

УДК 581.522.4+633.877.3(582.475.4)

## ОСОБЕННОСТИ РОСТА ПО ДИАМЕТРУ КРАСНО- И ЖЕЛТОПЫЛЬНИКОВОЙ ФОРМ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

А. Е. Коновалова, М. Е. Коновалова, А. В. Пименов

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН  
60036, Красноярск, Академгородок, 50/28

E-mail: annkonovalov@mail.ru, markonvalova@mail.ru, pimenov@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 30.01.2020 г.

Выполнен экологический анализ структуры популяции сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. в искусственных насаждениях Ширинской степи Республики Хакасия по соотношению внутривидовых форм – краснопыльничковой *P. s. f. erythranthera* Sanio и желтопыльничковой *P. s. f. sulfuranthera* Kozubow. Установлено, что доля деревьев краснопыльничковой формы в насаждениях составляет  $(22.5 \pm 1.9) \%$ , при этом в экстремальных условиях роста, связанных с особым дефицитом влаги или, напротив, с сезонным избыточным увлажнением, доля их участия повышается. Информационным анализом выявлена статистически достоверная связь окраски мужских генеративных структур и таксационного диаметра в различных экологических условиях. Деревья желтопыльничковой формы имеют больший диаметр ствола в условиях нормального и сезонного избыточного увлажнения. У деревьев краснопыльничковой формы лучший радиальный рост наблюдается в наиболее ксерофитных условиях, для них также характерна более высокая численность в условиях избыточного сезонного увлажнения и в загущенных посадках. Полученные результаты свидетельствуют, что менее распространенная в популяциях сосны обыкновенной краснопыльничковая форма является адаптивно значимым элементом внутривидового разнообразия, обеспечивающим функциональный «запас прочности» популяций, их устойчивость в экстремальных условиях произрастания.

**Ключевые слова:** *Pinus sylvestris* L., искусственные насаждения, внутривидовое биоразнообразие, пробная площадь, таксационный диаметр, структура связи, Ширинская степь, Республика Хакасия.

DOI: 10.15372/SJFS20200306

### ВВЕДЕНИЕ

Окраска мужских генеративных структур сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. очень привлекательна для идентификации некоторого набора генетически закрепленных признаков. Она представляет собой вариации интенсивности двух пигментов – красного и желтого (Видякин, 2007). На основании этого легко распознаваемого признака различают две формы сосны обыкновенной – желтопыльничковую *P. s. f. sulfuranthera* Kozubow и краснопыльничковую *P. s. f. erythranthera* Sanio.

Ранее рядом исследователей отмечалось увеличение долевого участия краснопыльничковой формы в популяциях сосны обыкновенной при продвижении с юга на север и от нижних к верхним высотным поясам (Козубов, 1962; Че-

репнин, 1980 и др.). Встречаемость в популяциях краснопыльничковой формы связывают с температурным режимом условий произрастания естественных насаждений (Некрасова, 1959; Новикова, 2011). Отмечалось также увеличение доли деревьев краснопыльничковой формы в различных экотопах одного ландшафта (Санников, Петрова, 2003; Седельникова и др., 2004; Дудник и др., 2006; Пименов и др., 2014), что разные авторы объясняют лимитирующим воздействием заболоченности, недостатком почвенного увлажнения, температурным режимом и другими причинами.

Особенности роста красно- и желтопыльничковой форм сосны, в том числе распределение деревьев по диаметрам в различных экологических условиях, ранее не исследовали. Однако выявление этих закономерностей позволит со-

ставить более полное представление об экологической составляющей во внутривидовой дифференциации сосны обыкновенной.

Рост растения протекает в конкретных условиях под контролем генома посредством комплекса физиолого-биохимических процессов (Судачкова, 1977; Крамер, Козловский, 1983). Поскольку рост по диаметру сосны обыкновенной наследуется слабо (Райт, 1978), определяющую роль в данном случае имеют лесорастительные условия, поэтому диаметр можно рассматривать как одно из проявлений реакции генотипа на комплекс биогеоценотических условий.

Цель нашего исследования – определение наличия и характера связи между признаками окраски мужских генеративных структур и диаметром ствола сосны обыкновенной в экологически пессимальных для вида лесорастительных условиях Ширинской степи Республики Хакасия.

Для достижения этой цели решали следующие задачи:

1. Выявление соотношения красно- и желтопыльничковой форм сосны обыкновенной в различных экотопах.

2. Определение наличия и тесноты связи между окраской мужских генеративных структур и таксационными диаметрами в пределах относительно однородных лесорастительных условий.

3. Оценка характера связи красно- и желтопыльничковой форм сосны обыкновенной с таксационными диаметрами в различных экотопах.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в 2012–2013 гг. в Ширинской степи в Чулымо-Енисейской впадине Минусинской депрессии, характеризующейся резко континентальным климатом, хол-

мисто-сопочным рельефом, преобладанием в почвенном покрове малогумусных черноземов, каштановых почв, а по приозерным впадинам и долинам рек – солонцов и солончаков. Изучаемая территория относится к Июсо-Ширинскому степному округу геоботанической провинции Минусинской котловины (Куминова и др., 1976).

Исследовали искусственные насаждения сосны обыкновенной, созданные в 1959 г. на пологом (1–3°) приозерном склоне оз. Шира. Перед посадкой проводилась сплошная обработка почвы. Посадку производили вручную 2-3-летними саженцами сосны обыкновенной – семенным потомством Минусинской популяции (Молоков и др., 2000). В 2012 г. на катене приозерного склона заложили 6 постоянных пробных площадей (ПП) на относительно однородных участках насаждений: по две ПП на участках лесных культур, созданных тремя различными способами, описанными ниже. Между собой пары отличались почвенно-гидрологическими условиями, определяемыми формой склона (выпуклый, вогнутый) и удаленностью от береговой линии (рис. 1).

