнотравные долинные луга. Кроме луговой растительности в долинах рек значительные площади занимают заросли кустарников (ивняки), долинные тополевые и ивово-березовые леса и низинные осоковые и тростниковые болота. По северным склонам сопок и невысоких гор размещаются березовые и лиственничные перелески, заросли степных кустарников, а в Койбальской степи остатки сосновых боров.

**Сосновые боры**, расположенные в зоне степей в южной части Назаровско-Минусинской межгорной впадины, представляют собой сосновые насаждения на песчаных древнеаллювиальных отложениях (Типы лесов ..., 1980). Ленточные боры (Лугавский, Инский и др.) вытянуты полосами с юго-запада на северо-восток. Более южные массивы (Ермаковский и Шушенский боры) представляют собой изолированные массивы, не имеющие четкой ориентации. Западная приенисейская часть ленточных боров и изолированные массивы сосняков находятся в наиболее жестких климатических условиях, испытывая недостаток влаги и влияния пыльных бурь. Здесь доминируют остепненно-разнотравные, сухокустарниковые (ритидиевые) сосняки на дерново-боровых примитивных почвах. Растительный покров характеризуется значительной мозаичностью, обусловленной пересеченностью дюнного рельефа, разницей механического состава почв, различной глубиной грунтовых вод, частыми пожарами.

**Лесостепной пояс** сравнительно узкой полосой окаймляет основные степные районы, сужаясь в местах контакта котловины с продольно расположенными хребтами и несколько расширяясь на выходах сниженных торцовых окраин хребтов. Лесостепной ландшафт связан с возрастающей пересеченностью местности и появлением по северным склонам увалов и невысоких отрогов гор лесных фитоценозов. Абсолютные высоты от 600 до 800 м (Растительный покров ..., 1976).

**Пояс подтайги** в основном занимает низкогорья в пределах высот от 800 до 1000 м. Растительность подтаежного пояса характеризуется преобладанием светлохвойно-лиственничных и сосновых травянистых лесов и их производных березовых лесов и лесных лугов. Среди лесных лугов широко распространены разнотравно-злаковые полидоминантные, ежовые, вейниковые, осоковые. Отмечаются также участки настоящих суходольных лугов. На южных склонах сохраняются каменистые луговые степи, в наиболее континентальных районах продвигающиеся в пределы таежного пояса.

**Таежный пояс** занимает наибольшие пространства по северному макросклону Западного Саяна и заходит на восточный макросклон Кузнецкого нагорья, осевые хребты которого имеют высоты от 1000 до 1700 м. Растительный покров, так же как и почвенный, характеризуется большой однородностью и малой комплексностью. Преобладающая площадь приходится на долю темнохвойных таежных лесов, среди которых доминирует исходная формация полидоминантной (кедрово-пихтовой) тайги. Кроме того, выделяются монодоминантные формации: пихтовые, кедровые и еловые леса, а также смешанные березово-темнохвойные, сосново-темнохвойные и лиственнично-темнохвойные леса, представляющие собой восстановительные стадии (Растительный покров ..., 1976).

## 2.2. Объекты исследования

Выбор объектов исследования основывался на современных представлениях о изучении внутривидового разнообразия *P. sylvestris*. Особый интерес представляют популяции, произрастающие в экстремальных для вида условиях и на периферии ареала в силу их генетических особенностей, формирующихся под влиянием различных режимов естественного отбора (Lesica, Allendorf, 1995; Lenormand, 2002; Eckert et al., 2008). Недавние исследования показали, что популяции экстремальных условий произрастания отличаются повышенным внутривидовым разнообразием (Petit et al., 2003; Hewitt, 2004; Пименов, 2015). Кроме того, современные климатические изменения, обуславливающие модификацию географического распределения древесных видов, делают актуальным изучение эволюционного потенциала таких популяций (Hampe, Petit, 2005).

Объектом исследования послужили ценопопуляции *P. sylvestris*, занимающие типичные боровые и петрофитные экотопы Назаровско-Минусинской межгорной впадины, а также искусственные сосновые насаждения, созданные в степной зоне (рисунок 3). Они представляют особый интерес, так как сформированы в наиболее экстремальных условиях произрастания. Для более полного представления о формировании внутривидовой изменчивости в искусственных насаждениях были рассмотрены ценопопуляции *P. sylvestris* в различных условиях района,

послужившие источником посадочного материала (Минусинские боры). Характеристики мест заложения пробных площадей представлены в таблице 2.

В ходе работ в 2012–2014 гг. было заложено 29 постоянных лесоводственных пробных площадей (ПП), обследовано 1209 деревьев. Характеристики пробных площадей приведены в таблице 3.

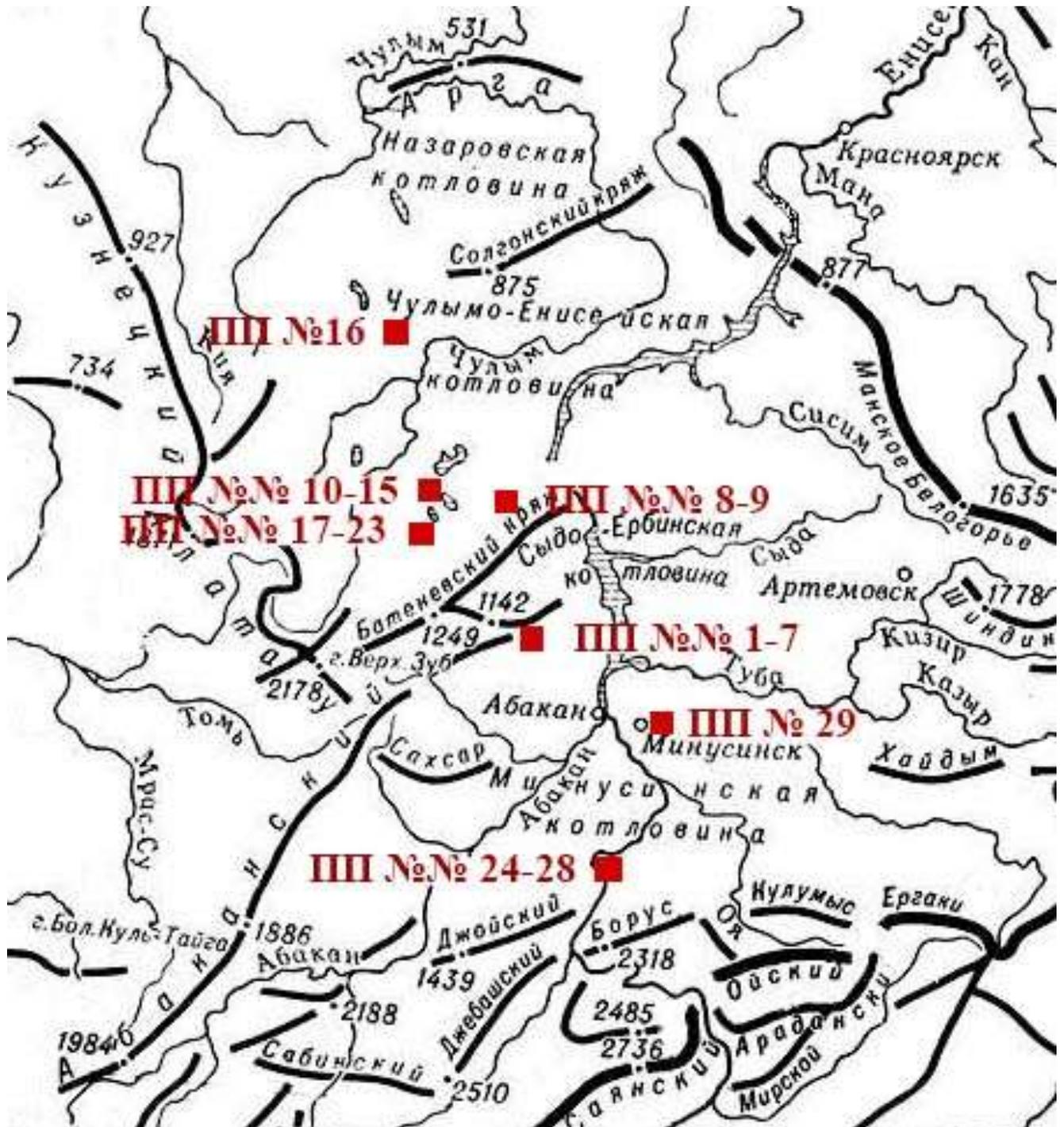


Рисунок 3. Назаровско-Минусинская межгорная впадина, схема орографии; квадратными точками обозначено расположение пробных площадей

Таблица 2. Расположение пробных площадей

Географо-климатическая фация	Зональные классы растительности	Объект исследования	ПП №	Высота, м над у. м.
антициклоническая умеренно-влажная	подтаежно-лесостепной	петрофитные сосняки, верхняя часть ЮВ склона 8°, Батеневский кряж	1	657
		петрофитные сосняки, верхняя часть 3 склона с обильным возобновлением, Батеневский кряж	2	671
		петрофитные сосняки, вогнутая верхняя часть 3 склона, выгоревший осинник, Батеневский кряж	3	672
		петрофитные сосняки, приводораздельный вогнутый СЗ склон 12°, Батеневский кряж	4	676
		петрофитные сосняки (предгорной лесостепи), верхняя часть приводораздельного 3 склона 16°, Батеневский кряж	5	665
		петрофитные сосняки, ЮЮЗ склон 18°, Батеневский кряж	6	660
		петрофитные сосняки, ЮЗ приводораздельный склон 18°, Батеневский кряж	7	655
		петрофитные сосняки на гриве 3 склона 22°, Батеневский кряж	8	598
		петрофитные сосняки на гриве 3 склона 22°, Батеневский кряж	9	542
	степной	искусственные сосняки в ширинской степи	10	360
		искусственные сосняки в ширинской степи	11	358
		искусственные сосняки в ширинской степи	12	355
		искусственные сосняки в ширинской степи	13	356
		искусственные сосняки в ширинской степи	14	354

Продолжение таблицы 2

Географо-климатическая фация	Зональные классы растительности	Объект исследования	ПП №	Высота, м над у. м.
антициклоническая умеренно-влажная	степной	искусственные сосняки в ширинской степи	15	354
циклоническая влажная	подтаежный	искусственные сосняки	16	556
		петрофитные ширинские сосняки (предгорья Кузнецкого Алатау) на плоском водоразделе	17	688
		петрофитные ширинские сосняки (предгорья Кузнецкого Алатау) на юго-восточном склоне	18	585
		петрофитные ширинские сосняки (предгорья Кузнецкого Алатау) на вогнутой части северо-восточного склона	19	577
антициклоническая умеренно-влажная	подтаежно-лесостепной	петрофитные ширинские сосняки (предгорья Кузнецкого Алатау) на вогнутой части северо-восточного склона	20	615
		петрофитные ширинские сосняки (предгорья Кузнецкого Алатау) на северо-восточном склоне	21	640
		петрофитные ширинские сосняки (предгорья Кузнецкого Алатау) на юго-восточном склоне	22	533
		петрофитные ширинские сосняки (предгорья Кузнецкого Алатау) на выпуклом водоразделе	23	548
		Шушенский бор	24	284
		петрофитные сосняки ЮЗ склон 21°	25	330
циклоническая влажная	лесостепной	припойменный сосняк на берегу р. Лугавки	26	278
		Лугавский бор	27	286
		сосняк на припойменной террасе р. Енисей	28	325
		Селивановский бор	29	270

Таблица 3. Характеристики пробных площадей

ПП №	Формула насаждения	Возраст, лет	Средняя высота ствола, м	Средний диаметр ствола на высоте 1,3 м, см	Густота, шт./га	Запас, м <sup>3</sup> /га	Относительная полнота	Бонитет	Тип условий местопрорастания	Доля краснопыльничковых деревьев, %	Характеристика нижних ярусов растительности
1	10С+Л	50	9,8	23,5	233	56	0,57	IV	B1	8	остепненно-разнотравная
2	10С	60	11	17,8	321	44,86	0,28	IV	C2	0	остепненно-разнотравная
3	5С4Л1Б	60	11	16,5	275	32,05	0,2	IV	C1	8	остепненно-разнотравная
4	6С3С1Б+Л	50	11	11,5	436	25,23	0,16	IV	B2	0	остепненно-разнотравная
5	10С	100	15,8	37,5	178	145	0,6	IV	B1	0	остепненно-разнотравная
6	10С	47	8,93	18,9	242	55	0,36	IV	B1	0	остепненно-разнотравная
7	5С5С	45	14	26	264	94,25	0,46	III	C2	0	остепненно-разнотравная
8	7С2С1Л	60	11	22	237	50,46	0,32	IV	B2	0	остепненно-разнотравная
9	10С+Л	71	9,55	15,5	413	58	0,42	V	B1	33	олиготрофно-разнотравная
10	10С	55	6,86	14,6	76	5	0,06	V	B1	22	олиготрофно-разнотравная
11	10С	55	6,36	15,6	68	5	0,08	V	B4	28	травяно-болотная
12	10С	55	11,6	20,6	230	97	0,6	III	B2	20	ритидиевая

Продолжение таблицы 3

ПП №	Формула насаждения	Возраст, лет	Средняя высота ствола, м	Средний диаметр ствола на высоте 1,3 м, см	Густота, шт./га	Запас, м <sup>3</sup> /га	Относительная полнота	Бонитет	Тип условий местопроизрастания	Доля краснопыльничковых деревьев, %	Характеристика нижних ярусов растительности
13	10С	55	11,8	19,6	461	88	0,5	III	B1	19	вейниково-разнотравная
14	10С	55	6,94	11,8	766	35	0,4	V	C5	29	травяно-болотная
15	10С	55	6,31	11,3	1378	57	0,8	V	C4	17	травяно-болотная
16	10С	40	14	13	2185	195,23	0,95	II	C3	17	мезофильно-разнотравная
17	10С+Б	160	9,16	21,8	122	26	0,2	V a	A1	6	остепненно-разнотравная
18	10С	160	16,6	25,9	233	124	0,46	V	A0	50	лишайниковая остепненная
19	10С+Б	80	10,5	12,1	453	33	0,21	V	A2	0	остепненно-разнотравная
20	9С1Б	30	7,94	9,49	456	20	0,17	III	C2	0	остепненно-разнотравная
21	9С1Л+Б	100	14,1	24,1	64	43	0,18	V	B3	3	разнотравная
22	9С1С	90	10,8	19,3	182	32	0,2	V a	A0	38	лишайниковая остепненная
23	10С	90	12,3	26,8	67	24	0,13	IV	B1	17	вейниково-разнотравная
24	10С	50	15,7	32	108	67	0,27	II	C2	19	вейниково-разнотравная
25	10С	65	17,6	31,4	352	224	0,81	III	B2	24	ритидиевая
26	10С	60	12,4	23	316	94	0,5	IV	C4	26	травяно-болотная

Продолжение таблицы 3

ПП №	Формула насаждения	Возраст, лет	Средняя высота ствола, м	Средний диаметр ствола на высоте 1,3 м, см	Густота, шт./га	Запас, м <sup>3</sup> /га	Относительная полнота	Бонитет	Тип условий местопрорастания	Доля краснопыльничковых деревьев, %	Характеристика нижних ярусов растительности
27	10С	270	20,1	38	198	286	0,84	IV	B2	11	мезофильно-разнотравная
28	7СЗС	95	18	36,9	126	111,89	0,4	IV	B1	0	остепненно-разнотравная
29	10С	55	18	33,4	274	198,92	0,72	II	С3	0	разнотравная

ПП №№ 1–9 заложены в естественных петрофитных сосняках Батеневского кряжа (Рисунок 4 и 5) на топо-экологических профилях. Древостои имеют от 5 до 10 единиц сосны в составе основного полога, и от одного до двух ярусов. Также в составе некоторых древостоев участвует лиственница и береза. В соответствии с геоботаническим районированием А.В. Куминовой и Ю.М. Маскаева территория относится к Батеневскому низкогорному лесостепному округу геоботанической провинции Кузнецкого нагорья (Растительный покров Хакасии, 1976).

ПП №№ 10–15 заложены в искусственных сосняках созданных в 1959 г. на пологом (1–3°) приозерном склоне озера Шира (Рисунок 6). Территория относится к Июсо-Ширинскому степному округу геоботанической провинции Минусинской котловины (Растительный покров Хакасии, 1976). Перед посадкой проводилась сплошная обработка почвы. Густота посадки – 1,5 тыс. шт. на га. Посадка производилась вручную 2–3-летними саженцами сосны обыкновенной Минусинской популяции (Молоков и др., 2000). На катене приозерного склона в 2012 г. нами было заложено 6 постоянных пробных площадей. Между собой ПП отличались почвенно-гидрологическими условиями, определяемыми формой склона (выпуклый, вогнутый) и удаленностью от береговой линии (Рисунок 7).

ПП № 16 заложена в сосняке вейниково-разнотравном искусственного происхождения (Рисунок 8). Территория относится к Восточно-Кузнецко-Алатаускому среднегорному темнохвойно-светлохвойному округу геоботанической провинции Кузнецкого нагорья

(Растительный покров Хакасии, 1976). Лесные культуры с густотой 3 тыс. шт. на га были созданы на месте рубки высокополнотного лиственничника после корчевки и частичной обработки почвы.



Рисунок 4. Район расположения пробных площадей №№ 1–7



Рисунок 5. Район расположения пробных площадей №№ 8–9



Рисунок 6. Район расположения пробных площадей №№ 10–15

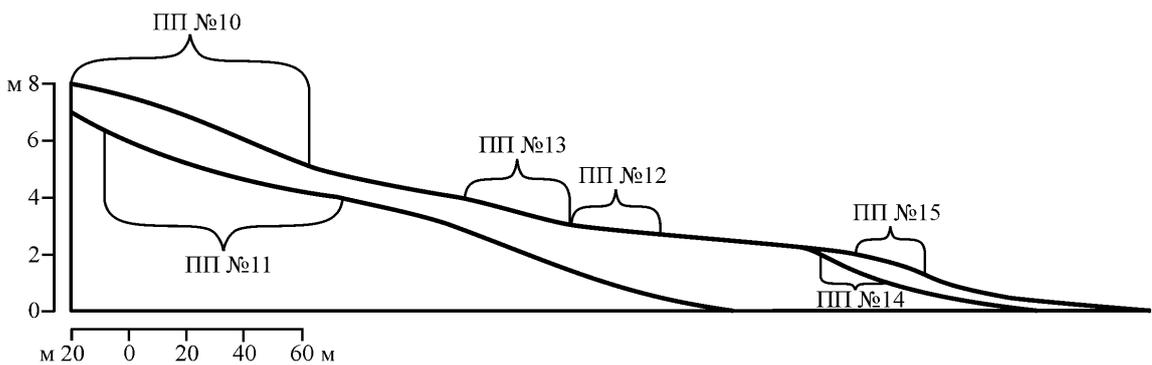


Рисунок 7. Размещение ПП на катене приозерного склона оз. Шира



Рисунок 8. Пробная площадь № 16

ПП №№ 17–23 заложены в естественных петрофитных сосняках Кузнецкого Алатау (рисунок 9). Древостои имеют от 9 до 10 единиц сосны в составе основного полога, и от одного до двух ярусов. Также в составе некоторых древоствоев участвует лиственница и береза. Территория относится к Восточно-Кузнецко-Алатаускому среднегорному темнохвойно-светлохвойному округу геоботанической провинции Кузнецкого нагорья (Растительный покров Хакасии, 1976).

ПП №№ 24–29 заложены в естественных борových, петрофитных и припойменных сосняках правобережья Енисея в южной части Минусинской котловины (рисунок 10, 11 и 12).



Рисунок 9. Район расположения пробных площадей №№ 17–23



Рисунок 10. Пробные площади: а – № 24, б – № 25, в – № 26, г – № 27



Рисунок 11. Пробная площадь № 28



Рисунок 12. Пробная площадь № 29

Древостои чистые, сосновые, с одним или двумя ярусами древесного полога.

В соответствии с типологией леса, разработанной в Институте леса им. В.Н. Сукачева (Типы лесов..., 1980) они относятся к ВПК подтаежно-лесостепных сосновых лесов правобережного Минусинского округа Восточнокузнецко-Минусинской котловинно-горной лесорастительной провинции лиственничных и сосновых лесов Алтае-Саянской горной лесорастительной области.

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

#### 3.1. Общие подходы

Сукачев В.Н. по отношению к сосне считал целесообразным изучение ее формового разнообразия для выявления перспективных форм и экотипов для лесоразведения. При этом индивидуальный отбор и гибридизация столь медленно растущей породы представлялись ему не оправданными (Сукачев, 1934б). Его работы обосновали исследования различных форм и типов основных лесобразующих древесных видов, показали их значение в комплексных биогеоценологических исследованиях и их место в лесоведении, в целом (Сукачев, 1934а; Сукачев, 1953).

Как известно, в любой популяции, при условии отсутствия внешних нарушений, происходит оптимизация ее генетического состава (Жданова, Фрисман, 2006; Фрисман, Жданова 2006). Этот процесс проходит путем формирования в процессе роста и развития эколого-морфологических особенностей под контролем генотипов и, как их частного проявления, формовой структуры, в результате чего, образуются некоторые лесоводственные особенности.

Изучение лесоводственных особенностей краснопыльничковой и желтопыльничковой 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, в данном исследовании использовался системный подход (Эшби, 1959; Берталанфи, 1969; Одум, 1986а).

Осуществление исследований на уровне вида не может полностью отразить той большой роли, которую выполняет популяция, как в эволюции вида, так и в превращении и обмене веществ и энергии, протекающем в ней (Правдин, 1973). Популяция, как группа совместно обитающих особей одного вида, выступает первой надорганизменной классификационной единицей, представители которой способны к эволюционному развитию.

Популяции формируются исторически в известных экологических условиях. Поэтому каждая популяция распространена на определенной территории, имеет определенную численность, внутреннюю структуру (формовую, половую, возрастную и т.д.) и свою динамику (Одум, 1986б). Таким образом, популяция обеспечивает надежность своего существования в конкретных условиях среды обитания, в первую очередь, благодаря ее неоднородности. Эта внутренняя структура является результатом микроэволюционных процессов, так как развитие слагающих ее организмов протекает под воздействием многих и весьма разнообразных условий (Грант, 1991; Гродницкий, 2002).

При отсутствии точных сведений о генетической гетерогенности популяций в качестве элементарной единицы совокупности растений одного вида принято рассматривать ценопопуляции, развивающиеся в границах относительно-однородных условий (Любарский, 1976; Работнов, 1978). Выделение популяций по растительным сообществам объясняется тем, что в пределах сообщества экологические условия среды более или менее однородны, а поэтому однородны и взаимоотношения как между членами популяции и условиями местообитания, так и между самими особями популяции (Корчагин, 1959–1964; Одум, 1986б). Таким локальным комплексом абиотических факторов среды в сопряжении с относительно гомогенным фитоценозом является биогеоценоз (Сукачев, 1972).

Для изучения внутривидовой структуры должны использоваться генетически детерминированные маркеры, к которым на морфологическом уровне относятся признаки генеративной сферы (Правдин, 1964; Мамаев, 1973; Видякин, 2001; Санников, Петрова, 2003). В качестве таковых маркеров и выбран фон окраски мужских генеративных структур – микростробилов.

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 местообитания.

Отталкиваясь от вышеизложенных постулатов, в своем исследовании мы подошли к вопросу выявления лесоводственных особенностей краснопыльничковой и желтопыльничковой форм сосны обыкновенной с двух сторон. Во-первых, анализировалось влияние факторов среды на формовой состав ценопопуляций, во-вторых, на интенсивность роста ствола краснопыльничковой и желтопыльничковой форм.

Проводилось сравнительное изучение состава и структуры ценопопуляций *P. sylvestris* по экологическим рядам (Корчагин, 1959–1964). Для этого в районе исследования выявлялись различные ценопопуляции и располагались в ряды по степени изменения какого-нибудь одного экологического фактора местообитания, например, по степени увеличения влажности почв или изменения механического состава почвы и т.д. Это позволило выяснить экологическую обусловленность приуроченности мест произрастания краснопыльничковой и желтопыльничковой форм сосны обыкновенной.

### 3.2. Полевые исследования

Данные о ценопопуляциях *P. sylvestris* в различных условиях местообитания собирались в ходе натурных обследований. Закладка пробных площадей осуществлялась в

соответствии с ОСТ 56-69-83 «Площади пробные лесоустроительные. Метод закладки», за исключением требований к объему перечета деревьев (не менее 200 основной древесной породы), принимая во внимание рекомендации по однородности объектов исследования (Кузьмичев, 1977; Доспехов, 1985). Размер каждой пробной площади, таким образом, устанавливался с учетом однородности мезорельефа, почвенно-гидрологических условий, растительного покрова и достаточной площади для выявления необходимых характеристик растительных сообществ (Методы изучения..., 2002).

Пробные площади размещались на топо-экологических профилях, равномерно охватывая характерные для районов исследования геоморфологические комплексы (Юнатов, 1959–1964).

Работа на пробных площадях осуществлялась с применением перечислительного метода таксации, учетом естественного возобновления леса и оценкой ландшафтно-экологической приуроченности участков. Площадь участка определялась инструментальным способом при помощи мерной ленты и буссоли (на основании журнала буссольной съемки). В перечет включались деревья с шестисантиметровой ступени толщины. У каждого дерева измерялись высота с использованием высотомера-эклиметра (с точностью до 0,5 м). Диаметр каждого дерева определялся по измеренной окружности ствола на высоте 1,3 м (с точностью до 1 см). Одновременно определялась принадлежность каждого дерева к той или иной форме сосны обыкновенной по окраске микростробилов.

По методике Побединского А.В. проводился учет молодых поколений древесных пород (Побединский, 1962). Определялся породный состав, происхождение и жизненное состояние. Молодые поколения древесных пород учитывались с разделением на древесные всходы (возрастом до 1 года), самосев (возрастом от 1 года до 3 лет) и подрост (старше 3 лет). При наличии подростка разных высот его учет производился с распределением на группы по высоте (мелкий – высотой до 0,5 м, средний – 0,5–1,5 м, крупный – свыше 1,5 м). Обследование молодых поколений древесных пород осуществлялось на учетных площадках (по 4 м<sup>2</sup> не менее 30 шт. на пробной площади). После учета рассчитывалось количество древесных всходов, самосева и подростка в пересчете на 1 га. Для определения количества подростка применялись коэффициенты пересчета мелкого и среднего подростка в крупный: для мелкого подростка 0,5, среднего – 0,8. Состав определялся по соотношению густоты подростка различных пород.

Тип леса устанавливался по классификации В.Н. Сукачева (Сукачев, Зонн, 1961). За основу была принята таблица типов леса, разработанная для исследуемого района сотрудниками Института леса им. В.Н. Сукачева (Типы лесов..., 1980).

Тип условий местопрорастания определялся в соответствии с классификацией Алексеева-Погребняка (Погребняк, 1968).

Ландшафтно-экологическая приуроченность участков оценивалась по положению в рельефе (высоте над уровнем моря, крутизне, форме и экспозиции склонов), почвенно-гидрологическим условиям, с учетом состава растительности всех ярусов, особенно индикаторных видов растений.

### 3.3. Первичная обработка данных полевых исследований

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

Так как на каждой пробной площади измерен диаметр ствола на высоте 1,3 м у каждого дерева в древостое, средний диаметр элемента леса (части древостоя одного класса возраста и породы) рассчитан как средняя арифметическая величина диаметров составляющих элемент леса деревьев по формуле:

$$D_{\text{ср.}} = \frac{\sum d_i}{n}, \quad (1)$$

где  $d_i$  – диаметр ствола на высоте 1,3 м составляющих элемент леса деревьев на пробной площади, см;

$n$  – количество составляющих элемент леса деревьев на пробной площади.

Средняя высота элемента леса определялась по графику высот, как высота при среднем диаметре. График строился по данным замеров высот и диаметров всех деревьев на пробной площади.

Абсолютная полнота элемента леса находилась как сумма площадей сечений всех деревьев на пробной площади в пересчете на 1 га. Площадь сечений каждого дерева рассчитывалась по формуле площади круга с точностью до 0,1 см.

Относительная полнота элемента леса рассчитывалась как отношение абсолютной полноты таксируемого древостоя к сумме площадей сечений на 1 га нормально полного насаждения, полученной из стандартных таблиц (Лесотаксационный справочник..., 2002).

Абсолютная и относительная полноты яруса определяется как общая сумма, соответственно, абсолютных или относительных полнот элементов леса, входящих в этот ярус.

Объем ствола каждого дерева вычислялся по формуле:

$$V = g_{1.3} \times h \times f, \quad (2)$$

где  $g_{1.3}$  – площадь сечения ствола дерева на высоте 1,3 м, м<sup>2</sup>;

$h$  – высота дерева, м;

$f$  – табличное значение видового числа (Лесотаксационный справочник..., 2002).

Запас сырораствующей древесины рассчитывался путем пересчета на 1 га суммы запасов всех деревьев на пробной площади по площади участка.

Породный состав простого лесного насаждения или яруса в сложном лесном насаждении устанавливался по процентному соотношению запасов древесины составляющих элементов леса.

Средняя высота яруса определялась как средневзвешенная величина высот древостоя элемента леса на их коэффициент состава.

Класс бонитета определялся по среднему возрасту и средней высоте основного элемента леса по общебонитетным таблицам профессора М.М. Орлова (Лесотаксационный справочник ..., 2002).

Средний возраст элементов леса определялся по среднему (по диаметру) дереву при помощи возрастного бурава.

Густота древостоя вычислялась как количество деревьев в пересчете на 1 га по площади участка.

### 3.4. Анализ эмпирических данных

На первом этапе обработки эмпирических данных проводилось вычисление сводных статистических характеристик (Иванова и др., 1981; Доспехов, 1985). На основании этого формировалось представление о формовом составе и распределении таксационных диаметров в ценопопуляциях *P. sylvestris*. Доля деревьев краснопыльничковой формы в ценопопуляции вычислялась как отношение численности данных особей к общему числу деревьев с обнаруженными микростробилами.

В работе во всех расчетах использовался общепринятый в биологических исследований уровень значимости  $p=0,95$ .

Анализировались распределения таксационных диаметров краснопыльничковой и желтопыльничковой форм в различных лесорастительных условиях. Предварительно проводилась проверка на нормальность распределений. Такая проверка имеет важнейшее значение в прикладной статистике, в частности, для принятия решения о применении того или иного метода статистической обработки данных. В ряде опытов, особенно в биологических исследованиях, часто возникает ситуация, когда численность выборки мала. Специально для проверки нормальности распределения малых (численностью от 3 до 50) выборок С. Шапиро и М. Уилк разработали критерий (Хан, Шапиро, 1969; Shapiro, Wilk, 1965; Shapiro et al., 1968). На основе формул оригинальной статьи критерий в принципе можно применять для любых по численности выборок, однако авторы табулировали константы, необходимые для вычисления статистики критерия и аппроксимации  $P$ -значения, только до 50 вариантов.

Статистика критерия Шапиро–Уилка имеет вид:

$$W = \frac{\left( \sum_{i=1}^n a_i x_i \right)^2}{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2}, \quad (3)$$

где  $x_i, i = 1, 2, \dots, n$  – отсортированная в порядке возрастания выборка,

$n$  – численность выборки,

$a_i, i = 1, 2, \dots, n$  – константы.

Практически вычисление статистики оригинального критерия производится по формуле, пригодной для быстрых вычислений:

$$W = \frac{\left( \sum_{i=1}^k a_{n-i+1} (x_{n-i+1} - x_i) \right)^2}{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2}, \quad (4)$$

где  $k = n / 2$ , если  $n$  – четное,

$k = (n - 1) / 2$ , если  $n$  – нечетное,

$a_{n-i+1}; i = 1, 2, \dots, k; n = 3, 4, \dots, 50$ , – табулированные константы.

Для вычисления  $P$ -значений критерия применяется нормальная аппроксимация.

Величина:

$$Z = \gamma_n + \eta_n \ln \frac{W - \varepsilon_n}{1 - W}, \quad (5)$$

где  $\gamma_n, \eta_n, \varepsilon_n$  – табулированные константы для соответствующих значений  $n$ , распределена нормально как  $N(0, 1)$ .

$P$ -значением называется фактически достигнутый уровень значимости (при подстановке статистики в ее функцию распределения). Дает возможность принимать или отклонять данную гипотезу при любом заранее заданном уровне значимости  $\alpha$  путем простого сравнения, вычисленного  $P$ -значения с принятым уровнем значимости. Таким образом, сначала вычисляется по выборке статистика критерия, затем, вычисляется вероятность ее попадания в критическую область. В случае двусторонней статистической гипотезы ее  $P$ -значение (двустороннее  $P$ -значение) вычисляется как:

$$p_2 = 2 \min(p, 1 - p). \quad (6)$$

При  $p_2 < \alpha$ , нулевая гипотеза отклоняется и принимается альтернативная гипотеза о статистически значимом различии параметра на заданном уровне значимости  $\alpha$ . В противном случае нулевая гипотеза не отвергается (Браунли, 1977; Боровков 1984; Петрович, Давидович, 1989).

Критерий Шапиро–Франсиа применялся для проверки на нормальность выборок численностью более 50. Шапиро и Франсиа предположили, что для больших выборок статистика

критерия  $W$  может быть вычислена менее трудоемко, чем критерий Шапиро–Уилка. Она имеет другое обозначение, но похожую запись:

$$W' = \frac{\left( \sum_{i=1}^n b_i x_i \right)^2}{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2}, \quad (7)$$

где  $x_i, i = 1, 2, \dots, n$  – отсортированная в порядке возрастания выборка,

$n$  – численность выборки,

$b_i, i = 1, 2, \dots, n$  – константы.

Определение констант сопряжено с большими вычислительными сложностями, поэтому авторы теста воспользовались тем, что ранее Блом (Дэйвид, 1979) записал простую в вычислении оценку компонент вектора математических ожиданий:

$$\tilde{m}_i = \Psi[(i - 3/8)/(n + 1/4)], i = 1, 2, \dots, n, \quad (8)$$

где  $\Psi(\cdot)$  – функция, обратная функции стандартного нормального распределения.

Далее, проводилось сравнение совокупностей таксационных диаметров краснопыльничковой и желтопыльничковой форм как между собой («внутри» каждой ПП), так и между ПП в случаях, когда характеристики насаждения и лесорастительных условий были достаточно сходны, чтобы допускать такое сопоставление.

Критерии, при помощи которых сравнивают статистические совокупности, разделяются на две группы: параметрические и непараметрические. Особенностью параметрических критериев является ряд требований:

- Распределение признака в генеральной совокупности подчиняется нормальному закону. Нормальность распределения генеральной совокупности может быть статистически установлена на основе проверки эмпирического распределения выборки из данной совокупности до применения любого параметрического теста.
- Для адекватного применения ряда критериев требуется равенство дисперсий сравниваемых выборок. Поэтому многие авторы рекомендуют проверить нулевую гипотезу о равенстве дисперсий сравниваемых совокупностей с помощью критерия Фишера.

Если, какие-либо выборки извлечены из генеральных совокупностей, имеющих нормальные распределения с равными или неравными между собой неизвестными дисперсиями, нулевая гипотеза состоит в том, что средние значения совокупностей равны. При анализе выборок из нормальных генеральных совокупностей с неизвестными дисперсиями, равенство которых не предполагается, либо если отношение дисперсий неизвестно, возникает так называемая проблема Беренса–Фишера (Behrens–Fisher problem). Точного решения этой задачи

до настоящего времени нет. На практике обычно используются различные приближения: критерий Уэлча, критерий Пагуровой или критерий Кокрена–Кокса.

