

ВЛИЯНИЕ ТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ И ЗАСУХИ НА ГЕНЕРАТИВНУЮ СФЕРУ ЛЕСОСТЕПНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *PINUS SYLVESTRIS* L.***Н. Ф. Кузнецова**

Всероссийский институт лесной генетики, селекции и биотехнологии
Российская Федерация, Воронеж, 394087, ул. Ломоносова, 105
E-mail: nfsenyuk@mail.ru

Целью исследований является изучение механизмов устойчивости лесостепных популяций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) к воздействию антропогенной нагрузки и гидротермического стресса по шкале «оптимальные годы – слабая – сильная засуха». Объекты исследования – лесные культуры сосны вблизи заповедника (Воронежская область, Рамонский район, контрольный объект) и лесная полоса вдоль автомагистрали М4 Дон (г. Воронеж, опытный объект). В результате работы в разные по климатическим условиям годы проведена сравнительная оценка жизненного состояния опытной и контрольной популяций и установлены пределы изменчивости двух признаков семенной продуктивности (полнозернистость и число семян на шишку) в условиях *ex situ*. Выявлены существенные различия реакции объектов на засуху. Показано, что контрольная популяция сосны реагирует на засуху пропорционально силе погодного стресса. Уровень полнозернистости и коэффициент вариации признака составили в оптимальном 2020 году $80,8 \pm 1,34$ % ($CV = 9,2$ %), в слабую засуху 2014 года $73,7 \pm 1,81$ % ($CV = 13,8$ %), в сильную засуху 2007 года $32,1 \pm 3,4$ % ($CV = 67,7$ %). В оптимальные годы техногенная популяция характеризовалась повышенной изменчивостью признаков ($CV = 45,8$ %), показатели семенной продуктивности ниже контроля на 15–30 %. Размах индивидуальных норм реакции в пересчете на одно дерево выше в 1,7 раз. Дифференциация деревьев на чувствительную, модальную и устойчивую группу генотипов отсутствует. Отклик генеративной сферы на засуху менее интенсивный. Опытная популяция не отреагировала на слабую засуху. В сильную засуху имел место асимметричный контроль алгоритм изменчивости признаков и низкая интенсивность стресс-реакции. Полученные результаты свидетельствуют, что контрольная популяция представляет устойчивую равновесную систему, а опытный объект – слабо неравновесную систему. Обсуждаются механизмы выживания сосны в засуху на экологически благоприятной и техногенно загрязненной территории Воронежской области.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, норма реакции; семенная продуктивность; техногенный стресс; умеренная и сильная засуха.

*Conifers of the boreal area. 2022, Vol. XL, No. 6, P. 502–508***INFLUENCE OF MAN-MADE POLLUTION AND DROUGHT ON THE GENERATIVE SPHERE OF THE FOREST-STEPPE POPULATIONS OF *PINUS SYLVESTRIS* L.****N. F. Kuznetsova**

All-Russian Institute of Forest Genetics, Breeding and Biotechnology
105, Lomonosov str., Voronezh, 394087, Russian Federation
E-mail: nfsenyuk@mail.ru

The aim of the research is to study the mechanisms of resistance of forest-steppe populations of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) to the impact of anthropogenic load and hydrothermal stress on a scale of “optimal years – weak – severe drought”. The objects of the study are forest cultures of pine near the reserve (Voronezh region, Ramon district, control object) and a forest belt along the highway M4 Don (Voronezh city, experimental object). As a result of the work, a comparative assessment of the vital state of experimental and control populations with different levels of anthropogenic pollution was carried out in different climatic conditions in years and the limits of variability of two traits of seed productivity (proportion of plump seeds and number of seeds per cone) under *ex situ* conditions were established. Significant differences between the objects in response to drought were found. It was shown that the control population of pine reacts to drought in proportion to the strength of weather stress. The level of proportion of plump seeds and the variation coefficient were 80.8 ± 1.34 % ($CV = 9.2$ %) in the optimal year 2020, 73.7 ± 1.81 % ($CV = 13.8$ %) in the weak drought of 2014, 32.1 ± 3.4 % ($CV = 67.7$ %) in the severe drought of 2007. The response of the anthropogenic population to the drought is different. In optimal years, the technogenic population was characterized by increased

* Работа выполнена в рамках государственного задания (Регистрационный номер AAAA-A17-117041810012-4, AAAA-A20-120012890083-4).

variability of traits ($CV = 45.8\%$), seed productivity values lower than the control by 15–30 %. The range of individual norm reaction in terms of one tree is 1.7 times higher. There was no differentiation of trees into sensitive, modal and resistant group of genotypes. The generative sphere of pine did not respond to a weak drought. In severe drought, there was an asymmetric control algorithm of trait variability and low intensity of stress response. The results indicate that the control population represents a stable equilibrium system, while the experimental object represents weakly non-equilibrium system. The mechanisms of pine survival in drought in ecologically favorable and technogenic polluted territory of Voronezh region are discussed.

