

УДК [57.016+58.02]:57.022

ВЛИЯНИЕ КРАЕВОГО ЭФФЕКТА НА ВЗАИМОСВЯЗИ ОТДЕЛЬНЫХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В ЕСТЕСТВЕННЫХ НАСАЖДЕНИЯХ И ЛЕСОПАРКЕ

А. И. Монтиле, С. А. Шавнин, А. А. Монтиле, Д. Ю. Голиков

Ботанический сад УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202а

E-mail: amontile@gmail.com, sash@botgard.uran.ru, org17@mail.ru, mit2704@gmail.com

Поступила в редакцию 26.06.2023 г.

Изучено состояние деревьев в естественных насаждениях сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) вблизи г. Екатеринбурга и городском лесопарке на краю древостоя и в его глубине до расстояния 225 м на 6–10 учетных площадках с радиусом 11.3 м и с расстоянием между ними 25–33 м на 16 трансектах. Для естественных насаждений: 10 трансект; 100 площадок, в лесопарке: 6 трансект; 52 площадки. Трансекты располагались перпендикулярно краю насаждений. Исследовали взаимосвязи диаметра ствола с охвоением и сучковатостью, определяемых глазомерно по балльной шкале у 2315 деревьев. Большинство трансект имели южную и юго-западную ориентацию. Для взаимосвязей получены нелинейные соотношения, в которых коэффициенты при переменных зависят от расстояния до края насаждения. Связи между значениями коэффициентов и фактором расстояния до края насаждения также нелинейные, описываются полиномами 4–5-й степени, и характеризуются наличием двух максимумов. В естественных насаждениях выделяются четыре зоны (0–75, 100–125, 150–175, 200–225 м), характеризующиеся различными соотношениями развитости ассимиляционного аппарата деревьев с одинаковыми диаметрами. В лесопарке ширина расположенной между максимумами зоны уменьшения коэффициента взаимосвязи показателей больше, чем в естественных насаждениях. Это связано со сдвигом первого максимума ближе, а второго – дальше от края насаждения на 25 м каждый. Указанные особенности влияния урбанизации, по-видимому, объясняются воздействием городских условий на изменения связи диаметра ствола и развитости ассимиляционного аппарата деревьев.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris* L., ассимиляционный аппарат, морфологические признаки деревьев, взаимосвязи, пространственная динамика.

DOI: 10.15372/SJFS20240108

ВВЕДЕНИЕ

Увеличение площади урбанизированных территорий и интенсивное лесопользование являются основной причиной возрастания фрагментации лесов в мире. Это сопряжено с изменениями факторов среды и конкурентных отношений на внутривидовом и межвидовом уровнях, влияющих на функционирование лесных экосистем (Chen et al., 1992; Murcia, 1995; Пупырев и др., 2000; Harper et al., 2005; Harper, Macdonald, 2011; Галако и др., 2017; Веселкин и др., 2018; Veselkin et al., 2018). Фрагментация связана с увеличением площади зон краевого

эффекта (КЭ), что объясняет важность исследования их особенностей.

В изучении данного вопроса значительный интерес представляют две взаимосвязанные задачи: определение характерных признаков краевого эффекта и степени их изменений на разном удалении от края насаждения (КН) на внутривидовом уровне (Веселкин и др., 2018; Veselkin et al., 2018), а также установление их особенностей при комплексном влиянии городской среды.

Высокие уровни внутривидовой и индивидуальной изменчивости сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на генетическом и фенотипическом уровнях (Мамаев, Махнев, 1996; Ан-

тонова, Тергерян, 2000; Санников и др., 2002; Sannikov et al., 2002) свидетельствуют о наличии у вида большого потенциала адаптации по мере удаления от КН. Высказываются предположения, что взаимосвязи признаков адаптации могут быть нелинейными, однако не конкретизированы вид таких моделей и их динамика (Kuliešis A. A., Kuliešis A., 2006; Шавнин и др., 2015; Shavnin et al., 2016). В частности, констатируется (Веселкин и др., 2018; Veselkin et al., 2018), что нелинейных корреляций между высотой деревьев, диаметром ствола и расстоянием до границы насаждения выявить не удалось. Несколько линейных корреляций, полученных для отдельных выборок, приводят к статистически мотивированному, но парадоксальному с точки зрения здравого смысла выводу, что «краевой эффект выражен *только* вблизи старых границ и *только* для высоты деревьев (вблизи границы они на 5 м ниже, чем в глубине насаждения)». Основными причинами такой ситуации стали использование для анализа усредненных данных по всем деревьям на одинаковом удалении от КН для всех трансект (от 133 до 194 деревьев на каждой площадке), ограниченный набор используемых для анализа морфологических признаков (высота и диаметр), узкий спектр опробованных нелинейных моделей («полиномиальная, логистическая»). Не использовался дисперсионный анализ для определения влияния расстояния до КН на варьирование значений параметров.