В практических исследованиях решение данной проблемы актуально, так как при анализе реальных экспериментальных данных, особенно в биологических исследованиях, все параметры распределения чаще всего действительно оцениваются по эмпирическим выборкам (Кобзарь, 2006; Гайдышев, 2015). Поэтому обращаясь к данному методу, использовался критерий Уэлча, так как остальные аналогичны ему.

Критерий Уэлча вычисляется по формуле (Кобзарь, 2006; Гайдышев, 2015):

$$d = \frac{|\bar{x}_1 - \bar{x}_2|}{\sqrt{s_1^2/n_1 + s_2^2/n_2}}, \quad (9)$$

где  $\bar{x}_1$  и  $\bar{x}_2$  – средние значения совокупностей,

$n_1$  и  $n_2$  – численности совокупностей,

$s_1^2$  и  $s_2^2$  – оценки дисперсий, которые считаются по соответствующим выборкам.

Распределение статистики критерия близко к  $t$ -распределению Стьюдента при числе степеней свободы, равном:

$$v = \frac{(s_1^2/n_1 + s_2^2/n_2)^2}{\frac{(s_1^2/n_1)^2}{n_1 - 1} + \frac{(s_2^2/n_2)^2}{n_2 - 1}}, \quad (10)$$

Для сравнения дисперсий двух нормальных выборочных совокупностей использовался  $F$ -критерий Фишера. Критерий часто называют дисперсионным отношением или просто статистикой Фишера. Вычисляется по формуле, предложенной Снедекором (Кобзарь, 2006; Гайдышев, 2015):

$$F = \frac{s_1^2}{s_2^2}, \quad (11)$$

где в числителе оценка дисперсии одной выборки, а в знаменателе – оценка дисперсии другой выборки.

Принято брать отношение большего значения дисперсии к меньшему значению, хотя принципиальной разницы нет. Числа степеней свободы для поиска критического значения по таблице  $F$ -распределения  $n_1 - 1$  и  $n_2 - 1$ , где  $n_1$  и  $n_2$  – соответствующие численности совокупностей.

К данным, которые не показывают нормальности распределения, применение параметрических критериев не может быть обоснованным. Поэтому, применялись методы непараметрической статистики. Вместо критерия Стьюдента использовался непараметрический критерий Манна-Уитни, сравнивающий центры группирования двух независимых

совокупностей одинаковой или разной численности. Относится к ранговым критериям. Он чуть слабее критерия Стьюдента. Вычисляется по формулам (Кобзарь, 2006; Гайдышев, 2015):

$$U_1 = n_1 n_2 + n_1(n_1 + 1) / 2 - R_1, \quad (12)$$

$$U_2 = n_1 n_2 + n_2(n_2 + 1) / 2 - R_2, \quad (13)$$

$$U = \max(U_1, U_2), \quad (14)$$

где  $R_1$  и  $R_2$  – суммы рангов выборок,

$n_1$  и  $n_2$  – численности соответствующих выборок.

Для практического вычисления значимости критерия применяется подход, учитывающий распределение по стандартному нормальному закону:

$$\frac{U - EU}{\sqrt{DU}}, \quad (15)$$

где  $EU = n_1 n_2 / 2$  – математическое ожидание,

$DU = n_1 n_2 (N + 1) / 12$  – дисперсия, которая в случае наличия связей корректируется,

$N = n_1 + n_2$  – численность объединенной выборки.

Вместо параметрического критерия Фишера (F-критерия) к выборкам неподчиняющимся нормальному закону распределения применялся непараметрический критерий Сиджела-Тьюки, который также основан на сопоставлении рангов элементов двух совокупностей. Применяется для сравнения рассеяния относительно центра группирования двух независимых совокупностей одинаковой или разной численности, и вычисляется по формуле (Кобзарь, 2006; Гайдышев, 2015):

$$T = \sum_{i=1}^{n_1} R_i, \quad (16)$$

где  $R_i$ ,  $i = 1, 2, \dots, n_1$  – ранги выборки с наибольшей численностью,

$n_1$  – численность одной выборки,

$n_2$  – численность другой выборки.

Для построения критерия ранжирование производится особым образом. Ранги присваиваются по схеме 1, 4, 5, 8, 9, ..., 7, 6, 3, 2 до исчерпания вариантов объединенной выборки. При наличии одинаковых наблюдений используются связанные (средние) ранги.

Практически значимость может вычисляться посредством нормальной аппроксимации критического значения критерия. При этом модифицированная статистика:

$$\frac{T - ET}{\sqrt{DT}}, \quad (17)$$

где  $ET = n_1(N + 1) / 2$  – математическое ожидание,

$DT = n_1 n_2 (N + 1) / 12$  – дисперсия,

$N = n_1 + n_2$  – численность объединенной выборки,

распределена по стандартному нормальному закону.

На основе расчетов вышеперечисленных критериев делалось заключение о статистически значимом равенстве или не равенстве параметров распределения таксационных диаметров краснопыльниковой и желтопыльниковой форм в различных лесорастительных условиях.

Рассмотрение ценопопуляции, как элемента биогеоценоза, находящегося в постоянном взаимодействии с внешней средой, является предпосылкой применения к ней системного подхода и количественных методов изучения связей, получивших развитие в теории информации.

В основу информационного анализа положены понятия энтропии и логарифмической меры связи (Шеннон, 1963; Винер, 1983). При этом теория информации рассматривалась нами, как ветвь математической теории вероятностей и статистики, чьи абстрактные формулировки применимы к любой вероятностной системе наблюдений, а, следовательно, и применимы в различных областях (Бриллюэн, 1960; Кульбак, 1967). В том числе, информационный анализ хорошо зарекомендовал себя при оценке разнообразия и связей биологических систем: в генетике (Hampe et al., 2003; Kang, Zuo, 2007), экологии (Legendre, Legendre, 1998; Orłóci et al., 2002), ландшафтоведении (Арманд, 1975; Пузаченко, Скулкин, 1981) и др.

Методы теории информации имеют ряд преимуществ в использовании перед другими методами статистики: 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).

Данные по различным характеристикам насаждений сосны обыкновенной комбинировались попарно в двухкомпонентные системы. При расчетах связи формового состава одну подсистему представляло число деревьев краснопыльниковой и желтопыльниковой форм в пересчете на 100 деревьев. В качестве остальных подсистем выступали различные признаки условий местопроизрастаний (высотное местоположение, бонитет, гигротоп, трофотоп, группы типов леса), густота насаждения и диаметры стволов. Частоты сочетания состояний подсистем группировались в таблицы сопряженности.

Во всех случаях подсистема формового состава ценопопуляций *P. sylvestris* имела две категории: краснопыльниковую и желтопыльниковую формы.

Сложение формовой структуры каждой ценопопуляции происходит в процессе естественного отбора наиболее адаптированных форм к сумме действующих на них факторов. Однако, использование комплексных показателей особенностей лесорастительных условий больше соответствует масштабу явления (формированию структуры ценопопуляций сосны на относительно небольшой территории с относительно однородными условиями), чем наблюдения за отдельно взятыми характеристиками окружающей среды. И, поскольку, в рамках данного

исследования не предполагалось выявление законов распределения значений прямодействующих факторов окружающей среды, использование обобщенных характеристик условий местопроизрастания больше подходит для информационного анализа ценопопуляций сосны обыкновенной.

Наблюдения за прямо и косвенно действующими факторами среды с их разнообразием суммарного и взаимокомпенсирующего действия обладают известной избыточностью данных, что в комплексе способно чрезмерно усложнить проведение анализа и привести к получению не поддающегося осмыслению результата. Поэтому, предпочтительно применение широко используемых в лесоведении показателей, что не только упрощает понимание полученных данных, но и облегчает их сравнение с имеющимися знаниями в данной области. Поэтому, в качестве признаков среды обитания нами выбраны хорошо зарекомендовавшие себя характеристик условий местопроизрастания.

Так абсолютная высота является мощным косвенным фактором горного мезоклимата. Изменение атмосферного давления с высотой над уровнем моря влияет на инсоляцию, температуру и влажность (Дажо, 1975). Для анализа этих особенностей диапазон высот исследуемой территории разделялся на категории с шагом 100 м. Относительно этих единиц деления классифицировалось высотное местоположение пробных площадей. Обследованные участки располагались в четырех интервалах высот: 200 – 299, 300 – 399, 500 – 599 и 600 – 699 м над у.м. Исходя из этого, подсистема «высотного месторасположения» имеет четыре категории.

Специфика лесорастительных условий экотопов оценивалась по методике Алексева-Погребняка (Погребняк, 1968), принятой в лесоведении и практике лесного хозяйства для определения типа лесорастительных условий, объединяющего участки территории с однородным комплексом действующих на растительность почвенно-гидрологических факторов. В соответствии с ней определены трофотопы (от А до С) и гигротопы (от 0 до 5). Таким образом, подсистема «трофотоп» имеет три, а подсистема «гигротоп» шесть категорий.

Комплексным показателем характеристик биогеоценоза послужили группы типов леса, объединяющие, в соответствии с эколого-фитоценотической схемой В.Н. Сукачева, лесные растительные сообщества, близкие по климатическим и эдафическим условиям, производительности, составу всех ярусов растительности и характеру функционирования (Типы лесов..., 1980). Подсистема «группы типов леса» имеет восемь категорий.

Наиболее значимыми в хозяйственном отношении морфологическими признаками деревьев являются высота и диаметр ствола, прямо определяющих продуктивность древесины. При этом, в чистом одновозрастном древостое варьирование ряда распределения деревьев по высоте много ниже, чем по диаметрам. Высота деревьев изменяется в пределах 6-8%, а диаметра – порядка 30 % (Глазов, 1976).

Рост деревьев по высоте является одним из значимых показателей качества условий мест произрастания, на чем основываются принципы бонитировки лесных участков и построение таблиц хода роста (аналитические модели). Это связано с высокой зависимостью хода роста деревьев по высоте от особенностей условий произрастания и меньшей – от фитоценологических факторов. В целом, высота более устойчивый к воздействию фактора густоты биометрический показатель (Собачкин, 2005; Собачкин и др., 2009; Собачкин и др., 2013). Она отражает различия в климатических и почвенных условиях (Орлов, 1927). Вследствие этого, класс бонитета древостоя использован как интегральный показатель качества условий местопроизрастания. Исходя из структуры данных эта подсистема имеет пять категорий: классы бонитета от II до Va.

Рост каждого отдельно взятого дерева по диаметру является результатом его генетически обусловленной реакции на внешние условия, определяемые особенностями условий произрастания и напряженностью конкуренции (Бузыкин, 1989; Черепнин, 1989; Бузыкин, 2007). Исходя из этого, диаметр рассматривался как значимый показатель реакции генотипов на комплекс условий местопроизрастания. На различных пробных площадях таксационный диаметр ранжировался на интервалы различной величины в зависимости от диапазона значений исходных данных.

Также оценивалась напряженность конкуренции внутри ценопопуляций *P. sylvestris*. В одновозрастных чистых древостоях для анализа конкурентных отношений, как правило, достаточно оценки густоты древостоя (Кузмичев, 2013). Этим показателем, характеризующим поддержание максимально возможной численности особей, происходящим за счет снижения прироста и скорости естественного изреживания, наиболее адекватно оценивается влияние плотности ценозов (Собачкин, 2006; Бузыкин, 2011). Таким образом, густота древостоя, как важнейший фитоценологический фактор, влияющий на диаметр (Собачкин, 2005), использовалась в качестве одной из подсистем.

Влияние густоты на таксационно-биометрические показатели в сосновых молодняках естественного и искусственного происхождения аналогично (сходным образом она влияет на их структуру и продуктивность) и удовлетворительно описывается одинаковым типом уравнений (Собачкин, 2006; Собачкин и др., 2009; Собачкин и др., 2013). Исходя из этого, при анализе связи густоты не делалось различия между естественными и искусственными сосняками. Подсистема густоты имела семь категорий. Значения густоты пробных площадей округлялись до ста и, затем, объединялись в категории. Так были получены группы густоты 100, 200, 300, 400, 500, 800 и 1400 шт./га.

Исходными данными для заполнения таблиц сопряженности служат встречаемости сочетаний состояний  $(x_i, y_j)$ . На основе этих таблиц рассчитывались вероятности сочетаний различных состояний  $P_{ij}$ , отражающие возможность реализации случайного события в выборке,

которые зависят, в том числе, и от ее объема. Далее, рассчитывались условные вероятности  $P(x_i/y_j)$ , получаемые путем внесения дополнительного условия характеризующего состояние подсистемы. В результате такого нормирования условные вероятности отражают возможность сочетания состояний подсистем без учета объема выборки.

На основе полученных значений вероятности и условной вероятности производились расчеты информационных характеристик:  $H(X)$  – энтропии (18), их дисперсии (20) (Файнштейн, 1960; Шеннон, 1963; Вентцель, 1969; Винер, 1983; Krippendorff, 1986; Cover, Thomas, 1991; Шитиков, Розенберг, 2005),  $t$  – критерий Хатчесон (21) (Hutcheson, 1970; Шитиков, Розенберг, 2005),  $H(X,Y)$  – энтропии объединенной системы (23) (Файнштейн, 1960; Шеннон, 1963; Вентцель, 1969; Елисеева, 1982; Krippendorff, 1986; Cover, Thomas, 1991),  $I(X,Y)$  – взаимной информации (24) (Файнштейн, 1960; Шеннон, 1963; Кульбак, 1967; Фано, 1965; Вентцель, 1969; Krippendorff, 1986; Cover, Thomas, 1991),  $I_0$  – минимальной статистически значимой общей взаимной информацией (25) (Кульбак, 1967; Елисеева, 1982; Krippendorff, 1986),  $R_{X/Y}$  – коэффициента нормированной взаимосвязи (26) (Елисеева, 1982),  $I_{x_i \leftrightarrow y_j}$  – частной информации (27) (Вентцель, 1969).

В качестве меры неопределенности системы в теории информации применяется понятие энтропии, являющееся основным. Степень неопределенности системы определяется числом ее возможных состояний и вероятностями состояний. Энтропией подсистемы называется сумма произведений вероятностей состояний системы на логарифмы этих вероятностей, взятая с обратным знаком:

$$H(X) = -\sum_{i=1}^n p_i \log p_i, \quad (18)$$

где  $p_i$  – вероятность нахождения системы  $X$  в состоянии  $x_i$ .

Выбор основания логарифма в формуле (18) равносильно выбору определенной единицы измерения энтропии. На практике удобно использовать логарифмы при основании 2 и измерять энтропию в двоичных единицах – битах. В дальнейшем везде под символом  $\log$  подразумевается двоичный логарифм.

Двусторонний доверительный интервал энтропии вычисляется по формуле

$$I_H = \left( H - \Psi((1 + \beta)/2) \frac{D_H}{\sqrt{s}}; H + \Psi((1 + \beta)/2) \frac{D_H}{\sqrt{s}} \right) \quad (19)$$

где  $\Psi(\cdot)$  – обратная функция стандартного нормального распределения,

$D_H$  – дисперсия энтропии.

Дисперсия энтропии вычисляется по формуле:

$$D_H = \frac{1}{N} \left[ \sum_{i=1}^s p_i \log_a^2 p_i - \left( \sum_{i=1}^s p_i \log_a p_i \right)^2 \right] + \frac{s-1}{2N^2}, \quad (20)$$

где  $p_i, i = 1, 2, \dots, s$  – вероятность появления дискретного события,

$s$  – число классов группировки,

$N$  – число вариант ряда,

$a$  – основание логарифма.

Для проверки нулевой гипотезы о равенстве энтропий двух совокупностей применяется специальная модификация критерия Стьюдента, предложенная Хатчесон:

$$t = \frac{|H_1 - H_2|}{\sqrt{D_{H_1}^2/n_1 + D_{H_2}^2/n_2}}, \quad (21)$$

где  $H_1$  и  $H_2$  – энтропии совокупностей,

$D_{H_1}$  и  $D_{H_2}$  – соответствующие оценки дисперсий энтропии,

$n_1$  и  $n_2$  – соответствующие численности совокупностей.

Распределение статистики критерия Хатчесон близко к  $t$ -распределению Стьюдента при числе степеней свободы, равном:

$$v = \frac{(D_1 + D_2)^2}{D_{H_1}^2/n_1 + D_{H_2}^2/n_2}. \quad (22)$$

Общей энтропией сложной системы называется сумма произведений вероятностей всех возможных комбинаций состояний составляющих ее подсистем на их логарифмы с обратным знаком:

$$H(X, Y) = - \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^m P_{ij} \log P_{ij}, \quad (23)$$

где  $P_{ij}$  – вероятность состояния  $(x_i, y_j)$  системы  $(X, Y)$ .

В общем случае энтропия системы меньше либо равна сумме энтропий подсистем ее составляющих. Равенство достигается только в случае независимости подсистем  $X$  и  $Y$ . Если энтропия системы равна энтропии подсистем  $X$  и  $Y$  (состояния каждой из подсистем  $X$  или  $Y$  однозначно определяет состояние другой), то системы  $X$  и  $Y$  эквивалентны.

В связанных, но не полностью зависимых системах, какие чаще всего рассматриваются в биологии, разность между энтропией сложной системы и суммой энтропий составляющих ее подсистем отражает силу взаимосвязи подсистем. Эту величину принято называть полная взаимная информация. Она равна сумме энтропий составляющих подсистем минус энтропия системы:

$$I(X, Y) = H(X) + H(Y) - H(X, Y) \quad (24)$$

Величина полной взаимной информации характеризует связь подсистем в абсолютных величинах. В случае независимых подсистем полная взаимная информация равна нулю. В случае эквивалентности подсистем полная взаимная информация равна энтропии каждой из подсистем. Полная взаимная информация, содержащаяся в подсистемах, одна из которых является подчиненной, равна энтропии подчиненной системы.

Проверка значимости общей взаимной информации (24) проводилась сравнением ее с минимальной статистически значимой общей взаимной информацией, вычисляемой по формуле:

$$I_0 = \chi^2 df / (2n), \quad (25)$$

где  $n$  – число наблюдений,

$\chi^2$  – табличное значение, определяемое при принятом уровне значимости и данном числе степеней свободы.

Если по итогам расчетов оказывалось, что  $I(X,Y) > I_0$ , то гипотеза о независимости признаков отвергалась (Елисеева, 1982; Рап, 1995).

Сравнение различных систем требует выражения связи в относительных единицах. Для этого рассчитывались коэффициенты нормированной информации, представляющие собой долю разнообразия подсистемы  $X$ , объясненного разнообразием подсистемы  $Y$ :

$$R_{X|Y} = \frac{I(X,Y)}{H(X)} \quad (26)$$

Коэффициент  $R_{X|Y}$  имеет такой же смысл, как и коэффициент детерминации в регрессионном анализе – он характеризует процент объясненного разнообразия подсистемы  $X$ , если известно состояние подсистемы  $Y$ . Значения коэффициентов нормированной информации равные нулю ( $R_{X|Y} = 0$ ) или единице ( $R_{X|Y} = 1$ ) относятся к независимым и эквивалентным системам, соответственно. Величина коэффициентов нормированной информации хорошо согласуется с результатами оценки связи систем при помощи различных коэффициентов взаимной сопряженности, основанных на критерии согласия  $\chi^2$  К. Пирсона, в частности с мерой связанности Крамера (Кофман и др., 2016). Но в отличие от других показателей тесноты связи коэффициенты нормированной информации не имеют характерных для них ограничений в применении. Примечательно, что коэффициенты нормированной информации  $R_{X|Y}$  вычисляются в логарифмической шкале, и их значение равно 0,1 «эквивалентно» умеренной корреляции в обычном смысле (Рап, 1995).

Индивидуальная взаимосвязь состояний  $x_i$  и  $y_j$  оценивалась по величине частной информации  $I_{x_i \leftrightarrow y_j}$  о каждом состоянии одной подсистемы ( $x_i$ ), получаемом при известных состояниях другой ( $y_j$ ) (Вентцель, 1969):

$$I_{x_i \leftrightarrow y_j} = \log \frac{P_{ij}}{p_i r_j}, \quad (27)$$

где  $P_{ij}$  – вероятность состояния  $(x_i, y_j)$  системы  $(X, Y)$ ,

$r_j$  – вероятность состояния  $y_j$  подсистемы  $Y$ ,

$p_i$  – вероятность состояния  $x_i$  подсистемы  $X$ .

Частная информация является величиной, характеризующей индивидуальную взаимосвязь любых двух конкретных состояний  $x_i$  и  $y_j$  анализируемых подсистем. В отличие от сугубо положительной суммарной характеристики общей взаимной информации  $I(X, Y)$  частная информация отдельных состояний двух подсистем друг о друге  $I_{x_i \leftrightarrow y_j}$  может принимать и отрицательные значения (Вентцель, 1969; Кофман и др., 2014). Величина  $(p_i r_j)$  из формулы частной информации (27) соответствует вероятности сочетания состояний  $x_i$  и  $y_j$  при полной их независимости, а величина  $P_{ij}$  представляет реальную вероятность сочетания состояний  $x_i$  и  $y_j$ . Таким образом, частная информация «от состояния к состоянию»  $I_{x_i \leftrightarrow y_j}$  имеет положительное значение, если реальная вероятность сочетания состояний  $x_i$  и  $y_j$  ( $P_{ij}$ ) больше, чем могла бы быть при случайном сочетании состояний ( $p_i r_j$ ). Следовательно, если  $I_{x_i \leftrightarrow y_j} > 0$ , состояния  $x_i$  и  $y_j$  взаимосвязаны. Это характеризует степень типичности, однозначности соответствия состояний, что является выражением свойств связи рассматриваемых подсистем. В случае, если  $I_{x_i \leftrightarrow y_j} < 0$ , вероятность сочетания состояний  $x_i$  и  $y_j$  ( $P_{ij}$ ) меньше, чем могла бы быть при случайном сочетании состояний ( $p_i r_j$ ). Таким образом, при отрицательном значении частной информации состояния  $x_i$  и  $y_j$  связаны вопреки общей закономерности связи компонентов системы, т.е. взаимодействие  $x_i$  и  $y_j$  происходит под влиянием одного или нескольких факторов не входящих в подсистемы  $X$  и  $Y$ , но накладывающих свой отпечаток на их взаимосвязь. Следовательно, можно говорить о нетипичности, «уникальности» сочетания состояний в рамках рассматриваемой системы, нехарактерности соответствия двух состояний взаимодействующих подсистем. И, наконец, нулевое значение частная информация  $I_{x_i \leftrightarrow y_j}$  принимает при несовместимости состояний. Иными словами, например, когда подсистемы  $X$  и  $Y$  связаны, но  $x_i$  и  $y_j$  не взаимодействуют ( $I_{x_i \leftrightarrow y_j} = 0$ ), общая связь подсистем основана на взаимообусловленности других сочетаний состояний.

В совокупности, рассчитанные информационные характеристики позволяют находить даже слабо уловимые (экспертно) связи между сложными (плохо поддающимися статистической обработке другими методами) характеристиками биологических объектов, проводить сравнение связей разных систем, выявлять структуры внутрисистемных связей, с определением их наиболее важных особенностей. Данный метод подходит для выявления и конкретизации характера связей сложных природных систем (Коновалова и др., 2015). При относительной простоте

математического аппарата теоретико-информационный метод представляется наиболее эффективным для решения задач по анализу ценопопуляций сосны обыкновенной с целью выявления лесоводственных особенностей краснопыльничковой и желтопыльничковой форм в различных условиях местопроизрастания.

## 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

Признаки условий местопроизрастания – интегральные показатели условий среды – разносторонне описывают влияние экологических факторов, под влиянием которых происходит рост и отпад деревьев, формирующие структуру древостоев. При этом, некоторые экологические факторы могут отражаться несколькими признаками условий местопроизрастания. Поэтому первым шагом в анализе влияния экотопических условий стало выявление связей между признаками условий произрастания характерных для изучаемой территории.

Для этого формировались двухкомпонентные системы. Рассчитанный критерий Хатчесон для всех вариантов систем меньше критического значения (таблица 4), следовательно, гипотеза

Таблица 4. Основные информационные характеристики подсистем высотного местоположения, бонитета, трофотоп, гигротоп и групп типов леса

Состав системы	Энтропия первой подсистемы (X)	Дисперсия энтропии первой подсистемы (X)	Энтропия второй подсистемы (Y)	Дисперсия энтропии второй подсистемы (Y)	Критерий Хатчесон	Критическое значение по распределению Стьюдента
Высотное местоположение – бонитет	1,931 ± 0,016	0,0079	2,085 ± 0,028	0,023	0,153	2,013
Высотное местоположение – трофотоп	1,931 ± 0,016	0,0079	1,416 ± 0,023	0,015	0,516	2,007
Высотное местоположение – гигротоп	1,931 ± 0,016	0,0079	2,170 ± 0,036	0,037	0,239	2,021
Бонитет – трофотоп	2,085 ± 0,028	0,023	1,416 ± 0,023	0,015	0,669	2,004
Бонитет – гигротоп	2,085 ± 0,028	0,023	2,170 ± 0,036	0,037	0,085	2,004
Группы типов леса – высотное местоположение	2,590 ± 0,042	0,05	1,931 ± 0,016	0,0079	0,658	2,026
Группы типов леса – Бонитет	2,590 ± 0,042	0,05	2,085 ± 0,028	0,023	0,505	2,009
Группы типов леса – Трофотоп	2,590 ± 0,042	0,05	1,416 ± 0,023	0,015	1,174	2,014
Группы типов леса – Гигротоп	2,590 ± 0,042	0,05	2,170 ± 0,036	0,037	0,420	2,003

о равенстве энтропий двух совокупностей (подсистем) не отвергается. Сумма энтропий подсистем больше общей энтропии системы и общая взаимная информация больше значений минимальной статистически значимой общей взаимной информации (таблица 5). Из этого следует, что во всех вариантах состава подсистемы являются связанными и достоверно не независимыми.

Таблица 5. Основные информационные характеристики систем высотного местоположения, бонитета, трофотоп, гигротоп и групп типов леса

Состав системы	Общая энтропия системы	Общая взаимная информация	Минимальная статистически значимая общая взаимная информация
Высотное местоположение – бонитет	3,444	0,573	0,090
Высотное местоположение – трофотоп	3,086	0,261	0,028
Высотное местоположение – гигротоп	3,604	0,498	0,125
Бонитет – трофотоп	2,987	0,514	0,047
Бонитет – гигротоп	3,565	0,691	0,187
Группы типов леса – высотное местоположение	3,503	1,018	0,200
Группы типов леса – Бонитет	3,660	1,015	0,292
Группы типов леса – Трофотоп	3,539	0,467	0,113
Группы типов леса – Гигротоп	3,280	1,480	0,387

Все характеристики условий местопроизрастания имеют сильную связь с высотным местоположением (рисунок 13). Оно почти на треть ограничивает разнообразие бонитета насаждений. При этом в структуре их связи заметно, что 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 (рисунок 14). Хотя, в целом, по мере увеличения высоты над уровнем моря бонитет имеет тенденцию к снижению.

С другими признаками условий бонитет также имеет примерно одинаково высокую связь (рисунок 15). Ожидаемо большая сопряженность у него с трофотопом, которая при разложении на частную информацию (рисунок 16) дает большие значения связи высоких категорий бонитета с относительно богатыми почвами (категория С), а низких – с бедными и относительно бедными (категории А и В). При этом III класс бонитета выступает переходным, так как имеет одинаковую положительную частную информацию как с относительно богатыми, так и относительно бедными почвами (категории В и С).

Признаки условий  
местопрорастания

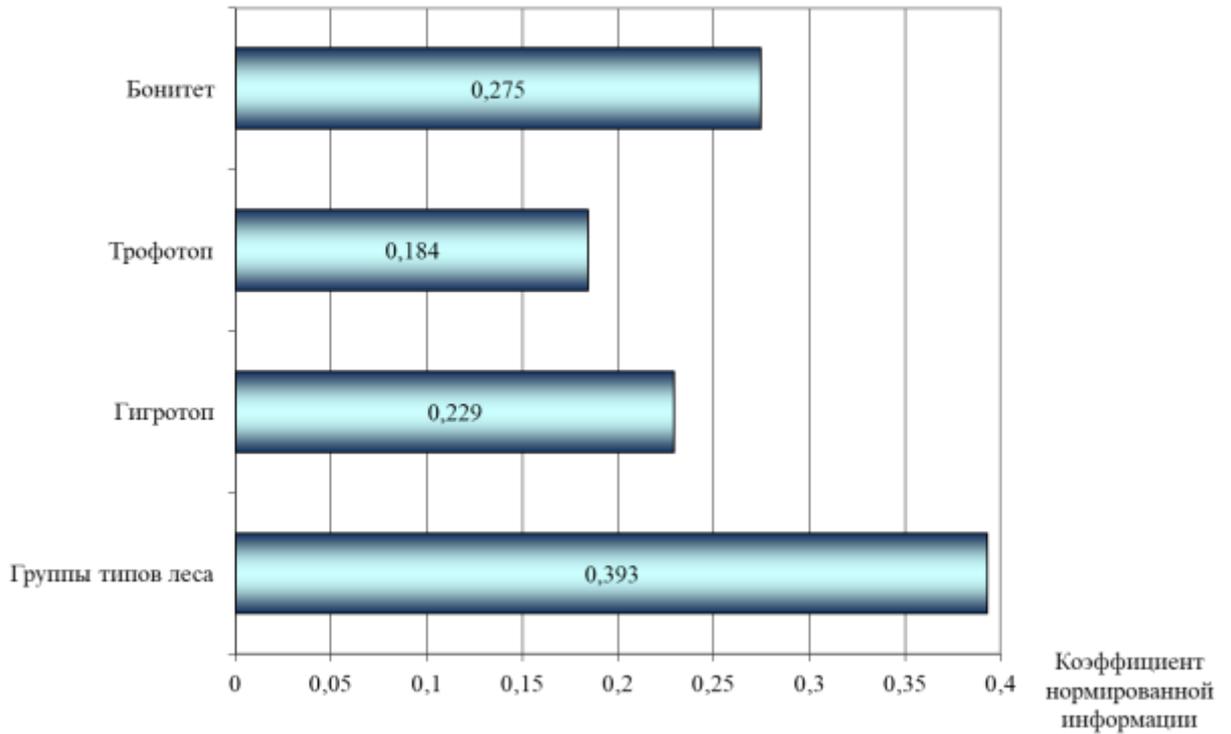


Рисунок 13. Влияние высотного местоположения на другие признаки условий местопрорастания  $R_{X/Y}$

Частная  
информация,  
биты

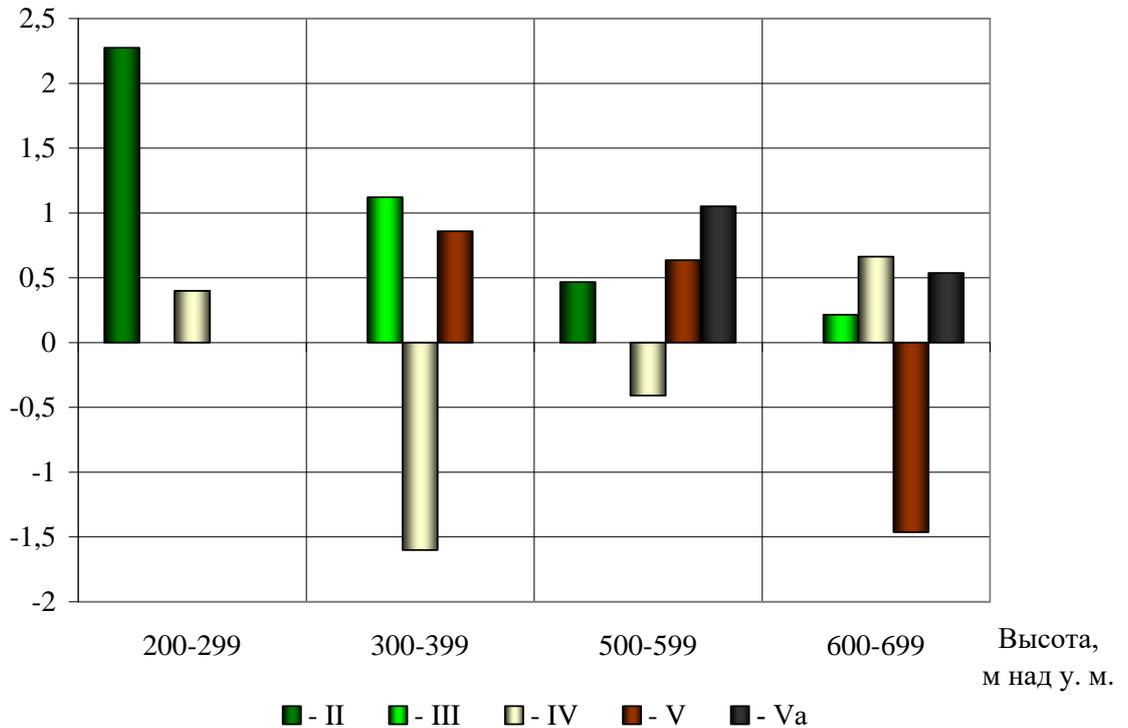


Рисунок 14. Структура связи высотного местоположения и бонитета; II, III, IV, V и Va – классы бонитета

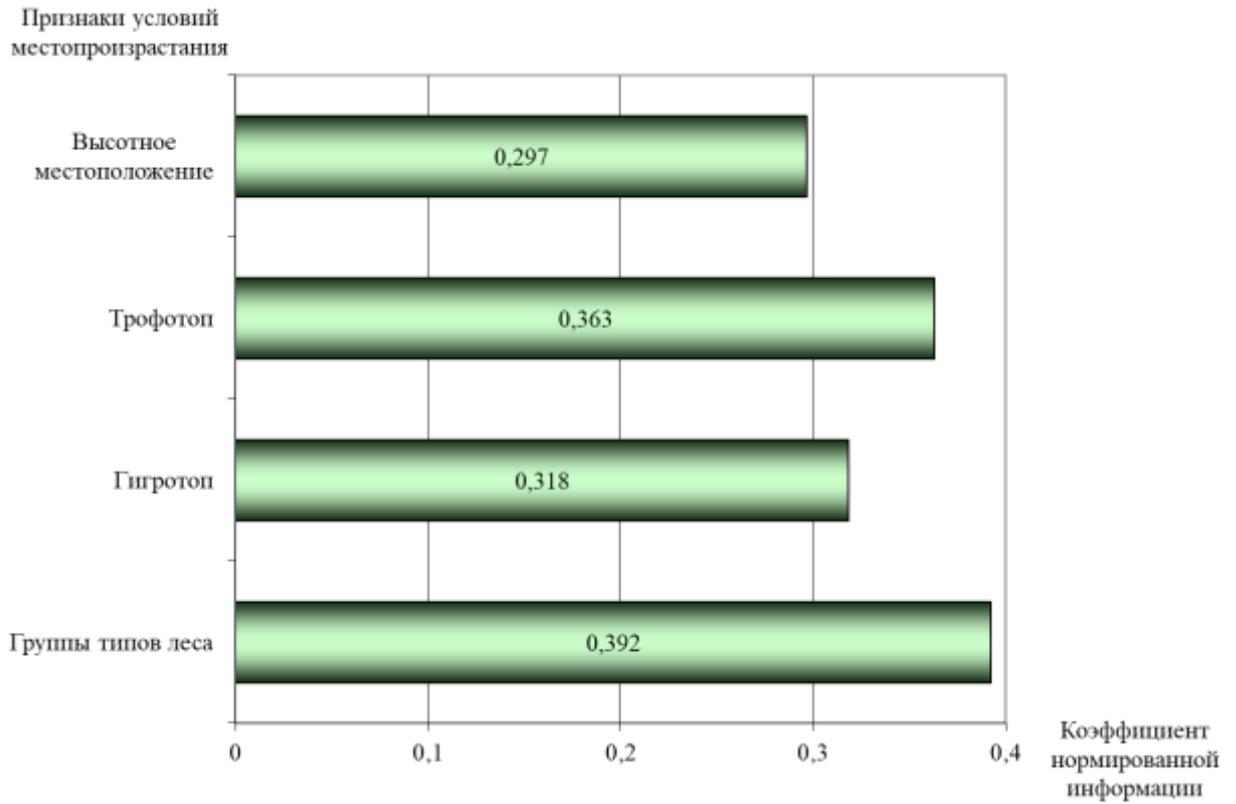


Рисунок 15. Коэффициент нормированной информации бонитета о других признаках условий местопрорастания

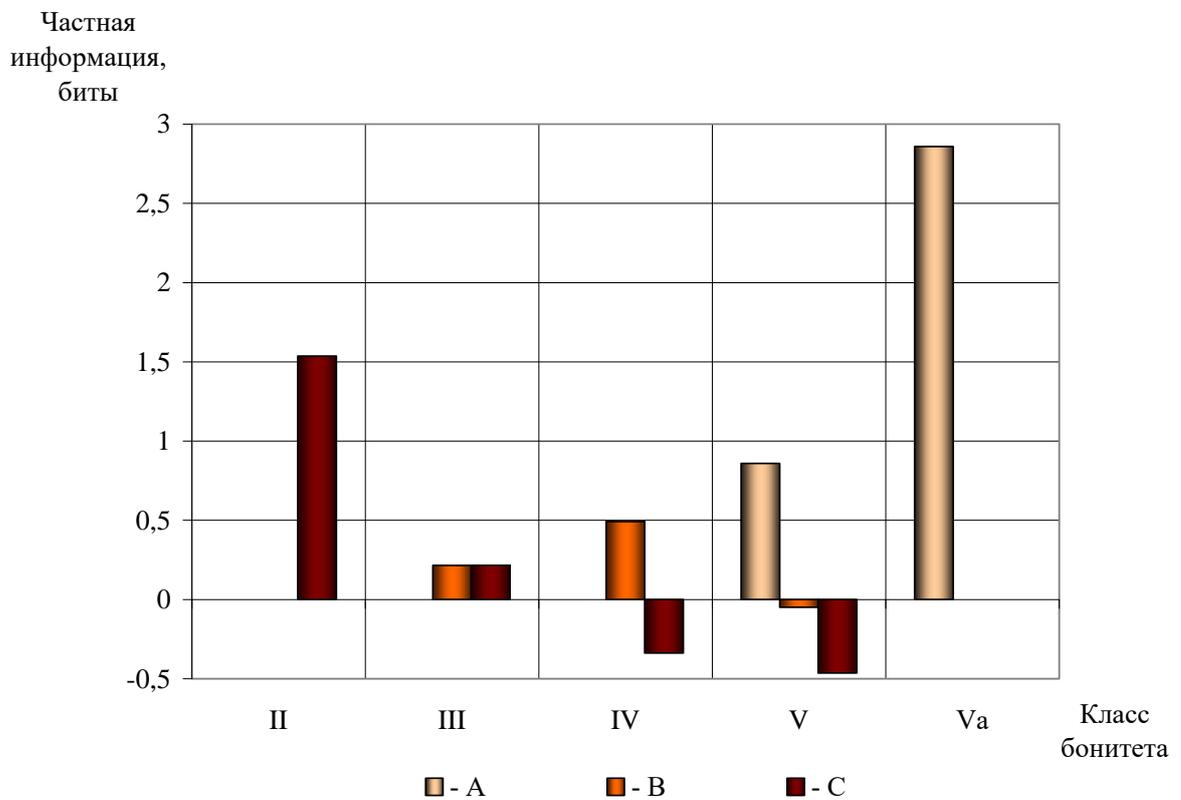


Рисунок 16. Структура связи бонитета и трофотопа; А, В, С – категории почвенного плодородия

Связь бонитета с гигротопом немного меньше по сравнению с трофотопом, но имеет схожую структуру (рисунок 17). По мере снижения класса бонитета от II до IV снижается и категория почвенного увлажнения имеющая высокую положительную частную информацию. У V класса бонитета, как и в структуре связи с трофотопом, обнаруживается высокая связь с альтернативными вариантами почвенного увлажнения – с очень сухими и сырыми и мокрыми почвами. Но для Va класса бонитета характерна высокая связь только с очень сухими и сухими почвами. В этом случае отсутствует альтернативный вариант избыточного почвенного увлажнения. Это связано с отсутствием в полевых данных описаний болотных насаждений, отсутствующих на изучаемой территории, характеристики древостоя которых позволили бы отнести их к Va классу бонитета.

