

ФОРМОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ НА ЮГЕ СИБИРИ (НА ПРИМЕРЕ ПОПУЛЯЦИЙ ИЗ ТРЕХ РАЗНЫХ ЛЕСОРАСТИТЕЛЬНЫХ ЗОН)

Т.Н. Новикова, Д.И. Назимова

Институт леса им В.Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия
660036, Красноярск, Академгородок 50, ИЛСОРАН, т. (3912) 49-44-47, факс (3912) 43-36-86

Анализируется формовое разнообразие природных популяций сосны из трех разных климатических районов на юге Приенисейской Сибири. Исследованные популяции располагаются в Красноярской лесостепи с семигумидным климатом, в предгорных смешанных лесах (подтайге) с гумидным климатом и в низкогорных смешанных лесах с пергумидным (избыточно влажным) климатом. Селекционно значимые морфо-физиологические признаки имеют достоверные различия. Масса семян, цвет семян и другие генетически обусловленные признаки дифференцируют популяции в контрастных по увлажнению климата местообитаниях, тогда как другие демонстрируют стабильность. Результаты могут быть использованы для прогноза ответной реакции вида на изменения климата, а также для плантационного лесоразведения в этих регионах.

The form diversity of *Pinus sylvestris* L. native population from three different climatic regions on the Prieniseian Siberia South is analyzed. The studied areas are located in Krasnoyarsk forest-steppe with semihumid climate, in piedmont mixed coniferous forests with humid climate and in low-mountain mixed forest (West Sayan) with perhumid climate. The selectively meaning morpho-physiological signs have significant differences. The mass, color of seeds and the other genetically caused features differentiate the populations of Scotch pine in contrast regimes of climate moisture (humidity), while the others demonstrate the stability. The results may be used for prediction of Scotch pine response to future climate change as well as for plantation silviculture in these regions.

ВВЕДЕНИЕ

Вопросы систематики внутривидовых подразделений *Pinus sylvestris* L. обсуждались многими исследователями и имеют длительную историю. Для выявления внутривидовой дифференциации сосны обыкновенной обычно привлекаются анатомические, физиологические и морфологические признаки вегетативных и генеративных органов (Фомин, 1940; Правдин, 1964; Мамаев, 1973; Тараканов, 1997; Видякин, 1999; Путенихин, 2000; Орлова, 2001). Исследования показали, что изучение генетически обусловленных фенотипических признаков генеративных органов является наиболее эффективным методом для выявления внутривидовой дифференциации и таксономических построений. Исследование полиморфизма древесных растений у границ ареалов и в изолированных популяциях позволяет выявить устойчивые и продуктивные формы, которые могут быть использованы в селекционных и интродукционных испытаниях (Милютин, 1998; Ирошников, 1998).

В ряде современных работ подчеркивается необходимость дальнейшего более углубленного исследования сосны обыкновенной как одного из основных лесообразующих видов, особенно в слабо изученных районах азиатской части ареала (Санников, 2004). В данной работе приведены некоторые итоги анализа, проведенного на юге Приенисейской части ареала сосны на фоне относительно теплого, но контрастного по степени увлажнения климата.

Более ранними исследованиями установлено, что сосна на юге Сибири на протяжении всей вто-

рой половины голоцена, т.е. более 3-4 тыс. лет назад, уже являлась одним из видов-доминантов лесных сообществ на территории современной лесостепной и подтаежной зон Приенисейской Сибири (Кошкарлова, 1972). Вместе с тем конкуренция со стороны темнохвойных – пихты, кедра и ели – ограничивала степень распространения и господства сосны в условиях более влажного климата. Так, во влажные климатические эпохи сосняки уступали свои позиции лесам из пихты, осины, а местами и кедра, имеющим специфический состав травяного покрова и подлеска, нехарактерный для бореальной тайги, но сходный с неморальными лесами, имеющими в примеси широколиственные виды – дуб, липу и др.

Такие условия сохраняются и в настоящее время в отдельных лесорастительных районах Алтае-Саянской горной области (пояс низкогорных черневых лесов) и могут считаться самыми крайними по степени увлажнения климата и одновременно оптимальными по теплообеспеченности. Здесь естественное произрастание сосны еще возможно в отдельных экотопах (Ермоленко, 1978), тогда как господство принадлежит осине и пихте. Основная часть ареала сосны на юге Сибири находится в подтайге и в лесостепи.