Для изучения особенностей роста деревьев сосны ранее был разработан методический подход, основанный на использовании совокупности пяти морфологических признаков ствола и кроны (многоствольность, многовершинность, кривизна ствола, сучковатость и охвоение), определяемых с помощью балльных шкал (Шавнин и др., 2019). Два последних признака характеризуют состояние ассимиляционного аппарата и являются, по-видимому, наиболее чувствительными к изменению условий среды. Их аналоги (дефолиация, время жизни хвои, дехромация, суховершинность) широко используются при оценке влияния загрязнений на деревья (Алексеев, 1989; Санитарные правила..., 1998, 2005; Правила..., 2020). В связи с этим представлялось перспективным определить взаимосвязи между сучковатостью, охвоением и интегральным показателем роста диаметром дерева и изменения этих признаков в зависимости от расстояния до КН.

При дальнейшем анализе данных полевых измерений (Шавнин и др., 2020; Shavnin et al., 2020) были использованы вышеперечисленные добавочные признаки и проведен однофакторный дисперсионный анализ влияния расстояния от КН на варьирование их значений. В этой статье, в отличие от других публикаций (Веселкин и др., 2017; Veselkin et al., 2017; Веселкин и др., 2018; Veselkin et al., 2018), приведены результаты сравнительного анализа проявления КЭ в естественных насаждениях и лесопарке. В естественных насаждениях были определены четыре статистически значимо отличающиеся по признакам сучковатости и охвоения зоны с центрами площадок, расположенными на расстояниях 0–75, 100–125, 150–175 и 200–225 м от края насаждения, принадлежность к которым влияет на варьирование сучковатости и охвоения. Для лесопарка статистически значимо, но с худшими оценками, выделялись две зоны.

Статистически значимых связей значений признаков с расстоянием не выявлено, но линейные тренды свидетельствовали об их изменении с удалением от КН. Основной причиной стало использование усредненных для площадок значений измеренных признаков, что противоречило исходной гипотезе об индивидуальных для отдельных деревьев адаптивных реакциях, связь которых с расстоянием до КН и искали.

Для ее устранения и в связи с очевидностью наличия внутренней пространственной структуры зоны КЭ проведен анализ фенотипического разнообразия сосны в зоне КЭ (Монтиле и др., 2020), который выявил наличие трех кластеров деревьев. Морфотипы 1-го кластера доминируют до 75 м, 2-го – от 125–150 м, и есть зона перекрытия (присутствуют представители обеих кластеров) от 75 до 150 м. Деревья, относящиеся к морфотипам 3-го кластера, основным отличительным признаком которых является высокая сучковатость, присутствуют во всей зоне КЭ, именно их наличие затрудняло определение пространственной структуры. Основные отличия лесопарковых насаждений от естественных – более равномерное распределение количества деревьев по морфотипам на любом расстоянии от КН и большее разнообразие морфотипов различных кластеров в зоне перекрытия кластеров. Была подтверждена высокая информативность для задач анализа внутривидовой изменчивости морфометрических показателей: диаметр, охвоение и сучковатость. При этом статистически значимых и достоверных корреляций всех рассматриваемых признаков с удаленностью от КН

не выявлено как для естественных, так и для лесопарковых насаждений.

Поскольку по мере удаления от КН изменяется фенотипический состав соснового древостоя, был сделан вывод, что у отдельных деревьев проявляются различные адаптивные реакции, которые, по мнению авторов, должны фиксироваться зависящими от расстояния до опушки корреляциями между признаками. Основная «гипотеза», положенная в основу дальнейших исследований, заключалась в том, что различие адаптивных реакций может отображаться изменениями *вида* корреляционных зависимостей (Монтиле и др., 2007) между признаками и их комплексами (Монтиле и др., 2018).

Вышеизложенное позволило сформулировать три конкретные гипотезы, использованные при планировании и проведении данного исследования:

1. Существуют взаимосвязи между изменениями морфологических признаков, отображающих особенности роста отдельных деревьев сосны обыкновенной, и расстоянием до КН в предполагаемой зоне КЭ.

2. Эти связи нелинейны и позволяют уточнить пространственную динамику проявления КЭ на внутривидовом уровне.

3. В лесопарке происходит модификация этих связей, позволяющая уточнить влияние урбанизации.

Основная цель исследования – изучение проявлений КЭ в естественных насаждениях сосны обыкновенной и лесопарке крупного промышленного центра (г. Екатеринбурга) с помощью анализа характера взаимосвязей между сучковатостью, охвоением и диаметрами деревьев, который заключался в нахождении статистически значимых и достоверных при параметризации моделей.

Задачи исследований включали: нахождение показателей и модели, связывающей их в виде формулы общего вида; установление вида зависимостей; параметризация (определение значений коэффициентов). При этом модель должна удовлетворять следующим двум требованиям.