В отличие от бонитета высотное местоположение имеет значительно меньшую связь с почвенным плодородием, и структура этой связи имеет совершенно иной вид (рисунок 18). Бедные почвы характерны интервалу высот 500 – 599 м над у. м., хотя некоторое их количество присутствует и на высоте 600 – 699 м над у. м. Относительно бедные и относительно богатые представлены на всем градиенте высот, но первые характерны только для интервала высот 300 – 399 м, а вторые – сразу для двух интервалов. При этом связь относительно богатых почв все же значительно выше с интервалом высот 200 – 299 м.

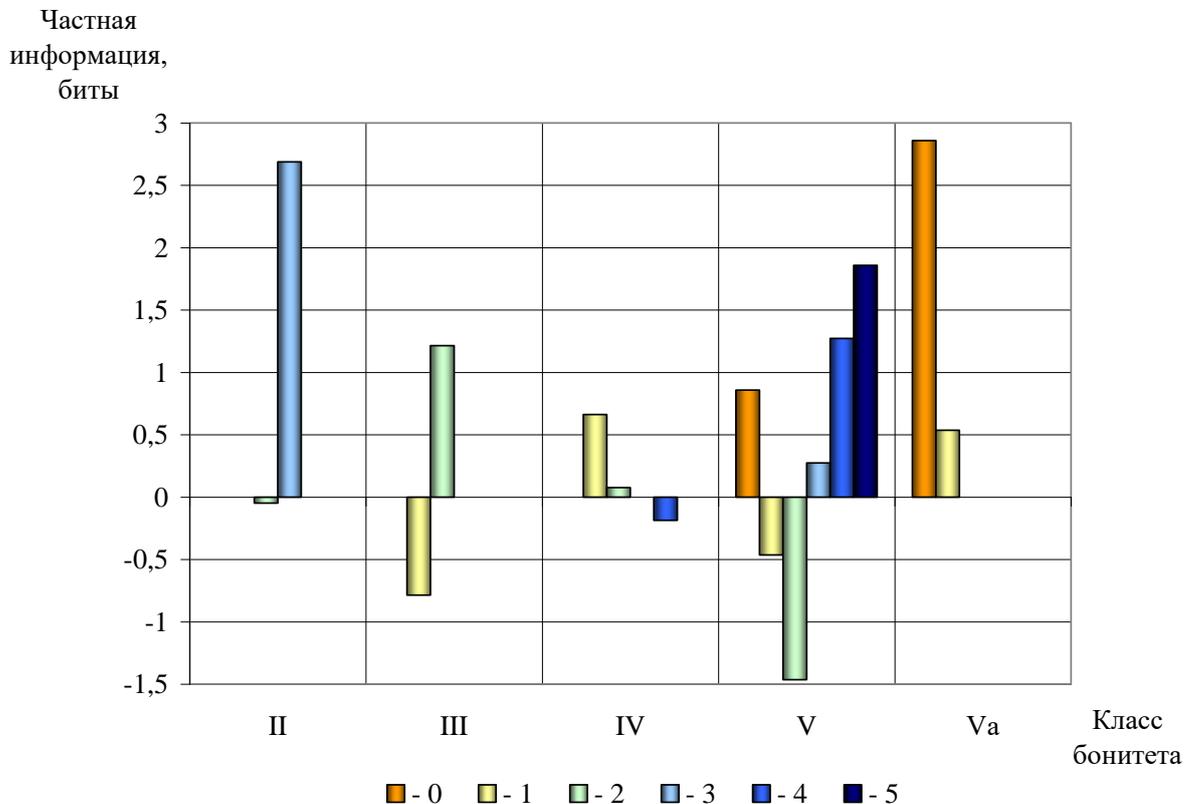


Рисунок 17. Структура связи бонитета и гигротоба; 0, 1, 2, 3, 4, 5 – категории почвенного увлажнения

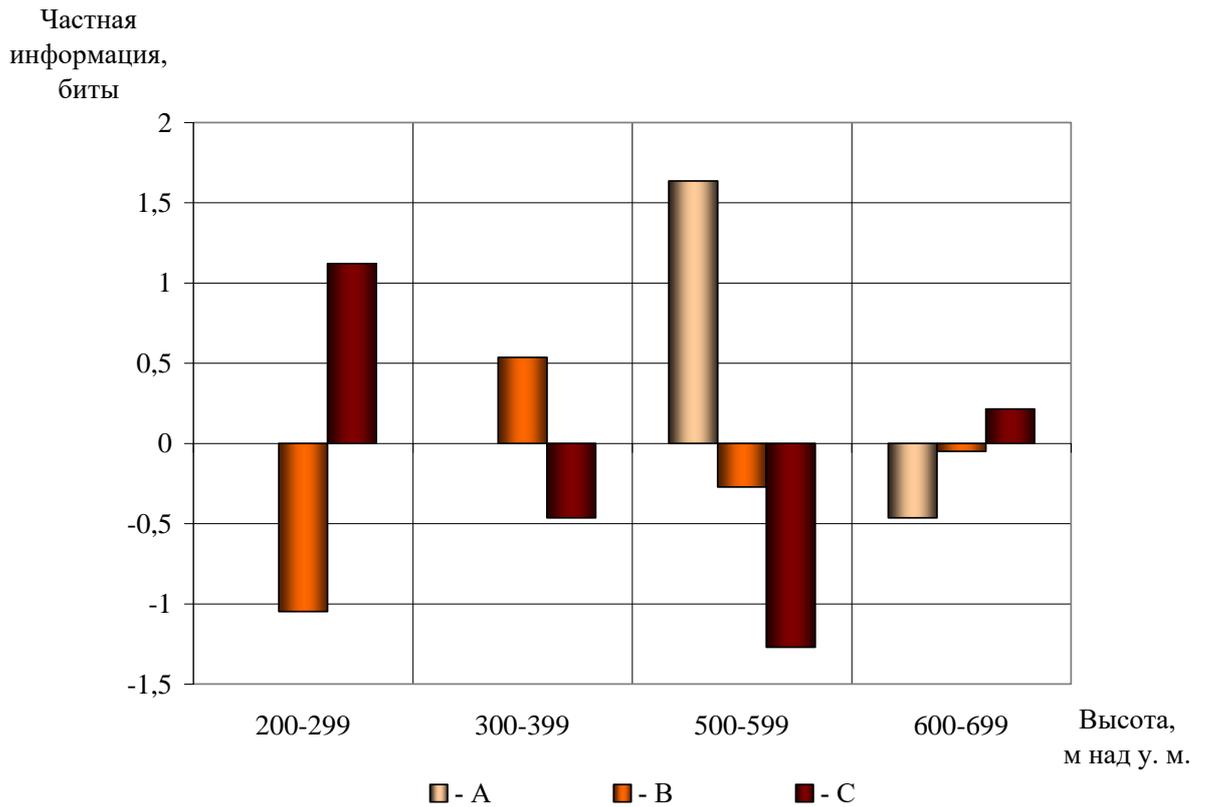


Рисунок 18. Структура связи высотного местоположения и трофотопа; А, В, С – категории почвенного плодородия

Структуры связи высотного местоположения с трофотопом и гигротопом хорошо согласуются (рисунок 18 и 19). Для интервала 500 – 599 м характерны не только бедные, но и очень сухие почвы. Также небольшую связь с ними имеют влажные почвы, но данный интервал абсолютных высот отличается именно размещением участков с худшей почвенной влагообеспеченностью. Сухие почвы характерны для интервала 600 – 699 м, где преобладают свежие почвы. Также, достаточно благоприятным режимом почвенного увлажнения отличается интервал высот 200 – 299 м, где тоже доминируют свежие, и для которого характерны влажные и сырые почвы. Для интервала 300 – 399 м характерны сырые и мокрые почвы на фоне преобладания сухих. Такая контрастность в характере почвенного увлажнения делает этот высотный интервал аналогично неблагоприятным.

Разница в признаках условий местопроизрастания хорошо видна при сравнении коэффициентов нормированной информации трофотопа и гигротопов о высотном местоположении, бонитете и группах типов леса (рисунок 20 и 21). Наибольшее влияние почвенное плодородие оказывает на бонитет. Чуть меньше он влияет на группы типов леса. Меньше всего трофотоп идентифицирует разнообразие состояний высотного местоположения, но даже в этом случае коэффициент нормированной информации весьма значительный.

Признаки условий  
местопрорастания

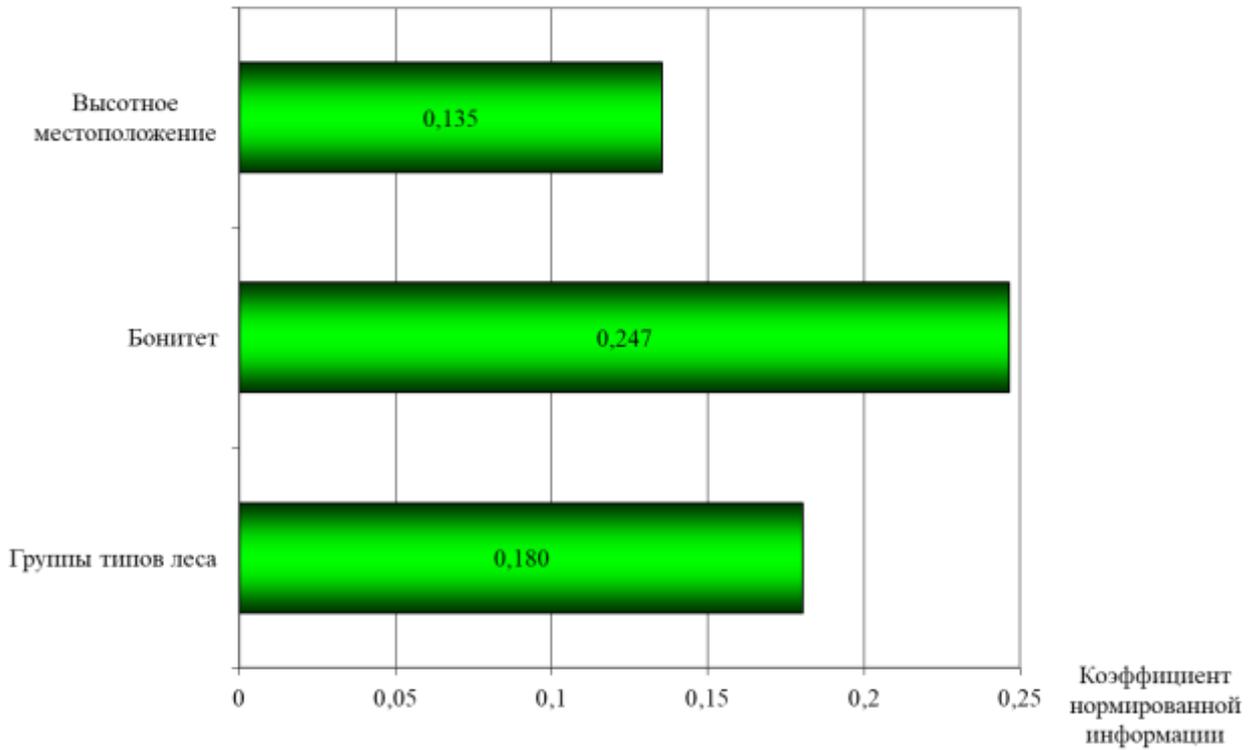


Рисунок 19. Структура связи высотного местоположения и гигротопы; 0, 1, 2, 3, 4, 5 – категории почвенного увлажнения

Частная  
информация,  
биты

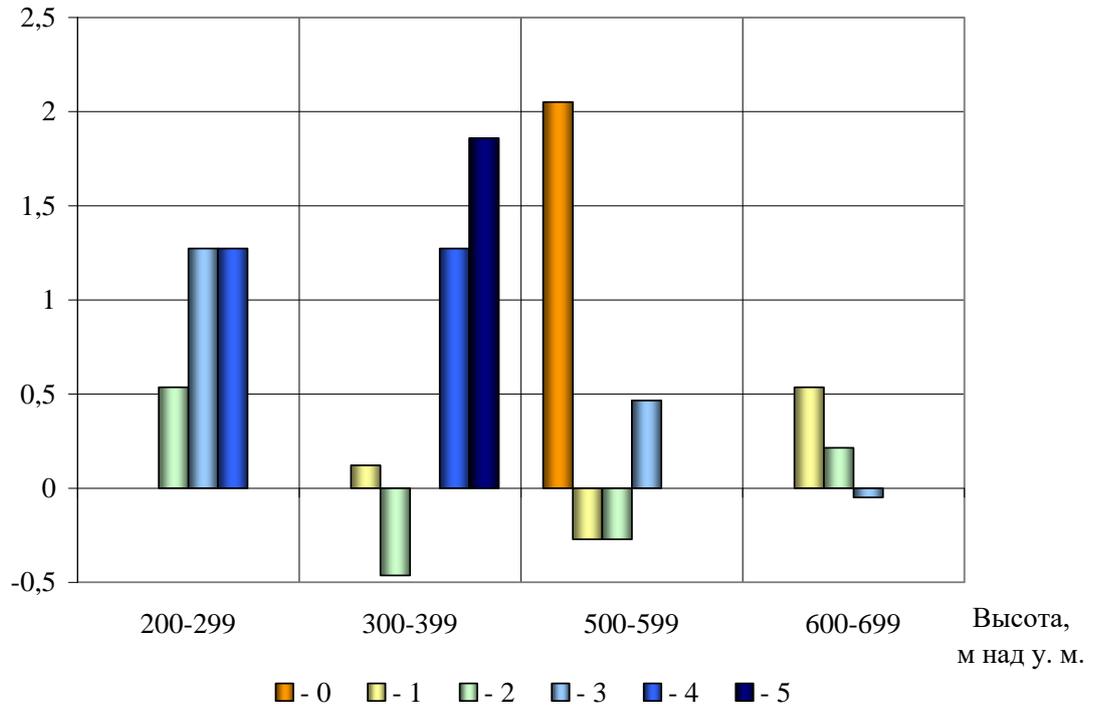


Рисунок 20. Коэффициент нормированной информации трофотопы о других признаках условий местопрорастания

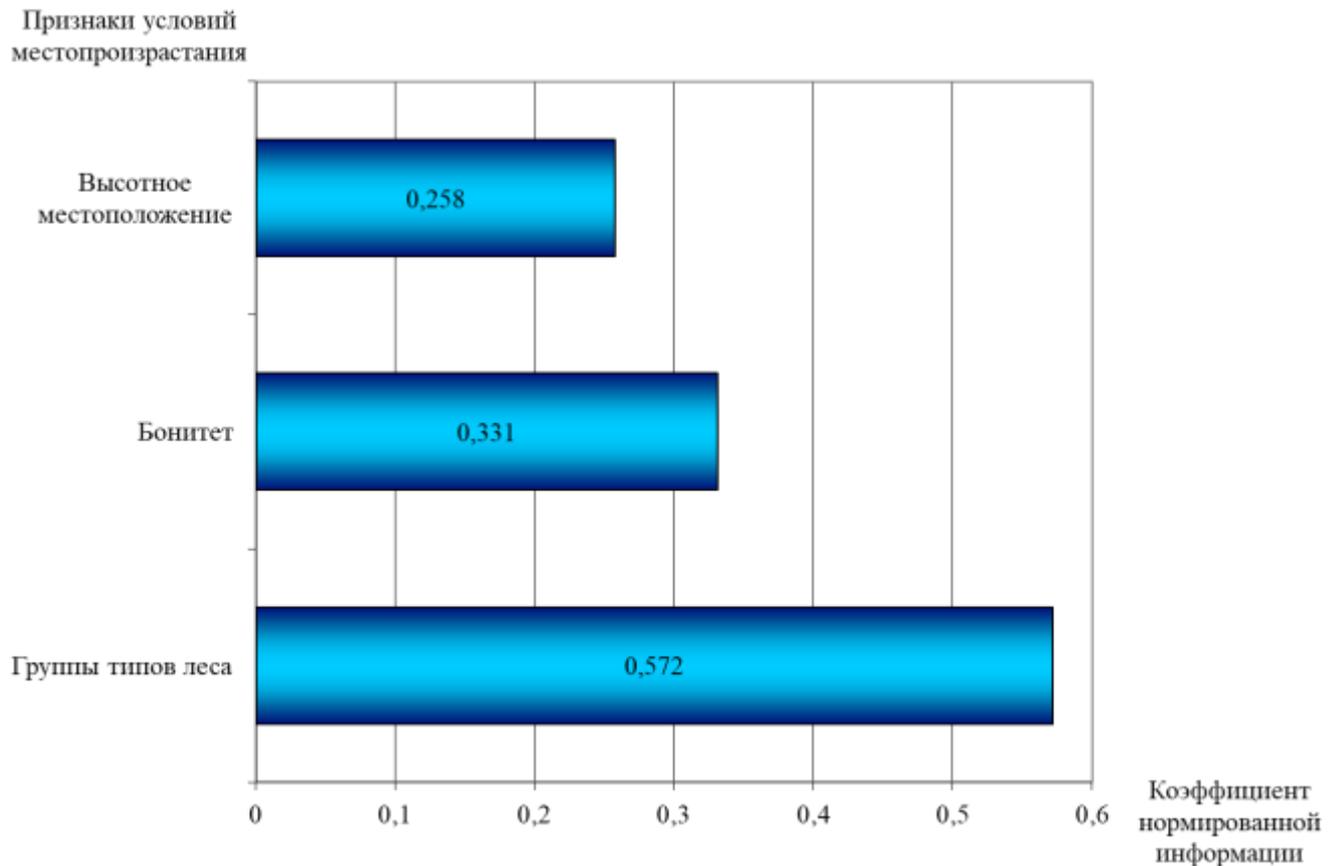


Рисунок 21. Коэффициент нормированной информации гигротопа о других признаках условий местопрорастания

Коэффициенты, рассчитанные для гигротопа, значительно выше, и, следовательно, он более полно характеризует состояния других признаков местопрорастания (рисунок 21). Особенно велико влияние характера почвенного увлажнения на группы типов леса, чье разнообразие ограничивается гигротопом на 57%. Разнообразие классов бонитета на треть зависит от почвенного увлажнения. Наименее информативен гигротоп в отношении высотного местоположения, но и здесь влияние находится на высоком уровне.

В соответствии с этими особенностями на разных высотах формируется специфический набор групп типов леса, что выявляет высокий коэффициент нормированной информации (рисунок 22). Вероятно, экологические предпочтения видов слагающих сообщества более чем на 50% ограничивают возможности формирования различных групп типов леса на разных высотных отметках.

По всему диапазону абсолютных высот наиболее широко распространены две группы типов леса. Остепненно-разнотравная характерна только интервалу 600 – 699 м, но также встречается и на других высотах до отметки 300 м (рисунок 23). Вторая группа – вейниково-разнотравная, напротив, имеет наибольшую связь с интервалом 200 – 299 м, и распространена до отметки 600 м с доминированием в интервале 300 – 399 м.

Признаки условий  
местопроизрастания

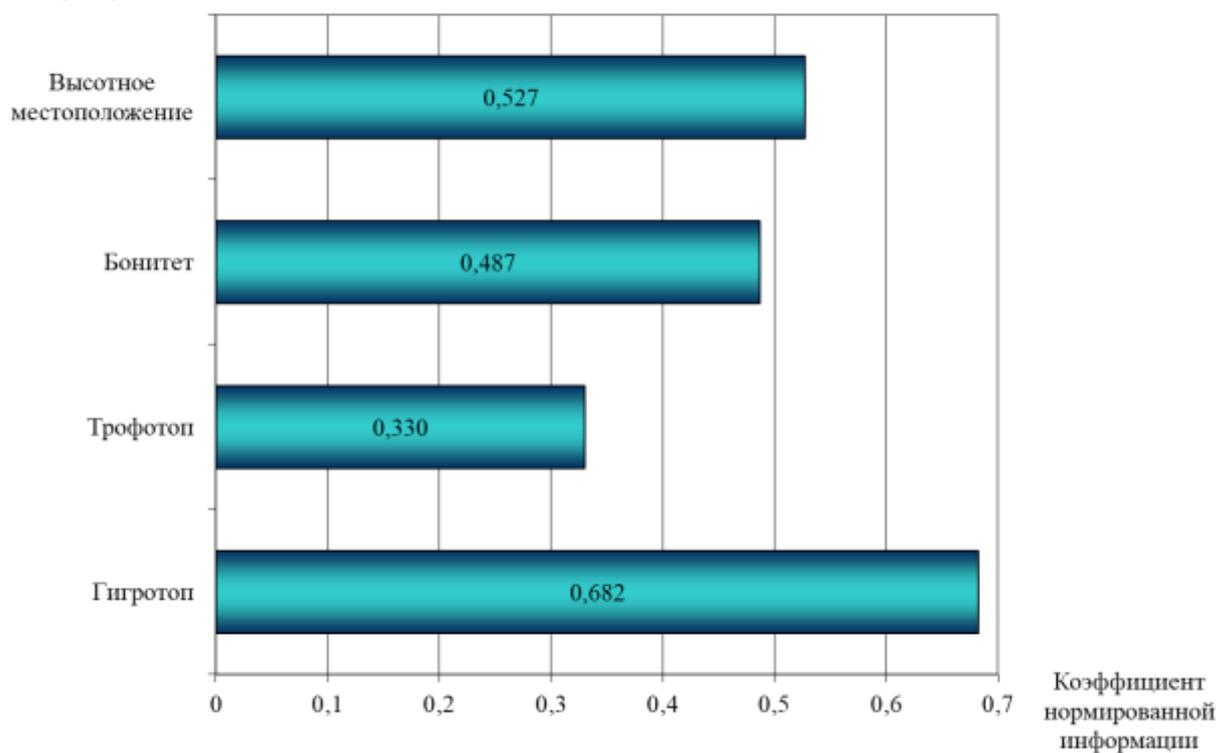
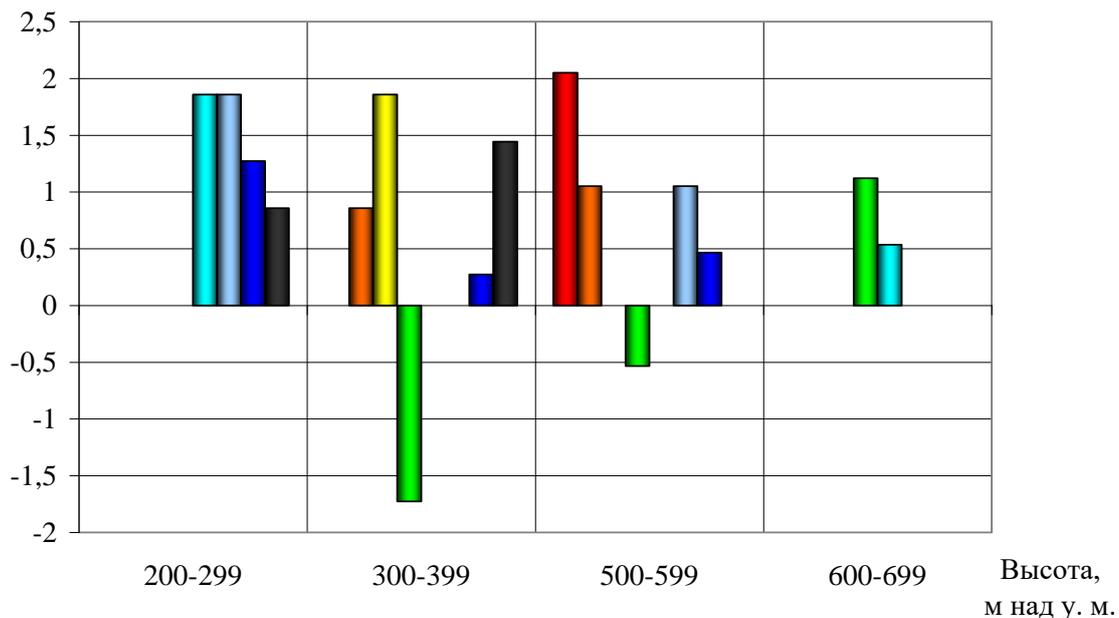


Рисунок 22. Коэффициент нормированной информации групп типов леса о других признаках условий местопроизрастания

Частная  
информация,  
биты



- - лишайниковая остепненная
- - олиготрофно-разнотравная
- - ритидиевая
- - остепненно-разнотравная
- - разнотравная
- - мезофильно-разнотравная
- - вейниково-разнотравная
- - травяно-болотная

Рисунок 23. Структура связи высотного местоположения и групп типов леса

Примечательна большая связь лишайниковой остепненной группы типов леса с интервалом 500 – 599 м и ритидиевой с интервалом 300 – 399 м. Только с этими же интервалами связана олиготрофно-разнотравная группа. Мезофильно-разнотравная и вейниково-разнотравная группы имеют небольшую связь с интервалом 500 – 599 м.

Травяно-болотная группа имеет наибольшую связь с интервалом 300 – 399 м. На данных высотах расположены насаждения, сформировавшиеся в контрастных условиях, наиболее ярким отличием, которых является разница в характере почвенного увлажнения. Так очевидно отражаются особенности лесорастительных условий на выпуклых и вогнутых элементах рельефа в пределах одного высотного пояса. При этом между собой высотные интервалы также отличаются, и для интервала 500 – 599 м характерны группы типов леса, произрастающие в более сухих условиях. В целом же, их связи характеризует наличие в этих интервалах высот экотопов с наиболее экстремальными лесорастительными условиями.

Интервал высот 200 – 299 м характерен высокой связью с разнотравной, мезофильно-разнотравной и вейниково-разнотравной группами типов леса. Здесь находятся экотопы с наилучшей влагообеспеченностью и почвенным плодородием, где формируются древостои II класса бонитета. Но на вогнутых элементах рельефа образуется избыточное увлажнение. На них произрастает травяно-болотная группа типов леса. Именно на таких участках на богатых избыточно увлажненных почвах формируются насаждения с низким – IV классом - бонитетом (рисунок 14, 18 и 19).

Интервал высот 600 – 699 м наиболее умеренный как по характеру увлажнения, так и почвенному плодородию, где формируются остепненно-разнотравная и разнотравная группы типов леса. Но при этом здесь не формируются древостои с классом бонитета выше III, а наиболее характерен IV (рисунок 14).

Сами группы типов леса с бонитетом имеют меньшую связь, чем с высотным местоположением (рисунок 22). Их частная информация показывает сильную связь разнотравной, мезофильно-разнотравной и вейниково-разнотравной групп типов леса с II классом на фоне преобладания насаждений с низкими бонитетами (рисунок 24). Насаждения относящиеся к ритидиевой группе имеют исключительно III класс бонитета с высокой информативностью. Лишайниковая остепненная, олиготрофно-разнотравная и травяно-болотная группы имеют высокую связь с низкими бонитетами V и Va класса. В целом, очевидно формирование древостоев с разным бонитетом в контрастных условиях, что хорошо согласуется со структурой связи бонитета и характера почвенного увлажнения (рисунок 17 и 24).

Коэффициент нормированной информации групп типов леса о трофотопе самый низкий из всех рассмотренных вариантов признаков условий местопроизрастания (рисунок 22). Очевидно, так проявляется большая толерантность видов объединенных в группы типов леса к

условиям почвенного плодородия. При этом структура связи имеет ярко выраженный контрастный характер: каждая категория почвенного плодородия имеет положительную частную информацию с альтернативными по характеру условий группами типов леса (рисунок 25).

