

УДК 574.38:674.032.475.442

ЭКОТИПИЧЕСКАЯ ОБУСЛОВЛЕННОСТЬ СООТНОШЕНИЯ ЖЕЛТО- И КРАСНОПЫЛЬНИКОВОЙ ФОРМ В ЮЖНОСИБИРСКИХ ПОПУЛЯЦИЯХ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ¹

© 2020 г. А. В. Пименов^{а, *}, А. Е. Коновалова^а, М. Е. Коновалова^а, Г. Б. Кофман^а, Т. С. Седельникова^а, С. П. Ефремов^а

^аИнститут леса им. В.Н. Сукачева СО РАН — обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН, Академгородок, 50/28, Красноярск, 660036 Россия

*E-mail: pimenov@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 06.02.2019 г.

После доработки 05.09.2019 г.

Принята к публикации 06.06.2020 г.

Впервые проанализированы связи соотношения числа деревьев желто- и краснопыльниковой форм сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и экотипических условий с использованием взаимной энтропии подсистем и частной информации. Установлено, что структура популяций сосны обыкновенной имеет статистически значимую связь с характеристиками экотопа. Долевое участие деревьев краснопыльниковой формы увеличивается в пессимальных для вида условиях произрастания. Исследования проведены в двух географо-климатических зонах юга Сибири.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, полиморфизм, взаимная энтропия, частная информация, структура связи, тип условий местопроизрастания, бонитет, группы типов леса.

DOI: 10.31857/S0024114820060078

Внутривидовое разнообразие сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) определяется экологически обусловленным внутривидовым соотношением интразональных морфотипов (форм) и уникальных онтогенетических модификаций (Правдин, 1964; Мамаев, Махнев, 1996; Пименов, Седельникова, 2012; и др.).

При этом одним из наиболее четких признаков внутривидовой формовой дифференциации популяций сосны является окраска микростробилов — мужских генеративных структур, диагностируемая на уровне желтопыльниковой (f. *sulfurantha* Kozubow) и краснопыльниковой (f. *erythrantha* Sanio) форм (Козубов, 1962; Правдин, 1964). Поскольку процент участия этих форм *P. sylvestris* в различных частях ареала, а нередко и в смежных контрастных экотопах неодинаков, предполагается, что данное соотношение отражает физиолого-физиологическую поливариантность вида (Некрасова, 1959, 1960; Козубов, 1962; Черепнин, 1980; Дудник и др., 2006; Седельникова и др., 2007; Пименов и др. 2011, 2014; Новикова, 2012; Тарханов, Бирюков, 2013).

Предыдущими исследованиями выявлялось строение популяций по соотношению деревьев желто- и краснопыльниковой форм (Козубов, 1962; Правдин, 1964; Черепнин, 1980; Особенности формирования ..., 1984; и др.) и в лучшем случае оценивалась достоверность различий этих структур в контрастных условиях произрастания. Целью нашего исследования являлась конкретизация статистических связей желто- и краснопыльниковой форм *P. sylvestris* с условиями произрастания.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования охватывают разнообразные местопроизрастания сосны обыкновенной на юге Сибири в двух различных, репрезентативных по своим природно-климатическим условиям для региона в целом, районах: Назаровско-Минусинской межгорной впадине (семигумидный сектор) и на Западносибирской равнине в пределах междуречья Оби и Томи (гумидный сектор).

В семигумидном климатическом секторе Алтае-Саянской горной области ксероморфные сосняки, анализируемые в настоящей работе, занимают типичные для юга Сибири боровые и петрофитные экотопы Назаровско-Минусинской межгорной впадины (53.0°–54.5° с.ш., 89.5°–92.0° в.д.; 400–

¹ Исследование выполнено при поддержке Комплексной программы фундаментальных исследований СО РАН «Междисциплинарные интеграционные исследования» на 2018–2020 гг. (проект № 45).

Таблица 1. Встречаемость деревьев желто- и краснопыльничковой форм в различных экотопах

Пробная площадь	Группа типов леса	Трофотоп	Гигротоп	Класс бонитета	Долевое участие деревьев различных форм, %*
Назаровско-Минусинская межгорная впадина					
1, 2	Лишайниковая остепненная	A	0	V-V6	44 ± 6.0 56 ± 6.0
3, 4	Олиготрофно-разнотравная	B	1	V	27 ± 5.5 73 ± 5.5
5, 6	Ритидиевая	B	2	III	22 ± 2.1 78 ± 2.1
7–18	Остепненно-разнотравная	A–C	1–2	III–IV	2 ± 0.1 98 ± 0.1
19, 20	Разнотравная	B–C	3	II	1 ± 1.0 99 ± 1.0
21, 22	Мезофильно-разнотравная	B–C	2–3	II–IV	14 ± 3.0 86 ± 3.0
23–25	Вейниково-разнотравная	B–C	1–2	II–IV	18 ± 0.7 82 ± 0.7
26–29	Травяно-болотная	B–C	4–5	IV–V	25 ± 2.7 75 ± 2.7
Западно-Сибирская равнина					
30–32	Брусничная	C	3	Ia–II	3 ± 0.7 97 ± 0.7
33	Кустарничково-осоковая	B	3	V6	6 94
34–37	Лишайниково-зеленомошная	B–C	2	III	9 ± 1.8 91 ± 1.8
38–43	Крапивно-вейниковая	D	4	III–V	20 ± 2.1 80 ± 2.1
44–53	Сфагново-кустарничковая	A–B	4–5	Va–V6	26 ± 2.2 74 ± 2.2
54–58	Кустарничково-сфагновая	A	5	V6	46 ± 1.8 54 ± 1.8

* В числителе – краснопыльничковая форма, в знаменателе – желтопыльничковая форма. Примечание. Трофотоп: A – бедный, B – относительно бедный, C – относительно богатый, D – богатый. Гигротоп: 0 – очень сухой, 1 – сухой, 2 – свежий, 3 – влажный, 4 – сырой, 5 – мокрый (по С.П. Погребняку, 1968).