Таксацию древостоя на ПП проводили методом сплошного пересчета. У каждого дерева измеряли высоту (с точностью до 0.5 м) и диаметр на высоте 1.3 м (с точностью до 0.5 см). Одновременно определяли принадлежность каждого дерева к той или иной форме сосны обыкновенной по окраске мужских генеративных структур. Всего обследовано 307 деревьев. Таксационные характеристики насаждений приведены в табл. 1.

Лесные культуры на ПП 1 и 2 имеют рядовое смешение пород: один ряд сосны обыкновенной и три ряда вяза приземистого *Ulmus pumila* L. Ширина междурядий 1.5 м, шаг посадки 1 м. На момент обследования сосна имела одиночное и групповое размещение по площади. Вяз приземистый сохранился куртинно, образуя сомк-

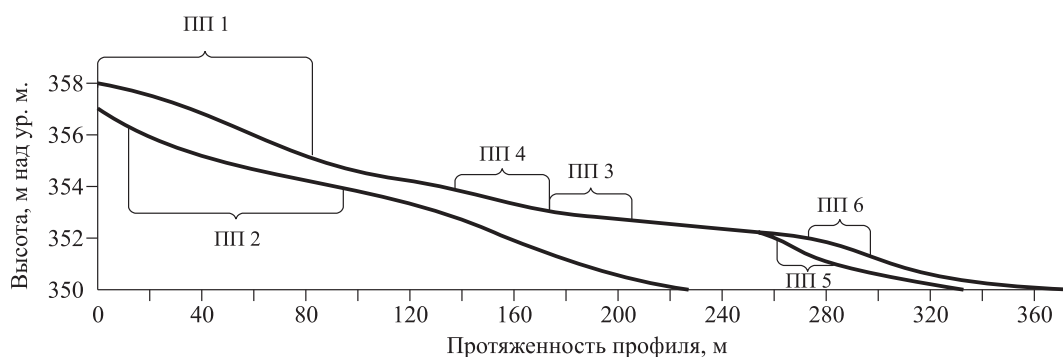


Рис. 1. Размещение ПП на катене приозерного склона оз. Шира.

**Таблица 1.** Характеристика насаждений на ПП приозерного склона оз. Шира

№ ПП	Состав по элементам леса	Густота, шт. · га <sup>-1</sup>	Средняя высота, м	Средний диаметр, см	Полнота	Запас, м <sup>3</sup> · га <sup>-1</sup>
1	Древостой: 10С (56)	76	7	15	0.06	5
	Подрост: 10С (7)	500	0.6	–	–	–
	Подлесок: вяз приземистый	450	4	–	–	–
2	Древостой: 10С (56)	68	6	16	0.08	5
	Подрост: 10С (7)	450	1	–	–	–
	Подлесок: вяз приземистый	350	4	–	–	–
3	1-й ярус древостоя: 10С (56)	230	12	20	0.6	97
	2-й ярус древостоя: 10С (24)	1200	8	8	0.3	31
	Молодняк: 10С (17)	1400	4	5	–	–
	Подрост: 10С (5)	13 000	0.8	–	–	–
	Самосев: 10С (2)	5000	0.2	–	–	–
4	Древостой: 10С (56)	461	12	22	0.5	88
	Подрост: 10С (6)	8000	0.7	–	–	–
	Самосев: 10С (2)	1700	0.2	–	–	–
	Древесные всходы: 10С (1)	1700	–	–	–	–
	Подлесок: карагана древовидная	1900	2	–	–	–
5	Древостой: 10С (56)	766	7	12	0.4	35
	Подрост: 10С (7)	7120	0.7	–	–	–
	Самосев: 10С (2)	7600	0.2	–	–	–
	Древесные всходы: 10С	1600	–	–	–	–
6	Древостой: 10С (56)	1378	6	11	0.8	57
	Подрост: 10С (6)	9867	0.6	–	–	–
	Самосев: 10С (2)	4000	0.2	–	–	–

Примечание. В скобках указан средний возраст элемента насаждения; прочерк – показатель не определяли.

нутые группы средней высотой 4 м. Травяной покров образован разнотравной луговой растительностью.

Лесные культуры на ПП 3 и 4 также имели рядовое смешение пород: два ряда сосны обыкновенной и три ряда караганы древовидной *Caragana arborescens* Lam. Ширина междурядий 1.5 м, шаг посадки 1 м. На момент обследования старшее поколение искусственного происхождения и последующие поколения сосны обыкновенной естественного происхождения сомкнулись, образуя лесное сообщество: на ПП 3 тип леса сосняк ритидиево-разнотравный, на ПП 4 – сосняк карагановый разнотравный. Карагана образовала густой подлесок высотой до 2 м. ПП 5 и 6 заложены в моновидовых лесных культурах сосны обыкновенной, созданных посадкой на дно канав глубиной до 1 м с шириной междурядий 6 м и шагом посадки 1 м. На момент обследования смыкание крон лесных культур произошло только в рядах. На ПП 5 травяной покров был представлен разнотравно-вейниковой луговой растительностью (с преоб-

ладанием вейника тростникового *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth.). На большей площади участка ПП 6 сформировалась разнотравная луговая растительность.

На первом этапе анализа данных полевых исследований по общепринятым методикам (Доспехов, 1985) статистически оценивалось соотношение численности деревьев красно- и желтопыльничковой форм в различных экотопах. На основании этого формировалось представление о формовом составе лесных культур на каждой ПП.