Иной вид имеет связь групп типов леса с почвенным увлажнением. Из всех вариантов систем коэффициент нормированной информации групп типов леса о гигротопе самый большой (рисунок 22), что свидетельствует о повышенной чувствительности состава растительных сообществ к почвенному увлажнению на фоне довольно сухих условий межгорной впадины. При таком высоком уровне связи частная информация демонстрирует однозначные соответствия групп типов леса и категорий почвенного увлажнения (рисунок 26). Насаждения лишайниковой

Частная  
информация,  
биты

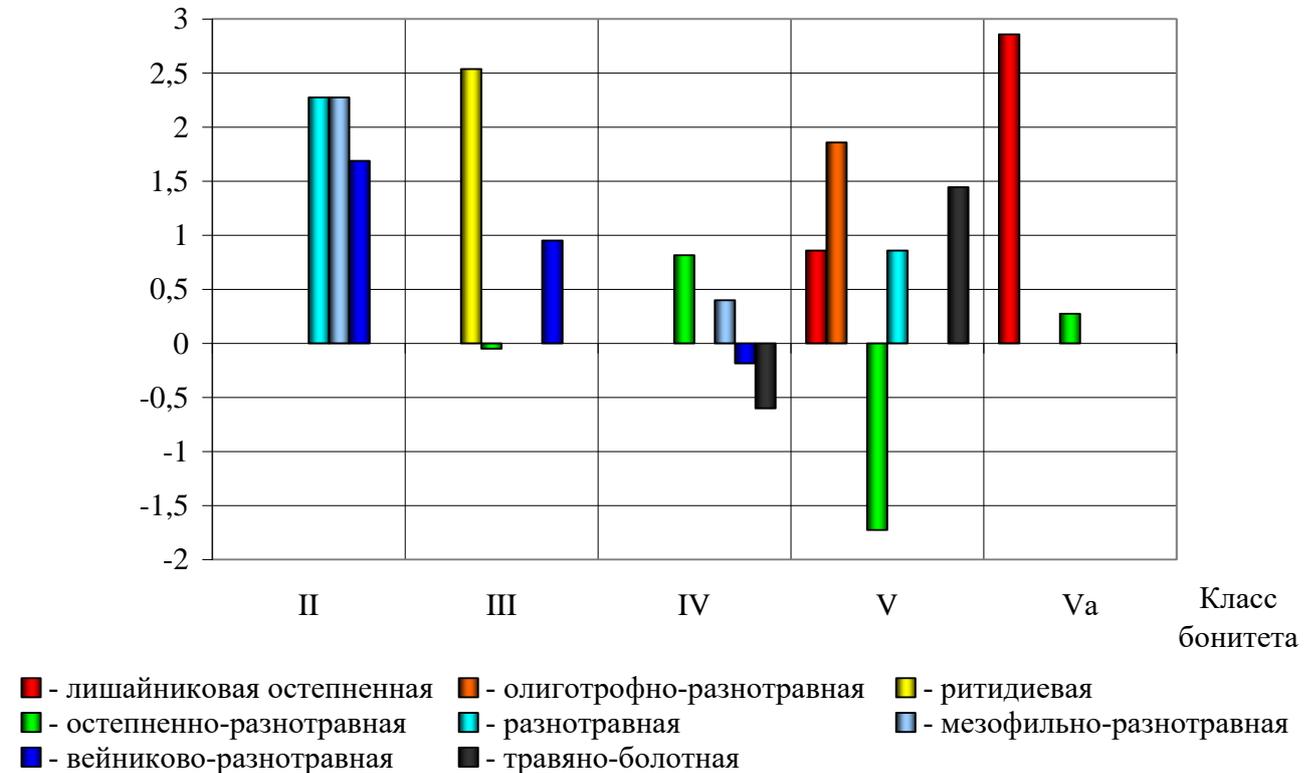
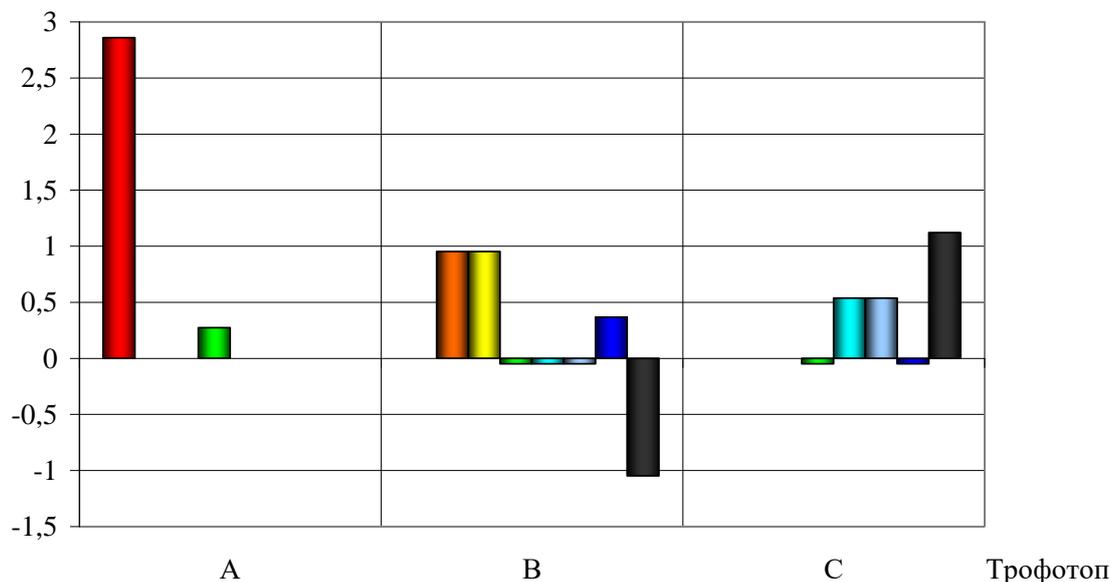


Рисунок 24. Структура связи бонитета и групп типов леса

остепненной группы формируются только на очень сухих почвах, а травяно-болотной – на сырых и мокрых. Олиготрофно-разнотравная группа связана только с сухими почвами, но на них же произрастают насаждения остепненно-разнотравной и вейниково-разнотравной групп. Только на свежих почвах произрастают насаждения ритидиевой группы. Помимо нее одинаково сильно связаны с этой категорией почв остепненно-разнотравная и мезофильно-разнотравная группы. Также на свежих почвах изредка могут формироваться насаждения вейниково-разнотравной группы типов леса, но это нетипичное сочетание состояний (частная информация

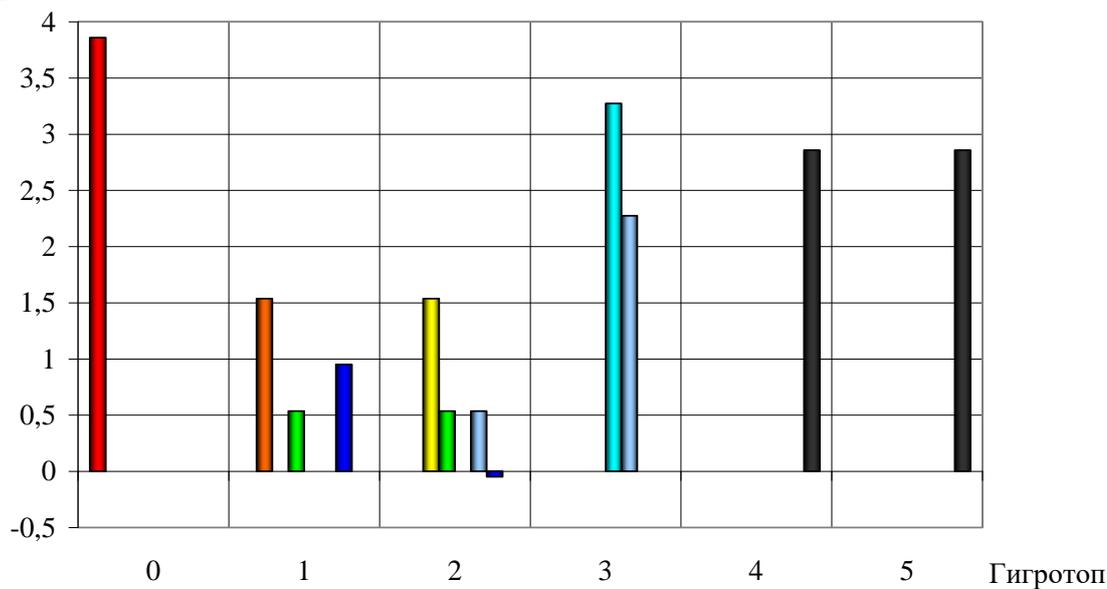
Частная  
информация,  
биты



- - лишайниковая остепненная
- - остепленно-разнотравная
- - вейниково-разнотравная
- - олиготрофно-разнотравная
- - ритидиевая
- - разнотравная
- - мезофильно-разнотравная
- - травяно-болотная

Рисунок 25. Структура связи почвенного плодородия и групп типов леса

Частная  
информация,  
биты



- - лишайниковая остепненная
- - остепленно-разнотравная
- - вейниково-разнотравная
- - олиготрофно-разнотравная
- - ритидиевая
- - разнотравная
- - мезофильно-разнотравная
- - травяно-болотная

Рисунок 26. Структура связи почвенного увлажнения и групп типов леса

отрицательная). Исключительно на влажных почвах произрастают насаждения разнотравной группы типов леса. Помимо нее с этой категорией почвенного увлажнения сильно связана мезофильно-разнотравная группа типов леса.

В целом, группы типов леса наиболее полно характеризуют лесорастительные условия, которые менее подробно описываются другими признаками условий произрастания (значения коэффициентов нормированной информации их влияния значительно больше).

Связи и их структуры рассмотренных вариантов двухкомпонентных систем детально показывают особенности условий произрастания, характеризуемые различными признаками. Так на определенном высотном интервале существуют специфические условия, которые характеризует свой, особенный набор сочетания категорий почвенного плодородия и увлажнения, классов бонитета и различные растительные сообщества.

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

Отдельно рассмотрим густоту насаждений, являющуюся одним из важнейших фитоценологических факторов, влияющих на структуру древостоев по диаметру, и ее собственную зависимость от условий среды.

Критерий Хатчесон для всех вариантов систем меньше критического значения (таблица 6), следовательно, гипотеза о равенстве энтропий двух подсистем не отвергается. Рассчитывая сопряженность густоты насаждений и выше рассмотренные признаки условий местопроизрастания в рамках двухкомпонентных систем мы обнаруживаем статистически достоверные связи (таблица 7). При этом они характеризуются высокими значениями коэффициента нормированной информации, что однозначно говорит о сильной зависимости от условий среды (рисунок 27). Интересно сравнение величин влияния богатства и увлажнения почвы, особенно на фоне меньшего влияния высотного местоположения. Трофотоп оказывает хоть и незначительно, но большее влияние на густоту, чем гигротоп. Эта особенность 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 приблизительно 38% зависимость густоты от условий местопроизрастания.

Таким образом, помимо естественно-исторического фактора начальной густоты насаждения складывающейся в момент прорастания семян в силу наличия или отсутствия источников обсеменения, фитоценологической обстановки, погодных условий и т.д., учесть которые в данном исследовании мы не имеем возможности, сильнейшее влияние на

Таблица 6. Основные информационные характеристики подсистем групп густоты насаждений и высотного местоположения, бонитета, трофотопа, гигротопа и групп типов леса

Состав системы	Энтропия первой подсистемы (X)	Дисперсия энтропии первой подсистемы (X)	Энтропия второй подсистемы (Y)	Дисперсия энтропии второй подсистемы (Y)	Критерий Хагчесон	Критическое значение по распределению Стьюдента
Группы густоты – высотное местоположение	$2,494 \pm 0,032$	0,029	$1,924 \pm 0,018$	0,009	0,570	2,015
Группы густоты – бонитет	$2,494 \pm 0,032$	0,029	$2,034 \pm 0,031$	0,027	0,460	2,004
Группы густоты – трофотоп	$2,494 \pm 0,032$	0,029	$1,410 \pm 0,024$	0,017	1,084	2,007
Группы густоты – гигротоп	$2,494 \pm 0,032$	0,029	$2,122 \pm 0,039$	0,042	0,372	2,005
Группы густоты – группы типов леса	$2,494 \pm 0,032$	0,029	$2,530 \pm 0,045$	0,056	0,036	2,009

Таблица 7. Основные информационные характеристики систем групп густоты насаждений и высотного местоположения, бонитета, трофотопа, гигротопа и групп типов леса

Состав системы	Общая энтропия системы	Общая взаимная информация	Минимальная статистически значимая общая взаимная информация
Группы густоты – высотное местоположение	3,985	0,433	0,168
Группы густоты – бонитет	3,910	0,618	0,247
Группы густоты – трофотоп	3,183	0,721	0,093
Группы густоты – гигротоп	3,896	0,720	0,330
Группы густоты – группы типов леса	4,066	0,958	0,503

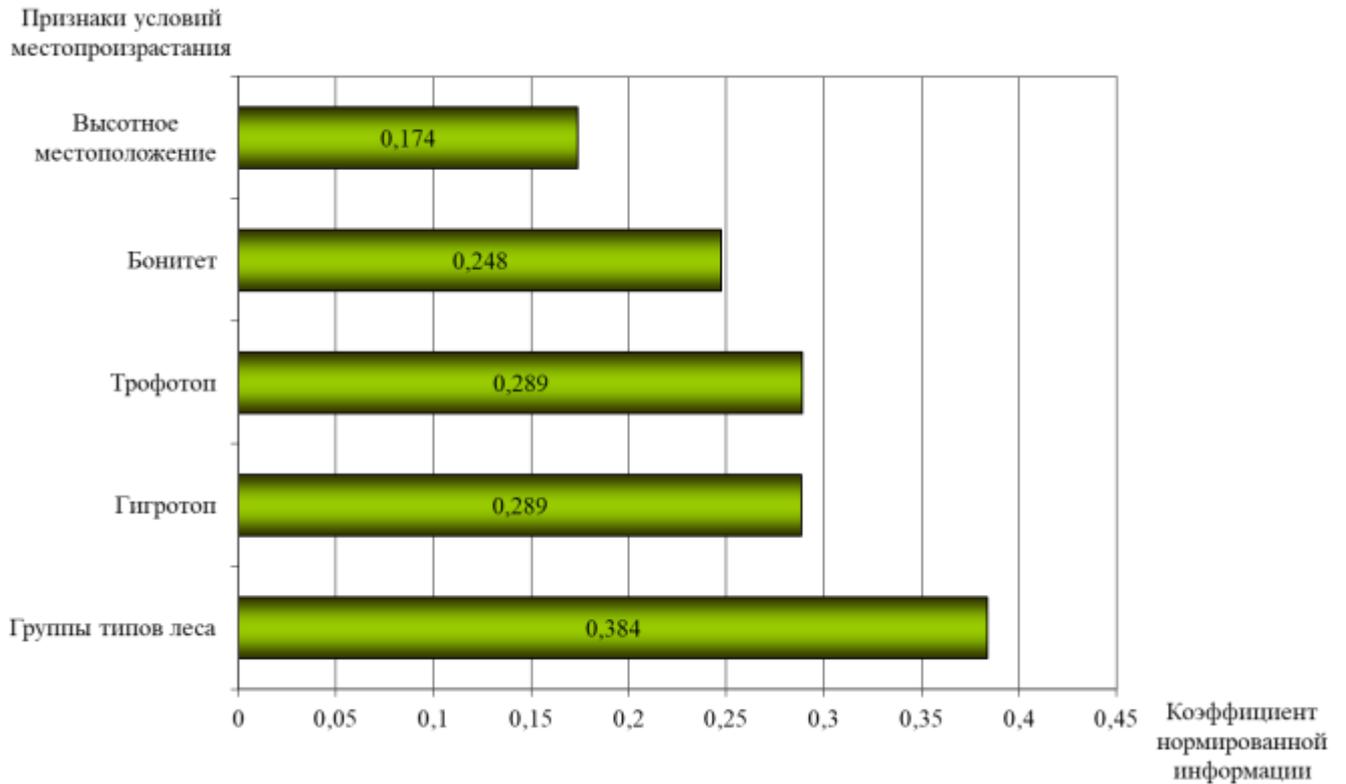


Рисунок 27. Влияние признаков условий местопрорастания  $R_{XY}$  на густоту насаждения

формирование древостоя определенной густоты к возрасту репродуктивной спелости оказывают экотопические условия. Важным является то, что даже группы типов леса – признак условий, имеющий наибольшую связь с густотой, идентифицируют ее менее чем на 40%. Таким образом, густота древостоев и экотопические условия являются связанными но не полностью взаимозависимыми факторами развития ценопопуляций *P. sylvestris*. Поэтому в дальнейшем анализе условий, влияющих на формовую структуру ценопопуляций, все они должны рассматриваться как отдельные подсистемы, но при интерпретации полученных результатов важно учитывать их взаимодействие между собой.

#### 4.3. Структура ценопопуляций сосны обыкновенной по соотношению краснопыльничковой и желтопыльничковой форм

В большинстве анализируемых ценопопуляциях *P. sylvestris* преобладает желтопыльничковая форма (рисунок 28). Долевое участие деревьев краснопыльничковой формы значительно меньше, составляя в среднем  $13,6 \pm 2,5$  %.

В целом, наибольшее число пробных площадей расположены в интервале высот от 600 до 699 м над у. м., на супесчаных (категории В), сухих и свежих (категория 1 и 2) почвах, имеют IV класс бонитета и относятся к остепненно-разнотравной группе типов леса.

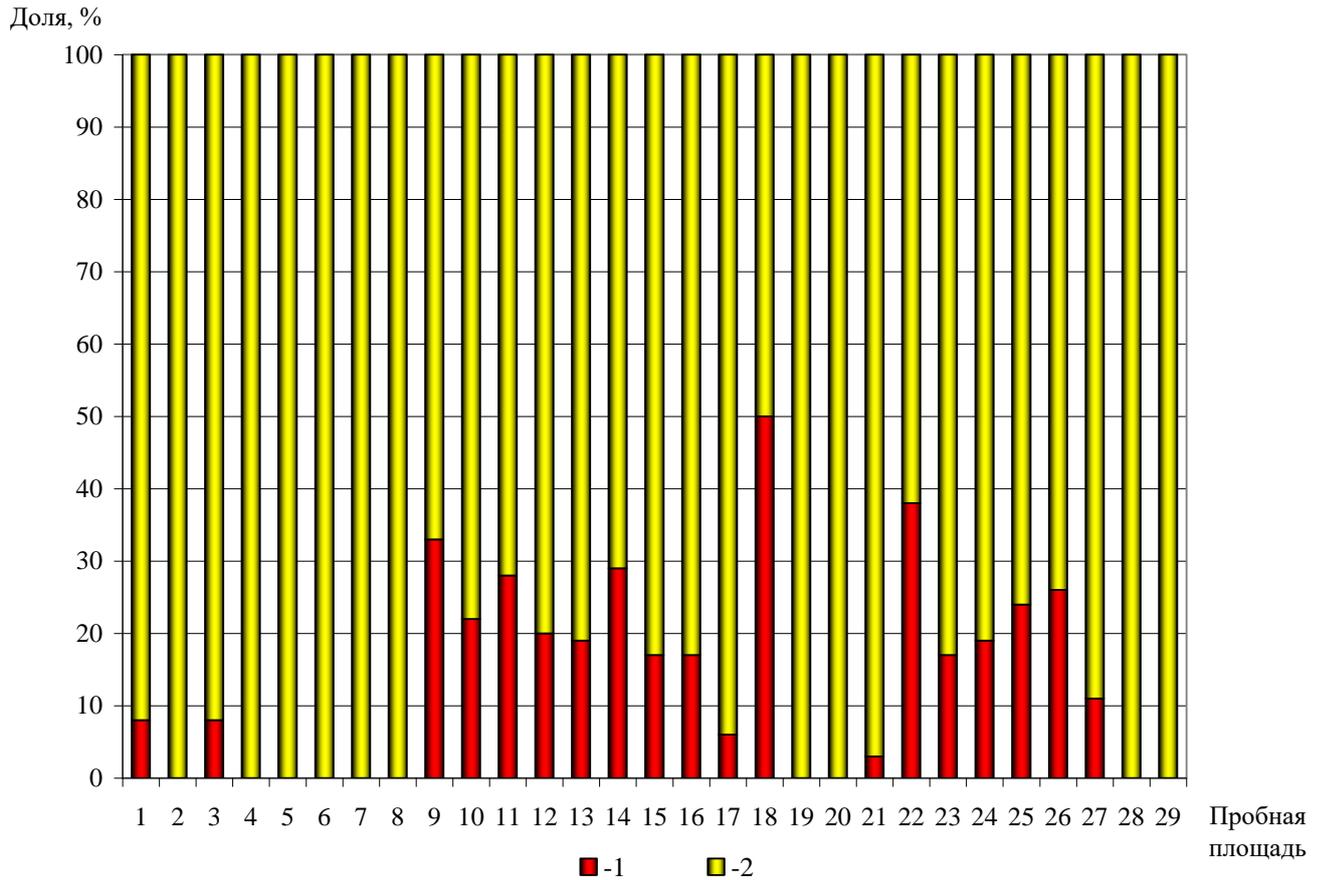


Рисунок 28. Соотношение краснопыльниковой и желтопыльниковой форм в ценопопуляциях сосны; 1 – *P. sylvestris* f. *erythranthera*, 2 – *P. sylvestris* f. *sulfuranthera*

Вероятность произрастания сосен заданной формы в условиях характеризующихся определенным признаком имеет соответствующий вид (рисунок 29). Так выше всего возможность произрастания краснопыльниковой формы *P. sylvestris* в интервале высот от 300 до 399 м над у. м., насаждениях с V классом бонитета, на очень сухих и сухих (категория 0 и 1) супесчаных (категория В) почвах, в лишайниковой остепненной и травяно-болотной группах типов леса. Возможность произрастания желтопыльниковой формы *P. sylvestris* больше в интервале высот от 600 до 699 м над у. м., насаждениях с IV классом бонитета, на свежих (категория 2) супесчаных (категория В) почвах и в остепненно-разнотравной группе типов леса.

Однако, на вероятность влияет объем данных выборки, приходящийся на каждую категорию. Так как он сильно различается между ними, то искажает реальную картину возможности произрастания форм сосны в условиях, характеризующихся различными признаками. Условная вероятность благодаря вводу дополнительного ограничения по категориям признаков условий местопроизрастания избавлена от этого недостатка и имеет иной вид (рисунок 30). Так, становится ясно, что возможность произрастания краснопыльниковых

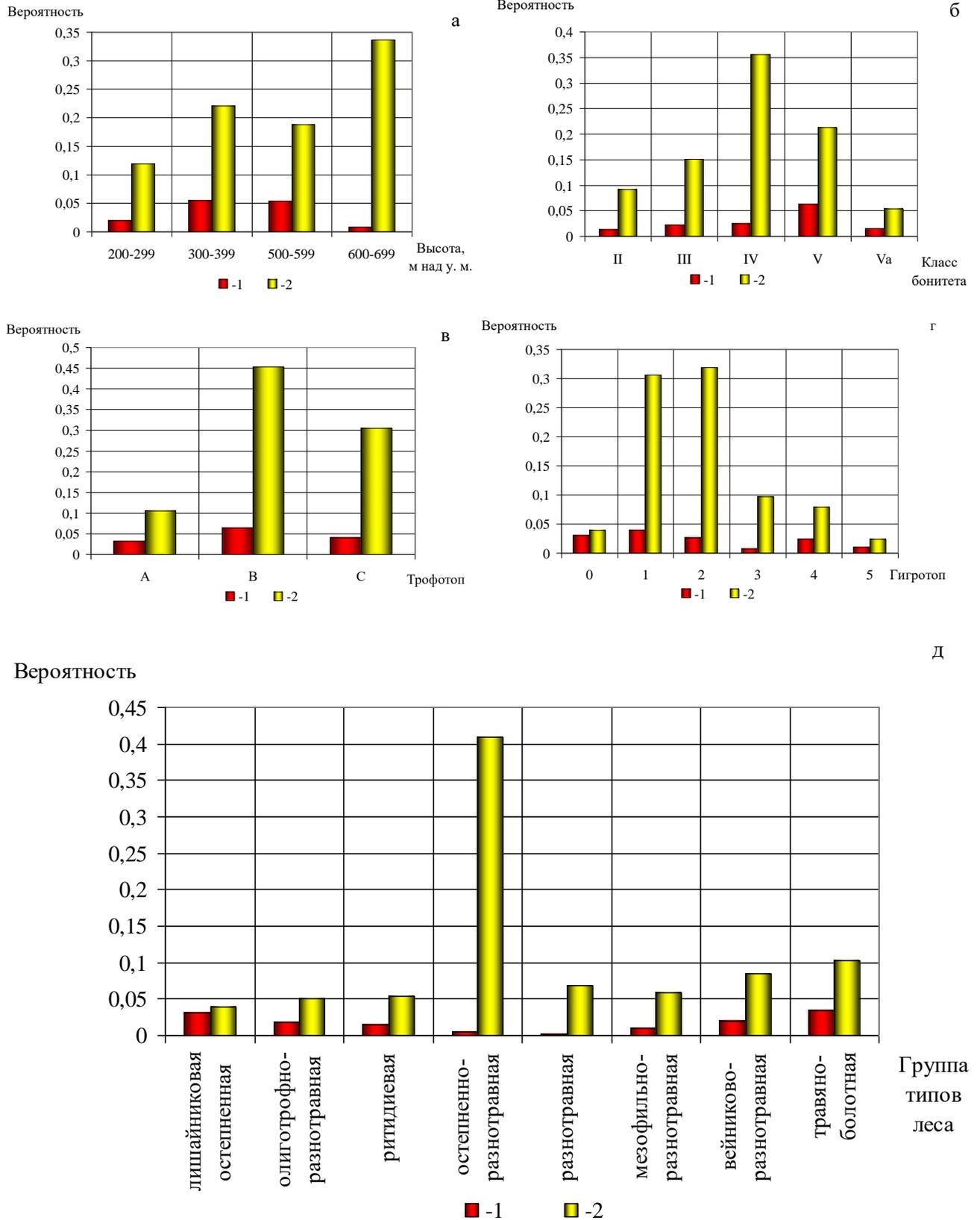


Рисунок 29. Вероятность произрастания краснопыльничковой и желтопыльничковой форм сосны в зависимости от признака условий местопроизрастания; 1 – *P. sylvestris* f. *erythranthera*, 2 – *P. sylvestris* f. *sulfuranthera*

сосен больше в интервале высот от 500 до 599 м над у. м., в насаждениях V и Va классов бонитета, на песчаных (категория А), очень сухих и болотных (категории 0 и 5) почвах, в лишайниковой

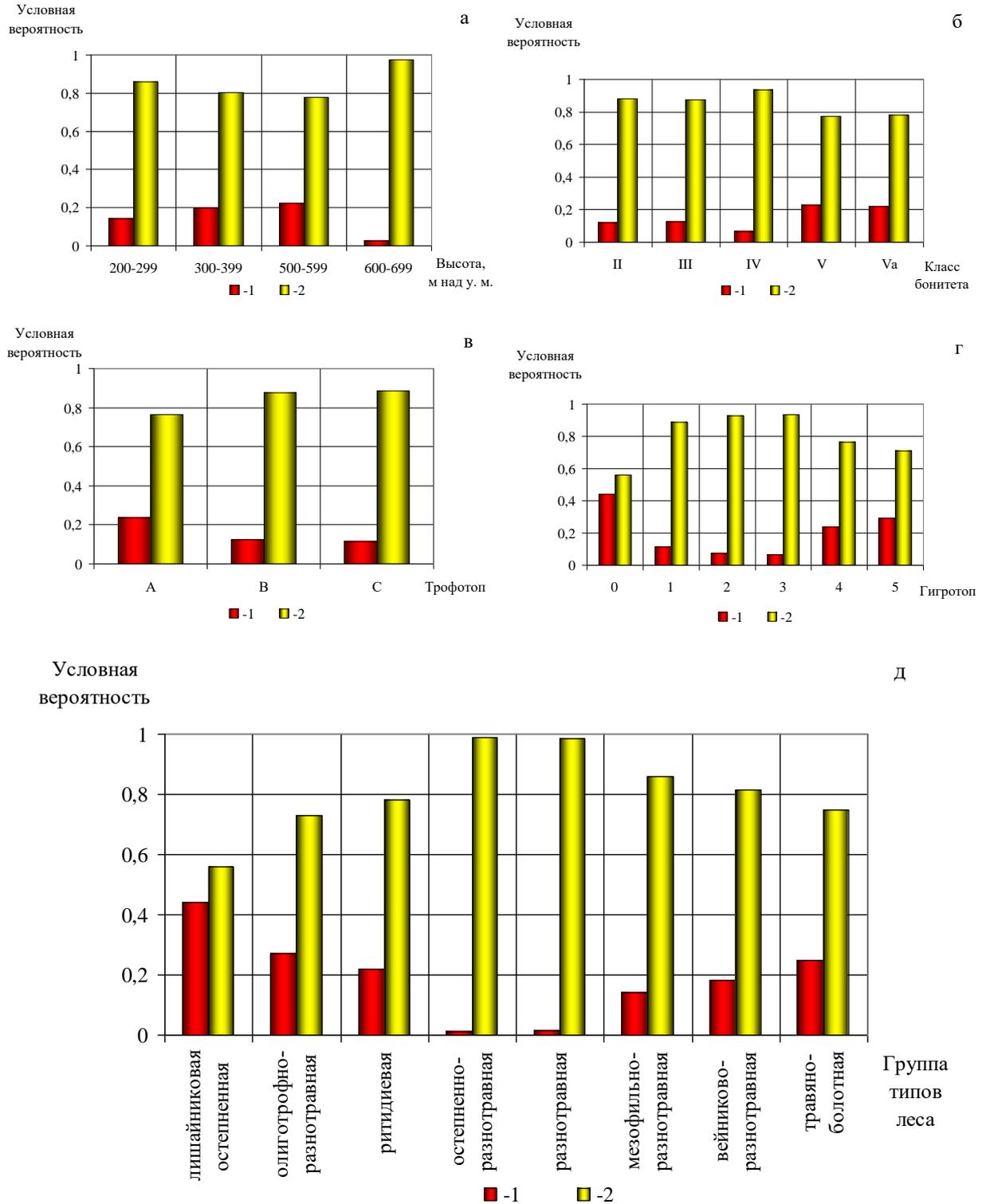


Рисунок 30. Условная вероятность  $P(x_i/y_j)$  произрастания краснопыльничковой и желтопыльничковой форм сосны в зависимости от признака условий местопроизрастания; 1 – *P. sylvestris* f. *erythranthera*, 2 – *P. sylvestris* f. *sulfuranthera*

остепненной и травяно-болотной группах типов леса. Напротив, желтопыльниковых – в интервале высот от 600 до 699 м над у. м., в насаждениях с IV классом бонитета, на суглинистых (категория С), свежих и влажных (категории 2 и 3) почвах, в остепненно-разнотравной и разнотравной группах типов леса.

В отличие от «простой» вероятности, распределения условной вероятности для различных признаков условий произрастания более корректно характеризуют особенности формового состава ценопопуляций *P. sylvestris* в разнообразных лесорастительных условиях. Но, сама по себе, условная вероятность не дает ответа на вопрос насколько случайно такое распределение, существует ли связь между формовым составом ценопопуляций *P. sylvestris* и некоторыми признаками условий местопроизрастания. Для ответа на эти вопросы рассчитывались информационные характеристики связи.

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

Критерий Хатчесон для большинства вариантов систем меньше критического значения (таблица 8), следовательно, гипотеза о равенстве энтропий их двух подсистем принимается. Исключение составляют выборки системы «окраска микростробилов – группы типов леса», для которых критерий Хатчесон больше критического значения, а следовательно, гипотеза о равенстве энтропий подсистем отвергается. Во всех вариантах систем сумма энтропий подсистем больше общей энтропии системы для всех признаков условий местопроизрастания (таблица 9). Из чего следует, что все рассмотренные подсистемы являются связанными.

Вычисленная на основе энтропий общая взаимная информация больше значений минимальной статистически значимой общей взаимной информации для всех признаков условий местопроизрастания (таблица 9). Следовательно, подсистемы не независимы при уровне значимости  $p=0,95$  (гипотеза о независимости признаков отвергается).

Таким образом, комплексы условий местопроизрастания, характеризуемые рассмотренными признаками, и формовая структура ценопопуляции *P. sylvestris* действительно являются связанными подсистемами. Их связь двусторонняя, на конечный вид структуры ценопопуляции влияет как разнообразие условий местопроизрастания, так и разнообразие экологических предпочтений форм *P. sylvestris*, различаемых по окраске микростробилов. И, если во всех случаях окраска может быть лишь двух альтернативных вариантов, то комплекс условий местопроизрастания характеризуют пять различных признаков. Из чего естественным образом вытекает вопрос: «какой из признаков более полно описывает разнообразие вариантов соотношения краснопыльниковой и желтопыльниковой форм в ценопопуляциях *P. sylvestris*».

Таблица 8. Основные информационные характеристики подсистем окраски микростробилов и признаков условий местопроизрастания

Состав системы	Энтропия первой подсистемы (X)	Дисперсия энтропии первой подсистемы (X)	Энтропия второй подсистемы (Y)	Дисперсия энтропии второй подсистемы (Y)	Критерий Хагчесон	Критическое значение по распределению Стьюдента
Окраска микростробилов – высотное местоположение	0,57420 ± 0,00035	0,00029	1,93140 ± 0,00015	0,00006	1,35718	1,96055
Окраска микростробилов – бонитет	0,57420 ± 0,00035	0,00029	2,0849 ± 0,00027	0,00020	1,51072	1,96039
Окраска микростробилов – трофотоп	0,57420 ± 0,00035	0,00029	1,41580 ± 0,00022	0,00014	0,84160	1,96042
Окраска микростробилов – гигротоп	0,57420 ± 0,00035	0,00029	2,17010 ± 0,00034	0,00034	1,59589	1,96038
Окраска микростробилов – группы типов леса	0,57420 ± 0,00035	0,00029	2,58980 ± 0,00040	0,00046	2,01568	1,96039

Таблица 9. Основные информационные характеристики систем окраски микростробилов и признаков условий местопроизрастания

Состав системы	Общая энтропия системы	Общая взаимная информация	Минимальная статистически значимая общая взаимная информация
Окраска микростробилов – высотное местоположение	2,45270	0,05290	0,00006
Окраска микростробилов – бонитет	2,62930	0,02980	0,00012
Окраска микростробилов – трофотоп	1,98160	0,00850	0,00002
Окраска микростробилов – гидротоп	2,69330	0,05100	0,00020
Окраска микростробилов – группы типов леса	3,05475	0,10937	0,00037

Для корректного ответа на него рассчитывался коэффициент нормированной взаимосвязи  $R_{X/Y}$  (Рисунок 31).

Влияние признаков условий местопроизрастания на структуру ценопопуляций существенно различается. Наименьшую связь имеют трофность почв и бонитет древостоя.

Наибольшее значение коэффициента нормированной информации соответствует группам типов леса. Влияние высотного местоположения примерно в 2 раза меньше влияния локальных условий произрастания, характеризуемых группами типов леса, и незначительно превышает влияние почвенного увлажнения.

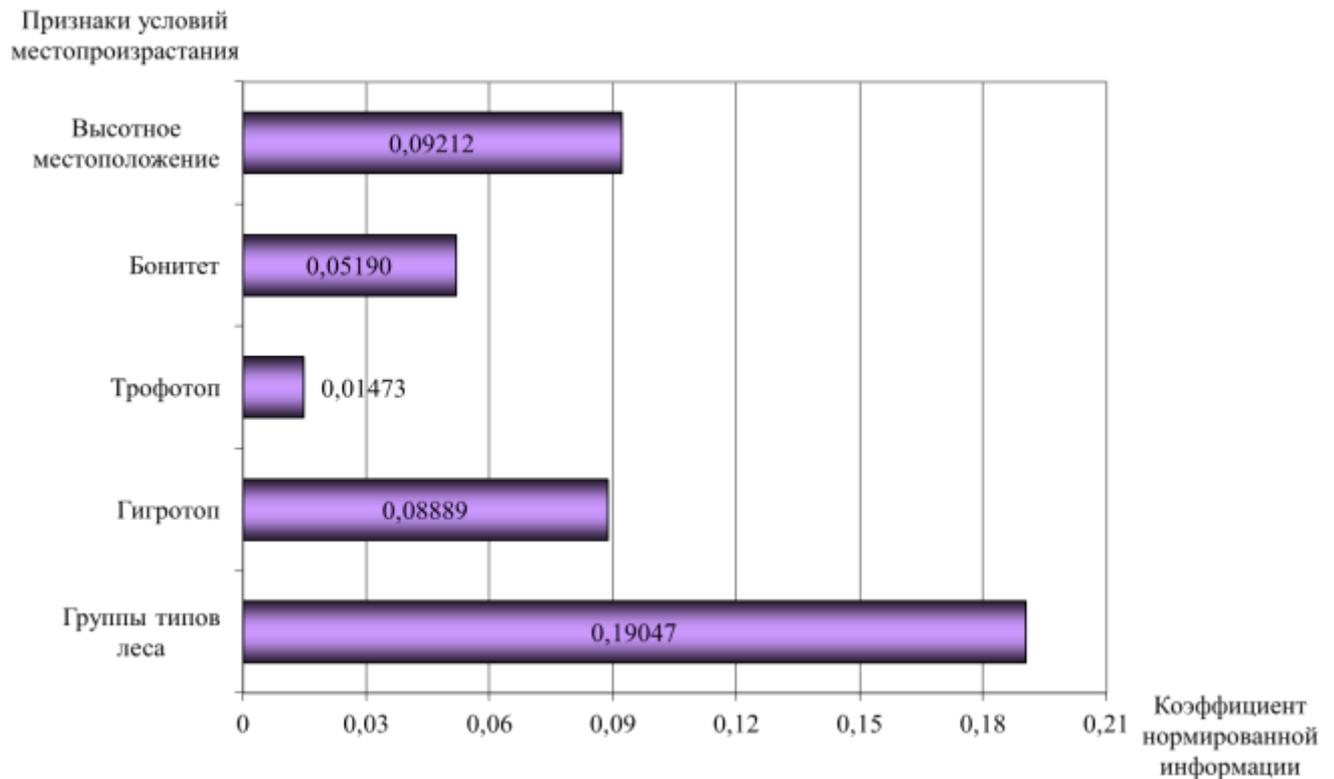


Рисунок 31. Влияние признаков условий местопроизрастания  $R_{X/Y}$  на структуру популяций по числу деревьев краснопыльниковой и желтопыльниковой форм

Такая разница в значениях коэффициента нормированной информации отнюдь не означает меньшего влияния изменения климатических факторов на градиенте абсолютных высот на формирование ценопопуляций с определенным формовым составом. Повышенная связь групп типов леса с количеством краснопыльниковых и желтопыльниковых деревьев говорит лишь о том, что категории первых более полно объясняют разнообразие вторых. Из чего следует, что для такой относительно небольшой территории, как район исследований, более четкую картину особенностей формирования определенного соотношения форм с различной окраской микростробиллов в ценопопуляциях *P. sylvestris* будут давать группы типов леса, формирующиеся

в строго определенных климатических условиях. Данный эффект является следствием «зашумления» общеклиматических связей влиянием более локальных факторов среды (особенностей мезо- и микрорельефа, подстилающих горных пород, почв, напочвенного покрова и т.д.). В экологическом же смысле влияние климата на формовой состав ценопопуляций *P. sylvestris* не менее значимо, чем иерархически нижестоящие экологические факторы. Вследствие этого, несмотря на небольшие значения коэффициента нормированной информации, рассмотрение структуры всех связей представляет интерес.