650 м над ур. моря) (Растительный покров ..., 1976).

В гумидном климатическом секторе в южнотаежной подзоне Западно-Сибирской равнины (56.0° – 57.0° с.ш., 82.0° – 89.5° в.д.) объекты исследования включают древостой в болотных и суходольных экотопах (Седельникова, 2008; Пименов, 2015).

Проанализированные данные по 58 пробным площадям представлены в табл. 1.

Таксация древостоев проводилась методом сплошного перечета с определением форм сосны по окраске микростробилов. Для характеристики экотопических условий были выбраны относительно стабильные во времени комплексные показатели: класс бонитета древостоя, тип условий местопроизрастания, группа типов леса.

Класс бонитета древостоя использован в работе в качестве интегрального показателя качества условий местопроизрастания, детерминирован-

ного комплексом климатических и почвенных условий произрастания (Орлов, 1927). Он определяется по бонитетной шкале М.М. Орлова, созданной на основании высот древостоев в возрасте 100 лет.

Специфика лесорастительных условий оценивалась по методике Алексеева–Погребняка (Погребняк, 1968), принятой в лесоведении и практике лесного хозяйства для характеристики участков по совокупности действующих на растительность почвенно-гидрологических факторов (эдафотопы). В соответствии с ней определены трофотопы (от А до D) и гигротопы (от 0 до 5).

В качестве комплексной характеристики биогеоценоза рассмотрены группы типов леса. Они, в соответствии с эколого-фитоценотической схемой В.Н. Сукачева (1972), объединяют лесные растительные сообщества, близкие по климатическим и эдафическим условиям, производительности, составу всех ярусов растительности и характеру функционирования.

Анализ связи между структурой популяции сосны и выбранными признаками условий проводился теоретико-информационным методом. В отличие от простой оценки разнообразия с помощью энтропии Шеннона, использовалось разложение энтропии системы, позволяющее численно оценить связь подсистем на основе взаимного ограничения их разнообразия (Legendre P., Legendre L., 1998; Orloci et al., 2002; Stone, 2015; Коновалова и др., 2015; и др.). Такой подход хорошо зарекомендовал себя в естественных науках (Yockey, 1992; Pan, 1995, 2005; Hampe et al., 2003; и др.), так как имеет ряд преимуществ: не зависит от распределения данных, применим к номинальным переменным и нулевым значениям, численно выражает силу связи, дает возможность анализа структуры связи.

Соотношение деревьев желто- и краснопыльничковой форм (подсистема X) и различные признаки условий произрастания – классы бонитета, гигротопы, трофотопы, группы типов леса (подсистема Y) – рассматривались как части единой системы. Каждой пробной площади соответствовало определенное число деревьев желто- и краснопыльничковой форм в пересчете на 100 деревьев и фиксированная характеристика условий, которые группировались в таблицу сопряженности, включающую данные по всем пробным площадям определенной территории. Для такой таблицы вычислялись энтропия подсистем, общая взаимная энтропия системы и полная взаимная информация (Кульбак, 1967; Cover, Thomas, 1991; Stone, 2015). Проверка достоверности связи подсистем проводилась путем сравнения общей взаимной информации с минимальной статистически значимой общей взаимной информацией,

рассчитываемой для каждой матрицы с заданным уровнем статистической значимости (Krippendorff, 1986; Pan, 1995).

Сравнение величин связи между системами выполнялось с использованием коэффициента нормированной информации $R_{X|Y}$, имеющего такой же смысл, как и коэффициент детерминации в регрессионном анализе (Елисеева, 1982; Коновалова и др., 2015). Коэффициент $R_{X|Y}$ определяет часть разнообразия подсистемы X, объясняемую подсистемой Y. Значения $R_{X|Y} = 0$ и $= 1$ относятся к независимым и эквивалентным подсистемам, соответственно.

Индивидуальная взаимосвязь доли деревьев желто- и краснопыльничковой форм с заданным значением какого-либо признака условий (состояний x_i и y_j) оценивалась по величине частной информации $I_{y_j \leftrightarrow x_i}$ о каждом состоянии одной подсистемы (y_j), получаемой при известных состояниях другой (x_i):

$$I_{y_j \leftrightarrow x_i} = \lg \frac{P_{ij}}{p_i r_j},$$

где P_{ij} – вероятность состояния (x_i, y_j) объединенной системы; r_j – вероятность состояния y_j подсистемы Y; p_i – вероятность состояния x_i подсистемы X.

Положительное значение частной информации $I_{y_j \leftrightarrow x_i} > 0$ показывает степень соответствия (связь) состояний x_i и y_j . В случае, если $I_{y_j \leftrightarrow x_i} < 0$, можно говорить о нехарактерности сочетания двух состояний, их “уникальности”. Нулевое значение частная информация $I_{x_i \leftrightarrow y_j}$ принимает, когда заданные состояния подсистем x_i и y_j не связаны (Кофман и др., 2016).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Во всех анализируемых популяциях *P. sylvestris* в целом преобладает желтопыльничковая форма (табл. 1). Среднее доленое участие деревьев краснопыльничковой формы составляет $22.9 \pm 2.7\%$ на Западно-Сибирской равнине и $13.6 \pm 2.5\%$ – в Назаровско-Минусинской межгорной впадине. Связь между числом деревьев с различной окраской мужских генеративных структур и рассматриваемыми признаками условий местопроизрастания является статистически достоверной на общепринятом уровне значимости ($p = 0.05$). Однако влияние различных признаков на структуру популяций существенно различается (рис. 1). В двух рассмотренных районах исследования наименьшую связь с числом деревьев желто- и краснопыльничковой форм в популяциях сосны имеют трофность почв и бонитет древостоя. Наиболь-