Задачей данного исследования был анализ генотипической структуры популяций по селекционным признакам и лесоводственным показателям в связи с отмеченными различиями в зональном ряду: лесостепь – предгорная подтайга – низкогорные черневые леса. Ниже приведены данные, полученные по всем сравниваемым объектам.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Основным объектом в красноярской лесостепи явился участок "Погорельского бора", представляющего массив **сосняков зеленомошной и разнотравной групп типов леса**. Исследуемое насаждение II класса бонитета характеризуется полнотой 0,7, составом 10С ед. Б, покров разнотравно-бруснично-зеленомошный, подлесок отсутствует. Массив расположен на плоском водоразделе, сложенном древнеаллювиальными отложениями (галечниками, песками и супесями). Почвы дерново-подзолистые, по температурному режиму являются сезонномерзлотными и относятся к резконтинентальному подтипу. Под пологом соснового леса они нередко промерзают на глубину до 160-180 см.

Второй объект исследований расположен у подножия Николаевской сопки (крутизна склона 2-3°) в подтаежной зоне, которая тянется узкой полосой вдоль Енисея и по своей территориальной приуроченности образует переход от лесостепи к горной тайге Приенисейского округа. Подтайга представлена преимущественно **сосняками разнотравно-осочковой, орляково-разнотравной и бруснично-разнотравной групп типов леса**, широко распространенными ранее. Сосновые леса издавна подвергаются эксплуатации, поэтому в настоящее время основные площади заняты смешанными молодняками с различной долей участия хвойных (Бабинцева и др., 1987). Исследуемое насаждение представлено сосняком осочково-разнотравным III класса бонитета, с полнотой 0,6, составом 9С1Б, в подлеске черемуха, рябина.

Третьим объектом послужило естественное на-

саждение сосны в предгорье хр. Кулумыс в черном поясе Западного Саяна с избыточно-влажным климатом (Садовнича, 1978). Здесь исследовался **сосняк широколиственно-папоротниковый** с примесью березы на пологом склоне северо-западной экспозиции, крутизной 6-7°. На южном и западном склонах встречаются сосняки осочково-орляково-разнотравные, широко распространенные в низкогорной подтайге, граничащей с черным поясом. Мхи практически отсутствуют. Возобновление сосны очень слабое, более обильны подрост осины, березы, пихты и кедра, хотя на сосновой вырубке нет ни пней, ни крупных деревьев кедра и пихты. Можно заключить, что сосна была здесь господствующим видом, по крайней мере, все последние 200-250 лет, а виды темнохвойных могли периодически появляться и исчезать после пожаров, регулярно повторяющихся в подтайге. Таблица 1 позволяет сравнить все три района по климату и другим природным условиям. Климатические показатели характеризуются с использованием ранее опубликованных данных (Поликарпов и др., 1986). Климат низкогорных черных лесов классифицируется как пергумидный, с показателем потенциальной эвапотранспирации ППЭ 0,3-0,5 и менее, тогда как в подтайге он гумидный, с достаточно широким диапазоном варьирования по относительному увлажнению (ППЭ 0,4-0,8), а в лесостепной зоне - семигумидный (ППЭ 0,8-1,0) (Назимова и др., 2005). Эти различия в относительном увлажнении климата, при сходстве уровней теплообеспеченности, согласно выдвигаемой гипотезе, могут быть решающим фактором в дифференциации популяций сосны.