Keywords: Scots pine, norm reaction, seed productivity, anthropogenic stress, moderate and strong drought.

ВВЕДЕНИЕ

Центрально-Черноземный район расположен на юге Русской равнины, характеризуется благоприятным климатом, богатыми черноземными землями и относительно однородным растительным и лесным покровом. Биоклиматические характеристики лесостепи веками поддерживались климатом и лесами (Цветков, 1957; Ciccacese et al., 2012; Kuznetsova et al., 2019). Снижение устойчивости лесов в результате высоких темпов потепления климата может привести к их ослаблению, переходу в более низкое жизненное состояние и даже гибели (Thompson et al., 2009; Ciccacese et al., 2012; Кузнецова, 2020; Состояние лесных ..., 2020). В данном анализе были использованы концепции и базовые модели, согласно которым лесные древесные растения на территории ареала могут находиться в разном жизненном состоянии (ЖС) – равновесной и неравновесной системы (Kramer et al., Igleasias, Whitlock, 2020).

Городские экологические проблемы накладывают отпечаток на развитие лесных древесных растений (Grey et al., 1986; Brandt et al., 2016). Воронеж – самый крупный город Центрально-Черноземного района. В 60-е годы вокруг и внутри городского округа был создан защитный зеленый пояс, большая часть которого представляла производные сосновые леса. В настоящее время население Воронежа увеличилось вдвое, площадь селитебных городских зон повысилась до 600 км². В них вошла часть массивов сосны из защитной зеленой зоны. Парк автомобилей многократно возрос, доля которого в валовом выбросе загрязняющих веществ достигла 90 %, нарушен воздушный бассейн, подземные воды, растительный покров (Беспалова и др., 2015; Назаренко и др., 2015). В Воронеже коэффициент эмиссионной нагрузки в 10 раз выше, чем в Воронежской области ($K = 268$) (Куrolап и др., 2010).

В настоящее время Воронежская область по темпам изменения климата входит в красную зону России. Городские насаждения сосны испытывают кумулятивное воздействие техногенного и климатического прессинга, что негативно отражается на их жизненном состоянии. Мониторинг состояния городской среды и зеленых насаждений принято проводить с помощью видов-индикаторов, к числу которых относится *Pinus sylvestris* L. (Яромишко, 1997; Micieta, Murin, 1998; Kuznetsova, 2012). В России сосна произрастает повсеместно. Ее показатели семенной продуктивности легко тестируются, чутко реагируют на погодный и техногенный стресс (Яромишко, 1997; Kuznetsova, 2012), что определяет актуальность исследований изменчивости нормы реакции, жизненно-

го состояния и механизмов устойчивости популяций сосны на техногенно загрязненной территории.

Цель исследования – изучение нормы реакции признаков семенной продуктивности и закономерностей ее изменения у популяций сосны обыкновенной на экологически благоприятной и техногенно загрязненной территории Воронежа в засушливые годы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Объекты исследования – Ступинский тест-объект (Воронежская обл., Рамонский р-н, 60-летние лесные культуры, контроль, 30 дер.) – типичная по семенной и вегетативной продуктивности лесостепная популяция сосны, объект длительного мониторинга, граничит с Воронежским заповедником (Исаков и др., 1989). Опытная популяция «Московский проспект» – лесная защитная полоса сосны вдоль крупной автомагистрали М4 Дон и в черте г. Воронежа.

Состояние генеративной сферы оценивали по полнотернистости семян (%) и числу семян на шишку (шт.) в урожаях оптимального 2020 года, после слабой 2014 и сильной засухи 2007 года. Сбор шишек производили в октябре с 30 деревьев опытной и контрольной популяции (10–15 шишек с дерева). Полнотернистость определяли, как соотношение числа выполненных семян к общему их числу (полные + пустые). Мелкие капсулы из анализа исключались. Потенциальные нормы реакции признаков для оценки состояния объектов и их внутривидовой структуры разбиты на классы в границах: полнотернистость I – 0,0–24,9 %; II – 25,0–49,9 %; III – 50,0–74,9 %; IV – 75 % и выше; число семян: I – 0,0–9,9; II – 10,0–19,9; III – 20,0–29,9; IV – 30,0 семян и больше. Программа MS Excel-2010 использовалась для статистической обработки данных. Для оценки достоверности между объектами и годами исследований использовали двувыворочный t-критерий с различными дисперсиями.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

При исследовании популяций мы исходили из концепции эколого-ценотических стратегий, согласно которой растения для противостояния стрессу используют две стратегии выживания – смена ниши и удержание ниши (Усманов, Мартынова, 1987; Spiess, 1989). В первом случае большая часть энергетических ресурсов дерева идет на поддержание репродуктивного усилия в онтогенезе, во втором – на обеспечение процессов его онтогенеза. Перераспределение энергии в засуху между вегетативной и генеративной сферой ведет к дифференциации популяций на чувствительные, средние и устойчивые группы генотипов.