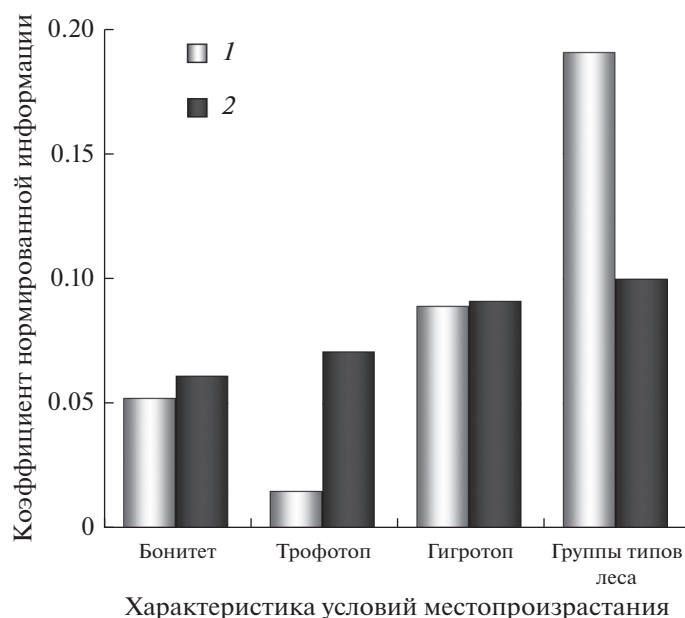


Рис. 1. Влияние признаков условий местопроизрастания $R_{X|Y}$ на структуру популяций сосны обыкновенной по числу деревьев желто- и краснопыльничковой форм. 1 – Назаровско-Минусинская межгорная впадина; 2 – Западно-Сибирская равнина.

шие значения коэффициента нормированной информации соответствуют условиям увлажнения почв (гигротопам) и группам типов леса.

Несмотря на низкие значения $R_{X|Y}$, для бонитета примечательна структура этой взаимосвязи (рис. 2). Положительная связь числа деревьев краснопыльничковой формы имеется только при низких классах бонитета. Для Назаровско-Минусинской межгорной впадины 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. На Западно-Сибирской равнине эта величина составляет в насаждениях с IV классом бонитета 0.2 бита, V классом – 0.29 бита, Va классом – 0.41 бита. Таким образом, деревья краснопыльничковой формы произрастают в насаждениях с любым классом бонитета, но вероятность произрастания дерева краснопыльничковой формы снижается по мере улучшения качества условий местопроизрастания. Эта тенденция более детально прослеживается при анализе связи структуры популяций сосны с эдафическими условиями.

Слабое влияние почвенного плодородия на структуру популяций сосны по соотношению желто- и краснопыльничковой форм (рис. 1), вероятнее всего, связано со значительной толерантностью сосны к данному фактору. В структуре этой связи (рис. 3) значительная положительная сопряженность числа деревьев краснопыльничковой формы имеется только с крайне бедными почвенно-грунтовыми условиями, относящими-

ся к трофотопу А по классификации Алексеева–Погребняка: песчаными или торфяными на олиготрофных болотах. Отрицательная связь наблюдается у деревьев краснопыльничковой формы с относительно богатыми (трофотоп С) и относительно бедными (трофотоп В) эдафическими условиями, соответствующими оптимальным условиям формирования сосняков (на дерновых и серых лесных почвах). Небольшая положительная связь числа деревьев краснопыльничковой формы имеется с богатыми почвами (трофотоп D), обследованными только на объектах Западно-Сибирской равнины на эвтрофных болотах.

Признаком, более связанным со структурой популяций, является влажность почв (рис. 1). 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). Структура связи соотношения числа деревьев желто- и краснопыльничковой форм с условиями почвенного увлажнения, в целом, хорошо согласуется с характером ее связи с показателем качества условий местопроизрастания: при крайнем недостатке (гигротоп 0 – очень сухие) и избытке влаги (гигротопы 5 – мокрые и 4 – сырые) повышается вероятность участия в популяциях краснопыльничковой формы (рис. 4). И, напротив, в оптимальных для сосны условиях (гигротопы 3 – влажные, 2 – свежие и 1 – сухие) связь носит от-

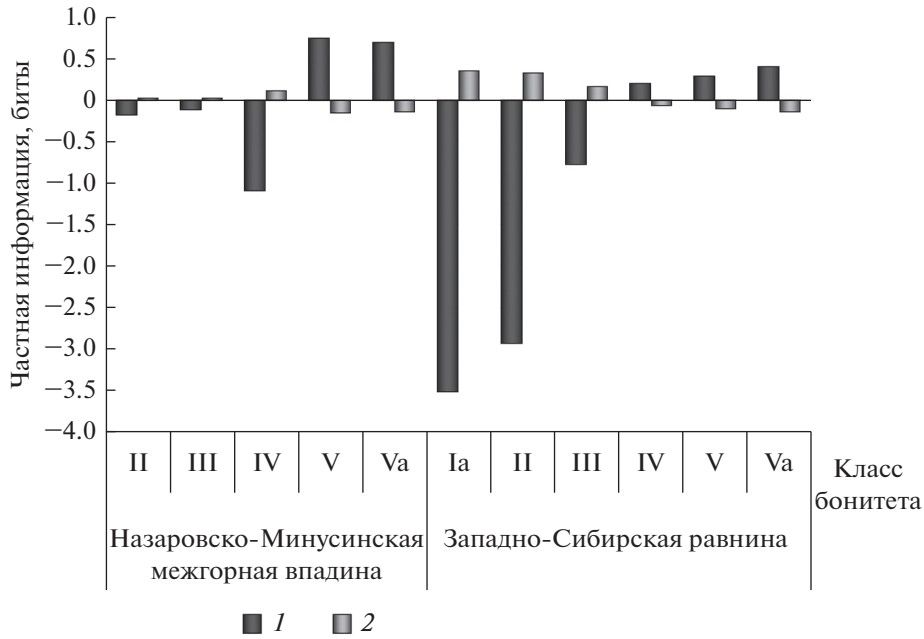


Рис. 2. Структура связи соотношения числа деревьев красно- и желтопыльниковой форм в популяциях сосны обыкновенной и классов бонитета древостоя. На рис. 2–5: 1 – *P. sylvestris* f. *erythranthera*, 2 – *P. sylvestris* f. *sulfuranthera*.