Таблица 1 - Краткая характеристика районов произрастания сосновых насаждений

Физико-географическая провинция	Координаты, с.ш.-в.д.	Почва	Высота над уровнем моря, м	Период с $T \geq 5^{\circ}C$, дни	Сумма температур, $^{\circ}C$		Среднегодовая температура воздуха, $^{\circ}C$	Сумма осадков за год, мм
					≥ 5	≤ 0		
Красноярская лесостепь («Погорельский бор»), сосняк разнотравно-бруснично-зеленомошный								
Пред-саянская	56°20'-92°45'	Дерново-средне-подзолистая легко суглинистая	320	149	1968	2513	-1,3	410
Левобережье Енисея («Николаевская сопка»), предгорная подтайга, Сосняк осочково-разнотравный								
Пред-саянская	55°45'-93°00'	Дерново-карбонатная	250-260	154	2092	1971	0,5	485
Предгорье Западного Саяна, черновой пояс, Сосняк широколиственно-папоротниковый								
Западно-Саянская	53°25'-92°25'	Дерново-средне-подзолистая средне-тяжело-суглинистая	420	158	2202	2180	0,2	714

В исследованиях использовалась общепринятая методика изучения изменчивости древесных растений (Мамаев, 1972) и «Методика изучения внутри-

видовой изменчивости древесных пород» (Ирошников и др., 1973). Отбор участков для закладки пробных площадей проводился с учетом возрас-

тной структуры древостоев и типов леса. Для сравнения были выбраны спелые насаждения одинакового класса возраста **80-100 лет**. Полнота исследуемых насаждений, по таксационным описаниям, составляла 0,6-0,7. Выборка по каждому насаждению составляла не менее 30 деревьев, с замерами всех таксационных показателей. Условия местобитания близки к зональным по показателям климата. Для оценки окраски семян использовались методические указания Л.Ф. Правдина (1964) и В.Л. Черепнина (1982). Жизнеспособность семян определялась с помощью рентгенографического метода (Щербакова, 1965).

Начало исследований относится к 2003-2004 гг., часть результатов опубликована ранее (Новикова, 2005).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследуемые насаждения сосны, являясь условно одновозрастными, различаются по показателям роста. Наибольшие средние показатели высоты характерны для насаждений в «Погорельском бору» и черневом поясе Западного Саяна, наименьшие в подтайге, что очевидно связано с меньшим возрастом.

Таблица 2 - Показатели роста и толщина сучьев у сосны обыкновенной в разных лесорастительных условиях

Средняя высота, м				Средний диаметр, см				Соотношение деревьев с разной толщиной сучьев, %		
X±m	δ	V, %	P, %	X±m	δ	V, %	P, %	Тонкие	Средние	Толстые
Красноярская лесостепь, «Погорельский бор»										
28,5±0,20	0,9	4,2	0,8	32,4±1,0	5,5	17,0	3,1	76,7	23,3	-
Левобережье Енисея «Николаевская сопка»										
24,3±0,35	1,3	5,3	1,0	37,5±1,4	7,9	21,1	3,8	44	23	33
Предгорье Западного Саяна										
27,5±0,30	1,8	6,4	1,1	49,9±1,3	7,5	15,0	2,6	6,7	53,3	40,0

Сосняки черневого пояса характеризуются максимальным диаметром и высокой долей участия деревьев со средними и толстыми сучьями. Эти признаки, как и высокая сбежистость стволов, являются характерными для всей популяции сосняков черневой полосы с избыточной влажностью климата. В сосняке «Погорельского бора» 77% доля деревьев с тонкими сучьями. Предгорные сосняки (в районе Николаевской сопки) занимают промежуточное положение

по данным признакам. Наиболее ценными в селекционном отношении являются высокополнотные сосняки «Погорельского бора» с полндревесными стволами и тонкими сучьями.

По форме грубой коры различий между популяциями низкогорий Саяна и другими популяциями не выявлено.

Подавляющее большинство составляют деревья пластинчатокорой формы. Чешуйчатокорая форма, наиболее уязвимая к воздействию пожаров, в насаждениях представлена крайне редко.

Таблица 3 - Характеристика некоторых признаков сосны в популяциях

Размеры пластин грубой коры, см			Угол ветвления, град.	Протяженность грубой коры по стволу, %	Возраст хвои	
длина	ширина	глубина			деревьев	подроста
Красноярская лесостепь, «Погорельский бор»						
20,0	4,3	1,4	48,5	14	3,5	2,6
Левобережье Енисея, «Николаевская сопка»						
20,7	4,6	1,5	77,5	25	3,4	2,5
Предгорье Западного Саяна						
21,3	5,0	2,2	61,0	39	3,2	2,2

Протяженность грубой коры по стволу наименьшая в популяции «Погорельского бора» и максимальная в черневых сосняках, что сближает по этому признаку черневые и таежные популяции. Сосняк из предгорной подтайги занимает переходное положение.