Сравнение влияния признаков условий произрастания на густоту насаждения (рисунок 27) и его формовой состав (рисунок 31) показывает, что в последнем случае связь значительно слабее. Наименьшая разница в силе влияния принадлежит высотному местоположению. Из чего следует, что, несмотря на умеренные значения коэффициента нормированной информации (около 0,1), влияние высотного местоположения на разные характеристики древостоя стабильно существенно. Однако, наибольший интерес представляет разница влияния почвенного плодородия. Формовой состав в 19,6 раза меньше зависит от него, чем густота насаждения. Таким образом, значимыми факторами для формирования насаждения с определенным соотношением краснопыльниковой и желтопыльниковой форм в древостое 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, сопряженный с ним характер почвенного увлажнения.

Расчет связи высотного местоположения и формового состава показал, что особи желтопыльниковой формы имеют положительную частную информацию  $I_{x_i \leftrightarrow y_j}$  только с интервалом высот от 600 до 699 м над у. м. (рисунок 32). С остальными группами высот положительную связь имеет краснопыльниковая форма *P. sylvestris*. Пик ее приходится на интервал высот от 500 до 599 м над у. м.

Так как ПШ расположенные в интервале высот от 200 до 399 м над у. м. относятся к степному и лесостепному, а в интервале высот от 500 до 699 преимущественно к подтаежно-лесостепному зональным типам растительности, то рассматривать распределение частной информации необходимо в их контексте. В степной и лесостепной зонах по мере повышения абсолютных отметок высот формируется неблагоприятный температурный режим и ухудшается влагообеспеченность на выпуклых элементах рельефа. Поэтому в этой части высотного градиента частная информация краснопыльниковой формы *P. sylvestris* возрастает. С ростом высоты более 500 м над у. м. происходит обратный процесс. Это обуславливает более благоприятный температурный режим и повышение влажности присущие подтаежно-лесостепной зоне. В интервале высот от 600 до 699 м над у. м. формируются условия достаточные

для возникновения положительной связи с желтопыльниковой формой, а связь с краснопыльниковой формой становится отрицательной. Таким образом, в зависимости от зональной принадлежности растительности краснопыльниковая и желтопыльниковая формы приурочены к различным участкам высотного градиента каждого высотного пояса.

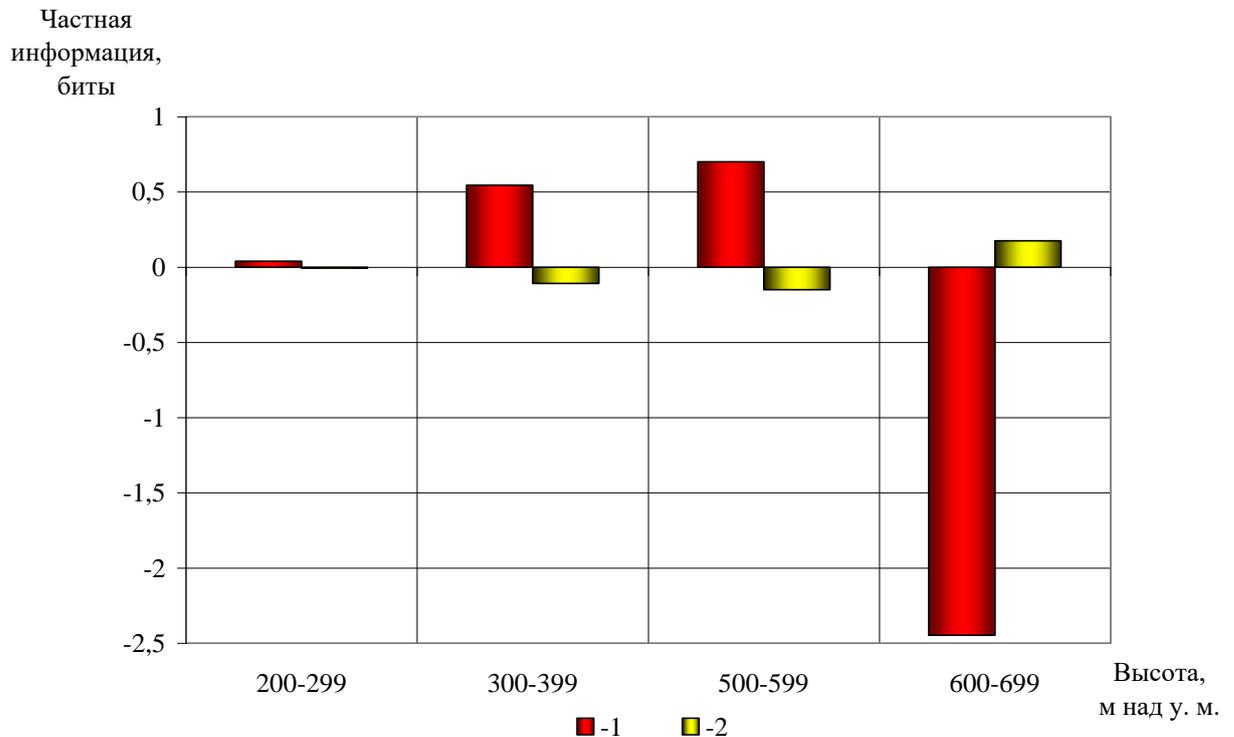


Рисунок 32. Структура связи высотного местоположения и числа деревьев краснопыльниковой и желтопыльниковой форм сосны в ценопопуляциях; 1 – *P. sylvestris* f. *erythranthera*, 2 – *P. sylvestris* f. *sulfuranthera*

Также, примечательна структура взаимосвязи бонитета и формового состава (рисунок 33). Положительная связь числа деревьев краснопыльниковой формы имеется только с низкими классами бонитета. Это V и Va классы с частной информацией  $I_{x_i \leftrightarrow y_j} = 0,74$  бита и  $I_{x_i \leftrightarrow y_j} = 0,69$  бита соответственно. То есть, деревья краснопыльниковой формы произрастают в насаждениях с любым классом бонитета, но вероятность произрастания дерева краснопыльниковой формы снижается по мере улучшения качества условий местопроизрастания. Эта тенденция более подробно прослеживается при анализе связи структуры популяций сосны с эдафическими условиями.

Слабое влияние почвенного плодородия на структуру ценопопуляций *P. sylvestris* по соотношению краснопыльниковой и желтопыльниковой форм (рисунок 31), вероятнее всего, связано со значительной толерантностью сосны к данному фактору (Поликарпов и др. 1986). В структуре этой связи (рисунок 34) значительная положительная сопряженность числа деревьев

краснопыльниковой формы имеется только с крайне бедными почвенно-грунтовыми условиями, относящимися к категории А по классификации Алексева - Погребняка: песчаными или торфяными на олиготрофных болотах. Отрицательная связь наблюдается у деревьев краснопыльниковой формы с относительно богатыми (категория С) и относительно бедными (категория В) эдафическими условиями, соответствующими оптимальным условиям формирования сосняков (на дерновых и серых лесных почвах).

Признаком, сильнее влияющим на структуру ценопопуляций, является влажность почв (рисунок 31). Известно, что сосна обыкновенная произрастает в очень широком диапазоне увлажнения почв – от торфяно-болотных до песчано-сухостепных (Правдин, 1964). Однако оптимум произрастания выражается сравнительно небольшими значениями влажности почвы (Поликарпов и др., 1986; Судачкова и др., 2012). Структура связи соотношения краснопыльниковой и желтопыльниковой форм с условиями почвенного увлажнения, в целом, хорошо согласуется с характером ее связи с бонитетом: при крайнем недостатке (гигротоп 0 – очень сухие) и избытке влаги (гигротопы 5 – мокрые и 4 – сырые) повышается вероятность участия в ценопопуляциях краснопыльниковой формы (рисунок 30). И, напротив, в оптимальных для сосны условиях (гидротопы 3 – влажные, 2 – свежие и 1 – сухие) эта связь носит отрицательный характер. То есть, особи краснопыльниковой формы встречаются в оптимальных условиях увлажнения почв реже, чем при абсолютно случайном распределении.

Максимальную сопряженность со структурой ценопопуляций *P. sylvestris* имеют группы типов леса (рисунок 31). Они являются наиболее точным из рассмотренных индикатором условий местопроизрастания, основанным на сходстве климатических, орографических, эдафических факторов и индикаторных свойствах растительности. Поэтому наибольшая связь краснопыльниковой и желтопыльниковой форм с этим признаком доказывает зависимость структуры ценопопуляций от всего комплекса экологических факторов. При этом, сильная связь между влажностью почвы и группами типов леса (рисунок 21 и 22) объясняет схожий характер структуры их связей с формовой структурой ценопопуляций *P. sylvestris* (рисунок 35 и 36).

Увеличение числа деревьев краснопыльниковой формы сопряжено с ухудшением условий произрастания. В частности, повышается вероятность присутствия особей *f. erythranthera* в травяно-болотной группе типов леса в условиях избыточного увлажнения и в лишайниковой остепненной, олиготрофно-разнотравной и ритидиевой группах в экстремально сухих и олиготрофных условиях. Напротив, наименьшая вероятность участия в составе древостоев краснопыльниковой формы соответствует группам типов леса, характеризующим условия, близкие к оптимальным для произрастания сосны: разнотравной и остепненно-разнотравной. Встречаемость деревьев краснопыльниковой формы, близкая к случайной, наблюдается в мезофильно-разнотравной и вейниково-разнотравной группах типов леса на

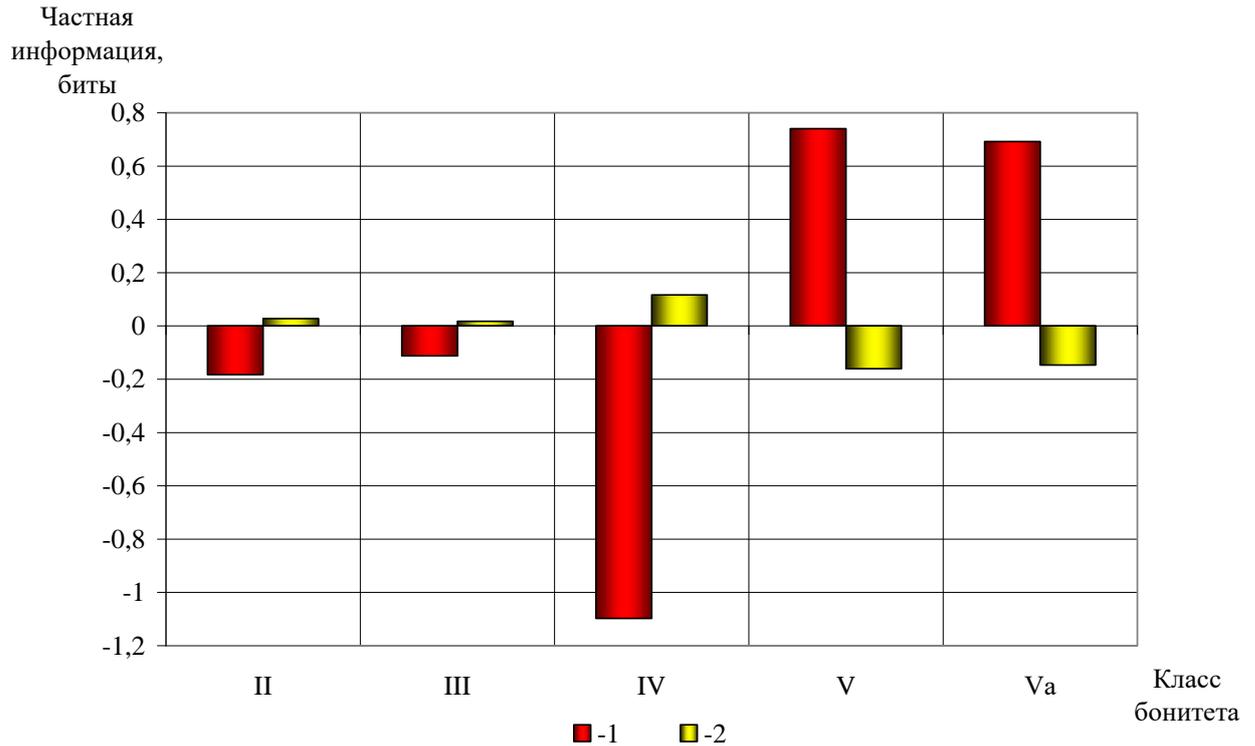


Рисунок 33. Структура связи классов бонитета древостоя и числа деревьев краснопыльничковой и желтопыльничковой форм сосны в ценопопуляциях; 1 – *P. sylvestris* f. *erythranthera*, 2 – *P. sylvestris* f. *sulfuranthera*

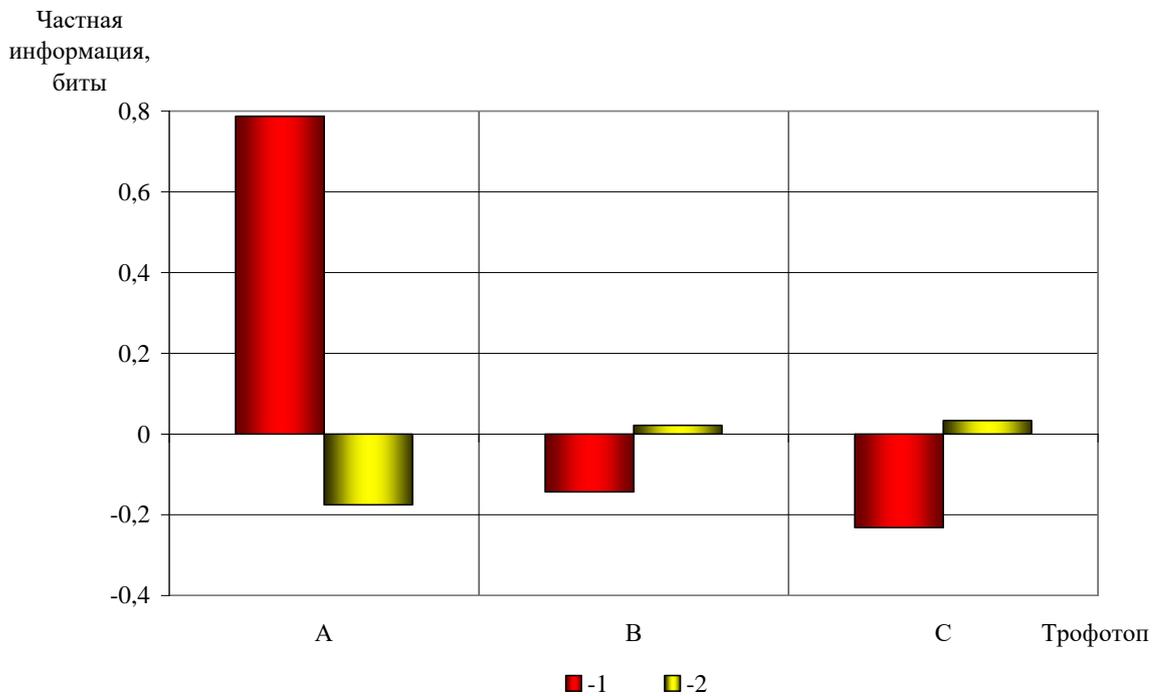


Рисунок 34. Структура связи условий почвенного плодородия и числа деревьев краснопыльничковой и желтопыльничковой форм сосны в ценопопуляциях; 1 – *P. sylvestris* f. *erythranthera*, 2 – *P. sylvestris* f. *sulfuranthera*

довольно богатых влагообеспеченных почвах.

Таким образом, различия в структуре ценопопуляций по соотношению форм связано со спектром экологических условий. Для Назаровско-Минусинской межгорной впадины соотношение форм в популяциях сосны обыкновенной имеет статистически значимую связь с условиями местопроизрастания на уровне экотопа. Это совпадает с результатами исследований, проведенными в других регионах: бассейне реки Северная Двина (Дудник и др., 2006; Тарханов, Бирюков, 2013), в Карелии на Кольском полуострове (Козубов, 1962), на юге Томской области (Пименов, 2015) и на Центральном Кавказе (Темботова и др., 2017). Численность деревьев краснопыльниковой формы в популяциях сосны обыкновенной возрастает в неблагоприятных эдафических условиях. То есть, деревья краснопыльниковой формы проявляют повышенную выживаемость в экстремальных условиях. Этот результат хорошо согласуется с тем, что физиологическая природа разнокачественности краснопыльниковой и желтопыльниковой форм во многом определяется высоким содержанием антоцианов в микростробилах краснопыльниковой формы, адаптивно значимым для растений в экстремальных условиях их произрастания (Козубов, 1962; Некрасова, 1959; Наквасина, Бедрицкая, 2002). Это также подтверждается результатами исследований сезонной динамики биохимических показателей у форм сосны обыкновенной, обнаружившими относительное увеличение концентрации стрессовых белков в хвое деревьев краснопыльниковой формы (Аганина, Тарханов, 2016), и подтверждает предположение об определяющей роли лимитирующих факторов в формировании формовой структуры ценопопуляций *P. sylvestris* (Новикова, 2012). Для обследованной нами части территории юга Сибири на фоне общих климатических и зональных особенностей таким фактором выступает влажность почв (Пименов и др., 2020).

В целом, комплекс взаимосвязанных факторов, определяющий специфику условий местопроизрастания, обуславливает формирование ценопопуляций со своим определенным формовым составом и густотой. На ограниченной территории причиной разнообразия формового состава в первую очередь является неоднородность экотопических условий.

Максимальное влияние на структуру популяций оказывают признаки, больше характеризующие лимитирующий фактор почвенного увлажнения – гидротоп и группы типов леса. Участие деревьев *f. sulfuranthera* максимально в ценопопуляциях находящихся в благоприятных условиях в плане влагообеспеченности. Напротив, *f. erythranthera* увеличивает свое присутствие в сосновых древостоях пессимальных условий – экстремально сухих или избыточно увлажненных.

Такая структура связей в популяциях *P. sylvestris* позволяет рассматривать *f. sulfuranthera* и *f. erythranthera* в качестве генетически обусловленных форм, обладающих различной требовательностью к условиям среды.

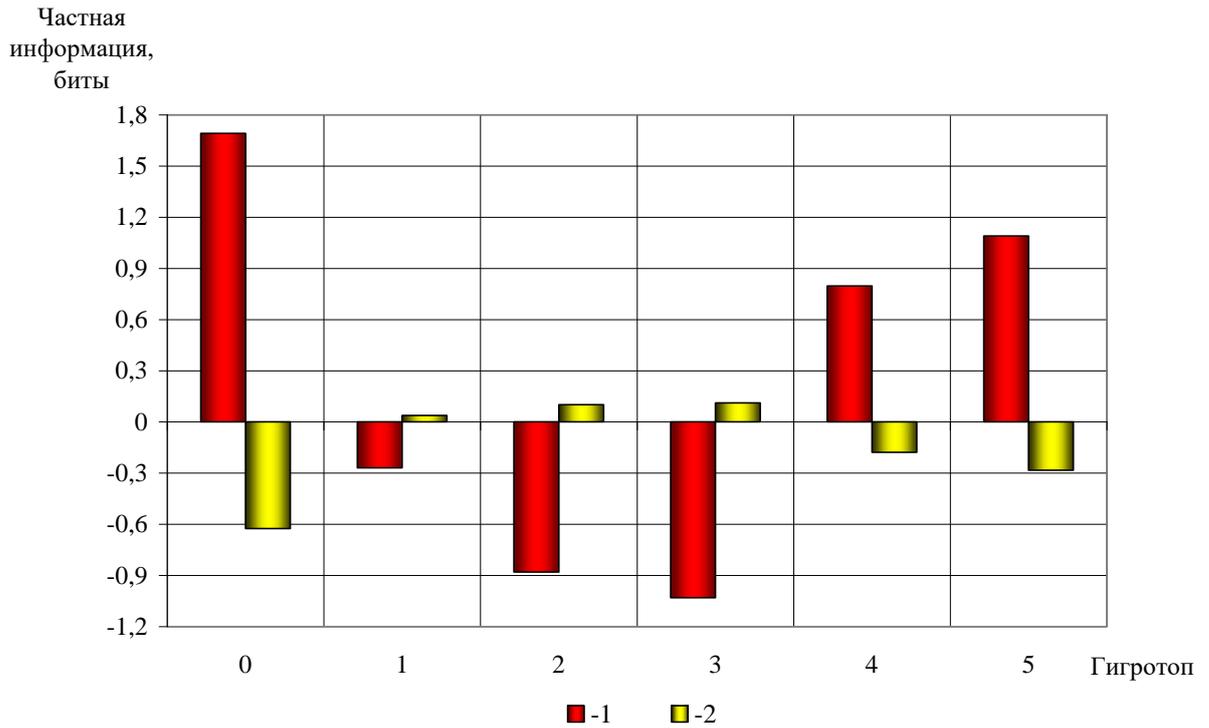


Рисунок 35. Структура связи условий почвенного увлажнения и числа деревьев краснопыльничковой и желтопыльничковой форм сосны в ценопопуляциях; 1 – *P. sylvestris* f. *erythranthera*, 2 – *P. sylvestris* f. *sulfuranthera*

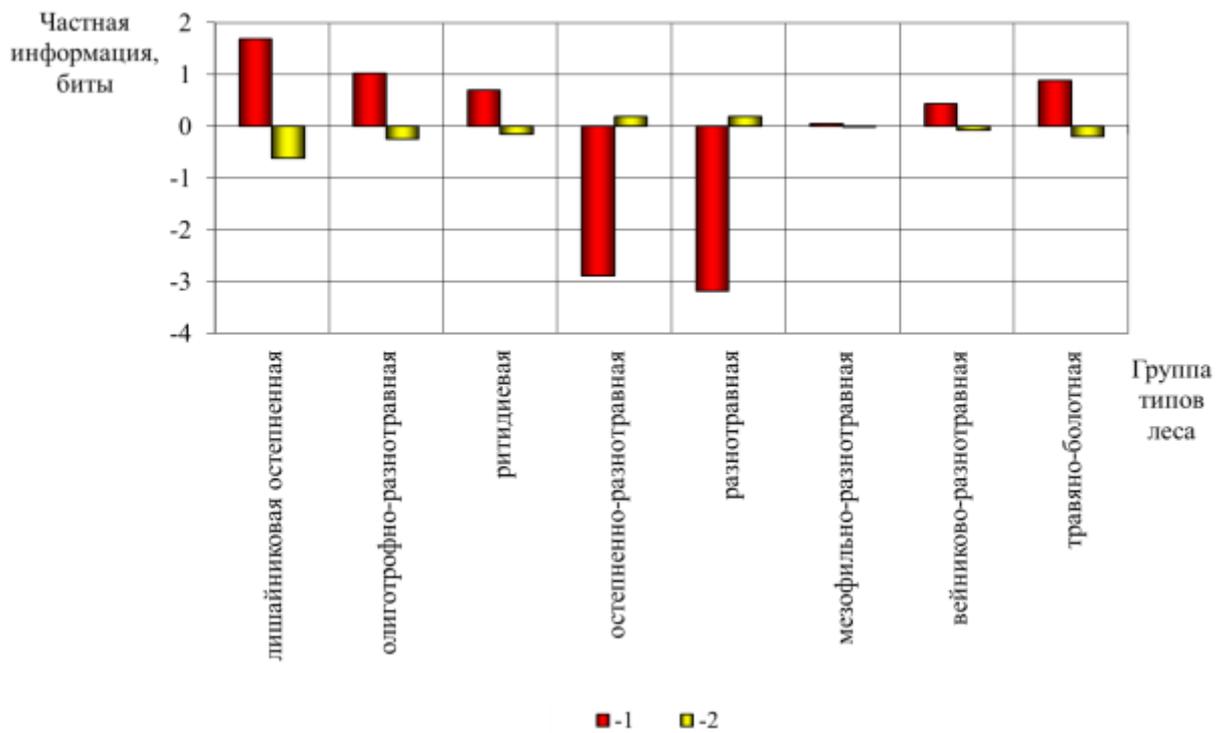


Рисунок 36. Структура связи групп типов леса и числа деревьев краснопыльничковой и желтопыльничковой форм сосны в ценопопуляциях; 1 – *P. sylvestris* f. *erythranthera*, 2 – *P. sylvestris* f. *sulfuranthera*

## **Глава 5. Таксационные диаметры краснопыльниковой и желтопыльниковой форм сосны обыкновенной в различных экотопических условиях**

### **5.1. Распределение диаметров краснопыльниковой и желтопыльниковой форм сосны обыкновенной**

Сводные статистические характеристики рассчитаны для всех выборок, чья численность достаточна (таблица 10). Ввиду в целом меньшей представленности в ценопопуляциях сосны Назаровско-Минусинской межгорной впадины невозможно было рассчитать характеристики распределений краснопыльниковой формы, в случаях когда на ПП она представлена единично. Это делает невозможным сравнение совокупностей таксационных диаметров таких ПП классическими методами статистики. Расчитанные же характеристики распределений таксационных диаметров очень разнообразны по своим параметрам.

Проверка на нормальность распределений показала, что распределения пяти выборок не соответствуют нормальному закону распределения (таблица 11). Среди них распределения таксационных диаметров древостоя олиготрофно-разнотравной (краснопыльниковой и желтопыльниковой форм), травяно-болотной (краснопыльниковой формы) и мезофильно-разнотравной (желтопыльниковой формы) групп типов леса. К парам сравнения параметров распределения, в которые входили эти выборки, были применены непараметрические критерии (таблица 12).

Расчеты показали статистически достоверное равенство центров группирования и рассеяния между таксационными диаметрами (с распределением не соответствующим нормальному закону) краснопыльниковых и желтопыльниковых форм сосны на пробных площадях.

Сравнение параметров распределений выборок подчиняющихся нормальному закону проведено параметрическими критериями (таблица 13). На каждой ПП средние значения и дисперсии таксационных диаметров краснопыльниковой и желтопыльниковой форм сосны не имеют статистически достоверных различий, кроме пробной площади № 24, для которой средние значения равны при статистически достоверно не равной дисперсии.

Структура древостоев по диаметрам краснопыльниковой и желтопыльниковой форм в различных лесорастительных условиях может кардинальным образом отличаться. Так, например, в редианах при небольших различиях в густоте (ПП № 22 – 182 шт./га, № 24 – 108 шт./га) очевидна разница вариационных рядов диаметров этих форм в сосняке лишайниковом остепненном и вейниково-разнотравном на пробных площадях № 22 и № 24 соответственно (рисунок 37, таблица 14). Это, косвенно, подтверждает индивидуальную зависимость продуктивности роста по диаметру данных форм от условий местопроизрастания.

Таблица 10. Характеристики распределений таксационного диаметра краснопыльниковой и желтопыльниковой форм в различных лесорастительных условиях

ПП №	Группа типов леса	Форма <i>P. sylvestris</i>	Численность, шт.	Среднее значение	Стандартная ошибка	Коэффициент асимметрии	Экцесс	Медиана
1	остепненно-разнотравная	краснопыльниковая	1	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д
		желтопыльниковая	12	24,09	1,58	0,25	-0,15	23,05
9	олиготрофно-разнотравная	краснопыльниковая	6	16,77	3,94	1,4	0,98	11,95
		желтопыльниковая	13	13,12	1,94	2,25	6,23	11,8
10	олиготрофно-разнотравная	краснопыльниковая	11	15,65	1,04	0,9	1,58	15
		желтопыльниковая	38	14,52	0,6	0,09	-0,66	14,85
11	травяно-болотная	краснопыльниковая	11	15,28	1,01	0,36	-0,29	15,3
		желтопыльниковая	29	16,47	0,76	-0,38	-0,43	17,2
12	ритидиевая	краснопыльниковая	8	18,19	1,67	-0,21	-0,94	18
		желтопыльниковая	32	21,16	0,66	0,28	-0,4	21
13	вейниково-разнотравная	краснопыльниковая	10	20,58	1,44	-0,11	-1,23	20,25
		желтопыльниковая	43	19,34	0,71	-0,17	-0,54	19,4
14	травяно-болотная	краснопыльниковая	13	11,28	0,79	-1,61	2,68	12,1
		желтопыльниковая	32	12,21	0,27	-0,19	-1,07	12,25
15	травяно-болотная	краснопыльниковая	10	11,73	0,74	-0,87	-0,95	13,05
		желтопыльниковая	48	11,55	0,41	-0,14	-0,08	11,5
17	остепненно-разнотравная	краснопыльниковая	2	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д
		желтопыльниковая	30	22,09	0,98	0,07	-0,95	22,45
18	лишайниковая остепненная	краснопыльниковая	7	20,24	3,23	0,37	-0,88	19,1
		желтопыльниковая	7	31,6	5,21	1,77	3,84	29
21	разнотравная	краснопыльниковая	1	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д
		желтопыльниковая	35	28,94	1,68	-0,38	-0,44	29,3
22	лишайниковая остепненная	краснопыльниковая	11	20,1	1,99	-0,83	0,28	22,6
		желтопыльниковая	18	17,56	1,73	0,66	-0,08	16,75
23	вейниково-разнотравная	краснопыльниковая	6	16,6	4,43	0,5	-2,08	13,65
		желтопыльниковая	12	18,5	2,48	0,56	-1,05	16,2
24	вейниково-разнотравная	краснопыльниковая	15	30,81	3,61	0,34	-0,27	30,6
		желтопыльниковая	62	32,84	1,14	0,58	0,91	31,8
25	ритидиевая	краснопыльниковая	21	29,99	2,07	0,46	0,4	28
		желтопыльниковая	66	31,76	1,09	0,33	0,62	31,2
26	травяно-болотная	краснопыльниковая	18	23,54	2,07	-0,23	-1,04	24,95
		желтопыльниковая	50	23,7	1,02	0,2	-0,66	23,6
27	мезофильно-разнотравная	краснопыльниковая	7	51,93	2,81	-0,23	-1,34	52,8
		желтопыльниковая	53	52,25	1,66	1,82	5,01	49,7

Примечание: н/д – недостаточно данных для анализа.

Таблица 11. Проверка нормальности распределений таксационного диаметра краснопыльниковой и желтопыльниковой форм в различных лесорастительных условиях

ПП №	Форма <i>P. sylvestris</i>	Критерий Шапиро-Уилка	P-значение	Гипотеза о нормальности	Критерий Шапиро-Франсиса	P-значение	Гипотеза о нормальности
1	краснопыльниковая	н/д	н/д	н/д	–	–	–
	желтопыльниковая	0,95	0,44	не отклоняется	–	–	–
9	краснопыльниковая	0,79	0,05	отклоняется	–	–	–
	желтопыльниковая	0,77	0,00	отклоняется	–	–	–
10	краснопыльниковая	0,92	0,35	не отклоняется	–	–	–
	желтопыльниковая	0,97	0,43	не отклоняется	–	–	–
11	краснопыльниковая	0,97	0,11	не отклоняется	–	–	–
	желтопыльниковая	0,96	0,41	не отклоняется	–	–	–
12	краснопыльниковая	0,97	0,15	не отклоняется	–	–	–
	желтопыльниковая	0,94	0,11	не отклоняется	–	–	–
13	краснопыльниковая	0,94	0,467	не отклоняется	–	–	–
	желтопыльниковая	0,98	0,27	не отклоняется	–	–	–
14	краснопыльниковая	0,84	0,02	отклоняется	–	–	–
	желтопыльниковая	0,94	0,13	не отклоняется	–	–	–
15	краснопыльниковая	0,81	0,02	отклоняется	–	–	–
	желтопыльниковая	0,98	0,25	не отклоняется	–	–	–
17	краснопыльниковая	н/д	н/д	н/д	–	–	–
	желтопыльниковая	0,96	0,32	не отклоняется	–	–	–
18	краснопыльниковая	0,94	0,39	не отклоняется	–	–	–
	желтопыльниковая	0,83	0,09	не отклоняется	–	–	–
21	краснопыльниковая	н/д	н/д	н/д	–	–	–
	желтопыльниковая	0,97	0,49	не отклоняется	–	–	–
22	краснопыльниковая	0,94	0,48	не отклоняется	–	–	–
	желтопыльниковая	0,95	0,42	не отклоняется	–	–	–
23	краснопыльниковая	0,85	0,16	не отклоняется	–	–	–
	желтопыльниковая	0,90	0,17	не отклоняется	–	–	–
24	краснопыльниковая	0,96	0,36	не отклоняется	–	–	–
	желтопыльниковая	–	–	–	0,97	0,07	не отклоняется
25	краснопыльниковая	0,96	0,43	не отклоняется	–	–	–
	желтопыльниковая	–	–	–	0,98	0,24	не отклоняется
26	краснопыльниковая	0,95	0,43	не отклоняется	–	–	–
	желтопыльниковая	0,97	0,41	не отклоняется	–	–	–
27	краснопыльниковая	0,89	0,28	не отклоняется	–	–	–
	желтопыльниковая	–	–	–	0,84	0,00	отклоняется

Примечание: н/д – недостаточно данных для анализа, прочерком обозначены случаи несоответствия эмпирической выборки требованиям метода к численности совокупности.

Таблица 12. Сравнение параметров распределений таксационного диаметра краснопыльниковой и желтопыльниковой форм не подчиняющихся нормальному закону распределения

ПП №	Критерий Манна-Уитни	P–значение	Гипотеза о равенстве центров группирования	Критерий Сиджела-Тьюки	P–значение	Гипотеза о равенстве рассеяния
9	46	0,54	не отвергается	56	0,73	не отвергается
14	235	0,50	не отвергается	314,87	0,69	не отвергается
15	252	0,80	не отвергается	301,33	0,90	не отвергается
27	203,5	0,68	не отвергается	210,5	0,94	не отвергается

Таблица 13. Сравнение параметров распределений таксационного диаметра краснопыльниковой и желтопыльниковой форм подчиняющихся нормальному закону распределения

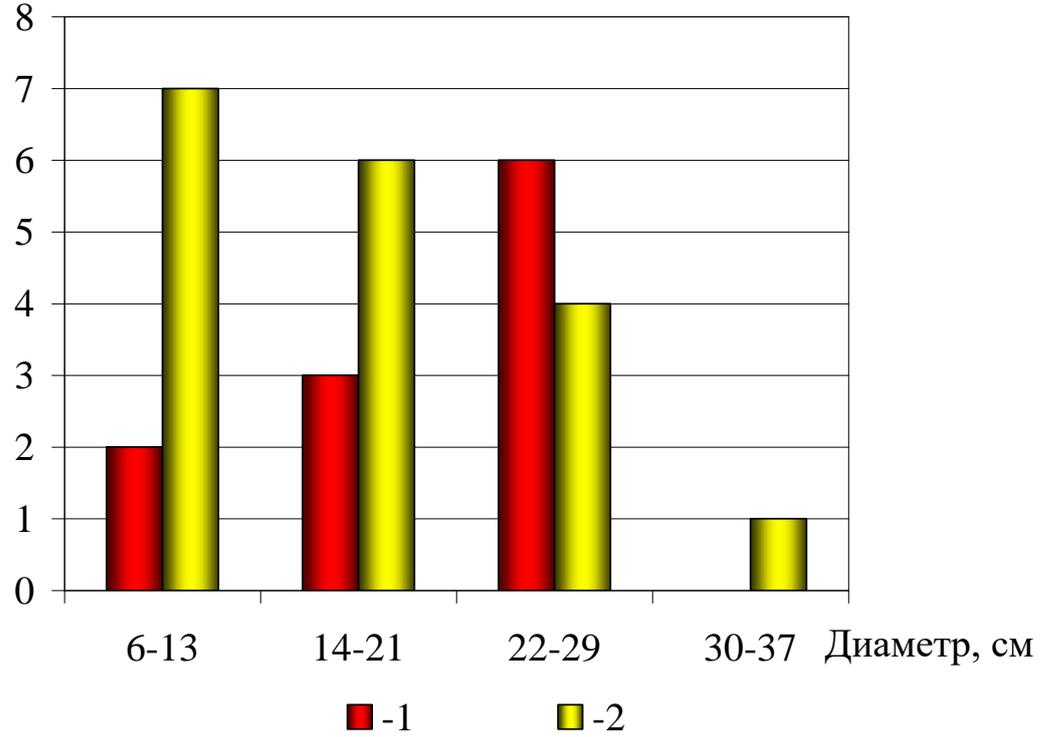
ПП №	Критерий Уэлча	P–значение	Гипотеза о равенстве средних значений	Критерий Фишера	P–значение	Гипотеза о равенстве дисперсий
10	0,95	0,36	не отвергается	1,17	0,83	не отвергается
11	0,94	0,36	не отвергается	1,46	0,54	не отвергается
12	1,65	0,13	не отвергается	1,59	0,35	не отвергается
13	0,77	0,45	не отвергается	1,03	0,95	не отвергается
18	1,85	0,09	не отвергается	2,60	0,27	не отвергается
22	0,96	0,35	не отвергается	1,23	0,76	не отвергается
23	0,37	0,72	не отвергается	1,60	0,48	не отвергается
24	0,54	0,60	не отвергается	2,42	0,02	отвергается
25	0,76	0,45	не отвергается	1,15	0,65	не отвергается
26	0,07	0,95	не отвергается	1,47	0,29	не отвергается

Таблица 14. Сравнение параметров распределений таксационного диаметра краснопыльниковой и желтопыльниковой форм в редирах сосняка лишайниковом остепненном (ПП № 22) и вейниково-разнотравном (ПП № 24)

Форма <i>P. sylvestris</i>	Критерий Уэлча	P–значение	Гипотеза о равенстве средних значений	Критерий Фишера	P–значение	Гипотеза о равенстве дисперсий
краснопыльниковая	2,60	0,02	отвергается	4,49	0,02	отвергается
желтопыльниковая	7,37	0,00	отвергается	1,50	0,35	не отвергается

Численность,  
шт.