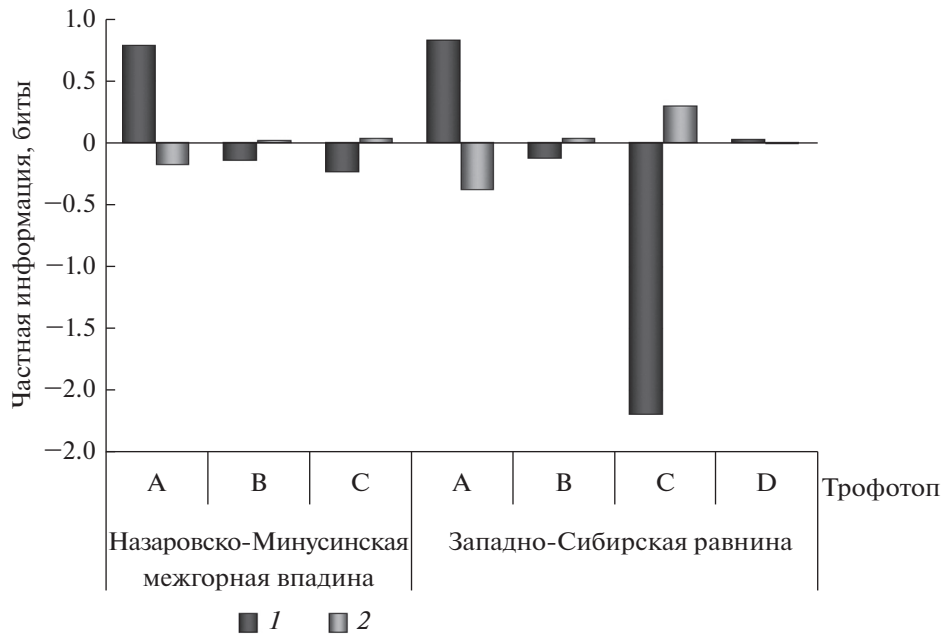


Рис. 3. Структура взаимосвязи соотношения числа деревьев f. *erythranthera* и f. *sulfuranthera* в популяциях *P. sylvestris* и условий почвенного плодородия. Обозначения см. рис. 2.

рицательный характер. Иными словами, деревья краснопыльниковой формы встречаются в оптимальных условиях увлажнения почв реже, чем при случайном распределении.

Максимальная сопряженность соотношения желто- и краснопыльниковой форм обнаружена с

группами типов леса (рис. 1). Последние являются наиболее детальным из рассмотренных показателем условий местопроизрастания, учитывающим сходство климатических, орографических, эдафических факторов и определяемым на основании индикаторных свойств растительности.

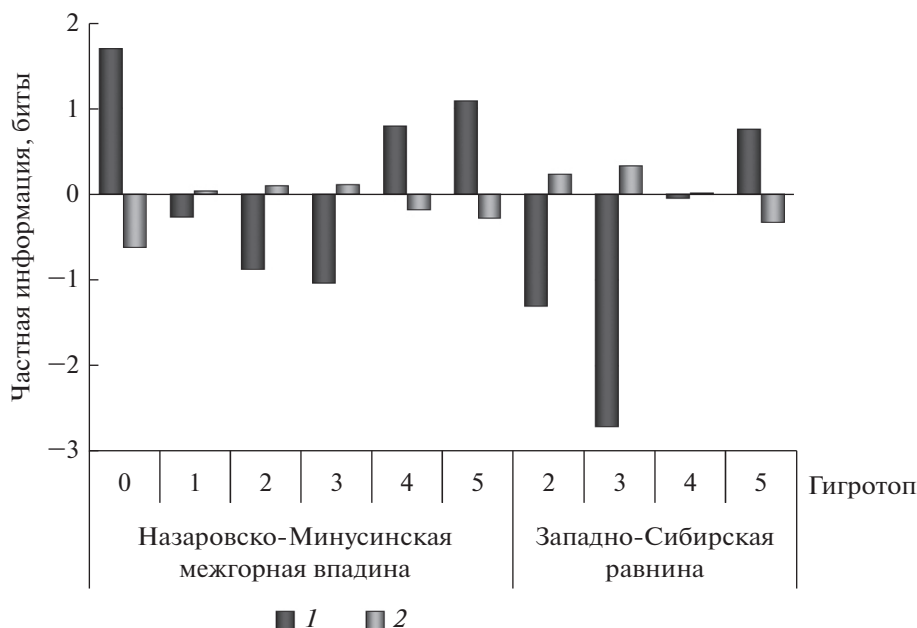


Рис. 4. Структура взаимосвязи соотношения числа деревьев *f. erythranthera* и *f. sulfuranthera* в популяциях *P. sylvestris* и условий почвенного увлажнения. Обозначения см. рис. 2.

Соответственно, наибольшая взаимосвязь соотношения числа деревьев желто- и краснопыльничковой форм в популяциях сосны с этим признаком доказывает зависимость структуры популяции от всего комплекса экологических факторов.

Увеличение числа деревьев краснопыльничковой формы сопряжено с ухудшением условий произрастания. В частности, повышается вероятность присутствия деревьев краснопыльничковой формы в кустарничково-сфагновой и травяно-болотной группах типов леса в условиях избыточного увлажнения и в лишайниковой остепненной, олиготрофно-разнотравной и ритидиевой группах в экстремально сухих и олиготрофных условиях (рис. 5). Напротив, наименьшая вероятность участия в составе древостоев краснопыльничковой формы соответствует группам типов леса, характеризующим условия, приближающиеся к оптимальным для произрастания сосны: разнотравной, остепненно-разнотравной и брусничной, а также кустарничково-осоковой и лишайниково-зеленомошной. Встречаемость деревьев краснопыльничковой формы, близкая к случайной, наблюдается в мезофильно-разнотравной, сфагново-кустарничковой, вейниково-разнотравной и крапивно-вейниковой группах типов леса на довольно богатых влагообеспеченных почвах.