По форме кроны выделяется 5 основных категорий: узкоконусовидная, конусовидная, ширококонусовидная, неправильноконусовидная и овальная. В популяции «Погорельского бора» преобладают деревья с высоко поднятой узкоконусовидной

кроной – признаками, характеризующими раннее очищение ствола от сучьев, и отсутствуют ширококонусовидные формы деревьев.

Популяции различаются по очищению деревьев от сучьев. В данном случае очищение от сучьев характеризуется комплексом косвенных признаков и связано с протяженностью кроны по стволу, углом прикрепления скелетных ветвей к стволу дерева и толщиной ветвей. Наибольший угол ветвления у сосны из предгорной подтайги и черневого пояса Саяна.

Таблица 4 - Распределение деревьев в популяциях по форме кроны и протяженности живой кроны по стволу, %

Узко-конусо- видная	Средне- конусо- видная	Широко-конусо- видная	Неправильно- конусо- видная	Овальная	Протяженность кроны, %
Красноярская лесостепь, «Погорельский бор»					
66,0	20,0	-	6,7	6,7	20
Левобережье Енисея «Николаевская сопка»					
30,0	16,0	13,0	37,0	4,0	38
Предгорье Западного Саяна					
35,5	35,5	6,6	19,2	3,2	38

При выявлении внутривидового разнообразия сосны использовались количественные и качественные признаки генеративных органов – размеры и форма шишек. В результате исследований было выявлено сходство по данным признакам популяций «Погорельского бора» и предгорной подтайги. Различия недостоверны на всех уровнях значимости при определении *t*- критерия Стьюдента. Размеры шишек варьируют на низком и среднем уровне изменчивости и характеризуют категорию крупных шишек по классификации Л.Ф. Правдина (1964). Однако распределение шишек по классам крупности показало, что наибольшая изменчивость показателей длины шишек выявлена в популяции в предгорье Западного Саяна, здесь обнаруживается 5 их категорий, в том числе 10,3% составляют деревья с очень крупными шишками и 17,2% - деревья с очень мелкими шишками. В «Погорельском бору» выделено 4, а в популяции из предгорной подтайги 3 категории крупности шишек (рисунок 1).

Исследуемые популяции достоверно различаются по форме шишек: так средние значения коэффициента формы шишек (отношение ширины шишки к ее длине) варьируют от 0,48 до 0,51. По этим признакам шишки из «Погорельского бора» и предгорной подтайги по классификации А.С. Мамаева (1972) определяются как конические, а в низкогорье Саян – как продолговатые.

Достаточно информативным показателем потенциальной семенной продуктивности является число семенных чешуй в шишках (Правдин, 1964; Третьякова, 1996). Слабо различаясь по общему числу семенных чешуй в шишках (69-71 шт.), популяции достоверно различаются по числу развитых семенных чешуй в них (таблица 5). Так наибольшее среднее их число (61 шт.) характерно для сосны в предгорной подтайге. Сосне в популяциях «Погорельского бора» и предгорий Кулумынского хр. свойственны меньшие значения данного признака (55-56 шт.). Общее число и число развитых семенных чешуй в шишках проявляют прямую связь с показателями теплообеспеченности местообитаний, отраженных в таблице 1. Снижение данных показателей с ухудшением местообитаний отмечалась также в сосняках Приангарья (Кузьмина, 1978). Эти показатели, являясь маркерами популяций и характеризую потенциальную семенную продуктивность, положительно коррелируют с показателями полнотелости образцов и числом пол-

нозернистых семян в шишке.