а



Численность,  
шт.

б

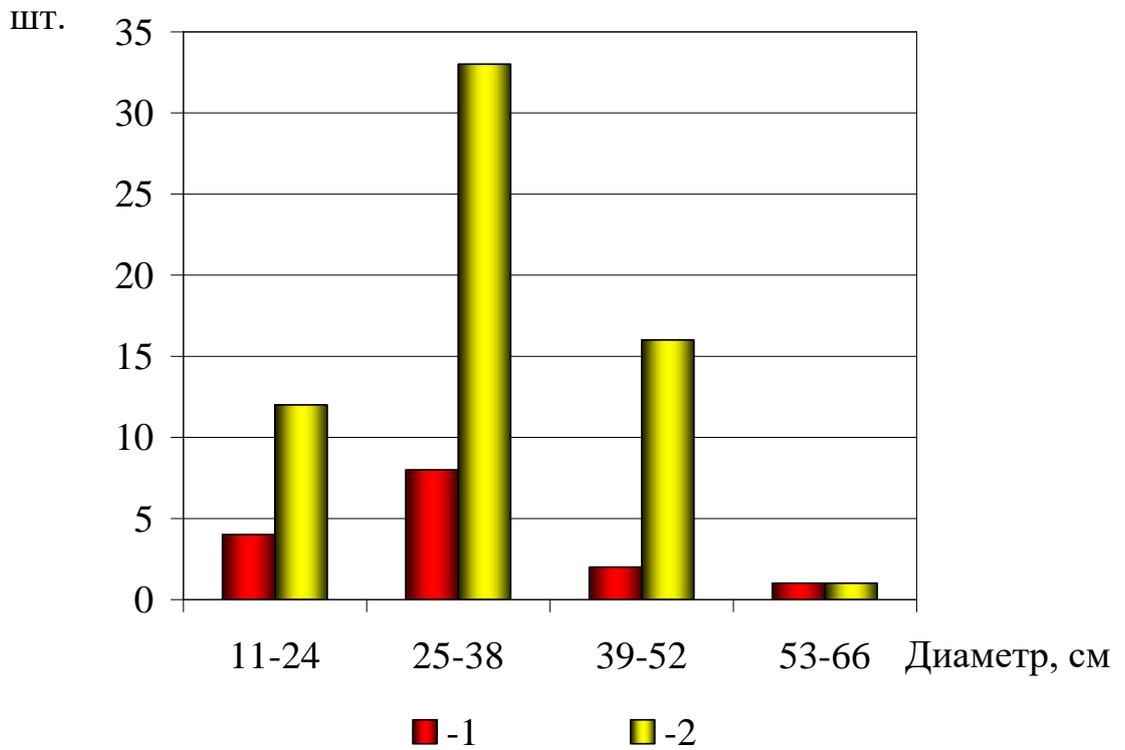


Рисунок 37. Распределение диаметров форм сосны; а – ПП № 22, б – ПП № 24; 1 – *P. sylvestris* f. *erythranthera*, 2 – *P. sylvestris* f. *sulfuranthera*

Деревья краснопыльниковой и желтопыльниковой форм, произрастающие в травяно-болотной группе типов леса с различной плотностью насаждения (ПП № 15 – 1378 шт./га и № 26 – 316 шт./га) также имеют различные средние значения и центры группирования распределений таксационного диаметра (таблица 15).

Исходя из этого встает вопрос о сравнении силы влияния плотности и формовой принадлежности на рост ствола по диаметру. Поэтому, далее рассчитывались информационные характеристики связи таксационного диаметра с плотностью и формовым составом насаждений.

Таблица 15. Сравнение параметров распределений таксационного диаметра краснопыльниковой и желтопыльниковой форм в сосняках травяно-болотной группы типов леса с плотностью насаждения 1378 шт./га (ПП № 15) и 316 шт./га (ПП № 26)

	Форма <i>P. sylvestris</i>	
	краснопыльниковая	желтопыльниковая
Критерий Манна-Уитни	159	–
P–значение	0,00	–
Гипотеза о равенстве центров группирования	отвергается	–
Критерий Сиджела-Тьюки	148	–
P–значение	0,89	–
Гипотеза о равенстве рассеяния	не отвергается	–
Критерий Уэлча	–	11,04
P–значение	–	0,00
Гипотеза о равенстве средних значений	–	отвергается
Критерий Фишера	–	6,52
P–значение	–	0,00
Гипотеза о равенстве дисперсий	–	отвергается

Примечание: прочерком обозначены случаи несоответствия эмпирической выборки требованиям метода к распределению.

## 5.2. Сопряженность таксационного диаметра с плотностью и формовым составом насаждений

В ходе расчета сопряженности плотности и таксационного диаметра аналогично другим случаям они рассматривались как элементы двухкомпонентной системы. Результаты расчета информационных характеристик статистически достоверно подтвердили их связь при статистически достоверно не равных энтропиях подсистем (таблица 16). Коэффициент нормированной информации показал, что плотность древостоя умеренно влияет на структуру древостоя по диаметру.

Таблица 16. Информационные характеристики связи густоты насаждения и таксационного диаметра

Информационная характеристика	Значение
Энтропия групп густоты (X)	2,553721 ± 0,0011
Дисперсия энтропии групп густоты (X)	0,0010
Энтропия таксационного диаметра (Y)	5,418791 ± 0,0015
Дисперсия энтропии таксационного диаметра (Y)	0,0017
Критерий Хатчесон	2,8651
Критическое значение по распределению Стьюдента	1,9616
Общая энтропия системы	7,2747
Общая взаимная информация	0,6978
Минимальная статистически значимая общая взаимная информация	0,2252
Коэффициент нормированной информации $R_{Y X}$	0,1288

По результатам расчетов информационных характеристик систем «окраска микростробилов-таксационный диаметр» в различных лесорастительных условиях выявлено, что все рассмотренные подсистемы являются статистически достоверно связанными при статистически достоверном равенстве энтропий подсистем (таблица 17 и 18). Следовательно, связь формовой принадлежности и диаметра ствола существует в древостоях, сформированных в различных условиях местопроизрастания, и сохраняется при интродукции минусинской популяции в сухостепные условия. Кроме того такая сопряженность имеется как в сосняках южной части Минусинской котловины, так и в петрофитных сосняках Кузнецкого Алатау и Батеневского кряжа. Исходя из этого, очевидно, что соответствие определенного диаметра ствола деревьям определенной формовой принадлежности свойственно сосне обыкновенной в целом на всей территории Назаровско-Минусинской межгорной впадины.

При этом, влияние формовой принадлежности дерева на диаметр ствола ( $R_{Y|X}$ ) на пробных площадях сильно различается (рисунок 38). Оно принимает как малые значения ( $R_{Y|X} \approx 0,0052$  на ПП № 25), так и весьма существенные, приближающиеся к 0,1, что характерно для средней силы влияния. А на ПП № 18 коэффициент нормированной информации приблизительно 0,2.

Если сравнить коэффициенты нормированной информации влияния густоты и формовой принадлежности дерева, то в большинстве случаев последняя на один-два порядка слабее влияет на таксационный диаметр. Но, при всей слабости этого влияния оно остается статистически значимым. И, хотя, в основной своей массе влияние формовой принадлежности дерева на диаметр ствола невелико, в отдельном случае оно превышает силу влияния густоты приблизительно в 1,6 раза, что, по-видимому, обусловлено олиготрофными условиями, в которых сформировалось насаждение с равным участием обеих форм в древостое. Это показывает, насколько сильной может быть зависимость роста от генетических особенностей,

связанных с окраской микростробиллов. Таким образом, несмотря на слабую в целом связь таксационного диаметра с формовым составом, ее следует принимать во внимание.

Таблица 17. Информационные характеристики подсистем окраски микростробиллов и таксационного диаметра

ПП №	Энтропия окраски микростробиллов (X)	Дисперсия энтропии окраски микростробиллов (X)	Энтропия таксационного диаметра (Y)	Дисперсия энтропии таксационного диаметра (Y)	Критерий Хатчесон	Критическое значение по распределению Стьюдента
1	0,391 ± 0,075	0,073	1,489 ± 0,089	0,103	1,097	2,060
9	0,918 ± 0,028	0,014	1,500 ± 0,063	0,071	0,582	2,064
10	0,768 ± 0,015	0,012	1,886 ± 0,012	0,007	1,118	1,986
11	0,849 ± 0,016	0,010	1,861 ± 0,015	0,009	1,012	1,990
12	0,722 ± 0,020	0,016	1,772 ± 0,019	0,014	1,050	1,990
13	0,699 ± 0,016	0,013	1,8963 ± 0,0099	0,0052	1,197	1,987
14	0,867 ± 0,013	0,008	1,368 ± 0,023	0,023	0,501	1,993
15	0,663 ± 0,015	0,013	1,808 ± 0,011	0,007	1,144	1,982
17	0,337 ± 0,030	0,028	1,950 ± 0,014	0,006	1,613	2,015
18	1 ± 0,013	0,003	1,592 ± 0,069	0,066	0,592	2,131
21	0,183 ± 0,024	0,020	1,879 ± 0,017	0,010	1,696	1,997
22	0,958 ± 0,013	0,005	1,745 ± 0,022	0,014	0,787	2,013
23	0,918 ± 0,028	0,014	1,837 ± 0,040	0,029	0,918	2,040
24	0,711 ± 0,011	0,009	1,582 ± 0,011	0,010	0,871	1,976
25	0,7973 ± 0,0082	0,0058	1,565 ± 0,011	0,011	0,767	1,975
26	0,8338 ± 0,0096	0,0063	1,8457 ± 0,0090	0,0055	1,0120	1,9777
27	0,520 ± 0,016	0,015	1,353 ± 0,016	0,015	0,833	1,980

Таблица 18. Информационные характеристики систем «окраска микростробиллов – таксационный диаметр»

ПП №	Общая энтропия системы	Общая взаимная информация	Минимальная статистически значимая общая взаимная информация
1	1,823	0,057	0,014
9	2,308	0,110	0,010
10	2,644	0,011	0,004
11	2,690	0,020	0,004
12	2,380	0,114	0,004
13	2,581	0,014	0,003
14	2,194	0,042	0,004

Продолжение таблицы 18

15	2,422	0,049	0,003
17	2,243	0,045	0,005
18	2,264	0,328	0,013
21	2,013	0,049	0,005
22	2,602	0,101	0,006
23	2,732	0,022	0,010
24	2,273	0,020	0,002
25	2,354	0,008	0,002
26	2,6582	0,0213	0,0026
27	1,844	0,028	0,003

Коэффициент  
нормированной  
информации

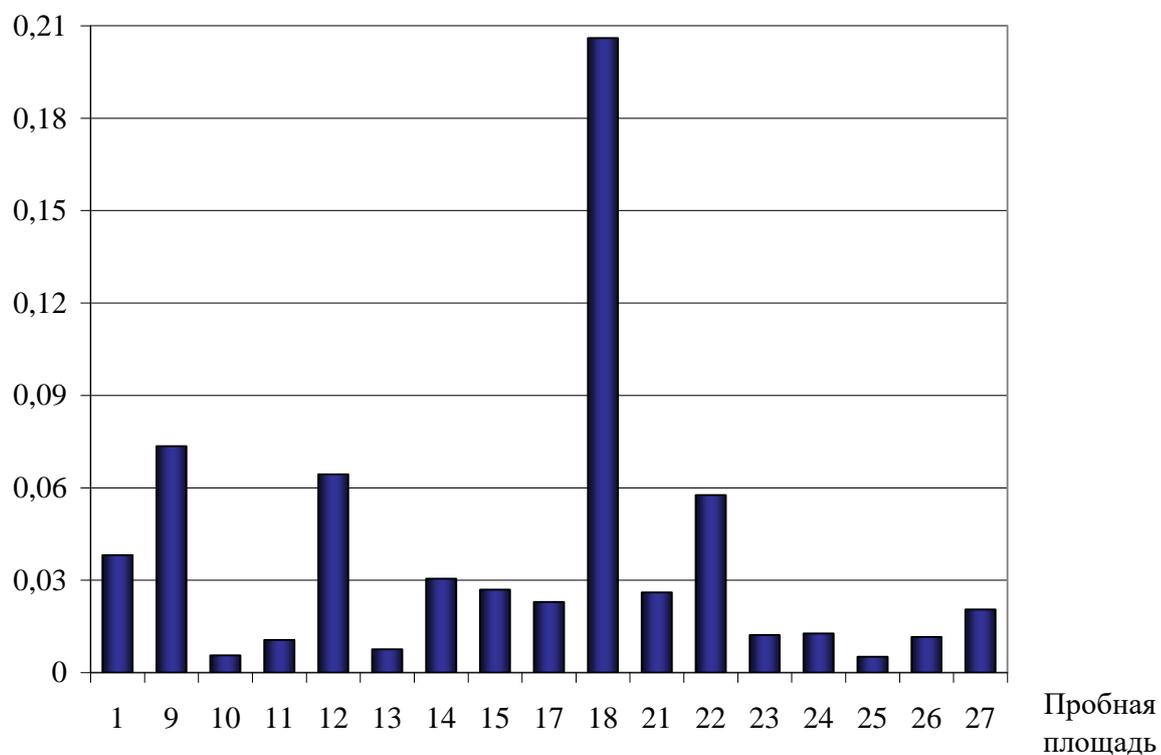


Рисунок 38. Коэффициент нормированной информации форм *P. sylvestris* о диаметрах ствола

### 5.3. Структура связи таксационного диаметра с краснопыльничковой и желтопыльничковой формами сосны обыкновенной в различных условиях местопроизрастания

При сравнении распределений частной информации подсистем «форма сосны» и «таксационный диаметр» очевидна их различие, находящееся в зависимости от условий

местопроизрастания. В том числе немаловажно не приравнивать напрямую территориально отдаленные насаждения, сравнивая саму величину частной информации, а анализировать связь в древостоях соседних экотопов, выявляя тенденции, и только после этого сопоставляя их между собой. Данная последовательность в анализе проистекает из особенностей математического аппарата – в расчетах участвуют выборки разной численности, а подсистемы разных пробных площадей имеют различное количество категорий.

### **5.3.1. Петрофитные сосняки Батиневского кряжа**

Естественные сосняки в достаточно благоприятных для произрастания сосны условиях подтаежно-лесостепной зоны умеренно-влажной климатической фации (петрофитные сосняки Батиневского кряжа – ПП № 1 - 9) отличаются малой представленностью краснопыльничковой формы в составе древостоя. В большинстве обследованных древостоев на вогнутых и выположенных элементах рельефа, склонах западной и теневых экспозиций она не была обнаружена.

Минимальное присутствие деревьев краснопыльничковой формы (8 %) отмечено на юго-восточном склоне 8° в сосняке остепненно-разнотравной группы типов леса (рисунок 39). При этом деревья этой формы имеют исключительно небольшой диаметр ствола (рисунок 41). Только в наиболее сухих условиях – на крутом юго-западном склоне численность деревьев краснопыльничковой формы достигает трети в сосняке олиготрофно-разнотравном (рисунок 40). В этом древостое краснопыльничковая форма имеет положительную связь со средним и большим диаметром (рисунок 41). 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.

### **5.3.2. Петрофитные сосняки Кузнецкого Алатау**

В территориально близко расположенных сосняках Кузнецкого Алатау на выходах гранитных пород древостоев с участием краснопыльничковой формы обнаружено немного больше (5 пробных площадей), среди которых есть насаждение с пятидесятипроцентным участием (рисунок 42). Не было найдено деревьев этой формы на вогнутых элементах рельефа в сосняках остепненно-разнотравной группы типов леса.

В древостоях с незначительным участием деревьев краснопыльничковой формы – в сосняках с преобладанием разнотравья в нижнем ярусе растительности, их диаметры были ниже средних показателей (рисунок 43, а, в). В сосняке вейниково-разнотравном на выпуклой форме рельефа (ПП № 23) у деревьев краснопыльничковой формы зафиксированы различные диаметры, но информационный анализ показал их связь с большим диаметром (рисунок 43, д).

Наибольшее количество деревьев краснопыльничковой формы отмечено в сосняках лишайниковой остепненной группы типов леса (ПП № 18 и ПП № 22). Однако стволы деревьев



Рисунок 39. Пробная площадь № 1



Рисунок 40. Пробная площадь № 9

этой формы имеют диаметры средние и ниже среднего. При этом на крутом юго-восточном склоне (ПП № 18) деревья краснопыльничковой формы связаны с наименьшим (рисунок 43, б), а на крутом южном склоне – с большим диаметром (рисунок 43, г).

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

В Минусинской котловине деревья краснопыльничковой формы не были обнаружены только в сосняках разнотравной и остепненно-разнотравной групп типов леса (ПП № 28, ПП № 29) на песчаных дюнах в непосредственной близости с р. Енисей. Такое расположение, по-видимому, обеспечивает более благоприятное увлажнение.

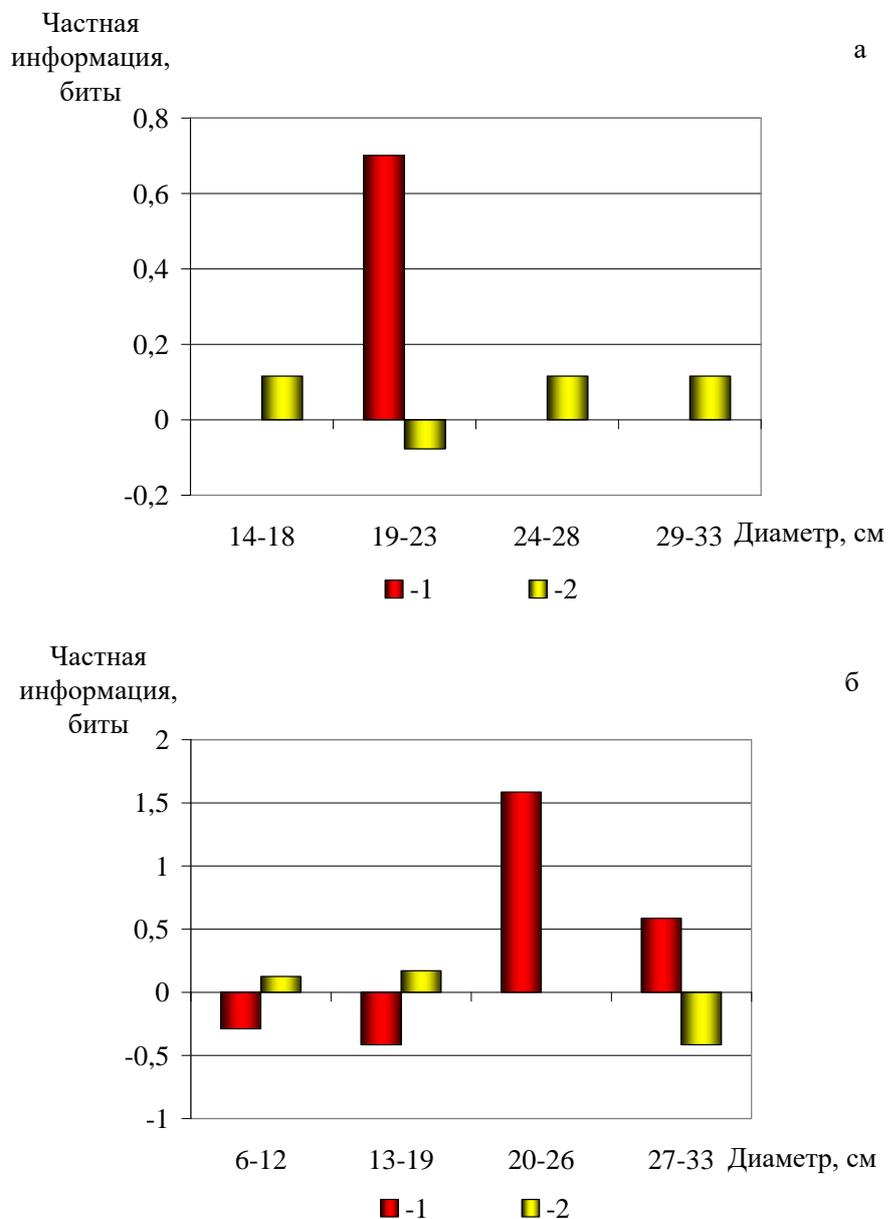


Рисунок 41. Структура связи диаметров стволов и форм сосны; а – ПП №1, б – ПП №9; 1 – *P. sylvestris* f. *erythranthera*, 2 – *P. sylvestris* f. *sulfuranthera*



Рисунок 42. Пробные площади: а – №17, б – №18, в - №21, г – №22, д – №23

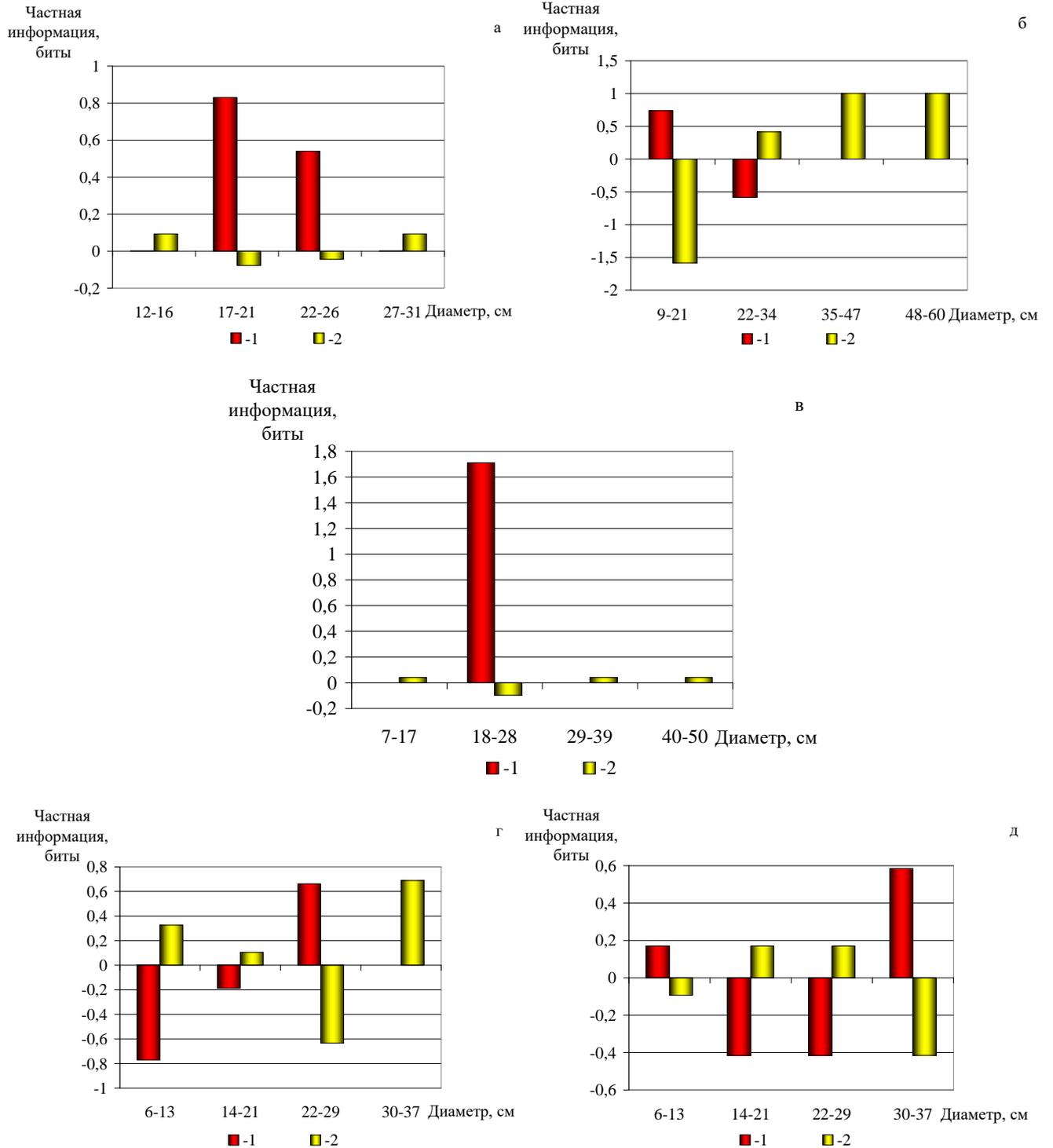


Рисунок 43. Структура связи диаметров стволов и форм сосны; а – ПП № 17, б – ПП № 18, в – ПП № 21, г – ПП № 22, д – ПП № 23; 1 – *P. sylvestris* f. *erythranthera*, 2 – *P. sylvestris* f. *sulfuranthera*

Небольшое участие деревьев краснопыльничковой формы (11 %) отмечено на песчаных почвах Лугавского бора в сосняке мезофильно-разнотравном (ПП № 27), где установлена их связь с диаметрами ниже среднего (рисунок 44 и 45, г). В остальных сосняках, при большем участии деревьев краснопыльничковой формы (ПП № 24 – 19%, ПП № 25 – 24 %, ПП № 26 –

26 %), они имели различные диаметры, но связаны в большей степени с максимальным (рисунок 44 и 45, а, б, в).

#### 5.3.4. Искусственные сосняки на приозерном склоне оз. Шира

За пределами границы естественного произрастания сосняков – в Ширинской степи, во всех обследованных древостоях искусственного происхождения присутствовали деревья краснопыльничковой формы, при стабильном доминировании желтопыльничковой формы. В целом, если исключить из рассмотрения участки с сезонным избыточным увлажнением, то в результате естественного отпада прослеживается тенденция к небольшому увеличению доли



Рисунок 44. Пробные площади: а – № 24, б – № 25, в – № 26, г – № 27

деревьев краснопыльничковой формы по мере отдаления от береговой линии озера Шира, а, следовательно, и ухудшению влагообеспеченности лесных культур.

Наименьшее количество деревьев краснопыльничковой формы (17 %) найдено на выпуклой нижней части приозерного склона на пробной площади № 15. Здесь древостой менее всего подвержен сезонному избыточному увлажнению, но достаточно обеспечен почвенной и воздушной влагой, будучи посаженным в дно канав близко к береговой линии с одной стороны и защищенным от сухого степного воздуха древостоем с другой (рисунок 46, е). И не смотря на сильную перегущенность в рядах (сомкнутость крон до 1,9) большого отпада здесь не наблюдается (8 %), что свидетельствует о достаточном ресурсном обеспечении деревьев.

Так же, небольшое количество деревьев краснопыльничковой формы отмечено на средней части склона в сосняке вейниково-разнотравном (19 % на пробной площади № 13) и ритидиевом (20 % на пробной площади № 12), где лесные культуры примерно за 50 лет сформировали полноценное лесное сообщество с последующим естественным возобновлением (рисунок 46, в, г).

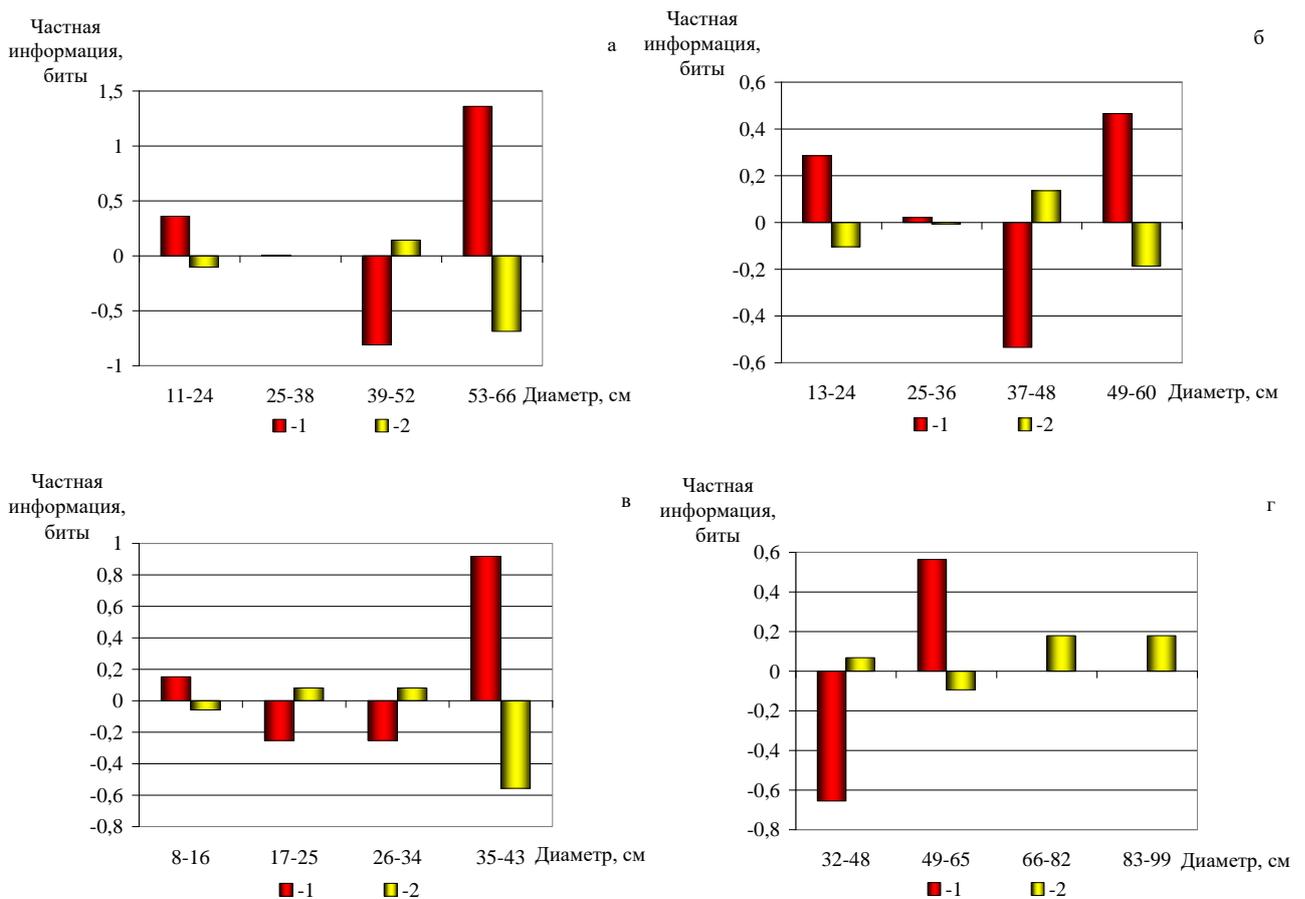


Рисунок 45. Структура связи диаметров стволов и форм сосны; а – ПП № 24, б – ПП № 25, в – ПП № 26, г – ПП № 27; 1 – *P. sylvestris* f. *erythranthera*, 2 – *P. sylvestris* f. *sulfuranthera*

Еще немного увеличена доля краснопыльниковых деревьев (22 % на пробной площади № 10) на максимальном удалении от береговой линии в верхней части выпуклого приозерного склона с выраженным недостатком почвенной влаги, где деревья расположены небольшими группами (5-7 шт.) или одиночно (рисунок 46, а).

Доля деревьев краснопыльниковой формы значительно возрастает в условиях сезонного избыточного увлажнения. Больше всего деревьев краснопыльниковой формы (29 %) отмечается на пробной площади № 14, расположенной ближе остальных к береговой линии в нижней части вогнутого склона с сезонным избыточным грунтовым увлажнением (рисунок 46, д). Немного



Рисунок 46. Пробные площади а – № 10, б – № 11, в – № 12, г – № 13, д – № 14, е – № 15

меньше доля деревьев краснопыльниковой формы (28 %) на ПП № 11 с сезонным избыточным грунтовым увлажнением, находящейся хотя и на большем удалении от береговой линии, но на вогнутом участке склона (рисунок 46, б).

Эти результаты соответствуют выявленным закономерностям, как собственных исследований естественных сосновых насаждений, так и ранее выявленным другими авторами, согласно которым в пессимальных для вида экотопах в древостоях увеличивается долевое участие краснопыльниковой формы (Козубов, 1962; Особенности формирования популяции сосны обыкновенной, 1984; Седельникова и др., 2004; Дудник и др., 2006; Пименов, Седельникова, 2009; Тарханов, Бирюков, 2013; Пименов и др., 2014). В обследованных лесных культурах факторами, неблагоприятно влияющими на условия роста, являются как общий недостаток влаги, так и сезонное избыточное грунтовое увлажнение.

На этом фоне наблюдается более сложная структура связи форм сосны по окраске микростробилов с диаметрами стволов (Коновалова и др., 2020). Эти различия в древостоях одного возраста и происхождения, очевидно, являются результатом влияния экотопических особенностей. На участках с недостаточным увлажнением, расположенных на выпуклых элементах рельефа с наветренной стороны, в летние месяцы сильнее страдающих от засухи, и на отдалении от береговой линии (рисунок 47, а, г), структура сопряженности имеет сходный вид: положительные значения частной информации краснопыльниковой формы с большими диаметрами стволов и желтопыльниковой – с меньшими диаметрами. Таким образом, в наиболее ксерофитных условиях деревьям с большим диаметром ствола характерна красная окраска микростробилов. Напротив, в условиях лучшего обеспечения почвенной влагой на вогнутом элементе рельефа (рисунок 47, б), на среднем удалении от береговой линии (рисунок 47, в) и вблизи береговой линии (рисунок 47, д, е) основное количество деревьев с большим диаметром ствола относится к желтопыльниковой форме, а деревьям краснопыльниковой формы характерны средние или малые диаметры стволов.