Таким образом, различия в структуре популяций по соотношению желто- и краснопыльничковой и форм обусловлены широким спектром экологических условий. Для Назаровско-Минусинской межгорной впадины и Западносибирской

равнины в пределах междуречья Томи и Оби соотношение в популяциях сосны обыкновенной числа деревьев желто- и краснопыльничковой форм имеет статистически значимую связь с условиями местопроизрастания на уровне экотопа. Это совпадает с результатами исследований, проведенными в других регионах – бассейне Северная Двина (Дудник и др., 2006; Тарханов, Бирюков, 2013), Карелии, на Кольском полуострове (Козубов, 1962) и Центральном Кавказе (Темботова и др., 2017). Численность деревьев краснопыльничковой формы в популяциях сосны обыкновенной возрастает в неблагоприятных эдафических условиях. Это означает, что деревья краснопыльничковой формы проявляют повышенную выживаемость в экстремальных условиях. Этот результат хорошо согласуется с тем, что физиологическая природа разнокачественности желто- и краснопыльничковой форм во многом определяется высоким содержанием антоцианов в мужских шишках краснопыльничковой формы, адаптивно значимым для растений в экстремальных условиях их произрастания (Некрасова, 1959; Козубов, 1962; Наквасина, Бедрицкая, 2002). Это также подтверждается результатами исследования сезонной динамики биохимических показателей у желто- и краснопыльничковой форм сосны, обнаружившими относительное увеличение концентрации стрессовых белков в хвое деревьев краснопыльничковой формы (Аганина, Тарханов, 2016), и подтверждает предположение об определяющей роли лимитирующих факторов в органи-

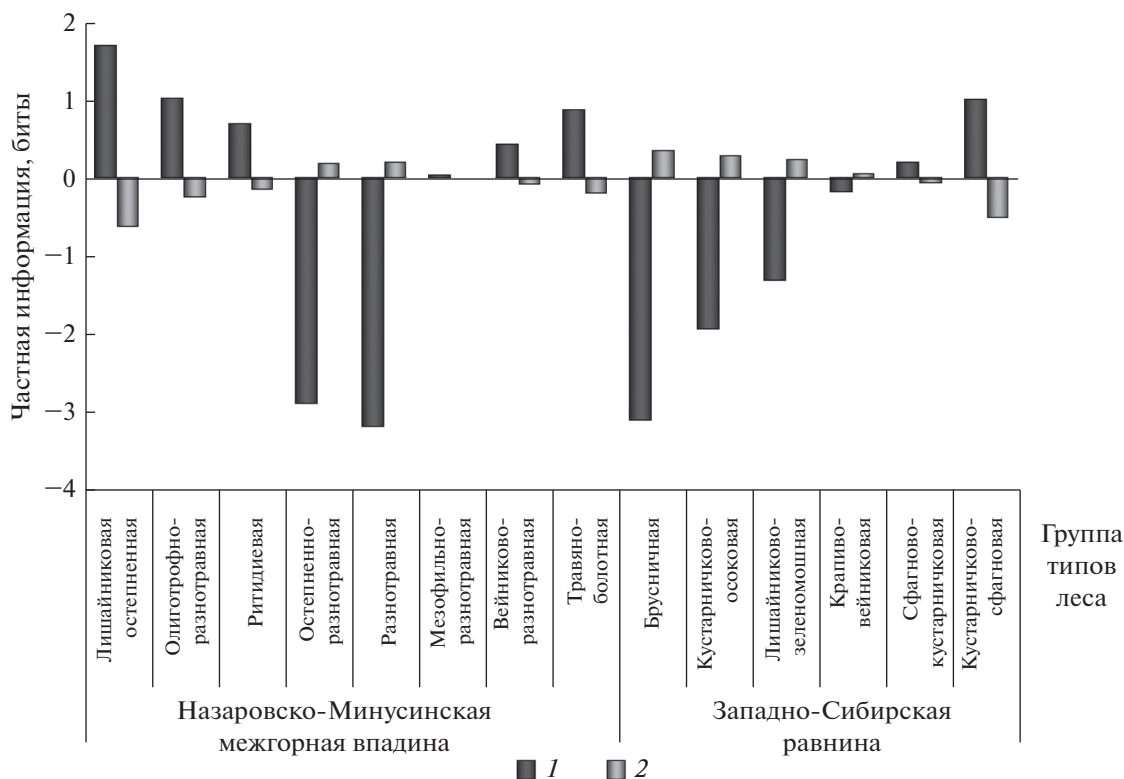


Рис. 5. Структура взаимосвязи соотношения числа деревьев *f. erythranthera* и *f. sulfuranthera* в популяциях *P. sylvestris* и групп типов леса. Обозначения см. рис. 2.

зации формовой структуры популяций сосны (Новикова, 2012). Для обследованной нами на фоне общих климатических и зональных особенностей территории юга Сибири таким фактором выступает влажность почв.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты конкретизируют связь желто- и краснопыльничковой форм сосны обыкновенной с признаками условий местопроизрастания, раскрывая функциональную роль поливариантности вида в разнообразных природно-климатических условиях юга Сибири.

Анализ структуры связей в популяциях сосны обыкновенной позволяет рассматривать желто- и краснопыльничковую формы в качестве генетически обусловленных, “маркирующих” соответственно пессимальные и оптимальные условия произрастания. Данные формы сосны обыкновенной являются генетически обособленными компонентами внутривидового разнообразия, обеспечивающими устойчивость вида в широком диапазоне факторов среды.

На юге Сибири экотипические условия оказывают существенное влияние на соотношение числа деревьев желто- и краснопыльничковой форм в популяциях сосны обыкновенной. Максималь-

ное влияние на структуру популяций оказывают признаки, в большей степени характеризующие лимитирующий фактор почвенного увлажнения — гиротоп и группа типов леса.