Структура популяции по доле участия деревьев с разной длиной шишек

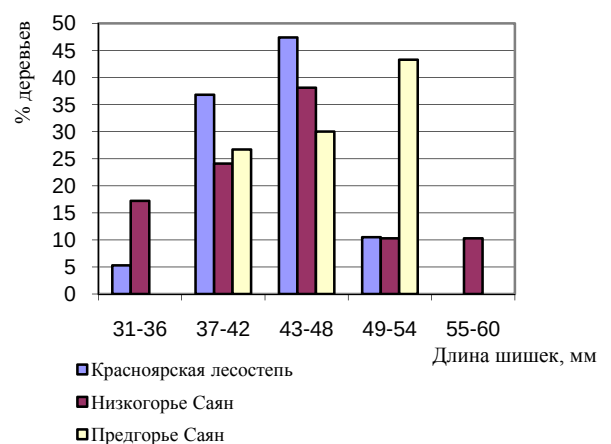


Рисунок 1 - Распределение деревьев с разной длиной шишек в популяциях Приенисейского региона

В популяциях выявлено 5 категорий деревьев по форме апофизов женских шишек. Значительно меньшим разнообразием характеризуется популяция в предгорье Кулумынского хребта, некоторое сходство по данному признаку свойственно первым двум популяциям. Из таблицы 6 видно, что во всех популяциях преобладают деревья с плоской формой апофизов у шишек и это особенно характерно для сосны в черневом поясе, произрастающей в условиях избыточно влажного климата.

Структура популяций оценивалась также по признаку цвета зрелых женских шишек. Частота встречаемости разных цветовых категорий в популяциях различна. Преобладание категории серых шишек характерно для насаждений Красноярской лесостепи и предгорий Кулумынского хребта. В насаждении Николаевской сопки данная категория отсутствует, здесь в большей степени представлены шишки бежевых и серо-бежевых тонов, а также серо-зеленоватых оттенков. Наряду с перечисленными категориями здесь значительную долю составляют деревья с шишками темно-бурых и светло-коричневых оттенков – 6,1 и 9,1%.

Встречаются (15,2%) деревья с шишками неоднородными по окраске, у таких шишек одна из сторон имеет более темный по сравнению с основным цветом оттенок, например, коричневый

или темно-бурый. Шишки этих деревьев при наличии сильного освещения потенциально способны вырабатывать коричневый пигмент. Как известно, эта способность свойственна деревьям в

насаждениях, произрастающих на склонах световых экспозиций и в южных районах ареала.

Вполне очевидно, что данный признак свидетельствует о специфике генофонда данной популяции.

Таблица 5 - Морфометрические показатели женских шишек сосны

Длина, мм			Ширина, мм			Число семенных чешуй в разных частях женской шишки, шт.		
X±m	V, %	P, %	X±m	V, %	P, %	Развитых	Недоразвитых	Общее
Красноярская лесостепь, «Погорельский бор»								
44,2±0,8	9,3	1,9	21,5±0,6	13,0	2,6	54,6	14,2	68,8
Левобережье Енисея, «Николаевская сопка»								
46,4±0,9	10,7	2,0	22,8±0,4	8,3	1,5	61,0	10,3	71,3
Предгорье Западного Саяна								
44,0±1,3	15,7	3,4	21,1±0,6	15,3	2,8	56,4	12,7	69,1

Таблица 6 - Состав популяций по доле участия деревьев с разной формой апофиза женских шишек, %

Плоская	Плоская/бугорчатая	Плоская/крючковатая	Бугорчатая	Бугорчато/крючковатая
Красноярская лесостепь «Погорельский бор»				
40,8	30,0	3,0	21,0	5,2
Левобережье Енисея «Николаевская сопка»				
48,5	30,5	3,0	6,0	6,0
Предгорье Западного Саяна				
66,7	20,0	-	10,0	3,3

Средний показатель массы 1000 шт. семян в популяциях варьирует в небольших пределах от 6,6 до 7,1г. В насаждении лесостепной зоны (Погорельский бор) и в насаждении подтаежной зоны (Николаевская сопка) масса семян имеет близкие значения (таблица 8). Достоверные различия показателей данного признака (на 5% уровне значимости) обнаружены у сосны в «Погорельском бору» и в Предгорье Кулумынского хребта. Внутрипопуляционная изменчивость данного признака оценивается низким (11%) в «Погорельском бору» и сред-

ним (13-14,6%) уровнем в предгорной подтайге и черном поясе.