На рис. 1, а (нижняя диаграмма) приведены усредненные данные изменчивости нормы реакции и модальных значений признака полнозернистости семян ступинской популяции, полученные в разные оптимальные по погодным условиям годы.

Природно-климатические условия лесостепного района Воронежской области соответствуют биологии вида *Pinus sylvestris* L. В оптимальные годы большинство сосновых лесов находится в состоянии устойчивого равновесия и характеризуются высокой вегетативной и семенной продуктивностью (II бонитет, 4–5 баллов по шкале Каппера) (Kuznetsova et al., 2019).

Мониторинг систем семенного размножения показал, что сосна ступинской популяции находится в равновесном (основном) наиболее стабильном функциональном состоянии. Ее устойчивость, как сложной

динамической системы, проявляется в способности деревьев и популяций сохранять при небольших флуктуациях внешней среды свои количественные характеристики в пределах региональной нормы. Доля инбредных потомств в семенной продукции оптимальных лет минимальна – 7,6 % (Кузнецова, 1996; Kuznetsova, 2012). Модальные значения по полнозернистости семян варьируют в достаточно узких пределах 76,2 – 87,7 %. Модальные значения по числу семян на шишку в разные оптимальные годы варьирует в пределах 19,6 – 26,1 семян (рис. 2, б, нижняя строчка). Кривая изменчивости признака представляет непрерывный вариационный ряд близкий к нормальному распределению. Размах реализованной нормы реакции максимальный и составляет по усредненным данным 5,2–43,8 семян. Разница между максимальным и минимальным показателем более чем в 8 раз.

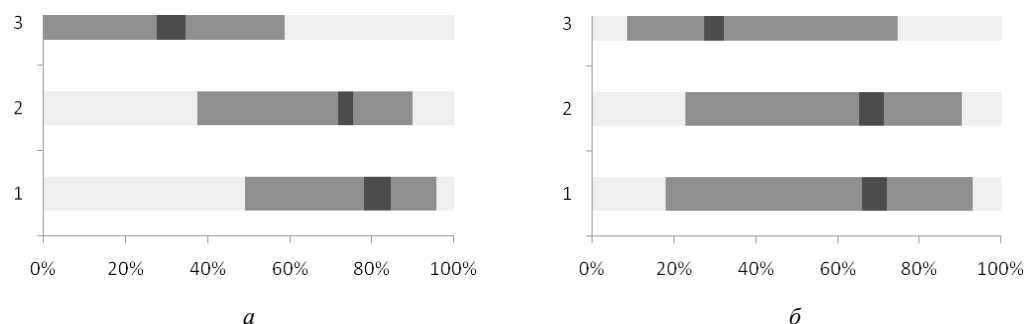


Рис. 1. Норма реакции и ее модальные значения у сосны обыкновенной Ступинского тест-объекта (а) и Московского проспекта (б) по полнозернистости семян:

1 – оптимальные годы; 2 – слабая засуха 2014 года; 3 – сильная засуха 2007 года

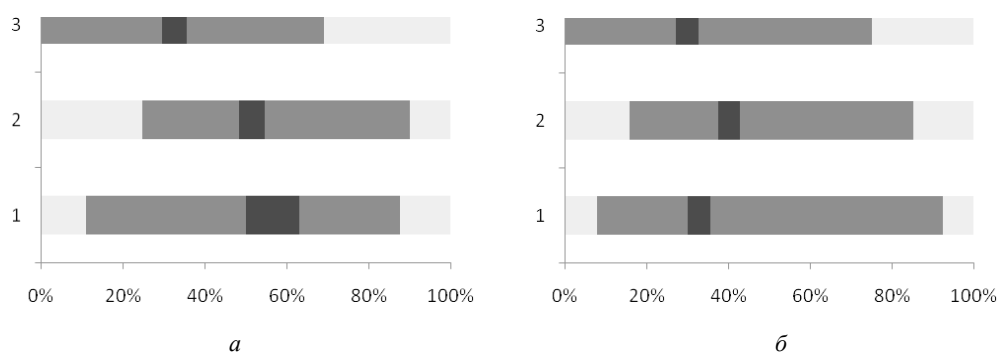


Рис. 2. Норма реакции и ее модальные значения у сосны обыкновенной Ступинского тест-объекта (1) и Московского проспекта (2) по числу семян на шишку:

а – оптимальные годы; 2 – слабую засуху 2014 года; 3 – сильную засуху 2007 года

Биопродуктивность шишек сосны обыкновенной Ступинского тест-объекта и Московского проспекта в оптимальном 2020 г., слабую 2014 и сильную засуху 2007 гг.