Оценка связи между окраской мужских генеративных структур и таксационным диаметром ствола включает в себя анализ взаимодействий внутри ценопопуляций сосны обыкновенной с факторами условий местопроизрастания, являющихся сложными системами, вследствие чего требуется применение системного подхода (Берталанфи, 1969; Сукачев, 1972; Одум, 1986), который получил особенно мощное развитие в теории информации (Шеннон, 1963; Винер, 1983). При этом информационный анализ при-

менялся нами как ветвь математической теории вероятностей и статистики (Бриллюэн, 1960; Кульбак, 1967; Елисеева, 1982), методы которой хорошо зарекомендовали себя при оценке разнообразия и связей биологических систем: в генетике (Hampe, 2003; Kang, Zuo 2007), экологии (Orlóci L., Orlóci M., 1995; Legendre P., Legendre L., 1998), ландшафтоведении (Арманд, 1975; Пузаченко, Скулкин, 1981) и др. Информационный анализ имеет ряд преимуществ перед другими методами статистического анализа данных: полное отсутствие предварительных предположений о характере распределения выборки, применимость к номинальным шкалам, нечувствительность к перестановкам переменных и нулевым значениям и др., чем выгодно отличается от стандартного анализа таблиц сопряженности с помощью критерия  $\chi^2$ .

Все деревья на каждой ПП разделяли на две группы по таксационному диаметру: от 0 до 50 и от 51 до 100 % от величины максимального диаметра ствола на участке. Такой переход от абсолютных значений диаметра к относительным величинам позволил исключить из анализа влияние различия диаметров, вызванное отличием условий места произрастания и густоты насаждений. Кроме того, использование одинакового числа категорий при анализе каждой ПП делает возможным прямое сопоставление полученных результатов. Таким образом, окраска мужских генеративных структур (подсистема  $X$ ) и диаметр ствола (подсистема  $Y$ ) рассматривались нами как две подсистемы единой системы признаков каждого дерева, сгруппированные в матрицы сопряженности по числу ПП. Для каждой из них вычисляли энтропии подсистем (1), общие взаимные энтропии систем (2), полную взаимную информацию по каждой системе (3) (Фано, 1965; Вентцель, 1969):

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

$$H(X, Y) = -\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^m P_{ij} \log P_{ij}, \quad (2)$$

$$I_{X \leftrightarrow Y} = H(X) + H(Y) - H(X, Y), \quad (3)$$

где  $p_i$  – вероятность нахождения системы  $X$  в состоянии  $x_i$ ;  $P_{ij}$  – вероятность сочетания состояний  $(x_i, y_j)$  подсистем  $X$  и  $Y$ .

Проверка значимости общей взаимной информации (3) проводилась сравнением ее с минимальной общей взаимной информацией при

наличии статистически значимой связи, вычисляемой по формуле

$$I_0 = \chi^2_{df} x(2n)^{-1}, \quad (4)$$

где  $n$  – число наблюдений,  $\chi^2$  – табличное значение, определяемое при принятом уровне значимости и данном числе степеней свободы (использовался уровень значимости  $p = 0.95$ , общепринятый в практике биологических исследований).

Если по итогам расчетов оказывалось, что  $I_{X \leftrightarrow Y} > I_0$ , то гипотеза о независимости признаков отвергалась (Елисеева, 1982; Пан, 1995).

Индивидуальная взаимосвязь окраски мужских генеративных структур и величины диаметра ствола (состояний  $x_i$  и  $y_j$ ) оценивалась по величине частной информации  $I_{y_j \leftrightarrow x_i}$  о каждом состоянии одной подсистемы ( $y_j$ ), получаемом при известных состояниях другой ( $x_i$ ):

$$I_{y_j \leftrightarrow x_i} = \log \frac{P_{ij}}{p_i r_j}, \quad (5)$$

где  $r_j$  – вероятность состояния  $y_j$  подсистемы  $Y$ , а  $p_i$  – 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  $I_{Y \leftrightarrow X}$  частная информация отдельных состояний двух подсистем друг о друге  $I_{y_j \leftrightarrow x_i}$  может принимать и отрицательные значения (Кофман и др., 2014). Величина  $p_i r_j$  из формулы (5) 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»  $I_{y_j \leftrightarrow x_i}$  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  $I_{y_j \leftrightarrow x_i} > 0$ , состояния  $x_i$  и  $y_j$  взаимосвязаны. Это характеризует степень типичности, однозначности соответствия состояний, что является выражением свойств рассматриваемых подсистем. В случае, если  $I_{y_j \leftrightarrow x_i} < 0$ , 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 сочетание состояний  $x_i$  и  $y_j$  возникает вопреки общей связанности компонентов системы, т. е. взаимодействие  $x_i$  и



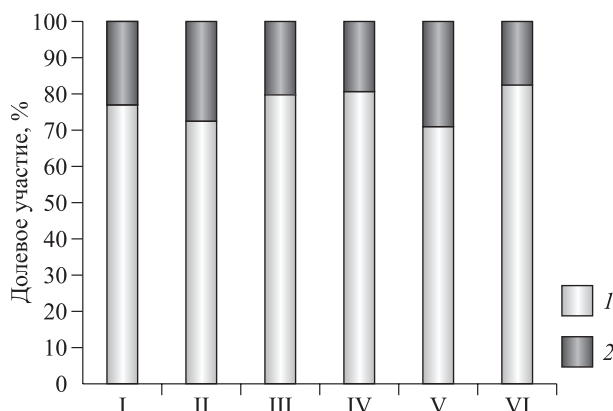
$y_j$  происходит под влиянием одного или нескольких факторов, не входящих в подсистемы  $X$  и  $Y$ , но накладывающих свой отпечаток на их взаимодействие. Следовательно, можно говорить о нетипичности, «уникальности» сочетания состояний в рамках рассматриваемой системы, нехарактерности соответствия двух состояний взаимодействующих подсистем. Нулевое значение частная информация ( $I_{y_j \leftrightarrow x_i} = 0$ ) принимает, когда сочетание состояний  $x_i$  и  $y_j$  отсутствует в системе, т. е. связь подсистем  $X$  и  $Y$  обеспечивается сочетанием других состояний.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Установлено, что во всех исследованных древостоях доминирует желтопыльниковая форма сосны обыкновенной (рис. 2).