Амплитуда колебания данного признака близка у сосняков «Погорельского бора» и низкогорий Западного Саяна, в этих популяциях встречаются также самые мелкие семена (5,0-5,1г). Наиболее крупные семена встречаются в популяции предгорной подтайги («Николаевская сопки»). Распределение деревьев на 4 категории по крупности семян обнаружило следующую структуру популяций (рисунок 2).

Таблица 7 - Распределение деревьев сосны (%) в популяциях по цвету шишек

Серые	Бежевые	Серо-бежевые	Бежевые с подпалиной	Серо-зеленоватые	Серо-зеленоватые с подпалиной	Темно-бурые	Светло-коричневые
Красноярская лесостепь, «Погорельский бор»							
55,0	8,3	-	-	35,0	1,7	-	-
Левобережье Енисея, «Николаевская сопка»							
-	15,0	27,3	9,1	27,3	6,1	6,1	9,1
Предгорье Западного Саяна							
73,3	10,0	16,7	-	-	-	-	-

Таблица 8 - Качество семян в популяциях сосны, произрастающих в разных экологических условиях

Масса 1000 шт. семян, г	Число полнозернистых семян в 1 шишке, шт.	Полнозернистость, %	Число пустых семян в 1 шишке, шт.
Красноярская лесостепь, «Погорельский бор»			
7,1 (Lim 5,1-8,5)	10,8 (Lim 1,2-36)	76,0	1,8
Левобережье Енисея, «Николаевская сопка»			
6,9 (Lim 5,6-9,3)	15,1 (Lim 1,6-27,3)	87,7	2,2
Предгорье Западного Саяна			
6,6 (Lim 5,0-8,8)	15,6 (Lim 0,1-35)	80,3	3,4

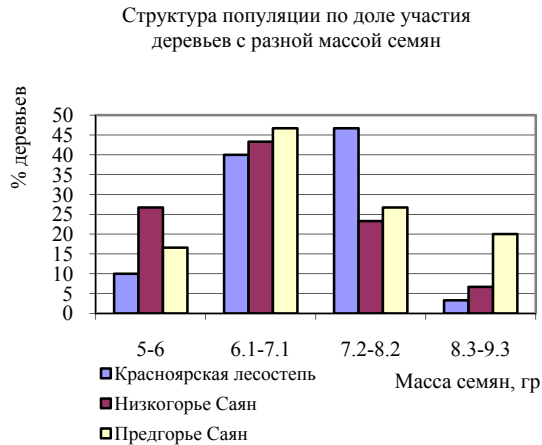


Рисунок 2 - Распределение деревьев с разной массой семян в популяциях Приенисейского региона

При общей тенденции преобладания темносеменных форм -72,5% в «Погорельском бору» и 63,3% в предгорной подтайге, генотипический состав популяций по признаку «цвет семян» имеет существенные различия. Наибольшим разнообразием характеризуется популяция, произрастающая у подножия Николаевской сопки (таблица 9). В Предгорье Кулумысского хребта в популяции отсутствует ряд оттенков светлосеменных форм, но преобладает (90%), по сравнению с исследуемыми популяциями, доля участия темносеменных форм. Эта особенность характеризует популяции, произрастающие в условиях избыточно влажного климата, что согласуется с выводами в более ранних работах (Черепнин, 1982; Новикова, 2007).

Сравнительный анализ показал, что ряд наследственно закрепленных признаков (размеры шишек, вес семян) наиболее изменчивы в популяции предгорий Кулумысского хр. Широкое варьирование адаптивных признаков, очевидно, связано с эволюцией генофонда в условиях неустойчивого климатического режима, на границе черневых лесов и подтайги. Наиболее стабильны эти признаки в географически близких популяциях «Погорельского бора» и «Николаевской сопки». Способность сосны к формированию качественных семян в исследуемых популяциях свидетельствует о высоком репродуктивном потенциале вида в лесостепи, предгорной подтайге и черневом поясе.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, три исследованных объекта представляют собой три локальные популяции, образующие части единого регионального комплекса популяций на юге Приенисейской Сибири. Непрерывность ареала сосны в диапазоне 54-56° с.ш. свидетельствует об отсутствии барьеров для обмена генетическим материалом между популяциями в пределах данного регионального комплекса. Вместе с тем выявленные различия позволяют классифицировать их как климатические экотипы. При этом популяция «Погорельского Бора» является не только климатически, но и эдафически отличной от двух других, отражая боровые местообитания в лесостепной зоне.