Популяция	Полнозернистость семян, %	CV, %	Число семян на шишку, шт.	CV, %
Ступинский тест-объект				
2020 г. опт	80,8±1,34	9,2	28,0±1,36	27,1
2014 г. слабая засуха	73,7±1,81*	13,8	25,7±1,61	34,2
2007 г. сильная засуха	32,1±3,47**	67,7	15,2±1,47*	60,8
Московский проспект				
2020 г. опт	74,8±2,69	19,6	16,4±1,42	45,8
2014 г. слабая засуха	68,3±3,09	25,1	20,0±1,25	35,0
2007 г. сильная засуха	58,4±4,38*	36,8	14,9±1,43	45,8

* Различия между годами достоверны при $P < 0,05$; ** – различия достоверны при $P < 0,01$.

В таблице представлены данные показателей продуктивности шишек на опытном и контрольном объектах в оптимальный для развития генеративной сферы сосны 2020 год, и в годы слабой 2014 и сильной 2007 засух. Урожайность популяции Ступинского тест-объекта в 2020 году составляла $80,8 \pm 1,3$ %, что укладывается в диапазон изменчивости региональной нормы. Индивидуальная изменчивость деревьев в выборке колеблется в довольно узких пределах 56,6–90,4 %. Коэффициент вариации относительно небольшой – 9,2 %. 78 % растений выборки относится к высокопродуктивному VI классу. Распределение представляет кривую с явно выраженной асимметрией.

Среднее число семян составляет $28,0 \pm 1,4$ штук, что несколько превышает ранее установленную верхнюю границу изменчивости региональной нормы оптимальных лет (19,6 – 26,1 шт.). Реализованная норма реакции признака сместилась в область высокопродуктивных III и IV классов (17,3 – 46,2 шт.). Изменилась внутривидовая структура выборки: отсутствуют деревья I класса продуктивности, II-й представлен 4 растениями, III-й класс превышает объем IV-го всего на 2 формы. Коэффициент вариации по числу семян составляет 27,1%, что выше изменчивости показателей полнотерности почти в 3 раза. Таким образом, количественные показатели продуктивности шишек ступинской популяции по данным 22 оптимальных лет колеблются в пределах, крайние границы которых характеризуются достаточно высокой стабильностью, подтверждая, что она развивается в состоянии устойчивого равновесия.

Исходно число засух в лесостепном районе ЦЧР составляло 2–3 в десятилетие. В раннюю засуху генеративная сфера сосны очень чувствительна к гидротермическому стрессу. Репродуктивные стадии отличаются по устойчивости к его воздействию. Наиболее чувствительными стадиями репродуктивного цикла являются мейоз, оплодотворение, ранний эмбриогенез (Романовский, 1993; Kuznetsova, 2012). По срокам все они у сосны приходятся на первую половину вегетационного сезона (апрель–июнь). В ходе отбора удаляется большая часть неустойчивых к засухе генотипов, что ведет к снижению урожая, изменению его генотипического состава и адаптации выживших семян к погодным условиям своего года. Это генетически обусловленный процесс, в реализации которого на популяционном уровне принимают участие такие механизмы, как: 1) подвижность инбридинга и кроссбридинга в рамках свободного опыления; 2) направленный сдвиг индивидуальных норм реакции в пределах нормы реакции вида; и 3) внутривидовая дифференциация деревьев по степени засухоустойчивости (Kuznetsova, 2012). В изменении генотипического состава семян задействованы такие экологически зависимые признаки, как самофертильность, полнотерность и число семян на шишку. Эти признаки имеют разную природу, связаны между собой обратно пропорциональной зависимостью, имеют разный порог чувствительности к засухе. Как уже говорилось выше, погодные условия большинства (70–80 %) вегетационных сезонов ЦЧР соответствуют региональной норме. Нормально колеблющаяся среда обеспе-

чивает динамическое равновесие между генеративной и вегетативной сферой и стабильно высокую урожайность большинства лесостепных популяций сосны ЦЧР.

В засуху генеративная сфера деревьев и популяции в целом выходит из состояния устойчивого равновесия. Ранее было показано, что ответная реакция лесостепных популяций сосны на погодный стресс представляет упорядоченный процесс, протекающий на базе неспецифической и специфической реакции (Kuznetsova, 2012). Развитие стресс-реакции прямо зависит от категории и напряженности засухи, ведет к уменьшению биопроductивности шишек, увеличению доли инбредных семян и потомств от засухоустойчивых форм. Вероятно, повышение изменчивости всех экологически зависимых процессов вызывает в такие годы фазовый переход генеративной сферы из одного состояния в другое в пределах равновесного состояния вида.