Доля деревьев краснопыльниковой формы варьирует в зависимости от условий местопроизрастания и в среднем составляет  $(22.5 \pm 1.9) \%$ . Больше всего деревьев краснопыльниковой формы (29 %) отмечено на ПП 5, расположенной ближе остальных к береговой линии в нижней части вогнутого склона с сезонным избыточным грунтовым увлажнением. Немного меньше их доля (27 %) на ПП 2 с сезонным избыточным грунтовым увлажнением, находящейся хотя и на большем удалении от береговой линии, но на вогнутом участке склона.

Также увеличена доля краснопыльниковых деревьев (23 %) и на ПП с выраженным недостатком почвенной влаги, расположенной на максимальном удалении от береговой линии в верхней части выпуклого приозерного склона, где деревья произрастают небольшими группами (5–7 шт.) или одиночно.



**Рис. 2.** Процентное соотношение деревьев красно- и желтопыльниковой форм сосны обыкновенной на ПП: 1 – желтопыльниковая форма; 2 – краснопыльниковая; I–VI – ПП 1–6.

ПП, находящиеся в средней части склона в сосняках ритидиево-разнотравном и карагановом разнотравном, имеют в составе 20 и 19 % деревьев краснопыльниковой формы соответственно.

Наименьшей представленностью краснопыльниковой формы (17 %) характеризуется ПП 6, на которой культуры сосны менее подвержены сезонному избыточному увлажнению в связи с их расположением на выпуклой нижней части приозерного склона, но вместе с тем получают достаточно почвенной и воздушной влаги, будучи посаженными на дно канав и близко к береговой линии с одной стороны и защищенными от сухого степного воздуха лесными культурами – с другой. Несмотря на сильную перегущенность в рядах (сомкнутость крон до 1.9), большого отпада здесь не наблюдается (8 %), что свидетельствует о достаточном ресурсном обеспечении деревьев.

В целом, если исключить из рассмотрения участки с сезонным избыточным увлажнением, прослеживается тенденция небольшого увеличения доли деревьев краснопыльниковой формы по мере отдаления от береговой линии оз. Шира и, следовательно, ухудшения влагообеспеченности лесных культур. Вероятно, в условиях недостаточного увлажнения деревья краснопыльниковой формы обладают лучшей конкурентоспособностью, чем в условиях оптимального увлажнения, проявляя повышенную толерантность к ксерофитным условиям. Однако увеличение доли деревьев краснопыльниковой формы на участках с сезонным избыточным увлажнением показывает и значительную их толерантность к периодическому избытку почвенной влаги. Из чего можно заключить, что доля деревьев краснопыльниковой формы в древостоях возрастает в условиях почвенного увлажнения, отклоняющихся от оптимума. Полученные результаты в сухостепных условиях произрастания соответствуют ранее выявленным закономерностям по северным и болотным местопроизрастаниям, согласно которым в пессимальных для вида условиях в древостоях увеличивается участие краснопыльниковой формы сосны обыкновенной (Некрасова, 1959; Козубов, 1962; Санников, Петрова, 2003; Седельникова и др., 2004; Дудник и др., 2006; Новикова, 2011; Пименов и др., 2014). Во всех вариантах вычислений энтропия объединенной системы  $H(X; Y)$  меньше простой суммы энтропий анализируемых подсистем  $X$  – «окраски микростробиллов» и  $Y$  – «групп диаметров» (табл. 2). Полная вза-

**Таблица 2.** Характеристики связи между окраской мужских генеративных структур и диаметром ствола

Информационная характеристика	№ ПП					
	1	2	3	4	5	6
Энтропия деревьев по окраске микростробилов	0.768281	0.848548	0.721928	0.6987	0.836641	0.663197
Энтропия деревьев по диаметру ствола на высоте 1.3 м	0.768281	0.60984	0.384312	0.612196	0.262311	0.663197
Общая взаимная энтропия	1.511761	1.456285	1.044682	1.307201	1.090659	1.325617
Полная взаимная информация	0.024802	0.002104	0.061558	0.003695	0.008293	0.000777
Минимальная общая взаимная информация при наличии статистически значимой связи	0.00004	0.000049	0.000049	0.000037	0.000044	0.000034

*Примечание.* Значения приведены в битах.

информация больше минимальной общей взаимной информации при наличии статистически значимой связи. Это позволяет утверждать, что зависимость между отнесением деревьев к одному из двух классов по диаметру ствола (мелкие или крупные) и окраской микростробилов статистически достоверна при доверительной вероятности  $p = 0.95$ .