Популяция сосны в предгорной подтайге наиболее полиморфна и характеризуется наибольшей изменчивостью по ряду признаков, что свидетельствует о ее высокой устойчивости. Однако в современных условиях ее распространению препятствует успешная конкуренция со стороны мелколиственных пород (березы, осины), также находящих здесь свой оптимум.

Популяции сосны в черневом поясе Кулумысского хр. отличаются от популяций красноярской лесостепи и низкогорной подтайги рядом признаков, значимых в селекционном отношении. Выявленные особенности сосновых ценопопуляций, достаточно редких в черневом поясе, подтверждают исходную гипотезу о влиянии высокой гумидности климата на особенности морфогенеза и формирования ряда отличительных признаков ценопопуляций на предгорьях Кулумысского хр. Предположение о самостоятельном пути развития климатипа сосны в этом районе Западного Саяна согласуется и с данными палеографов, согласно которым сосна еще в недалеком прошлом (300-500 лет назад) здесь имела более прочные позиции. Специфика структуры популяций обусловлена дифференциацией генофонда под воздействием естественного отбора в конкретных физико-географических и климатических условиях. Межпопуляционные различия обнаружены на примере наследственных признаков, имеющих таксономическое значение. Различия по признаку массы 1000 шт. семян и высоте поднятия грубой коры по стволу дерева достоверны (на 5% уровне значимости) для насаждений лесостепной зоны из Красноярской лесостепи и подтайги из Предгорий Кулумысского хребта.

Таблица 9 - Распределение деревьев (%) по цвету семян в разных лесорастительных условиях

Черные	Темно-бурые	Темно-серые	Темно-коричневые	Коричневые	Светло-коричневые	Серо-коричневые	Светло-бурые	Светло-серые
Красноярская лесостепь, «Погорельский бор»								
41,5	3,4	24,2	3,4	-	13,8	6,9	3,4	3,4
Левобережье Енисея, «Николаевская сопка»								
45,7	-	1,3	8,4	7,9	16,8	10,4	4,8	4,7
Предгорье Западного Саяна								
26,6	36,7	6,7	6,7	13,3	10,0	-	-	-