Что касается количественного изменения показателей семенной продуктивности, то анализируемые признаки по-разному отреагировали на засуху. Признак полнотерности оказался наиболее чувствительным к погодному стрессу. Так, в слабую засуху 1914 года его уровень снизился до $73,7 \pm 1,81$ % (табл.). Размах реализованной нормы реакции увеличился с 33,8 до 48,5 % за счет смещения нижней границы в область II класса (рис. 1, а, вторая строчка). Коэффициент вариации повысился на треть. Второй показатель – число семян на шишку – не отреагировал на слабую засуху. Его модальное значение ($25,7 \pm 1,61$ шт.) и диапазон изменчивости соответствуют региональной норме. Реакция генеративной сферы на сильную засуху 2007 года была более выражена (табл., рис. 1, а, 2, а, верхняя строчка). Уровень полнотерности шишек снизился в 2,5 раза и составил $32,1 \pm 3,47$ %. Реализованная норма реакции и модальное значение признака сместились к нижнему пределу потенциальной нормы. 85 % деревьев выборки вошли в группу низкопродуктивных I и II классов. Коэффициент корреляции достиг 67,7 %. Распределение деревьев стало асимметричным по отношению к структуре оптимальных лет. Число семян снизилось до $15,2 \pm 1,47$ шт. Нижний предел изменчивости реализованной нормы реакции совпал и пределом потенциальной. Несмотря на то, что размах изменчивости признака снизился с 79,6 до 70,3 %, его уровень был по-прежнему очень высоким. Выявленные отличия подтверждаются высоким коэффициентом вариации ($CV = 60,8$ %). Как уже отмечалось, ступинская популяция является равновесной системой. Поэтому на следующий год после засухи все показатели семенной продуктивности (в силу обратной связи) вернулись к региональной норме.

Иная ситуация наблюдается на объекте «Московский проспект». Лесная полоса удалена от автомагистрали на расстояние 7 м, где концентрация выбросов автотранспорта максимальна (Придача и др., 2011). Известно, что лесные древесные растения, произрастающие на антропогенно нарушенной территории, характеризуются повышенной изменчивостью. Насаживания сосны гетерогенны по ОЖС, физиолого-

биохимическим, цитогенетическим и другим показателям вегетативной и генеративной сферы (Глотов, Тараканов, 1985; Яромишко, 1997; Кузнецова, Клушевская, 2020; и др.). Насаждение сосны Московского проспекта находится в угнетенном состоянии: много низкорослых форм, с однобокой кроной, искривленным, двойным и тройным стволом. Урожайность лесополосы в оптимальные годы на 1–2 балла ниже региональной нормы. Шишки более мелких размеров и характеризуются повышенной пустосемянностью.

По данным мониторинга средний уровень полнозернистости деревьев Московского проспекта в оптимальные годы ниже контроля на 15–20 % ($69,1 \pm 3,0$ %), при амплитуде изменчивости модальных значений 65,7–71,9 % (рис. 1, б, нижняя строчка). Размах реализованной нормы реакции вдвое шире (5,5–93,7 %), мода признака смещена в область III класса продуктивности. В выборке представлены деревья всех 4-х классов продуктивности. Появились растения I низко продуктивного класса, резко возрос объем II класса. Структурированность популяции в разные оптимальные годы существенно не меняется. Растения высокопродуктивных III и IV классов составляют большинство. Их распределение представляет пологую асимметричную кривую. Число семян на шишку меньше, чем в контроле на 1/3 и составляет $16,4 \pm 1,4$ штук (рис. 2, б, нижняя строчка). Модальные значения, полученные в разные оптимальные годы (13,6–17,2 шт.), смещены к нижнему пределу изменчивости признака (0,0–47,4 семян, $CV = 66,7$ %). Большинство деревьев выборки относятся к двум низко продуктивным классам. В оптимальные годы деревья характеризуются высокой вариабельностью: коэффициент вариации по полнозернистости равен 19,6 %, по числу семян – 45,8 %, что превышает уровень ступинской популяции в 2,1 и 1,7 раз, соответственно. Различия между опытным и контрольным объектом по данным признакам достоверны при уровне значимости $P < 0,05$. Сравнение данных указывает на то, что развитие сосны на техногенно нарушенной территории происходит в режиме слабо неравновесной системы.

Показано, что в оптимальные годы размах реализованных норм реакции в пересчете на одно дерево выборки Московского проспекта составляет 1,5 %, у ступинской популяции его величина равна 0,9 %. Это означает, что более широкие индивидуальные нормы реакции растений намного больше перекрываются между собой. По этой причине опытная популяция, как менее упорядоченная сложная система, имеет на организменном и популяционном уровне больше степеней свободы для перестройки метаболизма и выживания при кумулятивном воздействии техногенного и гидротермического стресса во время засухи.

Большинство работ данного направления выполнены на организменном уровне, связаны с изучением нарушений в ДНК, клетках, растениях, что не полностью отражает взаимосвязи процессов на популяционном уровне их организации (Sicard, 2016). Изучение популяции Московского проспекта в засушливые годы выявил ряд отличительных особенностей протекания стресс-реакции у сосны на техногенно загрязнен-

ной территории. Во-первых, наблюдается по сравнению с контролем более слабый отклик генеративной сферы на погодный стресс (табл.). Оба признака не отреагировали на слабую засуху 2014 года (табл., рис. 2, б, средняя строчка). В засуху 2007 года уровень полнозернистости относительно усредненного показателя оптимальных лет снизился на 15,5 % (с $69,1 \pm 3,0$ % до $58,4 \pm 4,6$ %), в то время как в Ступино произошла почти 3-кратная его редукция (рис. 1, а, б, верхняя строчка). Коэффициент вариации увеличился в 1,9 раза и составил 36,8 %. Частотное распределение деревьев существенно не изменилось, за исключением того, что в выборке 1,5 раза повысилось количество растений I низко продуктивного класса.