В контрастных биоклиматических секторах юга Сибири — гумидном и семигумидном — участие деревьев желтопыльничковой формы максимально в популяциях сосны обыкновенной из оптимальных условий произрастания. Напротив, краснопыльничковая форма увеличивает свое присутствие в сосновых древостоях пессимальных почвенных условий — экстремально сухих или избыточно увлажненных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аганина Ю.Е., Тарханов С.Н. Изменчивость биохимических показателей и адаптация краснопыльничковой и желтопыльничковой форм сосны (*Pinus sylvestris* L.) в условиях избыточного увлажнения // Известия Самарского НЦ РАН. 2016. Т. 18. № 2. С. 10–14.
- Дудник С.В., Тарханов С.Н., Щекалёв Р.В. Фенотипическая изменчивость сосны на территории Северо-Двинского бассейна // Актуальные проблемы лесного комплекса. Брянск: БГИТА, 2006. Вып. 15. С. 16–18.
- Елисеева И.И. Статистические методы измерения связей. Л.: Изд-во Ленингр. университета, 1982. 136 с.

- Козубов Г.М. О краснопыльничковой форме сосны обыкновенной // Ботанический журн. 1962. Т. 47. № 2. С. 276–280.
- Коновалова М.Е., Кофман Г.Б., Коновалова А.Е. Сопряженность признаков рельефа и типов леса в горных условиях // География и природные ресурсы. 2015. № 2. С. 177–182.
- Кофман Г.Б., Коновалова М.Е., Коновалова А.Е. Интегральная и парциальная сопряженность растительности и элементов рельефа // Интенсификация лесного хозяйства России: проблемы и инновационные пути решения: Матер. Всеросс. науч.-практич. конф. с междунар. участием. Красноярск, 19–23 сентября 2016 г. Красноярск: Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, 2016. С. 117–119.
- Кульбак С. Теория информации и статистика. М.: Наука, 1967. 408 с.
- Мамаев С.А., Махнев А.К. Проблемы биологического разнообразия и его поддержания в лесных экосистемах // Лесоведение. 1996. № 5. С. 3–10.
- Наквасина Е.Н., Бедрицкая Т.В. Изменчивость потомства сосны обыкновенной различного географического происхождения по цвету пыльников // Там же. 2002. № 3. С. 18–22.
- Некрасова Т.П. О значении желтой и розовой окраски мужских шишек у видов *Pinus* // Ботанический журнал. 1959. Т. 44. № 7. С. 975–978.
- Некрасова Т.П. Плодоношение сосны в Западной Сибири. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1960. 132 с.
- Новикова Т.Н. Сибирские климатипы сосны в географических культурах Западного Забайкалья // Хвойные бореальной зоны. 2012. Т. 30. № 1–2. С. 140–144.
- Орлов М.М. Лесоустройство. Л.: Изд-во журн. “Лесное хозяйство, лесопромышленность и топливо”, 1927. 1120 с.
- Особенности формирования популяции сосны обыкновенной / Отв. ред. Некрасов В.И. М.: Наука, 1984. 128 с.
- Пименов А.В. Биоразнообразие сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в контрастных экотопах юга Сибири: Дис. ... д-ра биол. наук (03.02.01). Красноярск: Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, 2015. 346 с.
- Пименов А.В., Седельникова Т.С. Качественная оценка формового разнообразия сосны обыкновенной в лесоболотных комплексах Западной Сибири // Хвойные бореальной зоны. 2012. Т. 30. № 1–2. С. 157–161.
- Пименов А.В., Седельникова Т.С., Ефремов С.П. Морфология и качество пыльцы желто- и краснопыльничковой форм *Pinus sylvestris* в болотных и суходольных условиях произрастания (Томская область) // Ботанический журн. 2011. Т. 96. № 3. С. 367–376.
- 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.
- Погребняк П.С. Общее лесоводство. М.: Колос, 1968. 440 с.
- Поликарпов Н.П., Чебакова Н.М., Назимова Д.И. Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск: Наука, 1986. 226 с.
- Правдин Л.Ф. Сосна обыкновенная (изменчивость, внутривидовая систематика и селекция). М.: Наука, 1964. 190 с.
- Растительный покров Хакасии / Под ред. Куминовой А.В. Новосибирск: Наука, 1976. 421 с.
- Седельникова Т.С. Дифференциация болотных и суходольных популяций видов семейства *Pinaceae* Lindl. (репродуктивные и кариотипические особенности): Дис. ... д-ра биол. наук (03.00.05). Красноярск: Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, 2008. 323 с.
- Седельникова Т.С., Пименов А.В., Ефремов С.П., Муратова Е.Н. Особенности генеративной сферы сосны обыкновенной болотных и суходольных популяций // Лесоведение. 2007. № 4. С. 44–50.
- Сукачев В.Н. Основы лесной типологии и биогеоценологии. Л.: Наука, 1972. Т. 1. 420 с.
- Тарханов С.Н., Бирюков С.Ю. Формовое разнообразие *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в бассейне Северной Двины // Растительные ресурсы. 2013. Т. 49. Вып. 4. С. 481–490.
- Темботова Ф.А., Моллаева М.З., Пшегусов Р.Х. Изменчивость пыльцы желто- и краснопыльничковой форм сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на территории национального парка “Приэльбрусье” (Центральный Кавказ) // Известия Дагестанского государственного педагогического университета. Естественные и точные науки. 2017. Т. 11. № 4. С. 55–61.
- Черепнин В.Л. Изменчивость семян сосны обыкновенной. Новосибирск: Наука, 1980. 183 с.
- Cover T.M., Thomas J.A. Elements of information theory. N.Y.: John Wiley&Sons, 1991. 542 p.
- Hampe J., Schreiber S., Krawczak M. Entropy-based SNP selection for genetic association studies // Human Genetics. 2003. № 114. P. 36–43.
- Krippendorff K. Information theory: structural models for qualitative data. Newbury Park: SAGE Publications, 1986. 96 p.
- Legendre P., Legendre L. Numerical ecology. Amsterdam: Elsevier, 1998. № 20. 853 p.
- Orloci L., Anand M., Pillar V.D. Biodiversity analysis: issues, concepts, techniques // Community Ecology. 2002. V. 3. № 2. P. 217–236.
- Pan G.C. Related information measures for the associations of earth-science variables // Mathematical geology. V. 27. № 5. 1995. P. 609–632.
- Stone J.V. Information theory: A tutorial introduction. Sheffield: Sebtel Press, 2015. 243 p.
- Yockey H.P. Information theory and molecular biology. Cambridge: Cambridge University Press, 1992. 428 p.
- Yockey H.P. Information theory, evolution and the origin of life. Cambridge: Cambridge University Press, 2005. 259 p.