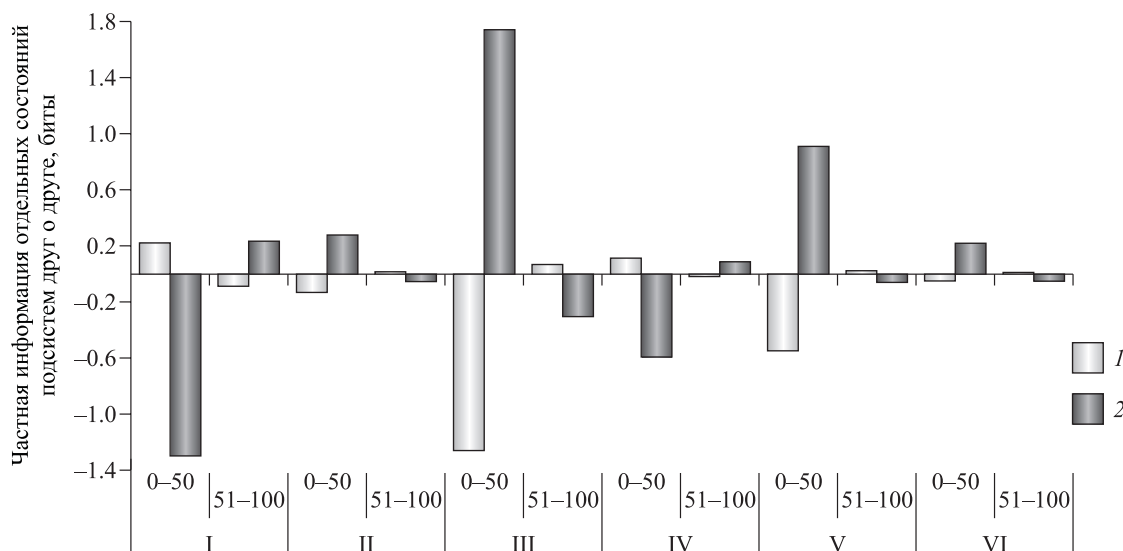
На ПП 3 и 5 наглядно демонстрируется наиболее высокая положительная связь диаметра ствола меньше 50 % от максимального с краснопыльниковой формой и отрицательная – с желтопыльниковой (рис. 3).

На ПП 1, напротив, сочетание «красная окраска микростробилов деревьев с малым диаметром ствола» меньше случайной вероятности. Значения частной информации для других категорий более умеренные, что отражает более высокие частоты встречаемости сочетания разных

состояний. Эти отличия в показателях связи диаметра ствола с окраской мужских генеративных структур имеют общие тенденции в зависимости от различных условий произрастания.

На участках с недостаточным увлажнением, расположенных на выпуклых элементах рельефа на отдалении от береговой линии (ПП 1 и 4), структура сопряженности имеет сходный вид: положительные значения частной информации для сочетания краснопыльниковой формы с большим диаметром ствола и желтопыльниковой – с малым диаметром. Таким образом, в наиболее ксерофитных условиях деревьям с большим диаметром ствола свойственна красная окраска микростробилов.

Обратная закономерность структуры частной информации наблюдается на участках, лучше обеспеченных почвенной влагой: на ПП 2 на вогнутом элементе рельефа, на ПП 3 в глубине



**Рис. 3.** Величина связи (частной информации) между окраской мужских генеративных структур сосны обыкновенной и категориями таксационного диаметра на ПП, заложенных в различных экологических условиях: 1 – желтопыльниковая форма; 2 – краснопыльниковая форма; I–VI – ПП 1–6.

массива, где лесные культуры за 56 лет сформировали полноценное лесное сообщество с последующим естественным возобновлением, на ПП 5 и 6, расположенных вблизи береговой линии. На всех этих участках основное число деревьев с большим диаметром ствола имеет желтую окраску микростробиллов, а деревья с диаметром ствола меньше 50 % от максимального – преимущественно красную.

В целом для экстремально сухих условий Ширинской степи при одинаковом происхождении и возрасте искусственных насаждений доля в древостое деревьев краснопыльниковой формы увеличивается в пессимальных гидрологических условиях. При этом структура связи диаметра ствола с формой сосны обнаруживает подобные закономерности для сходных условий почвенного увлажнения. Деревья желтопыльниковой формы отличаются большим диаметром ствола только в условиях лучшего почвенного увлажнения. По-видимому, эти деревья более чувствительны к грунтовой влаге, что представляет собой форму специализации, и, как известно, в благоприятных условиях такие особи более эффективны в продукционном процессе (Одум, 1986). Деревья краснопыльниковой формы проявляют большую толерантность к грунтовой влаге, формируя ствол большего диаметра в наиболее сухих условиях. Таким образом, соотношения деревьев красно- и желтопыльниковой форм и их продуктивности роста по диаметру обусловлены воздействием лимитирующих факторов, важнейшим из которых для изучаемой территории является гидрологический.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Оценка соотношения деревьев красно- и желтопыльниковой форм сосны обыкновенной в популяциях, экологически пессимальных для вида условий Ширинской степи Минусинской депрессии, а также информационный анализ связи таксационного диаметра ствола с окраской мужских генеративных структур свидетельствуют об определенной экологической специфике внутривидовых реакций.

Желтопыльниковая форма является доминирующей в изученных древостоях, но деревья этой формы имеют лучшую продуктивность радиального роста только в условиях нормального и сезонного избыточного увлажнения вблизи береговой линии и на вогнутых элементах рельефа.

Краснопыльниковая форма характеризуется более высокой выживаемостью и большим

диаметром ствола на участках с выпуклой формой рельефа и недостаточным увлажнением. В условиях сезонного избыточного увлажнения и высокой плотности она также проявляет повышенную выживаемость, но отстает в росте по диаметру.