В сильную засуху 2007 года модальное значение по числу семян осталось на уровне оптимальных лет $14,9 \pm 1,4$ семян, в то время как на контрольном объекте его показатель снизился на треть (рис. 2, а, б, верхняя строчка). Коэффициент вариации остался на уровне оптимального 2020 года, у ступинской популяции он увеличился 17 раз. Из-за более широких индивидуальных норм реакции дифференциация деревьев на устойчивую, модальную и чувствительную группу отсутствует. На следующий год после засухи оба показателя биопроductивности шишек вернулись к уровню оптимальных лет, подтверждая, что техногенная популяция характеризуется определенной устойчивостью в состоянии слабо неравновесной системы.

При усилении стресса часть деревьев погибает, а выжившие растения трансформируются в качественно более низкое жизненное состояние. В 2014 году рядом с лесополосой проложили теплотрассу. Это привело весной следующего года к массовой гибели деревьев крайнего ряда и резкому ухудшению жизненного состояния остальных растений. Их урожайность снизилась до $44,9 \pm 5,7$ %. Структура выборки претерпела еще один этап трансформации: резко снизилась доля высокопродуктивных классов и увеличилась группа низко продуктивных форм. По-видимому, реакция сосны на ухудшение внешней среды состоит в нисходящем ступенчатом переходе от одного гомеостатического состояния к другому в пределах неравновесного состояния. В этом случае жизненное состояние и реакция популяции на стресс определяется, как частотное распределение норм реакции входящих в ее состав деревьев. Поскольку реакция на засуху опытной и контрольной популяции была разной, можно сделать вывод, что при относительном постоянстве внешней среды генеративная сфера обоих насаждений способна сохранять стабильность своих параметров в течение довольно продолжительного времени.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ступинская популяция сосны обыкновенной находится в состоянии устойчивого равновесия. Равновесие в разные оптимальные годы обеспечивает сбалансированное развитие вегетативной и генеративной сферы большинства ее деревьев. Устойчивость к засухе определяется в системе «вид–среда» и «генотип–среда» и на популяционном уровне протекает как упорядоченный процесс. Отклик генеративной сферы

зависит от категории и напряженности засухи, ведет к дифференциации деревьев на контрастные по засухоустойчивости группы генотипов, разному вкладу групп в семенную продукцию года. Трансформация генотипического состава осуществляется на базе неспецифической и специфической реакций, которые адаптируют семенной генофонд равновесных популяций к погодным условиям своего года, а после засухи обеспечивают его возвращение к показателям региональной нормы.

Популяция лесополосы представляет менее упорядоченную систему. Ее деревья отличаются по фенотипу, семенной продуктивности и продолжительности жизни, что, по-видимому, сопряжено со спецификой развития сосновых лесов в состоянии слабо неравновесной системы. Отличительными особенностями их генеративной сферы являются: пониженная семенная продуктивность, более низкое качество семян и повышенная внутривидовая изменчивость деревьев по числу и проценту семян в шишках. В разные оптимальные годы амплитуда изменчивости выборки имеет одинаково высокий уровень, а реализованная норма реакции в оптимальные годы приближается к потенциальной, что свидетельствует об упорядоченности протекания репродуктивных процессов на локальном уровне. За счет повышенной изменчивости индивидуальных норм реакции деревьев отклик техногенной популяции на засуху сильно сглажен. На следующий год после засухи генеративная сфера возвращается к исходным показателям, что также обеспечивает определенный уровень стрессоустойчивости сосны обыкновенной в более низком жизненном состоянии. Стресс, превышающий предельно-допустимую нагрузку, вызывает гибель или переход деревьев в более низкое жизненное состояние.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЕ ССЫЛКИ