Ecotype Conditionality of the Ratio of the Yellow and Red Anther Forms in Scots Pine Populations of the Southern Siberia

A. V. Pimenov^{1,*}, A. E. Konovalova¹, M. E. Konovalova¹, G. B. Kofman¹,
T. S. Sedelnikova¹, and S. P. Yefremov¹

¹Forest Institute, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences,
Akademgorodok, 50, bldg. 28, Krasnoyarsk, 660036 Russia

*E-mail: pimenov@ksc.krasn.ru

For the first time the correlation of the number of yellow and red anther forms of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and the ecotope conditions was studied using the relative entropy of subsystems and self-information. It was determined that the structure of the pine populations has a statistically relevant correlation with the ecotope characteristics. The fraction of the red anther form of pine increases in the pessimal growth conditions. The studies were conducted within the two geographical climatic zones of the South of Siberia.

Keywords: Scots pine, polymorphism, relative entropy, self-information, correlations structure, growth conditions type, growth class, forest types groups.

Acknowledgements: The research was carried out with the financial support of the Complex Program of the fundamental research of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences "Interdisciplinary integration research" for 2018–2020 (project №45).

REFERENCES

- Aganina Y.E., Tarkhanov S.N., *Izmenchivost' biokhimicheskikh pokazatelei i adaptatsiya krasnopyl'nikovoi i zheltopyl'nikovoi form sosny (Pinus sylvestris L.) v usloviyakh izbytochnogo uvlazhneniya* (Variability of biochemical indicators and adaptation of f. (var.) erythranthera Sanio and f. (var.) sulfuranthera Kozubow forms of the pine (*Pinus sylvestris* L.) in the conditions of excess humidification), *Izvestiya Samarskogo NTs RAN*, 2016, Vol. 18, No. 2, pp. 10–14.
- Cherepnin V.L., *Izmenchivost' semyan sosny obyknovЕННОI* (Variability of seeds of Scots pine), Novosibirsk: Nauka, 1980, 183 p.
- Cover T.M., Thomas J.A., *Elements of information theory*, New York: John Wiley&Sons, 1991, 542 p.
- Dudnik S.V., Tarkhanov S.N., Shchekalev R.V., *Polimorfizm sosny na Evropeiskom Severe Rossii* (Polymorphism of pine in Arctic zone of European part of Russia), *Aktual'nye problemy lesnogo kompleksa*, 2006, Vol. 15, pp. 16–19.
- Eliseeva I.I., *Statisticheskie metody izmereniya svyazei* (Statistical methods of assessment of linkages), Leningrad: Izd-vo LGU, 1982, 136 p.
- Hampe J., Schreiber S., Krawczak M., *Entropy-based SNP selection for genetic association studies*, *Human Genetics*, 2003, Vol. 114, No. 1, pp. 36–43.
- Kofman G.B., Konovalova M.E., Konovalova A.E., *Integral'naya i partial'naya sopryazhennost' rastitel'nosti i elementov rel'efa* (total and partial contingency of vegetation and relief elements), *Intensification of the Russian forest management: problems and innovative solutions*, Proc. of the All-Russian research and technical Conf. with international participation. Krasnoyarsk, 19–23 September 2016, Krasnoyarsk: Institut lesa im. V.N. Sukacheva SO RAN, 2016, pp. 117–119.
- Konovalova M.E., Kofman G.B., Konovalova A.E., *Sopryazhennost' priznakov rel'efa i tipov lesa v gornykh usloviyakh* (The conjugation of relief features and forest types in mountain conditions), *Geografiya i prirodnye resursy*, 2015, No. 2, pp. 177–182.
- Kozubov G.M., *O krasnopyl'nikovoi forme sosny obyknovЕННОI* (Red male cone form of a Scots pine), *Botanicheskii zhurnal*, 1962, Vol. 47, No. 2, pp. 276–283.
- Krippendorff K., *Information theory: structural models for qualitative data*, Newbury Park: SAGE Publications, 1986, 96 p.
- Kullback S., *Information theory and statistics*, Moscow: Nauka, 1967, 408 p.
- Legendre P., Legendre L., *Numerical ecology*, Amsterdam: Elsevier science B.V., 1998, 853 p.
- Mamaev S.A., Makhnev A.K., *Problemy biologicheskogo raznoobraziya i ego podderzhaniya v lesnykh ekosistemakh* (Problem of biological diversity and its maintenance in forest ecosystems), *Lesovedenie*, 1996, No. 5, pp. 3–10.
- Nakvasina E.N., Bedritskaya T.V., *Izmenchivost' potomstva sosny obyknovЕННОI razlichnogo geograficheskogo proiskhozhdeniya po tsvetu pyl'nikov* (Variability of the male cone colors of the generation of a Scots pine from different geographic locations), *Lesovedenie*, 2002, No. 3, pp. 18–22.
- Nekrasova T.P., *O znachenii zhelttoi i rozovoi okraski muzhskikh shishek u vidov Pinus* (Concerning the yellow and red color of the male cones of *Pinus* species), *Botanicheskii zhurnal*, 1959, Vol. 44, No. 7, pp. 975–978.
- Nekrasova T.P., *Plodonoshenie sosny v Zapadnoi Sibiri* (Fruiting of pines in West Siberia), Novosibirsk: Izd-vo SO AN SSSR, 1960, 131 p.
- Novikova T.N., *Sibirskie klimatipy sosny v geograficheskikh kul'turakh Zapadnogo Zabaikal'ya* (Siberian climatypes of pine in the geographical cultures of Western Transbaikalia), *Khvoynye boreal'noi zony*, 2012, Vol. 30, No. 1–2, pp. 140–144.
- Orlóci L., Anand M., Pillar V.D., *Biodiversity analysis: issues, concepts, techniques*, *Community Ecology*, 2002, Vol. 3, No. 2, pp. 217–236.