Выявленные экотопические особенности внутривидовой дифференциации сосны обыкновенной позволяют рассматривать краснопыльниковую форму в качестве адаптивно значимого элемента внутривидового разнообразия, ориентированного на поддержание функционального «запаса прочности» популяций, обеспечение их устойчивости в экстремальных условиях произрастания.

*Работа выполнена в рамках базового проекта № 0356-2019-00240.*

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ (REFERENCES)

- Арманд А. Д. Информационные модели природных комплексов. М.: Наука, 1975. 126 с. [Armand A. D. Informationsnyye modeli prirodnnykh kompleksov (Information models of natural complexes). Moscow: Nauka, 1975. 126 p. (in Russian)].
- Берталанфи Л. Общая теория систем – обзор проблем и результатов // Сист. иссл. Ежегодник. М.: Наука, 1969. С. 30–54 [Bertalanfi L. Obshchaya teoriya sistem – obzor problem i rezultatov (General system theory – overview of problems and results) // Sistemnyye issledovaniya. Yezhegodnik (System Studies. Yearbook). Moscow: Nauka, 1969. P. 30–54 (in Russian)].
- Бриллюэн Л. Наука и теория информации. М.: Гос. изд-во физ.-мат. лит-ры, 1960. 392 с. [Brillyuen L. Nauka i teoriya informatsii (Science and information theory). Moscow: Gos. izd-vo fiz.-mat. lit-ry (St. Publ. Phys.-Math. Lit.), 1960. 392 p. (in Russian)].
- Вентцель Е. С. Теория вероятностей. М.: Наука, 1969. 576 с. [Venttsel E. S. Teoriya veroyatnostey (Theory of probability). Moscow: Nauka, 1969. 576 p. (in Russian)].
- Видякин А. И. Фенетика, популяционная структура и сохранение генетического фонда сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. // Хвойные бореальной зоны. 2007. № 2–3. С. 159–166 [Vidyakin A. I. Fenetika, populyatsionnaya struktura i sokhranenie geneticheskogo fonda sosny obyknovennoy *Pinus sylvestris* L. (Phenetics, population structure and conservation of gene pool of Scots pine *Pinus sylvestris* L.) // Khvoynye borealnoy zony (Conifers of the Boreal Zone). 2007. N. 2–3. P. 159–166 (in Russian with English abstract)].
- Винер Н. Кибернетика, или управление и связь в животном и машине. М.: Наука, 1983. 343 с. [Viner N. Kibernetika, ili upravlenie i svyaz' v zhiivotnom i mashine (Cybernetics or control and communication in the animal and the machine). Moscow: Nauka, 1983. 343 p. (in Russian)].
- Доспехов Б. А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М.: Агропромиздат, 1985. 351 с. [Dospikhov B. A. Metodika polevogo opyta (s osnovami statisticheskoy