Достоверные различия определяются также в представительстве цветосеменных форм, состав которых является специфичным для изученных насаждений, различающихся по степени гумидности климата. Формовой состав и изменчивость признаков в популяциях представляет интерес для прогноза поведения различных климатических экотипов сосны в условиях потепления климата на юге Сибири, при разных сценариях изменения режима теплообеспеченности и влажности.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Бабинцева, Р.М. Рост и развитие культур кедр в условиях Приенисейской подтайги / Р.М. Бабинцева, В.Н. Горбачев, Б.Ф. Куличихин // Искусственное лесовосстановление в Сибири – Красноярск: ИЛиД СО АН СССР, 1987. – с. 15-25.
- Видякин, А.И. Популяционная структура сосны обыкновенной – основа генетико-селекционного улучшения вида / А.И. Видякин // Генетико-селекционные основы улучшения лесов. - Воронеж: НИИЛГиС, 1999. – С. 219-224.
- Ермоленко, П.М. Экологические факторы современного распространения сосны в Западном Саяне / П.М. Ермоленко // Экология. – 1978. – № 2. – С. 67-79.
- Ирошников, А.И. Методика изучения внутривидовой изменчивости древесных пород [Текст] / А.И. Ирошников [и др.]. - М. – 1973. - 31 с.
- Ирошников, А.И. О генотипическом составе популяций сосны обыкновенной в юго-восточной части ареала / А.И.Ирошников // Селекция хвойных пород Сибири. Красноярск, 1978. - С. 76-95.
- Ирошников, А.И. Состояние и проблемы сохранения генетического фонда в лесах России – Зволен // Программы сохранения и постоянного воспроизводства лесных генетических ресурсов в новых независимых государствах бывшего СССР // А.И.Ирошников.- Рим: Арбора Публицерс и Междунар. ин-т растительных генетических ресурсов. 1998. – С. 37-41.
- Кошкарлова, В.Л. Семенные флоры торфяников Сибири [Текст] / В.Л. Кошкарлова.- Новосибирск: Наука., 1986.– 126 с.
- Мамаев, С.А. Формы внутривидовой изменчивости растений [Текст] / С.А. Мамаев М.: Наука. 1972. – 283 с.
- Милютин, Л.И. Лесные генетические ресурсы Восточной Сибири / Л.И. Милютин // Программы сохранения и постоянного воспроизводства лесных генетических ресурсов в новых независимых государствах бывшего СССР. – Зволен - Рим: Арбора Публицерс и Междунар. ин-т растительных генетических ресурсов. - 1998. – С. 67-69.
- Назимова, Д.И. Природная и антропогенная динамика структуры низкогорных насаждений на границе подтайги и черневых лесов / Д.И. Назимова, Д.М. Исмаилова // Природная и антропогенная динамика наземных экосистем. Материалы Всерос. конф. Иркутск, 11-15 октября 2005. - Ирк. гос. тех. Ун-т: 2005. – С 362-364.
- Новикова, Т. Н.Изменчивость некоторых и свойств сосны обыкновенной в разных лесорастительных условиях Средней Сибири / Т. Н. Новикова // Всероссийская конференция «Природная и антропогенная динамика наземных экосистем». Материалы Всероссийской конференции, Иркутск, 11-15 октября 2005 г. – С. 125-128.
- Новикова, Т.Н. Анализ потомства цветосеменных форм сосны обыкновенной // Т.Н. Новикова // Лесоведение. -№ 1. - 2007. - С. 36-42.
- Орлова, Л.В. Систематический обзор дикорастущих и некоторых интродуцированных видов рода Pinus L. (Pinaceae) флоры России/ Л.В. Орлова // Новости систематики высших растений. РАН, Ботанический институт им. В.Л. Комарова, Санкт-Петербург, 2001. Т. 33. – С. 3-40.
- Поликарпов, Н.П. Климат и горные леса Южной Сибири [Текст] / Н.П. Поликарпов, Н.М. Чебакова, Д.И. Назимова. – Новосибирск: Наука. Сиб. отделение. 1986. – 226 с.
- Правдин, Л.Ф. Сосна обыкновенная (изменчивость, внутривидовая систематика и селекция) [Текст] / Л.Ф. Правдин. – М.: Наука. 1964. – 189 с.
- Путенихин, В.П. Популяционная структура и сохранение генофонда хвойных видов на Урале. автореф. дисс. ... докт. биол. наук. / В.П. Путенихин. – Красноярск, 2000. – 48 с.
- Садовнича, Е.А. Радиационный режим горных лесов Сибири [Текст] / Е.А. Садовнича. - Новосибирск: Наука, 1986. – 126 с.
- Санников, С.Н. Естественное лесовозобновление в Западной Сибири (эколого-географический очерк) [Текст] / С.Н.Санников, Н.С.Санникова, И.В. Петрова -Екатеринбург: Уро РАН, 2004. ISBN 5-7691-1425-8. – с.
- Тараканов, В.В. Анализ структуры изменчивости количественных признаков в связи с некоторыми проблемами популяционной биологии и селекции сосны обыкновенной / В.В. Тараканов // Генетика и селекция – на службе лесу: Материалы междунар. науч-практ. конф., 28-29 июня 1996 г. – Воронеж: НИИЛГиС, «Квадрат», 1997. – С. 67-71.
- Третьякова, И.Н. Особенности семенной продуктивности макростробила у видов семейства сосновых (Pinaceae) в Сибири / И.Н. Третьякова // Ботанический журнал. 1996. - № 9. - т. № 81. – С. 10-17.
- Черепнин, В.Л. Изменчивость семян сосны обыкновенной [Текст] / В.Л. Черепнин.– Новосибирск: Наука. 1980.– 183 с.
- Щербакова, М.А. Определение качества семян хвойных пород рентгенографическим методом [Текст] / М.А. Щербакова.– Красноярск: Красноярское книжн. Издат, 1965. – 35 с.

Поступила в редакцию 1 августа 2007 г.
Принята к печати 15 сентября 2007 г.