- Мониторинг техногенного загрязнения снежного покрова г. Воронежа / Е.В. Беспалова, Т.И. Прожорина, С.А. Куролап. // Вестник ВГУ. Сер. География. Геоэкология. 2015. № 4. С. 77–80.
- Глотов Н.В., Тараканов В.В. Норма реакции генотипа и взаимодействие генотип-среда в природной популяции // Журн. общей биологии. 1985. Т. 46, № 6. С. 760–770.
- Системы семенного размножения древесных растений и селекция // Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений / Ю.Н. Исаков [и др.]. // Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений. Воронеж – М., 1989. С. 47–54.
- Кузнецова Н.Ф. Генетическая система несовместимости и ее проявление у сосны обыкновенной // Лесоведение. 1996. № 5. С. 27–33.
- Кузнецова Н.Ф. Леса среднерусской лесостепи как объект *ex situ* // Вестник ПГТУ: Сер. Лес. Экология. Природопользование. 2020. № 4(48). С. 10–21.
- Кузнецова Н.Ф., Клусевская Е.С. Смена жизненного состояния как способ выживания *Pinus sylvestris* L. на техногенно загрязненной территории // Принципы экологии. 2020. № 2. С. 40–47.
- Куролап С.А., Нестеров Ю.А., Епринцев С.А. Типизация территории Воронежской области по уровню техногенного воздействия на среду обитания // Вестник ВГУ. Серия: География. Геоэкология. 2010. № 1. С. 5–11.
- Назаренко Н.Н., Корецкая И.И., Свистова И.Д. Биоиндикация почвы транспортных зон г. Воронежа // Вестник ВГУ. Сер. География. Геоэкология. 2015. № 1. С. 46–50.
- Морфофизиологическая реакция *Pinus sylvestris* L. и *Picea obovata* Ledeb. при техногенном воздействии в условиях Северо-Запада России / В.П. Придача [и др.]. // Экология. 2011. № 1. С. 25–33.
- Романовский М.Г. Сохранность семян сосны обыкновенной в условиях интенсивного загрязнения автотранспортом // Лесоведение. 1993. № 1. С. 86–88.
- Состояние лесных генетических ресурсов Российской Федерации: 2-й Национальный доклад Российской Федерации. М.: ВНИИЛМ, 2020. 212 с.
- Цветков М.А. Изменение лесистости Европейской России с конца XVII столетия по 2014 год. М.: АН СССР, 1957. 213 с.
- Усманов И.Ю., Мартынова А.В. Распределение материально-энергетических ресурсов в корнях растений с различными типами адаптивных стратегий // Докл. АН СССР. 1987. Т. 297, № 3. С. 754–757.
- Ярмишко В.Т. Сосна обыкновенная и атмосферное загрязнение на Европейском Севере. СПб.: Изд-во СПбГУ, 1997. 210 с.
- Brandt L. A framework for adapting urban forests to climate change / L. Brandt [and et al.]. // Environment Science and Policy. 2016. V. 66. P. 393–402.
- Ciccarese L., Mattsson A., Pettenella D. Ecosystem services from forest restoration // New forests. 2012. Vol. 43, № 5–6. P. 543–560.
- Grey G.W., Deneke F.J. Urban Forestry. 2nd Ed. New York: John Wiley and Sons, 1986. 299 p.
- Iglesias V., Whitlock C. If the trees burn, is the forest lost? Past dynamics in temperate forests help management strategies // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. 2020. Vol. 375, № 1794. P. 20190115.
- Kramer K. Equilibrium and non-equilibrium concepts in forest genetic modeling: population- and individually-based approaches // Forest Systems. 2011. № 3(4). P. 100–109.
- Kuznetsova N.F. Self-fertility in Scots pine as a system for regulation close relationships and species survival in an adverse environment // Advances in Genetic Research. New York, 2012. Vol. 9. P. 83–106.
- Kuznetsova N.F., Semenov M.A., Sautkina M.Yu. Pine forests of East European plain: distribution trends, functions and development problems // Pinus: growth, distribution and uses. New York: Nova Science Publ., 2019. P. 1–47.
- Micieta K., Murin G. Three species of genus *Pinus* suitable as bioindicators of polluted environment // Water, Air & Soil Pollution. 1998. № 104. P. 413–422.
- Sicard P. Global topic and novel approaches in the study of air pollution, climate change and forest ecosystems // Environmental Pollution. 2016. Vol. 213. P. 977–987.
- Spieß R. Überlebens und Reproduktions Strategien höherer Pflanzen-Ergebnisse einer Literaturanalyse // Arh.

für Naturschutz und Landschaftsforschung. 1989. Vol. 29, № 3. 198 p.

Forest resilience, biodiversity and climate change. A synthesis of the biodiversity, resilience/stability relationship in forest ecosystems / I. Thompson [and et al.]. Secretariat of the Conservation on Biological Diversity. Montreal : Technical Series. 2009. № 43. 67 p.

REFERENCES

Monitoring tekhnogennoy zagryazneniya snezhnogo pokrova g. Voronezha / E.V. Bespalova, T.I. Prozhorina, S.A. Kurolap. // Vestnik VGU. Ser. Geografiya. Geoekologiya. 2015. № 4. S. 77–80.

Glotov N.V., Tarakanov V.V. Norma reaktsii genotipa i vzaimodeystviye genotip-sreda v prirodnoy populyatsii // Zhurn. Obshchey biologii. 1985. T. 46, № 6. S. 760–770.

Sistemy semennogo razmnzheniya drevesnykh rasteniy i selektsiya // Lesnaya genetika, selektsiya i fiziologiya drevesnykh rasteniy / Yu.N. Isakov [i dr.]. // Lesnaya genetika, selektsiya i fiziologiya drevesnykh rasteniy. Voronezh – M., 1989. S. 47–54.