- Orlov M.M., *Lesoustroistvo* (Forest surveying), Leningrad: Izd-vo zhurnala "Lesnoe khozyaistvo, lesopromyshlennost' i toplivo", 1927, 1120 p.
- Osobennosti formirovaniya populyatsii sosny obyknovennoi* (Features of the formation of the Scots pine population), Moscow: Nauka, 1984, 128 p.
- Pan G., Related information measures for the associations of earth-science variables, *Mathematical Geology*, 1995, Vol. 27, No. 5, pp. 609–632.
- Pimenov A.V., *Bioraznoobrazie sosny obyknovennoi (Pinus sylvestris L.) v kontrastnykh ekotopakh yuga Sibiri. Dis. ... d-ra biol. nauk* (Biodiversity of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in contrasting ecotopes of southern Siberia. Doctor's biol. sci. thesis), Krasnoyarsk: Institut lesa im. V.N. Sukacheva SO RAN, 2015, 346 p.
- Pimenov A.V., Sedel'nikova T.S., Efremov S.P., Morfologiya i kachestvo pyl'tsy zhelto- i krasnopyl'nikovoi form *Pinus sylvestris* v bolotnykh i sukhodol'nykh usloviyakh proizrastaniya (Tomskaya oblast') (Morphology and quality of pollen grains of the forms of *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) with yellow- and red-colored male cones in bogs and dry valleys in the Tomsk Region), *Botanicheskii zhurnal*, 2011, Vol. 96, No. 3, pp. 367–375.
- Pimenov A.V., Sedel'nikova T.S., Kachestvennaya otsenka formovogo raznoobraziya sosny obyknovennoi v lesobolotnykh kompleksakh Zapadnoi Sibiri (Qualitative assessment of the form diversity of Scots pine in the forest-swamp complexes of Western Siberia), *Khvoynye boreal'noi zony*, 2012, Vol. 30, No. 1–2, pp. 157–161.
- Pimenov A.V., Sedel'nikova T.S., Yefremov S.P., Morfologiya i kachestvo pyl'tsy sosny obyknovennoi v kontrastnykh ekotopakh Khakasii (Morphology and quality of the Scotch pine pollen in contrasting ecotopes of Khakassia), *Lesovedenie*, 2014, No. 1, pp. 57–64.
- Pogrebnyak P.S., *Obshchee lesovodstvo* (General silviculture), M.: Kolos, 1968, 440 p.
- Polikarpov N.P., Chebakova N.M., Nazimova D.I., *Klimat i gornye lesa Yuzhnoi Sibiri* (Climate and montane forests of South Siberia), Novosibirsk: Nauka, 1986, 224 p.
- Pravdin L.F., *Sosna obyknovennaya: izmenchivost', vnutrividovaya sistematika i selektsiya* (Scots pine: variability, intraspecific systematics and selection), M.: Nauka, 1964, 191 p.
- Rastitel'nyi pokrov Khakasii* (Vegetation cover of Khakassia), Novosibirsk: Nauka, 1976, 421 p.
- Sedel'nikova T.S., *Differentsiatsiya bolotnykh i sukhodol'nykh populyatsii vidov semeistva Pinaceae Lindl. (reproduktivnye i kariotipicheskie osobennosti). Dis. ... d-ra biol. nauk* (Differentiation of bog and dryland populations of species of the *Pinaceae* Lindl family (reproductive and karyotypic features). Doctor's biol. sci. thesis), Krasnoyarsk: Institut lesa im. V.N. Sukacheva SO RAN, 2008, 323 p.
- Sedel'nikova T.S., Pimenov A.V., Efremov S.P., Muratova E.N., Osobennosti generativnoi sfery sosny obyknovennoi bolotnykh i sukhodol'nykh populyatsii (Specific features of the generative sphere in Scots pine of bog and dry valley populations), *Lesovedenie*, 2007, No. 4, pp. 44–50.
- Stone J.V., *Information theory: A tutorial introduction*, Sheffield: Sebtel Press, 2015, 243 p.
- Sukachev V.N. *Izbrannye trudy. Osnovy lesnoi tipologii i biogeotsenologii* (Selecta. Fundamentals of forest typology and biogeocoenology), Leningrad: Nauka, 1972, Vol. 1, 420 p.
- Tarkhanov S.N., Biryukov S.Y., Formovoe raznoobrazie *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) v basseine Severnoi Dviny (Form diversity of *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) in Northern Dvina basin), *Rastitel'nye resursy*, 2013, Vol. 49, No. 4, pp. 481–490.
- Tembotova F.A., Mollaeva M.Z., Pshegusov R.K., Izmenchivost' pyl'tsy zhelto- i krasnopyl'nikovoi form sosny obyknovennoi (*Pinus sylvestris* L.) na territorii natsional'nogo parka "Priel'brus'e" (Tsentral'nyi Kavkaz) (The pollen variability of red-anther and yellow-anther forms of the Scots pine (*Pinus Sylvestris* L.) in the territory of the national park "Prielbrusye" (Central Caucasus)), *Izvestiya Dagestanskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta. Estestvennye i tochnye nauki*, 2017, Vol. 11, No. 4, pp. 55–61.
- Yockey H.P., *Information theory and molecular biology*, Cambridge: Cambridge University Press, 1992, 428 p.
- Yockey H.P., *Information theory, evolution and the origin of life*, Cambridge: Cambridge University Press, 2005, 259 p.