Таким образом, в искусственных насаждениях сосны обыкновенной, созданных в ксерофитных условиях Ширинской степи, в экстремальных условиях роста, связанных с особым дефицитом влаги или периодическим почвенным переувлажнением, повышается доля участия в насаждениях краснопыльниковой формы. При этом в условиях особенно жесткого недостатка влаги деревья краснопыльниковой формы имеют более успешный рост по диаметру.

В целом, мы наблюдаем сходные для сосняков естественного и искусственного происхождения особенности роста краснопыльниковой и желтопыльниковой форм находящиеся в явной зависимости от условий местопроизрастания. Краснопыльниковая форма проявляет толерантность в отношении влагообеспеченности, ее представители эвригидричны. Желтопыльниковая форма более чувствительна в отношении этого экологического фактора, что

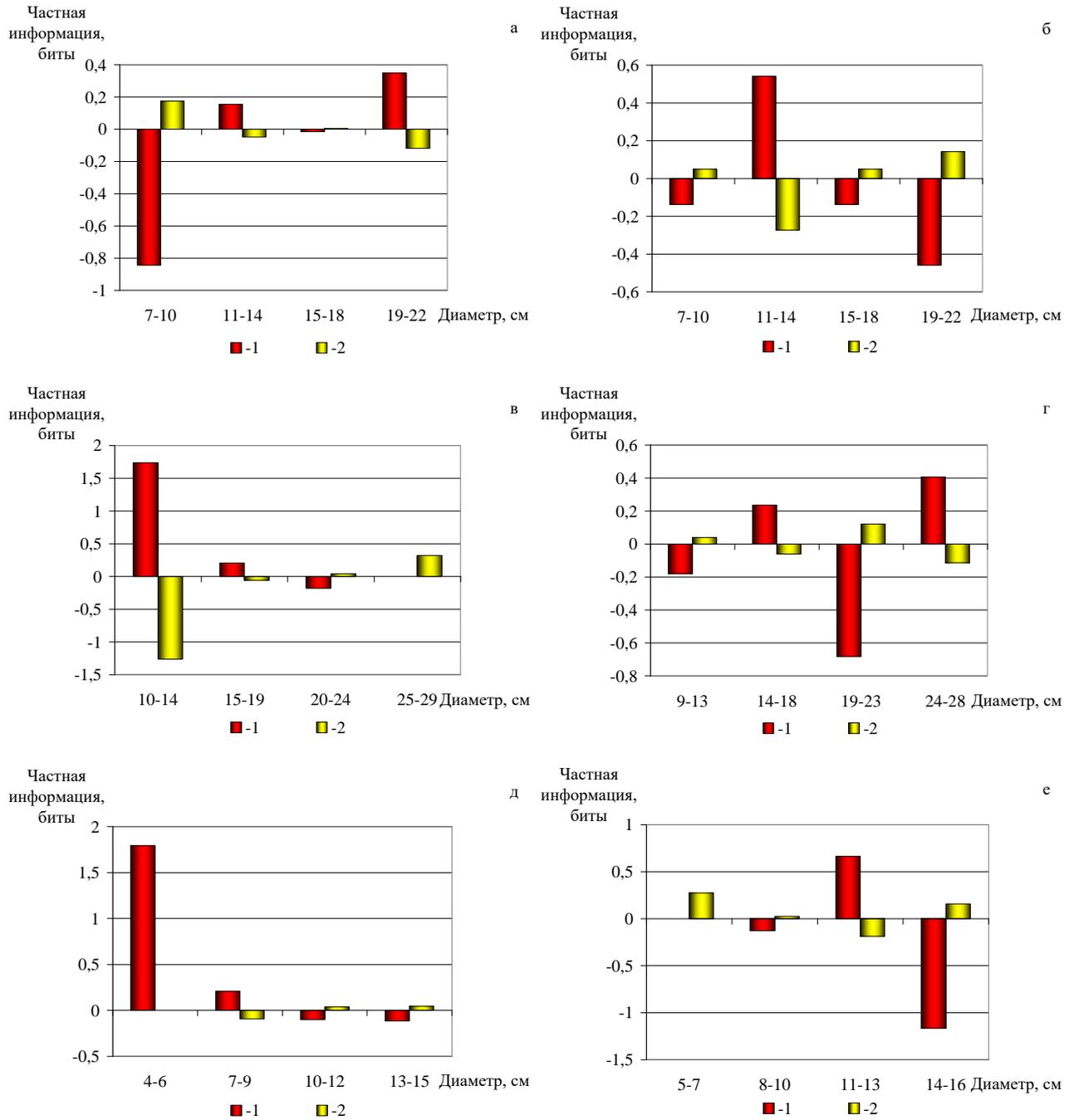


Рисунок 47 Структура связи диаметров стволов и форм сосны; а – ПП № 10, б – ПП № 11, в – ПП № 12, г – ПП № 13, д – ПП № 14, е – ПП № 15; 1 – *P. sylvestris* f. *erythranthera*, 2 – *P. sylvestris* f. *sulfuranthera*

представляет собой форму специализации. Как известно, в благоприятных условиях особи, относящиеся к ним, более эффективны в усвоении поступающей энергии и продукционном процессе (Одум, 1986а). Вследствие этого, деревья желтопыльничковой формы, будучи стеногидричны, в подходящих условиях отличаются большим диаметром ствола. При этом климатические условия, по-видимому, благоприятствуют общему доминированию по численности желтопыльничковой формы. Результатом воздействий лимитирующих факторов,

которыми для изучаемой территории в первую очередь представляется тепловой режим и влагообеспеченность, является разнообразие комбинаций формового состава древостоев и их продуктивности роста.

Рассматривая ценопопуляции *P. sylvestris*, как компонент биогеоценоза, мы ожидаемо обнаружили зависимость их формовой структуры от факторов среды. Признаки условий местопроизрастания, характеризующие влияние этих факторов, соотносятся между собой согласно причинно-следственным связям и своей силе влияния, которые проецируются на информационные характеристики, описывающие лесорастительные особенности Назаровско-Минусинской межгорной впадины.

Высотное местоположение выступает признаком условий с наименьшей детализацией, но при этом выполняет каркасную функцию, а группы типов леса наиболее детально идентифицируют условия местопроизрастания. Так, при повышении высоты над уровнем моря в сходных лесорастительных условиях на Северном Кавказе отмечалось заметное увеличение доли краснопыльничковой формы в древостоях (Темботова и др., 2017). По нашим наблюдениям в разнотравных типах леса, представленных на высотах 284 и 672 м над у.м., доля краснопыльничковой формы в древостоях на большей высоте снизилась от 19% до 8%. При включении в анализ всего разнообразия лесорастительных условий, расположенных на различных высотных отметках, средние значения долевого участия краснопыльничковой формы в древостоях хоть и отличаются, но с высокой степенью варьирования:  $14 \pm 11$  шт. на высоте 200-299 м над у. м.,  $20 \pm 9$  шт. – 300-399 м над у. м.,  $22 \pm 19$  шт. – 500-599 м над у. м.,  $3 \pm 3$  шт. – 600-699 м над у. м. Поэтому различия этих средних статистически недостоверно (доверительный коэффициент для разности средних менее 1). Очевидно, что высокая дисперсия долевого участия краснопыльничковой формы во всех древостоях, произрастающих на разной высоте, связана с большим разнообразием экотопических условий. Как известно типологический состав лесной растительности в значительной степени определяется рельефом местности (Поликарпов и др., 1986), что является основой различных классификаций горной растительности (Назимова и др., 1987; Ермаков и др., 2012) и подтверждается статистически (Кофман и др., 2010; Коновалова и др., 2015). Таким образом, выявленную связь формовой структуры ценопопуляций сосны с высотой над уровнем моря можно считать опосредованной (но достоверной) в связи с высоким влиянием абсолютной высоты на типологическую структуру.

Из признаков лесорастительных условий (трофотоп и гигротоп) большее влияние на формовую структуру ценопопуляций сосны оказывает характер почвенного увлажнения, как лимитирующий фактор в условиях, в целом, недостаточного увлажнения Назаровско-Минусинской впадины. Именно почвенное увлажнение в значительной мере влияет и на типологическую структуру рассмотренной системы.

Густота, будучи зависимой от наличия источников обсеменения, состояния почвенного покрова, погодных условий на момент образования всходов и т.д., в процессе роста насаждения изменяется уже в рамках экотопических условий и в соответствии с собственной закономерностью изреживания древостоя. Последняя представляет собой отражение экологических потребностей вида и его форм, представители которых, вступая в конкуренцию за ресурсы, по-разному реагируют на ограничивающие факторы.

При естественном зарастании вторично свободной лесной территории происходит занос семян соседних древостоев. Возобновление формируется с промежуточным формовым составом по отношению к смежным древостоям, отличающимся между собой в силу экотопических особенностей. Далее, в процессе естественного изреживания происходит отпад деревьев формы наименее приспособленной к условиям зарастающего участка. На участках с оптимальным почвенным увлажнением особи желтопыльниковой формы, более эффективно использующие возможности среды, побеждают в борьбе за жизненное пространство, в результате чего увеличивается отпад представителей краснопыльниковой формы. В менее благоприятных для роста желтопыльниковой формы условиях, ее конкурентное давление на представителей краснопыльниковой формы ниже. В результате снижения конкурентного давления эвригидричные особи краснопыльниковой формы увеличивают участие в древостое.

Такие фитоценоотические взаимоотношения не уникальны. Сходным образом пихта (*Abies sibirica* (Ledeb.)), являющаяся наиболее требовательной из всех древесных пород Сибири к условиям почвенного увлажнения и богатства (Поликарпов и др., 1986), в узкой экологической нише наиболее плодородных и оптимально увлажненных почв, в ходе многолетней, а иногда, и многовековой, конкурентной борьбы вытесняет другие лесобразующие виды. Так формируются пихтарники на вогнутых элементах рельефа и припойменных участках в зоне доминирования кедровников (Коновалова и др., 2020), или даже свьетлохвойно-мелколиственных лесов (Назимова и др., 2007). Тот же механизм лежит в основе практически полного доминирования пихты в горно-таежном поясе избыточно влажного климатического сектора Западного Саяна (Типы лесов..., 1980).

Таким образом, организация формовой структуры сосновых древостоев идет в рамках конкретных экотопических условий, аналогично формированию видового (породного) состава поздне-сукцессионных насаждений на различных элементах рельефа (Арманд, 1975; Пузаченко, Скулкин, 1981; Коломыц, 2008; Кофман и др., 2010; Коновалова и др., 2015).

Краснопыльниковым соснам для успешного роста так же, как желтопыльниковым, требуется определенный диапазон состояний внешней среды, поэтому экстремальные условия угнетают обе формы. На критически бедных и очень сухих почвах в лишайниково-остепненном сосняке и в избыточно влажных условиях травяно-болотных сосняков наблюдается сильное

снижение роста по диаметру деревьев не только желтопыльниковой формы, но и в большей мере – краснопыльниковой. Возможность для более успешного роста деревьев краснопыльниковой формы возникает вследствие их повышенной толерантности к отклонению от оптимума влажности и плодородия почв – в узком промежутке диапазона условий среды, плохо обеспечивающем успешный рост деревьев желтопыльниковой формы, но не критичных для роста деревьев краснопыльниковой формы. Из обследованных нами насаждений большего диаметра дерева краснопыльниковой формы в сравнении с желтопыльниковой достигают только в олиготрофно-разнотравных сосняках, произрастающих на бедных сухих почвах. В остальных же условиях, в большей степени обеспеченных влажностью и плодородием почв, рост по диаметру деревьев желтопыльниковой формы превосходит краснопыльниковую форму, что говорит о значительном конкурентном преимуществе деревьев желтопыльниковой формы на большей части лесорастительных условий Назаровско-Минусинской межгорной впадины. Возможно, что в принципиально другом географическом районе, характеризующимся другими лимитирующими факторами роста сосны обыкновенной (температурный режим, мерзлотные процессы и др.), конкурентные взаимоотношения краснопыльниковой и желтопыльниковой форм складываются иначе, что требует дальнейших дополнительных исследований.

Подводя итог проведенного анализа лесоводственных особенностей сосны обыкновенной можно утверждать, что в результате чуткого реагирования деревьев на даже небольшие отличия в условиях местопроизрастания массивы сосновых лесов могут представлять собой мозаику неоднородных по формовому составу и продуктивности насаждений, позволяя виду занимать обширные территории.

Выполненные исследования вносят существенный вклад в решение проблемы изучения и сохранения биологического разнообразия, обусловленной возросшими социальными, экологическими и экономическими требованиями к ведению лесного хозяйства, в рамках концепции устойчивого развития.

Обеднение формового разнообразия при интенсивном ведении хозяйства (в том числе в ходе селекционного отбора или формирования насаждений рубками ухода) повышает риск утраты устойчивости лесных экосистем и деградации их функций. Прежде всего это обуславливает необходимость сохранения формовой структуры свойственной естественным древостоям сосны в аналогичных экотопических условиях при любой хозяйственной деятельности в лесах.

Перспективным представляется изучение краснопыльниковой и желтопыльниковой форм *P. sylvestris* в других природно-географических условиях. Особый интерес могут представлять ценопопуляции сосны обыкновенной, произрастающие в условиях контрастных, проанализированных в данной работе. Целесообразно продолжить их на северном пределе

распространения сосны обыкновенной, а также в гумидных и супергумидных районах. Это позволит расширить представления о значимости краснопыльничковой и желтопыльничковой форм сосны обыкновенной для поддержания устойчивости и продуктивности вида в широком спектре природно-климатических условий и повысить надежность прогнозирования естественной и антропогенной динамики лесных экосистем с участием сосны обыкновенной.

## 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 представителям 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 выборок, 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 стволую 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 стволую продуктивность искусственных насаждений Назаровско-Минусинской межгорной впадины.

## Список литературы

1. Абатурова, Г.А. Кариотипы сосны обыкновенной в европейской части СССР / Г.А.Абатурова // Научные основы селекции хвойных древесных пород. – М.: Наука, 1978. – С. 66 – 82.
2. Абатурова, Г.А. Кариологическая характеристика популяций сосны обыкновенной в азиатской части СССР / Г.А. Абатурова, О.П. Шершукова // Цитология и генетика. – М.: 1981. – Т. 15. – С. 18 – 22.
3. Аганина, Ю.Е. Изменчивость биохимических показателей и адаптация краснопыльничковой и жёлтопыльничковой форм сосны (*Pinus sylvestris* L.) в условиях избыточного увлажнения / Ю.Е. Аганина, С.Н. Тарханов // Известия Самарского НЦ РАН. – 2016. – Т. 18, № 2. – С. 10 – 14.
4. Алтае-Саянская горная область. – М.: Наука, 1969. – 416 с. – (История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока).
5. Анучин, Н.П. Лесная таксация : Учебник для лесотехн. и лесохоз. специальностей вузов / Н. П. Анучин, акад. - 3-е изд., испр. и доп. – М.: Лесная пром-сть, 1971. – 512 с. : ил.
6. Арманд, А.Д. Информационные модели природных комплексов / АН СССР. Ин-т географии. – М.: Наука, 1975. – 126 с.
7. Белостоков, Г.П. О строении семян некоторых древесных пород / Г.П. Белостоков // Ботан. журн. – 1962. – Т. 47, № 11. – С. 1611 – 1629.
8. Бергаланфи, Л. Общая теория систем – обзор проблем и результатов / Л. Бергаланфи // Системные исследования: ежегодник. – М.: Наука, 1969. – С. 30 – 54.
9. Бобров, Е.Г. Лесообразующие хвойные СССР / Е.Г. Бобров. – Л.: Наука, 1978. – 189 с.
10. Большая советская энциклопедия : в 30 т. / гл. ред. А. М. Прохоров. – 3-е изд. – М.: Советская энциклопедия, 1969 – 1978. – (<http://bse.sci-lib.com>).
11. Бондарев, А.И. О концептуальных положениях интенсификации использования и воспроизводства лесов в Сибири / А.И. Бондарев, А.А. Онучин, В.В. Читоркин, В.А. Соколов // Лесной журнал. – 2015. – № 6 – С. 25 – 34.
12. Боровков, А.А. Математическая статистика : оценка параметров. Проверка гипотез. [учеб. пособие для мат. и физ. спец. вузов] / А. А. Боровков. – М: Наука, 1984. – 472 с.
13. Браунли, К.А. Статистическая теория и методология в науке и технике / Перевод с англ. М.С. Никулина ; Под ред. Л.Н. Большева. – М: Наука, 1977. – 407 с.
14. Бриллюэн, Л. Наука и теория информации / Л. Бриллюэн ; Пер. с англ. А.А. Харкевича. – М.: Физматгиз, 1960. – 392 с.

15. Бузыкин, А.И. Возможности повышения продуктивности лесов / А.И. Бузыкин // Факторы продуктивности леса : Сб. науч. тр. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1989. – С. 119 – 129.
16. Бузыкин, А.И. Возможности регулирования продуктивности древостоев / А.И. Бузыкин // Лесоведение. – 2007. – № 6. – С. 65 – 71.
17. Бузыкин, А.И. Влияние густоты экспериментальных посадок на радиальный прирост сосны обыкновенной / А.И. Бузыкин, Л.С. Пшеничникова // Хвойные бореальной зоны. – 2011. – Т. 29, № 3 - 4. – С. 188 – 192.
18. Буторина, А.К. Спонтанный мутагенез у сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.). Первый случай обнаружения мутанта с кольцевой и добавочной хромосомами / А.К. Буторина, Л.С. Мурая, Ю.Н. Исаков // Докл. АН СССР. – 1979. – Т. 248, № 4. – С. 977 – 979.
19. Буторина, А. К. Цитогенетика лесных древесных растений (в связи с вопросами их эволюции и селекции): автореф. дис. ...д-ра биол. Наук : 03.00.15 / Буторина Анастасия Константиновна. – Новосибирск, 1989. – 30 с.
20. Вентцель, Е.С. Теория вероятностей / Е.С. Вентцель. – М.: Наука, 1969. – 576 с.
21. Видякин, А.И. Индексная оценка признаков популяционной структуры сосны обыкновенной / А.И. Видякин // Лесоведение. – 1991. – № 1. – С. 57 – 62.
22. Видякин, А.И. Изменчивость количества семядолей у сосны обыкновенной на востоке европейской части России / А.И. Видякин, Н.В. Глотов // Экология. – 1999. – № 3. – С. 170 – 176.
23. Видякин, А.И. Фены лесных древесных растений: выделение, масштабирование и использование в популяционных исследованиях (на примере *Pinus sylvestris* L.) / А.И. Видякин // Экология. – 2001. – № 3. – С.197 – 202.
24. Видякин, А.И. Популяционная структура сосны обыкновенной на востоке европейской части России: автореф. дис. ...доктора биол. наук : 03.00.16 / Видякин Анатолий Иванович. – Екатеринбург, 2004. – 52 с.
25. Видякин, А.И. Распространение гаплотипов митохондриальной ДНК в популяциях сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на севере Европейской России / А.И. Видякин, В.Л. Семериков, М.А. Полежаева, О.С. Дымшакова // Генетика. – 2012 – Т. 48, № 12 – С. 1440 – 1444.
26. Винер, Н. Кибернетика, или управление и связь в животном и машине : Пер. с англ. / Н. Винер; Под ред. и с предисл., с. 5-28, Г. Н. Поварова. - 2-е изд. – М.: Наука, 1983. – 343 с.
27. Гайдышев, И.П. Моделирование стохастических и детерминированных систем: Руководство пользователя программы AtteStat / И.П. Гайдышев – Курган, 2015. – ([http://биостатистика.рф/files/AtteStat\\_Manual\\_15.pdf](http://биостатистика.рф/files/AtteStat_Manual_15.pdf)).

28. Глазов, Н.М. Статистический метод в таксации и лесоустройстве / Н.М. Глазов. – М.: Лесная промышленность, 1976. – 143 с.
29. Грабова Т.Е. Морфология семян аборигенных и интродуцированных видов семейства сосновых (*Pinaceae* Lindl.) Украины : автореф. дисс. ...канд. биол. наук. : 03.00.05 / Грабова Татьяна Ефимовна – Киев, 1984. – 18 с.
30. Градобоев, Н.Д. Природные условия и почвенный покров левобережной части Минусинской впадины. / Н.Д. Градобоев // Почвы Минусинской впадины; отв. ред. проф. д-р К. П. Горшенин. – М.: Изд-во Акад. Наук СССР, 1954. – 304 с.
31. Грант, В. Эволюционный процесс : Критич. обзор эволюц. теории / В. Грант; пер. с англ. Н. О. Фоминой; под ред. [и с предисл.] Б. М. Медникова. – М.: Мир, 1991. – 488 с.
32. Гродницкий, Д.Л. Две теории биологической эволюции / Д.Л. Гродницкий ; 2-е изд., перераб. и дополн. – Саратов: Изд-во «Научная книга», 2002. – 160 с.
33. Дажо, Р. Основы экологии / Р. Дажо ; пер. с фр. В. И. Назарова ; ред. проф. В.В. Алпатова. – М.: Прогресс, 1975. – 415 с.
34. Дендрология с основами лесной геоботаники : со 115 рис. в тексте : допущена Редакционной комиссией Наркомлеса СССР в качестве учебника для лесотехнических втузов и техникумов / проф. В. Н. Сукачев ; сост.: проф. Р. И. Аболин, доц. П. Л. Богданов, С. Я. Соколов, проф. В. Н. Сукачев, проф. А. П. Шенников ; под общ. ред. проф. В. Н. Сукачева ; Наркомлес СССР. – Л.: Гослестехиздат, 1934. – 614 с.
35. Доспехов, Б.А. Методика полевого опыта: (с основами статистической обработки результатов исследований) : учебник для студентов высших сельскохозяйственных учебных заведений по агрономическим специальностям / Б.А. Доспехов. - Изд. 5-е, доп. и перераб. – М.: Агропромиздат, 1985. – 351 с.
36. Дудник, С.В. Полеморфизм сосны на европейском севере России / С.В. Дудник, С.Н. Тарханов, Р.В. Щекалёв // Актуальные проблемы лесного комплекса. – 2006. – Вып. 15. – С. 16 – 19.
37. Духарев, В. А. Биохимический полиморфизм в популяциях сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) : автореф. дис. на соиск. учен. степ. к. б. н. : 03.00.15 / Духарев Владимир Александрович – М., 1979. – 25 с.
38. Дэйвид, Г. Порядковые статистики / перевод с англ. В.А. Егорова, В.Б. Невзорова ; под ред. В.В. Петрова. – М: Наука, 1979. – 335 с.
39. Елисеева, И.И. Статистические методы измерения связей / И.И. Елисеева. – Л.: Изд-во Ленинград. университета, 1982. – 136 с.

40. Ермаков, Н. Б. Картографирование лесной растительности в горах Алтае-Саянской горной области / Н.Б. Ермаков, М.А. Полякова, Т.С. Черникова. // Вестник НГУ. Серия: Биология, клиническая медицина. – 2012. – Т. 10, Вып. 2. – С. 24 – 30.
41. Жаркова, А.М. О краснопыльнековой сосне обыкновенной в Казахском мелкосопочнике / А.М. Жаркова // Труды Омского пед. Инст-та. – Омск, 1974. – Вып.79. – С. 36 – 48.
42. Жданова, О.Л. Модели структурированной локальной популяции: изменение генетической структуры и численности / О.Л. Жданова, Е.Я. Фрисман // Биологическое разнообразие и динамика экосистем: информационные технологии и моделирование. / отв. ред. В.К. Шумный и др. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2006. – С. 385 – 393.
43. Животовский, Л.А. Популяционная биометрия / Л. А. Животовский; АН СССР, Ин-т общ. генетики им. Н. И. Вавилова. – М.: Наука, 1991. – 271 с.
44. Журавлева, И.В. Малонарушенные лесные территории в бореальных лесах мира. Происхождение, развитие, значение и возможное будущее концепции малонарушенных лесных территорий применительно к бореальным лесам / И.В. Журавлева, А.В. Комарова, П.В. Потапов, С.А. Турубанова, А.Ю. Ярошенко // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2016. – Т. 1, № 1. – С. 1 – 11.
45. Зацепина, К. Г. Дифференциация популяций и клонов сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в южной части азиатского ареала : автореф. дис. ... канд. биол. наук. 03.02.01 / Зацепина Ксения Геннадьевна. – Красноярск. – 2014. – 17 с.
46. Иванова, В.М. Математическая статистика: учебник / В.М. Иванова, В.Н. Калинина, Л.А. Нешумова, И.О. Решетникова. – 2-е. изд., перераб. и доп. – М.: Высш. школа, 1981. – 371 с.
47. Ирошников, А.И. Развитие селекции лесных древесных пород в СССР / А.И. Ирошников // Достижения лесной науки за 50 лет. / ИЛ и Д СО АН СССР. – Красноярск., 1967. – С. 232 – 256.
48. Ирошников, А.И. Полиморфизм хвойных Сибири / А.И. Ирошников // Проблемы лесоведения Сибири : Сб. статей / АН СССР, Сиб. отд-ние, Ин-т леса и древесины им. В.Н. Сукачева ; Отв. ред. канд. биол. наук Е.С. Петренко. – М.: Наука, 1977. – С. 98 – 123.
49. Ирошников, А.И. О генетическом состоянии популяций сосны обыкновенной в юго-восточной части ареала / А.И. Ирошников // Селекция хвойных пород Сибири. – Красноярск: Институт леса и древесины им. В.Н. Сукачева, – 1978. – С. 76 – 95.
50. Калашник, Н. А. Исследование цитогенетической изменчивости сосны обыкновенной в природных популяциях Южного Урала : автореф. дис. ...канд. биол. наук. 03.00.15 / Калашник Надежда Александровна – Минск, 1992. – 24 с.

51. Кириченко, О.И. Изменчивость кариотипов сосны обыкновенной украинских популяций / О.И. Кириченко, З.П. Коц // Тез. докл. IV съезда генет. и селекционеров Украины ; 1 ч. – Киев, 1981, – С. 158 – 160.
52. Кобзарь, А.И. Прикладная математическая статистика: для инженеров и науч. работников / А. И. Кобзарь. – М: Физматлит, 2006. – 813 с.
53. Козубов, Г.М. О краснопыльниковой форме сосны обыкновенной / Г.М. Козубов // Ботанический журнал. / Издательство Академии наук СССР, М., Л. – 1962, – Т. 47, № 2. – февраль. – С.276 – 280.
54. Козубов, Г.М. Современные голосеменные : (морфол.-сист. обзор и кариология) / Г.М. Козубов, Е. Н. Муратова ; отв. ред. А. А. Яценко-Хмелевский ; АН СССР, Коми фил., Ин-т биологии. – Л.: Наука ; Ленингр. отд-ние, 1986. – 191 с.
55. Коломыц, Э. Г. Локальные механизмы глобальных изменений природных экосистем / Э. Г. Коломыц ; Российская акад. наук, Ин-т экологии Волжского бассейна, Ин-т фундаментальных проблем биологии. – М.: Наука, 2008. – 426 с.
56. Коляго, С.А. Почвы - Минусинская котловина / С.А. Коляго // Почвы Минусинской впадины; отв. ред. проф. д-р К. П. Горшенин. – М.: Изд-во Акад. Наук СССР, 1954. – 304 с.
57. 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.
58. Коновалова, М.Е. Сопряженность признаков рельефа и типов леса в горных условиях / М.Е. Коновалова, Г.Б. Кофман, А.Е. Коновалова // География и природные ресурсы. – 2015. – № 2. – С. 177 – 182.
59. Коновалова, М.Е. Биоразнообразие и структура ненарушенных горно-таежных кедровников Идарского белогорья (Восточный Саян) / М.Е. Коновалова, Д.М. Данилина, Н.В. Степанов, В.Б. Тимошкин, Д.С. Собачкин // Сибирский экологический журнал. – 2020. – Т. 27, № 1. – С. 62 – 75.
60. Концепция интенсивного использования и воспроизводства лесов. – СПб.: ФБУ «СПбНИИЛХ», 2015. – 16 с.
61. Коренные изменения наземных экосистем в России в 21 веке: вызовы и возможности : постановление от 10.12.2019 г. / Президиум РАН. – М.: ФГБУ РАН. – № 195. – 7 с.
62. Корчагин, А.А. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения / А.А. Корчагин // Полевая геоботаника / Акад. наук СССР. Ботан. ин-т им. В.Л. Комарова ; Под общ. ред. и с предисл. Е.М. Лавренко и А.А. Корчагина. – М.; Л. : Изд-во Акад. наук СССР. Ленингр. отд-ние, 1959-1964. – 3 т. – С. 63 – 131.

63. Кофман, Г.Б. Информационный анализ сопряженности серий типов леса и признаков рельефа на примере ООПТ «Столбы» / Г.Б. Кофман, М.Е. Коновалова, А.Е. Коновалова, З.В. Ерохина // Ботанические исследования в Сибири. – 2010. – Вып. 18. – С. 94 – 107.
64. Кофман, Г.Б. Дифференцированная оценка сопряженности доминирующих древесных видов и элементов рельефа / Г.Б. Кофман, М.Е. Коновалова, А.Е. Коновалова // Лесные биогеоценозы бореальной зоны: география, структура, функции, динамика: Матер. всеросс. науч. конф. с междунар. участием Красноярск, 16-19 сентября 2014 г. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2014. – С. 278 – 280.
65. Кофман, Г.Б. Интегральная и парциальная сопряженность растительности и элементов рельефа / Г.Б. Кофман, М.Е. Коновалова, А.Е. Коновалова // Интенсификация лесного хозяйства России: проблемы и инновационные пути решения. Матер. всеросс. научно-практической конф. с междунар. участием. Красноярск, 19-23 сентября 2016 г. – Красноярск: ИЛ СО РАН, 2016. – С. 117 – 119.
66. Кузьмина, Н.А. Изменчивость генеративных органов сосны обыкновенной в Приангарье / Н.А. Кузьмина // Селекция хвойных пород Сибири. – Красноярск: Ин-т леса и древесины им. В.Н. Сукачева. 1978. – С. 96 – 120.
67. Кузьмичев, В.В. Закономерности динамики древостоев: принципы и модели / В.В. Кузьмичев. – Новосибирск: Наука, 2013. – 208 с.
68. Кузьмичев, В.В. Закономерности роста древостоев [Текст] / В.В. Кузьмичев ; Отв. ред. канд. с.-х. наук И.В. Семечкин ; АН СССР, Сиб. отд-ние, Ин-т леса и древесины им. В.Н. Сукачева. – Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1977. – 160 с.
69. Кульбак, С. Теория информации и статистика / Перевод с англ. Д. И. Гордеева и А. В. Прохорова ; Под ред. и с предисл. акад. А. Н. Колмогорова. – М.: Наука, 1967. – 408 с.
70. Ларионова А.Я. Изменчивость изоэнзимов в хвое лиственницы / А.Я. Ларионова // Оперативные информ. мат-лы Сиб. ин-та физиол. и биохим. раст. (Физиология и биохимия роста и развития растений). – Иркутск: СИФИБР СО АН СССР, 1977. – С. 27 – 29.
71. Ларионова, А.Я. Исследование внутривидовой дифференциации сибирской лиственницы с помощью метода изоэнзимных спектров / А.Я. Ларионова, Л.И. Милютин // Лесоведение. – 1981. – № 2. – С. 3 – 11.
72. Лесотаксационный справочник для южно-таежных лесов Средней Сибири / М-во природ. ресурсов Рос. Федерации. Гос. лесная служба ; Сост.: С. Л. Шевелев и др. – М.: ВНИИЛМ, 2002. – 166 с.
73. Любарский, Е.Л. Ценопопуляция и фитоценоз / Е.Л. Любарский. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1976. – 157 с.

74. Мамаев, С.А. Вариации сосны обыкновенной по окраске генеративных органов и их коррелятивные связи с морфологическими признаками деревьев / С.А. Мамаев // Тр. института биологии. – 1965. – Вып. 47. – 78 с.
75. Мамаев, С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений : (На примере семейства Pinaceae на Урале) / С.А. Мамаев. – М.: Наука, 1973. – 284 с.
76. Марущак, В.Н. Географическая изменчивость сосны обыкновенной в Казахстане / В.Н. Марущак // Лесное хозяйство. – 2007. – № 2. – С. 30 – 31.
77. Методы изучения лесных сообществ : Монография / Е.Н. Андреева, И.Ю. Баккал, В.В. Горшков и др.; Рос. акад. наук. Ботан. ин-т им. В. Л. Комарова. – СПб.: НИИХ Химии СПбГУ, 2002. – 240 с.
78. Милютин, Л.И. Лесосеменная база хвойных пород Сибири. / Л.И. Милютин, Р.Н. Матвеева, О.Ф. Буторова – Красноярск: СибГТУ, 2000. – 104 с.
79. Милютин, Л.И. Сосна степных и лесостепных боров Сибири / Л.И. Милютин, Т.Н. Новикова, В.В. Тараканов, И.В. Тихонова; отв. ред. Е.Н. Муратова ; Рос. акад. наук, Сиб. отд-ние, Институт леса им. В.Н. Сукачева. – Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2013. – 127 с.
80. Милютин, Л.И. Развитие лесной генетики в России / Л.И. Милютин, Е.Н. Муратова, А.Я. Ларионова // Сибирский лесной журнал. – 2018 – № 1 – С. 3 – 15.
81. Мишуков, Н.П. Об узко- и ширококронных формах сосны в Приобских борах / Н.П. Мишуков // Возобновление и улучшение лесов. Тр. по лесн. хозяйству Сибири. – Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1964. – Вып. 3. – С. 134 – 138.
82. Мишуков, Н.П. Изменчивость сосны обыкновенной в Приобских борах Новосибирской области и ее значение для лесного семеноводства: Автореф. дис. . канд. биол. наук. / Уральский филиал АН СССР. Ин-т биологии. – Свердловск, 1966. – 26 с.
83. Молоков, В.А. Интродуценты в защитных и лечебно-оздоровительных насаждениях на берегах степных водоемов лечебного значения в Южной Сибири / В.А. Молоков, В.Н. Невзоров, Е.Н. Савин. – Красноярск: СибГТУ, 2000. – 40 с.
84. Морозов, Г.Ф. Учение о лесе / проф. Г.Ф. Морозов ; Под ред. проф. д-ра с.-х. наук В.Г. Нестерова. – 7-е изд. – М.; Л.: изд-во и тип. Гослесбумиздата, 1949. – 456 с.
85. Муратова, Е.Н. Кариологическое исследование болотных и суходольных популяций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) / Е.Н. Муратова, Т.С. Седельникова // Экология. – 1993. – № 6 – С. 41 – 50.
86. Муратова, Е.Н. Кариологические и цитогенетические исследования хвойных Сибири и Дальнего Востока / Е.Н. Муратова, Т.С. Седельникова, Т.В. Карпюк, О.С. Владимирова,

- А.В. Пименов, Н.А. Михеева, Е.В. Бажина, О.В. Квитко // Сиб. экол. журн. – 2005. – Т. 12, № 4. – С. 573 – 583.
87. Назимова, Д.И. Основные высотно-поясные подразделения лесного покрова в горах Южной Сибири и их диагностические признаки / Д.И. Назимова, И.А. Коротков, Ю.С. Чередникова // Структура и функционирование лесных биогеоценозов Сибири. V. Чтения памяти академика В.Н. Сукачева. – М.: Наука, 1987. – С. 30 – 64.
88. Назимова, Д.И. Дифференциация восстановительно-возрастных рядов в лесах низкогорий Восточного Саяна / Д.И. Назимова, Г.Б. Кофман, М.Е. Коновалова // Лесоведение. – 2007. – № 6. – С. 72 – 79.
89. Наквасина, Е.Н. Изменчивость потомства сосны обыкновенной различного географического происхождения по цвету пыльников / Е.Н. Наквасина, Т.В. Бедрицкая // Лесоведение. – 2002. – № 3. – С. 18 – 22.
90. Некрасова, Т.П. О значении желтой и розовой окраски мужских шишек у видов *Pinus* / Т.П. Некрасова // Ботанический журнал. – 1959. – Т. 44, № 7. – С. 975 – 978.
91. Нестеров, В.Г. Общее лесоводство : Учебник для лесотехн. и лесохоз. вузов / В.Г. Нестеров, проф. д-р с.-х. наук. – 2-е изд., испр. и доп. – М. ; Л.: Гослесбумиздат, 1954. – 656 с.
92. Нестерович, Н.Д., Шишки и семена хвойных пород Белорусской ССР / Н.Д. Нестерович, Н.И. Чекалинская. – Минск: Изд-во АН БССР, 1953. – 124 с.
93. Никитин, К.Е. Методы и техника обработки лесоводственной информации. / К.Е. Никитин, А.З. Швиденко. – М.: Лесная промышленность, 1978. – 272 с.
94. Новикова, Т.Н. Сибирские климатипы сосны в географических культурах Западного Забайкалья. / Т.Н. Новикова // Хвойные бореальной зоны. – 2012. – Вып. XXX, № 1 – 2. – С.140 – 144.
95. Одум, Ю. Экология. В 2-х т. Т. 1. / Ю. Одум ; пер. с англ. Ю.М. Фролова ; под ред. В.Е. Соколова. – М.: Мир, 1986а. – 326 с.
96. Одум, Ю. Экология. В 2-х т. Т. 2. / Ю. Одум ; пер. с англ. Ю.М. Фролова ; под ред. В.Е. Соколова. – М.: Мир, 1986б. – 376 с.
97. Орлов, М.М. Лесоустройство / М.М. Орлов – Л.: Изд-во журнала «Лесное хозяйство, лесопромышленность и топливо», – 1927. – 1120 с.
98. Орлова, Л.В. О диагностических признаках вегетативных органов в роде *Pinus* (*Pinaceae*) / Л.В. Орлова // Бот. Журн. – 2001. – Т. 86, № 9. – С. 33 – 44.
99. Основы государственной политики в области использования, охраны, защиты и воспроизводства лесов в Российской Федерации на период до 2030 года : утв. расп. Правительства РФ от 26 сентября 2013 г. N 1724-р. : офиц. текст. – (<https://www.garant.ru/products/ipo/prime/doc/70361820/>).