- obrabotki rezultatov issledovaniy) (Technique of field experiences (with the basics of statistical processing of research results)). Moscow: Agropromizdat, 1985. 351 p. (in Russian)].
- Дудник С. В., Тарханов С. Н., Шекалёв Р. В. Полиморфизм сосны на европейском Севере России // Актуальные проблемы лесного комплекса. Сб. науч. тр. по итогам Междунар. науч.-техн. конф. Брянск: Брянск. гос. инж.-технол. акад., 2006. Вып. 15. С. 16–19 [Dudnik S. V., Tarkhanov S. N., Shchekalev R. V. Polimorfizm sosny na evropeyskom Severe Rossii (Pine polymorphism in the European North of Russia) // Aktual'nye problemy lesnogo kompleksa. Sb. nauch. tr. po itogam Mezhdunar. nauch.-tech. conf. (Actual problems of forest complex. Coll. sci. works on the results of Int. sci.-tech. conf.). Bryansk: Bryansk St. Engineer.-Technol. Acad., 2006. Iss. 15. P. 16–19 (in Russian with English abstract)].
- Елисеева И. И. Статистические методы измерения связей. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. 1982. 136 с. [Eliseeva I. I. Statisticheskie metody izmereniya svyazey (Statistical methods for measuring relationships). Leningrad: Leningrad Univ. Publ., 1982. 136 p. (in Russian)].
- Козубов Г. М. Внутривидовое разнообразие сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в Карелии и на Кольском полуострове: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: Бот. ин-т им. В. Л. Комарова АН СССР, 1962. 16 с. [Kozubov G. M. Vnutrividovoye raznoobrazie sosny obyknovennoy (*Pinus sylvestris* L.) v Karelii i na Kol'skom poluostrove: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. (Intraspecific diversity of Scots pine *Pinus sylvestris* L. in Karelia and the Kola Peninsula: cand. biol. sci. (PhD) thesis). Leningrad: Komarov Bot. Inst., USSR Acad. Sci., 1962. 16 p. (in Russian)].
- Ковман Г. Б., Коновалова М. Е., Коновалова А. Е. Дифференцированная оценка сопряженности доминирующих древесных видов и элементов рельефа // Лесные биогеоценозы бореальной зоны: география, структура, функции, динамика. Мат-лы Всерос. науч. конф. с междунар. участ., посвящ. 70-летию созд. Ин-та леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, 16–19 сент., 2014 г. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2014. С. 278–280 [Kofman G. B., Konovalova M. E., Konovalova A. E. Differentsirovannaya otsenka sopryazhennosti dominiruyushchikh drevesnykh vidov i elementov rel'efa (Differentiated assessment of the conformity of the dominant tree species and relief elements) // Lesnye biogeotsenozy boreal'noy zony: geografiya, struktura, funktsii, dinamika. Mat-ly. Vseros. nauch. konf. s mezhdunar. uchast., posvyashch. 70-letiyu sozdaniya In-ta lesa im. V. N. Sukacheva SO RAN, Krasnoyarsk, 16–19 sent., 2014 g. (Forest biogeocenoses of the boreal zone: geography, structure, functions, dynamics. Proc. All-Rus. Sci. conf. with Int. participat., dedicated 70<sup>th</sup> annivers. Sukachev Inst. For., Rus. Acad. Sci., Sib. Br., Krasnoyarsk, Sept., 16–19, 2014). Novosibirsk: Izd-vo SO RAN (Sib. Br., Rus. Acad. Sci. Publ. House), 2014. P. 278–280 (in Russian with English title, summary and contents)].
- Крамер П. Д., Козловский Т. Т. Физиология древесных растений. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 462 с. [Kramer P. D., Kozlovskiy T. T. Fiziologiya drevesnykh rasteny (Physiology of woody plants). Moscow: Lesnaya prom-st (For. Indust.), 1983. 462 p. (in Russian)].
- Кульбак С. Теория информации и статистика. М.: Наука, 1967. 408 с. [Kul'bak S. Teoriya informatsii i statistika (Information theory and statistics). Moscow: Nauka, 1967. 408 p. (in Russian)].
- Куминова А. В., Зверева Г. А., Маскаев Ю. М., Павлова Г. Г., Седельников В. П., Королева А. С., Нейфельд Э. И., Танзыбаев М. Г., Чижикова Н. М., Ламанова Т. Г. Растительный покров Хакасии. Новосибирск: Наука. Сиб. отделение, 1976. 423 с. [Kuminova A. V., Zvereva G. A., Maskaev Yu. M., Pavlova G. G., Sedel'nikov V. P., Koroleva A. S., Neyfeld E. I., Tanzybaev M. G., Chizhikova N. M., Lamanova T. G. Rastitelny pokrov Khakassii (Vegetation cover of Khakassia). Novosibirsk: Nauka. Sib. Br., 1976. 423 p. (in Russian)].
- Молоков В. А., Невзоров В. Н., Савин Е. Н. Интродуценты в защитных и лечебно-оздоровительных насаждениях на берегах степных водоемов лечебного значения в Южной Сибири. Красноярск: СибГТУ, 2000. 40 с. [Molokov V. A., Nevzorov V. N., Savin E. N. Introdutsenty v zashchitnykh i lechebno-ozdorovitel'nykh nasazhdeniyakh na beregakh stepnykh vodoemov lechebnogo znacheniya v Yuzhnoy Sibiri (Introduction species in the protective and therapeutic stands on the steppe banks of water bodies of therapeutic value in the Southern Siberia), Krasnoyarsk: SibGTU (Sib. St. Univ. Technol.), 2000. 40 p. (in Russian)].
- Некрасова Т. П. О значении желтой и розовой окраски мужских шишек у видов *Pinus* // Бот. журн. 1959. Т. 44. С. 975–978 [Nekrasova T. P. O znachenii zheltoy i rozovoy okraski muzhskikh shishek u vidov *Pinus* (On the significance of the yellow and pink coloration of the *Pinus* male strobile) // Bot. zhurn. (Bot. J.). 1959. V. 44. P. 975–978 (in Russian with English abstract)].
- Новикова Т. Н. Дифференциация сибирских климатипов сосны по росту в высоту и цвету мужских генеративных структур // Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири. Мат-лы 3-го Междунар. совещ., 23–29 авг., 2011 г. Красноярск: Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 2011. С. 103–104 [Novikova T. N. Differentsiatsiya sibirskikh klimatipov sosny po rostu v vysotu i tsvetu muzhskikh generativnykh struktur (Differentiation of the Siberian climatype of pine for height growth and colour of male generative structures) // Sokhranenie lesnykh geneticheskikh resursov Sibiri. Mat-ly 3-go Mezhdunar. soveshch., 23–29 avgusta 2011 g. (The conservation of forest genetic resources of Siberia. Proc. 3<sup>rd</sup> Int. Conf., 23–29 Aug., 2011). Krasnoyarsk: Institut lesa im. V. N. Sukacheva SO RAN (V. N. Sukachev Inst. of Forest, Rus. Acad. Sci., Sib. Br.), 2011. P. 103–104 (in Russian with English abstract)].
- Одум Ю. Экология. Т. 1. Пер. с англ. М.: Мир, 1986. 326 с. [Odum Yu. Ekologiya (Ecology). V. 1. Translation from English. Moscow: Mir, 1986. 326 p. (in Russian)].
- Пименов А. В., Седельникова Т. С., Ефремов С. П. Морфология и качество пыльцы сосны обыкновенной в контрастных экотопах Хакасии // Лесоведение. 2014. № 1. С. 57–64 [Pimenov A. V., Sedel'nikova T. S., Efremov S. P. Morfologiya i kachestvo pyltsy sosny obyknovennoy v kontrastnykh ekotopakh Khakassii (Morphology and quality of the Scotch pine pollen in contrasting ecotopes of Khakassia) // Lesovedenie (For. Sci.). 2014. N. 1. P. 57–64 (in Russian with English abstract)].