Kuznetsova N.F. Geneticheskaya sistema nesovmestimosti i ee proyavleniye u sosny obyknovnoy // Lesovedeniye. 1996. № 5. S. 27–33.

Kuznetsova N.F. Lesa srednerusskoy lesostepi kak ob'yekt ex situ // Vestnik PGU: Ser. Les. Ekologiya. Prirodopol'zovaniye. 2020. № 4(48). S. 10–21.

Kuznetsova N.F., Klushevskaya E.S. Smena zhiznennogo sostoyaniya kak sposob vyzhivaniya Pinus sylvestris L. na tekhnogenno zagryaznennoy territorii // Printsipy ekologiy. 2020. № 2. S. 40–47.

Kurolap S.A., Nesterov Yu.A., Eprintsev S.A. Tipizatsiya territorii Voronezhskoy oblasti po urovnyu tekhnogennoy vozdeystviya na sredu obitaniya // Vestnik VGU. Seriya: Geografiya. Geoekologiya. 2010. № 1. S. 5–11.

Nazarenko N.N., Koretskaya I.I., Svistova I.D. Bioindikatsiya pochvy transportnykh zon g. Voronezha // Vestnik VGU. Ser. Geografiya. Geoekologiya. 2015. № 1. S. 46–50.

Morfofiziologicheskaya reaktsiya Pinus sylvestris L. i Picea obovata Ledeb. pri tekhnogennoy vozdeystvii v usloviyakh Severo-Zapada Rossii / V.P. Pridacha [i dr.]. // Ekologiya. 2011. № 1. S. 25–33.

Romanovskiy M.G. Sokhrannost' semyapochek sosny obyknovnoy v usloviyakh intensivnoy zagryazneniya avtotransportom // Lesovedeniye. 1993. № 1. S. 86–88.

Sostoyaniye lesnykh geneticheskikh resursov Rossiyskoy Federatsii: 2-y Natsional'nyy doklad Rossiyskoy Federatsii. M. : VNIILM, 2020. 212 s.

Tsvetkov M.A. Izmeneniye lesistosti Evropeyskoy Rossii s kontsa XVII stoletiya po 2014 god. M. : AN SSSR, 1957. 213 s.

Usmanov I.Yu., Martynova A.V. Raspredeleniye material'no-energeticheskikh resursov v kornyakh rasteniy s razlichnymi tipami adaptivnykh strategiy // Dokl. AN SSSR. 1987. T. 297, № 3. S. 754–757.

Yarmishko V.T. Sosna obyknovennaya i atmosfernoye zagryazneniye na Evropeyskom Severe. SPb. : Izd-vo SPbGU, 1997. 210 s.

Brandt L. A framework for adapting urban forests to climate change / L. Brandt [and et al.]. // Environment Science and Policy. 2016. V. 66. P. 393–402.

Ciccarese L., Mattsson A., Pettenela D. Ecosystem services from forest restoration // New forests. 2012. Vol. 43, № 5–6. P. 543–560.

Grey G.W., Deneke F.J. Urban Forestry. 2nd Ed. New York: John Wiley and Sons, 1986. 299 p.

Iglesias V., Whitlock C. If the trees burn, is the forest lost? Past dynamics in temperate forests help management strategies // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. 2020. Vol. 375, № 1794. P. 20190115.

Kramer K. Equilibrium and non-equilibrium concepts in forest genetic modeling: population- and individually-based approaches // Forest Systems. 2011. № 3(4). P. 100–109.

Kuznetsova N.F. Self-fertility in Scots pine as a system for regulation close relationships and species survival in an adverse environment // Advances in Genetic Research. New York, 2012. Vol. 9. P. 83–106.

Kuznetsova N.F., Semenov M.A., Sautkina M.Yu. Pine forests of East European plain: distribution trends, functions and development problems // Pinus: growth, distribution and uses. New York : Nova Science Publ., 2019. P. 1–47.

Micieta K., Murin G. Three species of genus *Pinus* suitable as bioindicators of polluted environment // Water, Air & Soil Pollution. 1998. № 104. P. 413–422.

Sicard P. Global topic and novel approaches in the study of air pollution, climate change and forest ecosystems // Environmental Pollution. 2016. Vol. 213. P. 977–987.

Spieß R. Überlebens und Reproduktions Strategien höherer Pflanzen-Ergebnisse einer Literaturanalyse // Arh. für Naturschutz und Landschaftsforschung. 1989. Vol. 29, № 3. 198 p.

Forest resilience, biodiversity and climate change. A synthesis of the biodiversity, resilience/stability relationship in forest ecosystems / I. Thompson [and et al.]. Secretariat of the Conservation on Biological Diversity. Montreal : Technical Series. 2009. № 43. 67 p.

© Кузнецова Н. Ф., 2022