100. Особенности формирования популяции сосны обыкновенной ; отв. ред. д.б.н. В.И. Некрасов. – М.: Наука, 1984 – 128 с.
101. ОСТ 56-109-99. Работы геодезические. Таксация и лесоустройство. Лесохозяйственное производство. Нормы точности. Методы выполнения измерений. – (<https://e-ecolog.ru/docs/JOp1gQ-5jEoTUNmtrZO8Y>).
102. ОСТ 56-69-83. Площади пробные лесоустроительные. Метод закладки. – 60 с. – ([https://www.studmed.ru/view/ost-56-69-83-ploschadi-probnye-lesoustroitelnye-metod-zakladki\\_a19a0d03cea.html?page=6](https://www.studmed.ru/view/ost-56-69-83-ploschadi-probnye-lesoustroitelnye-metod-zakladki_a19a0d03cea.html?page=6)).
103. Павлов, Д.С. Сохранение биологического разнообразия как условие устойчивого развития / Д.С. Павлов, Б.Р. Стриганова, Е.Н. Букварева, Ю.Ю. Дгебуадзе. – М.: ООО «Типография ЛЕВКО»; Институт устойчивого развития/Центр экологической политики России, 2009. – 84 с.
104. Петренко, Е.С. Изменчивость числа смоляных каналов в хвое сосны обыкновенной / Е.С. Петренко // Лесоведение. – 1967. – № 6. – С. 76 – 83.
105. Петров, Б.Ф. Почвы Алтайско-Саянской области / Б.Ф. Петров. – М.: Изд-во Акад. наук СССР, 1952. – 248 с.
106. Петров, С.А. Генетические основы селекции и семеноводства сосны обыкновенной / С.А. Петров // Труды Казанского НИИЛХ. – Алма-Ата, 1963. – Том IV. – С. 233 – 248.
107. Петрович, М.Л. Статистическое оценивание и проверка гипотез на ЭВМ / М. Л. Петрович, М. И. Давидович. – М: Финансы и статистика, 1989. – 189 с.
108. Пименов, А.В. Оценка полиморфизма сосны обыкновенной в контрастных условиях лесных болот и суходолов Западной Сибири. Эколого-географические аспекты лесообразовательного процесса. / А.В. Пименов, Т.С. Седельникова // Матер. всеросс. конф. с участием иностранных ученых, 23-25 сентября 2009 г., Красноярск – Красноярск: Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 2009. – С.325 – 327.
109. Пименов, А.В. Морфология и качество пыльцы сосны обыкновенной в контрастных экотопах Республики Хакасия / А.В. Пименов, Т.С. Седельникова, С.П. Ефремов // Лесоведение. – 2014. – № 1. – С. 57 – 64.
110. Пименов, А.В. Биоразнообразие сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в контрастных экотопах юга Сибири : дис. ...д-ра биол. наук.: 03.02.01 / Пименов Александр Владимирович. - Красноярск, 2015. - 406 с.
111. Пименов, А.В. Экотипическая обусловленность соотношения желто- и краснопыльничковой форм в южносибирских популяциях сосны обыкновенной / А.В. Пименов, А.Е. Коновалова, М.Е. Коновалова, Г.Б. Кофман, Т.С. Седельникова, С.П. Ефремов // Лесоведение. – 2020. – № 6. – С. 493 – 502.

112. Побединский, А.В. Изучение лесовосстановительных процессов : (Метод. указания) / Акад. наук СССР. Сиб. отд-ние. Ин-т леса и древесины. - Красноярск: Кн. изд-во, 1962. - 63 с.
113. Побединский, А.В. Сосновые леса Средней Сибири и Забайкалья / Акад. наук СССР. Сиб. отд-ние. Ин-т леса и древесины. - М.: Наука, 1965. - 268 с.
114. Погребняк, П.С. Общее лесоводство : Для лесохоз. и агр. специальностей / П.С. Погребняк, акад. - 2-е изд., перераб. - М.: Колос, 1968. - 440 с.
115. Поликарпов, Н.П. Климат и горные леса Южной Сибири / Н.П. Поликарпов, Н.М. Чебакова, Д.И. Назимова ; отв. ред. В. В. Кузьмичев ; АН СССР, Сибирское отд-ние, Ин-т леса и древесины им. В. Н. Сукачева. - Новосибирск : Наука : Сиб. отд-ние, 1986. - 224 с.
116. Полозова, Л.Я. Исследование изоэнзимных спектров как метод изучения структуры популяций древесных пород / Л.Я. Полозова // Научные основы селекции хвойных древесных пород. - М.: Наука, 1978. - С. 99 - 114.
117. Правдин, Л.Ф. Сосна обыкновенная : Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция / Акад. наук СССР. Гос. ком. по лесной, целлюлозно-бум., деревообрабатывающей промышленности и лесному хозяйству при Госплане СССР. Лаборатория лесоведения. - М.: Наука, 1964. - 191 с.
118. Правдин, Л.Ф. Теоретические достижения и ближайшие задачи генетики и селекции древесных растений. / Л.Ф. Правдин // Вопросы лесоведения. - Красноярск: ИЛ и Д СО АН СССР, 1973. - Т. 2.- С 46 - 54.
119. Пузаченко, Ю.Г. Структура растительности лесной зоны СССР : Систем. анализ / Ю.Г. Пузаченко, В.С. Скулкин. - М.: Наука, 1981. - 275 с.
120. Пшеничникова, Л.С. Продуктивность сосновых молодняков разной густоты. / Л.С. Пшеничникова // Факторы продуктивности леса : Сб. науч. тр. / АН СССР, Сиб. отд-ние, Ин-т леса и древесины им. В. Н. Сукачева; Отв. ред. И. Н. Елагин. - Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1989. - С. 36 - 52.
121. Работнов, Т.А. Фитоценология : Учеб. пособие для биол. спец. ун-тов. - М.: Изд-во МГУ, 1978. - 384 с.
122. Райт Д.В. Введение в лесную генетику / Пер. с англ. А.Ю. Клячко и др. ; Под ред. д. б. н., проф. Л.Ф. Правдина, к. б. н. В.А. Бударagina. - М.: Лесн. пром-ость, 1978. - 470 с.
123. Растительный покров Хакасии / А. В. Куминова, Г. А. Зверева, Ю. М. Маскаев и др. ; Отв. ред. д-р биол. наук А. В. Куминова ; АН СССР, Сиб. отд-ние, Центр, сиб. ботан. сад. - Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1976. - 423 с.
124. Рельеф Алтае-Саянской горной области / Чернов Г.А., Вдовин В.В., Окишев П.А. и др. ; Отв. ред. В. А. Николаев, Г. А. Чернов. - Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1988. - 206 с.

125. Санников, С.Н. Дифференциация популяций сосны обыкновенной / С.Н. Санников, И.В. Петрова ; Рос. акад. наук. Ур. отд-ние, Ботан. сад. – Екатеринбург: Ботан. сад, 2003. – 246 с.
126. Санников, С.Н. Очерки по теории лесной популяционной биологии / С.Н. Санников, Н.С. Санникова, И.В. Петрова ; Российская акад. наук, Уральское отд-ние, Ботанический сад. – Екатеринбург: РИО УрО РАН : Ботанический сад УрО РАН, 2012. – 269 с.
127. Седельникова, Т.С. Морфология пыльцы сосны обыкновенной на болотах и суходолах / Т.С. Седельникова, А.В. Пименов, С.П. Ефремов // Лесоведение. – 2004. – № 6. – С. 58 – 62.
128. Седельникова, Т.С. Дифференциация болотных и суходольных популяций видов семейства Pinaceae Lindl. : автореф. дис. ... д-ра биол. наук : 03.00.05 / Седельникова Тамара Станиславовна. – Томск, 2008. – 35 с.
129. Седельникова, Т.С. Экологическая дифференциация желтопыльниковой и краснопыльниковой форм сосны обыкновенной по кариологическим признакам и содержанию ядерной ДНК / Т.С. Седельникова, А.В. Пименов // Известия РАН. Серия биологическая. – 2015. – № 5. – С. 477 – 486.
130. Семерилов, В.Л. Полиморфизм микросателлитных локусов хлоропластной ДНК сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в Азии и Восточной Европе / В.Л. Семерилов, С.А. Семерикова, О.С. Дымшакова, К.Г. Зацепина, В.В. Тараканов, И.В. Тихонова, А.К. Экарт, А.И. Видякин, С. Жамъянсурен, Р.В. Роговцев, Л.И. Кальченко // Генетика. – 2014. – Т. 50, № 6. – С. 660 – 669.
131. Семерилов, В.Л. Разработка новых маркеров митохондриальной ДНК сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) для популяционно-генетических и филогеографических исследований / В.Л. Семерилов, Ю.А. Путинцева, Н.В. Орешкова, С.А. Семерикова, К.В. Крутовский // Генетика. – 2015. – Т. 51, № 12. – С. 1386 – 1390.
132. Собачкин, Д.С. Структура и продуктивность разнотравных сосновых молодняков в юго-западном приангарье : автореф. дис. ...канд. биол. наук. : 06.03.03 / Собачкин Денис Сергеевич. – Красноярск, 2006. – 19 с.
133. Собачкин, Д.С. Влияние густоты на таксационные показатели сосновых молодняков естественного и искусственного происхождения / Д.С. Собачкин, В.Е. Бенькова, Р.С. Собачкин, А.И. Бузыкин // Лесоведение. – 2009. – № 2. – С. 3 – 9.
134. Собачкин, Д.С. Биометрические показатели деревьев в сосновых молодняках естественного и искусственного происхождения / Д.С. Собачкин, А.В. Бенькова, Р.С. Собачкин, В.Е. Бенькова // Лесоведение. – 2013. – № 6. – С. 17 – 25.
135. Собачкин, Р.С. Структура и продуктивность разнотравных посадок хвойных : автореф. дис. ...канд. биол. наук. : 06.03.03 / Собачкин Роман Сергеевич. – Красноярск, 2005 – 19 с.

136. Справочник по климату СССР : метеорологические данные за отдельные годы / Гл. упр. при Совете Министров СССР. – Л.: Гидрометеиздат, 1970. – Вып. 21, ч. 2. – 504 с.
137. Средняя Сибирь / отв. ред. Л. Г. Каманин, Б. Н. Лиханов. – М.: Наука, 1964. – 480 с.
138. Судачкова, Н.Е. Метаболизм хвойных и формирование древесины / Н.Е. Судачкова ; Отв. ред. канд. с.-х. наук Г.И. Гирс ; АН СССР, Сиб. отд-ние, Ин-т леса и древесины им. В.Н. Сукачева. - Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1977. – 230 с.
139. Судачкова, Н.Е. Биохимическая адаптация хвойных к стрессовым условиям Сибири : монография / Н.Е. Судачкова, И.Л. Милютин, Л.И. Романова ; отв. ред. Л.И. Милютин ; Российская акад. наук, Сибирское отд-ние, Ин-т леса им. В.Н. Сукачева. – Новосибирск: Гео, 2012. – 175 с.
140. Сукачев, В.Н. Из работ по селекции ивы / В.Н. Сукачев // Селекция и интродукция быстрорастущих древесных пород : сб. статей / Наркомлес СССР. Центр. науч.-иссл. ин-т лесного хоз-ва. – Л.: Гослестехиздат, 1934а. – С. 51 – 85.
141. Сукачев, В.Н. Проблема преодоления времени в лесоводстве и роль селекции древесных пород в ее разрешении / В.Н. Сукачев // Селекция и интродукция быстрорастущих древесных пород : сб. статей / Наркомлес СССР. Центр. науч.-иссл. ин-т лесного хоз-ва. – Л.: Гослестехиздат, 1934б. – С. 15 – 26.
142. Сукачев, В.Н. О позднепойменных экотипах ив / В.Н. Сукачев // Докл. АН СССР. – 1953. – Т. 92, № 3. – С. 675 – 678.
143. Сукачев, В.Н. Методические указания к изучению типов леса / В. Н. Сукачев, С. В. Зонн ; Введ. В. Н. Сукачева ; Акад. наук СССР. Лаборатория лесоведения. - 2-е изд., перераб. и доп. – М.: Изд-во Акад. наук СССР, 1961. – 144 с.
144. Сукачев, В.Н. Основы лесной типологии и биогеоценологии. / В.Н. Сукачев // Избранные труды : В 3 т. Т. 1 / Вступ. статья В. Г. Карпова, Е. М. Лавренко ; Под общ. ред. акад. Е. М. Лавренко ; АН СССР. Отд-ние общей биологии. – Л.: Наука, 1972. – 419 с.
145. Сунцов, А.В. Цитогенетика и эмбриология сосны обыкновенной в изолированных популяциях Центральной Тувы: автореф. дис. ... канд. биол. наук. : 03.00.05 / Сунцов Алексей Васильевич. – Красноярск, 1984. – 16 с.
146. Тарханов, С.Н. Состояние лесных экосистем в условиях атмосферного загрязнения на Европейском Севере : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. : 03.02.08 / Тарханов Сергей Николаевич. – Сыктывкар, 2011. – 38 с.
147. Тарханов, С.Н. Формовое разнообразие *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в бассейне Северной Двины / С.Н.Тарханов, С.Ю. Бирюков // Растительные ресурсы. – 2013. – Т. 49, Вып. 4. – С. 481 – 490.

148. Тарханов, С.Н. Радиальный прирост желтопыльниковой и краснопыльниковой форм сосны (*Pinus sylvestris* L.) в условиях избыточного увлажнения почв северной тайги / С.Н. Тарханов, Е.А. Пинаевская // Известия Самарского научного центра РАН. – 2015 – том 17, № 6. – С. 253 – 257.
149. Темботова, Ф.А. Изменчивость пыльцы желто- и красно-пыльниковой форм сосны обыкновенной (*Pinus Sylvestris* L.) на территории национального парка «Приэльбрусье» (Центральный Кавказ) / Ф.А. Темботова, М.З. Моллаева, Р.Х. Пшегусов // Известия Дагестанского гос. педагог. уни-верситета. Естественные и точные науки. – 2017. – Т. 11, № 4. – С. 55 – 61.
150. Типы лесов гор Южной Сибири / В.Н. Смагин, Д.И. Назимова, Ю.С. Чередникова и др. ; Отв. ред. В.Н. Смагин. – Новосибирск : Наука : Сиб. отд-ние, 1980. – 334 с.
151. Тихонова, И.В. Генетический полиморфизм карликовых сосен на юге Средней Сибири / И.В. Тихонова, В.Л. Семериков // Экология. – 2010. – № 5. – С. 330 – 335.
152. Тюкин, Н.Т. Изменчивость признаков хвои сосны обыкновенной / Н.Т. Тюкин // Лесное хозяйство. – 1974. – № 8. – С. 39 – 42.
153. Устойчивое развитие: Новые вызовы: Учебник для вузов / А.В. Абрамова и др. ; Под общ. ред. В.И. Данилова-Даниляна, Н.А. Пискуловой. – М.: Аспект Пресс, 2015. – 334 с.
154. Файнштейн, А. Основы теории информации / Пер. с англ. И.Н. Коваленко и Э.Р. Ницкой ; Под ред. И.И. Гихмана. – М.: Изд-во иностр. лит., 1960. – 140 с.
155. Фано, Р.М. Передача информации. Статистическая теория связи. / Р.М. Фано ; пер. с англ. И. А. Овсевича и М. С. Пинскера ; под ред. Р. Л. Добрушина. – М.: Мир, 1965. 438 с.
156. Флора СССР : Т. 1. / глав. ред. акад. В.Л. Комаров ; переплет и форзац: В.К. Изенберг ; Ботанич. ин-т Акад. наук СССР. – Л.: изд. и тип. Изд-ва Акад. наук СССР, 1934. – 302 с.
157. Фрисман, Е.Я. Режимы динамики генетической структуры и численности в моделях эволюции локальной лимированной популяции / Е.Я. Фрисман, О.Л. Жданова // Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика. – 2006. – Т. 14, № 1. – С. 99 – 113.
158. Хан, Г. Статистические модели в инженерных задачах / Д. Д. Хан, С. С. Шапиро ; Пер. с англ. Е. Г. Коваленко ; Под ред. В. В. Налимова. – М: Мир, 1969. – 395 с.
159. Черепнин, В.Л. Изменчивость семян сосны обыкновенной / В.Л. Черепнин ; Отв. ред. Л.Ф. Правдин. – Новосибирск: Наука : Сиб. отд-ние, 1980. – 182 с.
160. Черепнин, В.Л. Генетико-экологические факторы продуктивности леса на примере сосны обыкновенной / В.Л. Черепнин // Факторы продуктивности леса : Сб. науч. тр. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1989. – С. 32 – 36.

161. Шеннон, К.Э. Работы по теории информации и кибернетике : Сборник статей : Пер. с англ. / С предисл. А. Н. Колмогорова ; Под ред. Р. Л. Добрушина и О. Б. Лупанова. – М.: Изд-во иностр. лит., 1963. – 829 с.
162. Шигапов, З.Х. Внутривидовая изменчивость и дифференциация видов семейства Pinaceae на Урале: автореф. дис. ...д-ра биол. наук: 03.00.05 / Шигапов Зиннур Хайдарович. – 2005. – 48 с.
163. Шиманюк, А.П. Сосновые леса Сибири и Дальнего Востока : Лесоводственная характеристика / Акад. наук СССР. Сиб. отд-ние. Ин-т леса и древесины. – М.: Изд-во Акад. наук СССР, 1962. – 187 с.
164. Шитиков, В.К. Оценка биоразнообразия: попытка формального обобщения / В.К. Шитиков, Г.С. Розенберг // Количественные методы экологии и гидробиологии : (сб. науч. тр., посвящ. памяти А. И. Баканова) / Рос. акад. наук, Сам. науч. центр, Ин-т экологии Волж. бассейна, Ин-т биологии внутренних вод ; отв. ред. Г. С. Розенберг. - Тольятти: ИЭВБ РАН : ИБВВ РАН, 2005. – С. 91 – 129.
165. Экарт, А.К. Генетическое разнообразие и дифференциация популяций сосны обыкновенной в Южной Сибири и Монголии / А.К. Экарт, А.Я. Ларионова, К.Г. Зацепина, А.Н. Кравченко, С. Жамъянсүрэн, И.В. Тихонова, В.В. Тараканов // Сиб. экол. журн. – 2014. – № 1. – С. 69 – 78.
166. Эшби, У.Р. Введение в кибернетику [Текст] / Пер. с англ. Д. Г. Лахути ; Под ред. В. А. Успенского ; С предисл. А. Н. Колмогорова. – М.: Изд-во иностр. лит., 1959. – 432 с.
167. Юнатов, А.А. Заложение экологических профилей и пробных площадей / А.А. Юнатов // Полевая геоботаника / Акад. наук СССР. Ботан. ин-т им. В.Л. Комарова ; Под общ. ред. [и с предисл.] Е.М. Лавренко и А.А. Корчагина. – М.; Л. : Изд-во Акад. наук СССР. [Ленингр. отд-ние], 1959 - 1964. - Т. 3. – С. 9 – 36.
168. Aass, I. A cytological analysis of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) from Skjåk, Norway. / I. Aass // Meddels. from Norske Skogfors. – 1957. – Bd. 14(48). – P. 93 – 109.
169. Androsiuk, P. Differentiation of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) populations in the Tatra Mountains based on needle morphological traits. / P. Androsiuk, L. Urbaniak // Biodivers. Res. Conserv. – 2006. – Vol. 3 – 4. – P. 277 – 292.
170. Bobowicz, M.A. Interpopulational variability of *Pinus sylvestris* L. in eight Polish localities expressed in morphological and anatomical traits of needles. / M.A. Bobowicz, A.F. Korczyk // Acta Soc. Bot. Pol. – 1994. – Vol.63. – P. 67 – 76.
171. Carlisle, A. A guide to the named variants of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) / A. Carlisle// Forestry. – 1958. – Vol. 31, № 2. – P. 203 – 204.

172. Carlisle, A. Biological flora of the British Isles: *Pinus sylvestris* L. / A. Carlisle, A.H.F. Brown // J. Ecol. – 1968. – Vol.56 – P. 269 – 307.
173. Christensen, K.I. *Pinus* L. / Christensen K.I.// Strid A, Tan K (eds) Flora Hellenica. Vol 1. Koeltz Scientific Books, Königstein. – 1997. – P. 4 – 9.
174. Cover, T.M. Elements of Information Theory / T.M. Cover and J.A. Thomas. – New York: John Wiley & Sons, 1991. – 542 p.
175. Donnelly, K. Genetic variation for needle traits in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) / K. Donnelly, S. Cavers, J.E. Cottrell, R.A. Ennos // Tree Genetics & Genomes. – 2016. – June 1.
176. Dvornyk, V. Genetic variability and differentiation of geographically marginal Scots pine populations from Ukraine / V. Dvornyk // Silvae Genetica. – 2001. – Vol. 50(2). – P. 64 – 69.
177. Eckert, C.G. Genetic variation across species' geographical ranges: the central–marginal hypothesis and beyond / Eckert C.G., Samis K.E., Lougheed S.C. // Molecular Ecology. – 2008. – Vol. 17 (5). – P. 1170 – 1188.
178. EEC Council directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora / European Economic Community, Brussels. – 1992.
179. Farjon A. Pines: Drawings and Descriptions of the Genus *Pinus* / A. Farjon ; 2nd rev. – Netherlands: Brill Academic Publishers, 2005. – 236 p.
180. Farjon, A. A handbook of the World conifers ; 2 vols. / A. Farjon. – Brill, Leiden-Boston, 2010. – 955 p.
181. Gaussen, H. Les Gymnospermes actuelles et fossiles. Fascicule XIV. Genre *Podocarpus*. Conclusion des *Podocarpaceae*. Trav. Lab. Forest. Toulouse tome 2, vol. 1, fasc. XIV. – Toulouse: Faculté des Sciences, 1976. – 296 p.
182. Goncharenko, G.G. Allozyme variation in natural population of Eurasian pines. III. / G.G. Goncharenko, A.E. Silin & V.E. Padutov // Silvae Genetica. – 1994. – Vol. 43(2–3) – P. 119 – 131.
183. Gregorius, H.R. Strategies for conserving genetic diversity in the face of global change / H.R. Gregorius // Boyle TJB, Boyle CEB (eds) Temperate ecosystems and global change. – Berlin.: Springer, 1994. – P. 157 – 182.
184. Hampe, A. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. / A. Hampe, R.J. Petit // Ecol. Lett. – 2005.– Vol. 8. – P. 461 – 467.
185. Hampe, J. Entropy-based SNP selection for genetic association studies / J. Hampe, S. Schreiber, M. Krawczak // Human Genetics. – 2003. – Vol. 114, № 1. – P. 36 – 43.
186. Heinken, T. Die natürlichen Kiefernstandorte Deutschlands und ihre Gefährdung / T. Heinken // Beiträge aus der NW-FVA. – 2008. – Vol. 2. – P. 19 – 41.

187. Hewitt, G.M. Genetic consequences of climatic changes in the Quaternary / G.M. Hewitt // *Philosophical Transactions of the Royal Society Biological Sciences*. – 2004. – Vol. 359 – P. 183–195.
188. Holdridge, L. R. Life zone ecology / L.R. Holdridge. – San Jose, Costa Rica: Tropical Science Center, 1967. – 206 p.
189. Hutcheson K. A test for comparing diversities based on the Shannon formula // *Journal of Theoretical Biology*. – 1970. – Vol. 29, October, № 1. – P. 151 – 154.
190. Hytteborn H., Maslov A.A., Nazimova D.I., Rysin L.P. Boreal forests of Eurasia // *Ecosystems of the World. Coniferous forests*; Ed. F. Anderssen. – Amsterdam, Amsterdam; Boston; London; New York; Oxford; Paris; San Diego; Singapore; Sydney; Tokyo: Elsevier, 2005. – V. 6. – P. 23 – 99.
191. Kang, G. Entropy-based joint analysis for two-stage genome-wide association studies / G. Kang, Y. Zuo // *Journal of human genetics*. – 2007. – Vol. 52, № 9. – P. 747 – 756.
192. Kätzel, R. Klimawandel – Zur genetischen und physiologischen Anpassungsfähigkeit der Waldbaumarten. / R. Kätzel // *Archiv f Forstwesen u Landsch ökol*. – 2008. – Vol. 42(1): – P.9 – 15.
193. Kieliszewska – Rokicka, B. Geographic and climatic differentiation of electrophoretic forms of esterase, glutamate dehydrogenase and peroxidase in scots pine tissues / B. Kieliszewska - Rokicka // *Acta. Soc. Bot. Polon*. – 1981. – Vol. 50, № 3. – P. 481 – 492.
194. Krippendorff, K. Information theory: structural models for qualitative data / K. Krippendorff. – Newbury Park, Calif. : Sage Publications, 1986. – 96 p.
195. Legendre, P. Numerical Ecology B.V. / P. Legendre, L. Legendre. – Amsterdam: Elsevier science, 1998. – 853 p.
196. Lenormand, T. Gene flow and the limits to natural selection / T. Lenormand // *Trends. Ecol. Evol*. – 2002. – Vol. 17 – P. 183 – 189.
197. Lesica, P. When are peripheral populations valuable for conservation / P. Lesica, F.W. Allendorf // *Conserv. Biol*. – 1995. – Vol. 9, – P. 753 – 760.
198. Lopez, G. Phylogenetic relationships of Diploxylon Pinus (Subgenus Pinus) based on plastid sequence data / G. Lopez, K. Kamiya, K. Harada // *Int. J. Plant. Sci*. – 2002. – Vol. 163 – P. 737 – 747.
199. Mátyás, C. EUFORGEN technical guidelines for genetic conservation and use for Scots pine (*Pinus sylvestris*) / C. Mátyás, L. Ackzell, C.J.A. Samuel – Rome: International Plant Genetic Resources Institute, 2004. – 6 p.
200. Mirov, N.T. The genus Pinus. / N.T. Mirov – New York: The Ronald Press Company, 1967. – 602 p.

201. Molotkov, P.I. Systematic position within the genus *Pinus* and intraspecific taxonomy / P.I. Molotkov, I.N. Patlaj ; Ed. C. Mátyás // Genetics of Scots pine – Budapest: Akad. Kiado', 1991. – P. 31 – 40.
202. Naydenov, K. Glacial vicariance in Eurasia: mitochondrial DNA evidence from Scots pine for a complex heritage involving genetically distinct refugia at mid-northern latitudes and in Asia Minor / K. Naydenov, S. Senneville, J. Beaulieu, F. Tremblay, J. Bousquet // BMC Evolutionary Biology. – 2007. – Vol. 7(1). – P. 233.
203. Naydenov, K.D. Structure of *Pinus sylvestris* L. populations in Bulgaria revealed by chloroplast microsatellites and terpenes analysis: provenance tests / K.D. Naydenov, F.M. Tremblay, A. Alexandrov, N.J. Fenton // Biochemical systematics and ecology. – 2005. – Vol. 33(12). – P. 1226 – 1245.
204. Newton, A.C. Molecular phylogeography, intraspecific variation and the conservation of tree species / A.C. Newton, T.R. Allnutt, A.C.M. Gillies, A.J. Lowe, R.A. Ennos // Trends Ecol. Evol. – 1999. – Vol. 14 – P. 140 – 145.
205. Orloci, L. Biodiversity analysis: issues, concepts, techniques / L. Orloci, M. Anand, V.D. Pillar // Community Ecology. – 2002. – Vol. 3, № 2. – P. 217 – 236.
206. Pan G. Related information measures for the associations of earth-science variables / G. Pan // Mathematical Geology. – 1995. – Vol. 27, № 5. – P. 609 – 632.
207. Petit, R.J. Glacial refugia: hotspots but not melting pots of genetic diversity / R.J. Petit, I. Aguinagalde, J.L. de Beaulieu, C. Bittkau, S. Brewer, R. Cheddadi, R. Ennos, S. Fineschi, D. Grivet, M. Lascoux, A. Mohanty, G. Müller-Starck, B. Demesure-Musch, A. Palmé, J.P. Martín, S. Rendell, G.G. Vendramin // Science. – 2003. – Vol. 300 – P.1563 – 1565.
208. Prus-Głowacki, W. Studies on isoenzyme variability in scotch pine (*Pinus sylvestris*) and mountain dwarf pine (*Pinus mugo*) populations. / W. Prus-Głowacki, J. Szweykowski // Bull. Soc. Amis Sci Jett. Poznan. – 1977 (1978). – D.17. – P. 15 – 27.
209. Prus-Głowacki, W. Genetic variation of *Pinus sylvestris* from Spain in relation to other European populations / W. Prus-Głowacki & B.R. Stephan // Silvae Genetica. – 1994. – Vol. 43(1) – P. 7 – 14.
210. Prus-Głowacki, W. Genetic differentiation of autochthonous populations of *Pinus sylvestris* (Pinaceae) from the Iberian Peninsula / W. Prus-Głowacki, B.R. Stephan, E. Bujas, R. Alia, A. Marciniak // Plant Systematics and Evolution. – June 2003. – Vol. 239, Is. 1–2. – P. 55 – 66.
211. Prus-Głowacki, W. Genetic variation of isolated and peripheral populations of *Pinus sylvestris* L. from glacial refugia / W. Prus-Głowacki, L. Urbaniak, E. Bujas, A.L. Curtu // Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants. – 2012 – Vol. 207, February, Is. 2. – P. 150 – 158.

212. Rasmuson, B. Variations of esterase zymogram patterns in needles of *Pinus sylvestris* from provenances in northern Sweden / B. Rasmuson, D. Rudin // *Silvae Genetica*. – 1971, – B. 20, – H. 1 – 2.
213. Richardson, D.M. Ecology and biogeography of Pinus / D.M. Richardson. – Cambridge: Cambridge University Press, 1998. – 527 p.
214. Sanio, C.G. *Pinus sylvestris* L. var. *erythranthera* Sanio / C.G. Sanio // *Index seminum Horti botanici berolinensis*. – 1871, – App. 7.
215. Saylor, L.C. Karyotype analysis of Pinus group Lariciones / L.C. Saylor // *Silvae Genet.* – 1964. – Vol. 13. – P. 165 – 170.
216. Schütt, P. *Pinus sylvestris* L., 1753. / P. Schütt, B. Stimm // *Enzyklopädie der Holzgewächse* : eds P. Schütt, H. Weisgerber, U.M. Lang, A. Roloff, B. Stimm. – Ecomed, Landsberg. 45. – 2006. – Erg. Lfg. 9/06. – 32 p.
217. Shapiro S.S., Wilk M.B. An analysis of variance test for normality (complete samples) // *Biometrika*. – 1965. – Vol. 52, December, № 3/4. – P. 591 – 611.
218. Shapiro S.S., Wilk M.B., Chen H.J. A comparative study of various tests for normality // *Journal of the American Statistical Association*. – 1968. – Vol. 63, December, № 324. – P. 1343 – 1372.
219. Simak, M. Über die Samenmorphologie der gemeinen Kiefer (*Pinus sylvestris* L.). / M. Simak // *Medd. Statens Skogsforskningsinst.* – 1953. – Vol. 43, № 2, s. – P. 1 – 30.
220. Sinclair, W.T. Multiple origins of Scots pine in Scotland: evidence from mitochondrial DNA variation / W.T. Sinclair, J.D. Morman, R.N. Ennos // *Heredity*. – 1998. – Vol. 80. – P. 233 – 240.
221. Soranzo, N. Patterns of variation at a mitochondrial sequence-tagged-site locus provides new insights into the postglacial history of European *Pinus sylvestris* L populations / N. Soranzo, R. Alia, J. Provan, W. Powell // *Molecular Ecology*. – 2000. – Vol. 9. – P. 1205 – 1211.
222. Steven, H.M. The native pinewoods of Scotland / H.M. Steven, A. Carlisle – Edinburgh: Oliver and Boyd, 1959. – 368 p.
223. Stoll, P. Growth variation in a naturally established population of *Pinus sylvestris*. / P. Stoll, J. Weiner, B. Schmid // *Ecology*. – 1994. – Vol. 75. – P. 660 – 670.
224. Svoboda, P. Lesní dřeviny a jejich porosty (Forest trees and its' stands) / P.Svoboda – Praha: C. I. Statny zemedelske nakladatelstvi, 1953. – 411 p.
225. Urbaniak, L. Variation of morphological needle characters of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) populations in different habitats / L. Urbaniak, L. Karliński, R. Popielarz // *Acta. Soc. Bot. Pol.* – 2003. – Vol. 72. – P. 37 – 44.
226. Vidakovic, M. Conifers, morphology and variation / M. Vidakovic. – Zagreb: Graficki Zavod Hrvatske, 1991. – 754 p.

227. Volosyanchuk, R.T. *Pinus sylvestris*. / R.T. Volosyanchuk // Pines of silvicultural importance. Centre for Agricultural Bioscience International, – Oxon: CABI Pub., 2002. – 531 p.
228. Wachowiak, W. Species-specific chloroplast DNA polymorphism in the trn V–rbcL region in *Pinus sylvestris* and *P. mugo* / W. Wachowiak, K. Celinski, A. Bączkiewicz, Wiesław Prus-Głowacki // Dendrobiology. – 2004. – Vol. 51. – P. 67 – 72.
229. Ziehe, M. Genetic structures as indicators for adaptation and adaptational potentials / M. Ziehe, H.H. Hattemer, R. Müller-Starck, G. Müller-Starck ; Ed. Csaba Mátyás // Forest genetics and sustainability, Forestry Sciences (FOOSC, vol. 63). – Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1999. – P. 75–89.