- Пузаченко Ю. Г., Скулкин В. С. Структура растительности лесной зоны СССР. Системный анализ. М.: Наука, 1981. 275 с. [Puzachenko Yu. G., Skulkin V. S. Struktura rastitel'nosti lesnoy zony SSSR. Sistemny analiz (Structure of the vegetation of forest zone of the USSR. System analysis). Moscow: Nauka, 1981. 275 p. (in Russian)].
- Райт Д. В. Введение в лесную генетику. М.: Лесн. пром-сть, 1978. 470 с. [Wright J. W. Vvedeniye v lesnyuyu genetiku (Introduction to forest genetics). Moscow: Lesn. prom-st (For. Industr.), 1978. 470 p. (in Russian)].
- Санников С. Н., Петрова И. В. Дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург: Бот. сад УрО РАН, 2003. 246 с. [Sannikov S. N., Petrova I. V. Differentsiatsiya populyatsiy sosny obyknovennoy (Differentiation of Scots pine populations). Yekaterinburg: Bot. sad UrO RAN (Bot. Garden, Rus. Acad. Sci., Ural Br.), 2003. 246 p. (in Russian with English abstract)].
- Седельникова Т. С., Пименов А. В., Ефремов С. П. Морфология пыльцы сосны обыкновенной на болотах и суходолах // Лесоведение. 2004. № 6. С. 58–75 [Sedel'nikova T. S., Pimenov A. V., Efremov S. P. Morfologiya pyltsy sosny obyknovennoy na bolotakh i sukhodolakh (Morphology of pollen in Scots pine trees growing in bogs and dry valleys) // Lesovedenie (For. Sci.). 2004. N. 6. P. 58–75 (in Russian with English abstract)].
- Судаchkova Н. Е. Метаболизм хвойных и формирование древесины. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1977. 230 с. [Sudachkova N. E. Metabolizm khvoynykh i formirovaniye drevesiny (Metabolism of conifers and the formation of wood). Novosibirsk: Nauka. Sib. Br., 1977. 230 p. (in Russian)].
- Сукачев В. Н. Избранные труды. Основы лесной типологии и биогеоценологии. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1972. Т. 1. 418 с. [Sukachev V. N. Izbrannyye trudy. Osnovy lesnoy tipologii i biogeotsenologii (Selected Works. Bases of forest typology and biogeocoenology). Leningrad: Nauka. Leningrad. Br., 1972. V. 1. 418 p. (in Russian)].
- Фано Р. М. Передача информации. Статистическая теория связи. Пер. с англ. М.: Мир, 1965. 438 с. [Fano R. M. Peredacha informatsii. Statisticheskaya teoriya svyazi. Per. s angl. (Information transfer. Statistical communication theory. Transl. from English). Moscow: Mir, 1965. 438 p. (in Russian)].
- Черепнин В. Л. Изменчивость семян сосны обыкновенной. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1980. 182 с. [Cherepnin V. L. Izmenchivost' semyan sosny obyknovennoy (The variability of the Scots pine seeds). Novosibirsk: Nauka. Sib. Br., 1980. 182 p. (in Russian)].
- Шеннон К. Э. Работы по теории информации и кибернетике. Пер. с англ. М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1963. 829 с. [Shannon K. E. Raboty po teorii informatsii i kibernetike (Works on information theory and cybernetics. (Translat. from English). Moscow: Izd-vo inostr. lit-ry (Publ. House Foreign Lit.), 1963. 829 p. (in Russian)].
- Hampe J., Schreiber S., Krawczak M. Entropy-based SNP selection for genetic association studies // J. Hum. Genet. 2003. V. 114. Iss. 1. P. 36–43.
- Kang G., Zuo Y. Entropy-based joint analysis for two-stage genome-wide association studies // J. Hum. Genet. 2007. V. 52. Iss. 9. P. 747–756.
- Legendre P., Legendre L. Multidimensional qualitative data. Developments in environmental modeling // Numer. Ecol. 1998. N. 20. P. 207–245.
- Orlóci L., Orlóci M. Data analysis in ecology and related fields. London, Canada: UWO, 1995. 279 p.
- Pan G. Related Information measures for the associations of earth-science variables // Mathem. Geol. 1995. V. 27. P. 609–632.

## SPECIFICS OF GROWTH BY DIAMETER OF RED MALE CONES AND YELLOW MALE CONES FORMS OF SCOTS PINE

A. E. Konovalova, M. E. Konovalova, A. V. Pimenov

V. N. Sukachev Institute of Forest, Russian Academy of Science, Siberian Branch  
Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch  
Akademgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation

---

E-mail: annkonovalov@mail.ru, markonovalova@mail.ru, pimenov@ksc.krasn.ru

Ecotopic analysis of the Scots pine *Pinus sylvestris* L. population structure based on the ratio of intraspecific forms – red male cones *P. s. f. erythranthera* Sanio and yellow male cones *P. s. f. sulfuranthera* Kozubow was performed in the plantations in the Shira steppe of the Republic of Khakassia. It was found that the part of red male cones form trees is  $(22.5 \pm 1.9) \%$ , while in extreme growth conditions associated with a distinct lack of moisture or, in contrast, seasonal excess moisture, the share of their participation increases. A statistically significant relationship between the color of male generative structures and the stand DBH in various ecotopic conditions was identified by the information analysis. The trees' yellow male cones form has larger stem diameters in the optimal and seasonal excess moisture content. The trees' red male cones form has best radial growth in the most xerophytic conditions; a high abundance in seasonal excess moisture conditions and in high-density plantations, also characterizes them. The results obtained show that the less common red male cones form of the Scots pine is an adaptively significant «element» of intraspecific diversity, providing a functional «safety margin» of populations and their stability in extreme growing conditions.

**Keywords:** *Pinus sylvestris* L., artificial stands, intraspecific biodiversity, sample plot, stem diameter, intraspecies structure, Shira steppe, Republic of Khakassia.

**How to cite:** Konovalova A. E., Konovalova M. E., Pimenov A. V. Specifics of growth by diameter of red male cones and yellow male cones forms of Scots pine // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2020. N 3. P. 63–72 (in Russian with English abstract and references).