1. Выборки для трансект в естественных насаждениях и лесопарке должны давать зависимости с лучшей статистической значимостью, чем для объединенной выборки.

2. Параметризация модели на выборках для площадок, расположенных на одинаковых расстояниях от КН, должна сохранять статистическую значимость.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследовали не подверженные влиянию аэропромышленных загрязнений и урбанизации естественные сосновые древостои, расположенные на удалении до 30 км от г. Екатеринбурга (Россия), и аналогичные насаждения в городском Юго-Западном лесопарке (Шавнин и др., 2020; Shavnin et al., 2020). Древостои относятся к VI–VII классам возраста, II классу бонитета, разнотравной группе типов леса по лесорастительным условиям при полноте 0.6–0.7. Проявления КЭ изучали в зоне, прилегающей к сформированному в результате рубок более 20 лет назад КН, так как на более молодых объектах этот эффект не наблюдается (Веселкин и др., 2017; Veselkin et al., 2017). Для изучения взаимосвязей морфометрических признаков на ориентированных перпендикулярно КН трансектах длиной до 225 м измеряли отдельные характеристики деревьев. Число трансект в естественных насаждениях и в лесопарке составляло 10 и 6 соответственно. В табл. 1 приведены координаты первых площадок и ориентация трансект. Большинство трансект имеют южную и юго-западную ориентацию. На 14 из них находилось по 10 учетных площадок, а на 2 из 6 лесопарковых – по 6. Радиус каждой площадки – 11.3 м. Расстояние между ними – 25 м.

В число измерявшихся признаков входили охвоение (Ohv) и характеризующая общее количество отмерших и живых ветвей на дереве сучковатость ($Such$), значения которых определяли по методике, основанной на шкалах оценки особенностей роста деревьев (Шавнин и др., 2019). Кроме того, у деревьев измеряли диаметры на высоте 1.3 м (D) с точностью 0.5 см. Общее число обследованных деревьев составляло 2315, из них 1761 – в естественных насаждениях и 554 – в лесопарке. Интервалы варьирования охвоения и сучковатости составляли 2.0–4.5 баллов, а диаметров – 31–65 см.

При обработке данных использовали методы корреляционного, дисперсионного (однофакторного) и регрессионного анализов с помощью пакетов прикладных программ Statistica 8.0 (2007) и Statgraphics Centurion XV (2007). Применяли методику выявления статистически значимых зависимостей, реализованную с помощью пакета КлассАн (Монтиле А. А., Монтиле А. И., 2018). При этом пополнялся набор признаков дополнительными переменными,

Таблица 1. Расположение трансект

Номер трансекты	Расположение	Координаты первой площадки		Ориентация (направление от первой площадки трансекты к последней)
		с. ш.	в. д.	
Трансекты в лесопарке г. Екатеринбурга				
7	Юго-Западный лесопарк	56°47'31.6"	60°33'44.1"	Ю
8	То же	56°47'23.7"	60°34'03.8"	ЮЗ
9	»	56°47'16.7"	60°34'05.1"	З
11	»	56°47'00.4"	60°33'45.6"	З
14	»	56°46'58.1"	60°35'51.8"	З
15	»	56°47'20.8"	60°34'39.2"	ЮЗ
Трансекты вне г. Екатеринбурга				
16	Вблизи пос. Кашино	56°32'13.3"	60°53'50.1"	ЮЗ
17	» » »	56°31'13.1"	60°53'53.6"	З
18	» » »	56°31'33.9"	60°54'31.2"	ЮВ
19	Вблизи г. Арамиль	56°40'57.4"	60°53'28.5"	ЮВ
23	» » »	56°40'15.0"	60°56'37.9"	СЗ
24	» » »	56°40'53.6"	60°56'50.1"	ЮЗ
25	Вблизи пос. Кашино	56°31'10.2"	60°53'47.0"	В
28	Вблизи пос. Двуреченск	56°36'18.0"	60°52'05.1"	Ю
29	» » »	56°36'59.7"	61°02'24.8"	Ю
30	Вблизи пос. Медный	56°49'49.1"	60°23'25.6"	Ю

Примечание. Данные о трансектах № 7–15, за исключением ориентации, приведены по Д. В. Веселкину и соавт. (2017), D. V. Veselkin и соавт. (2017).

значения которых определялись по автоматическим генерируемым на основе стандартного набора арифметических операций и алгебраических функций формулам. Выделялись пары переменных с высокой корреляцией между значениями. Соответствующие им формулы, в частности нелинейные, определяли модели для регрессионного анализа (Монтиле и др., 2018).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На первом этапе исследований проведен однофакторный (фактором является местоположение насаждений: естественные – 1, лесопарк – 2) дисперсионный анализ общей выборки (все деревья, независимо от местоположения). Поскольку распределения значений всех трех измерявшихся показателей ассиметричны (стандартизованная ассиметрия распределений составляет 2.03–11.39), использованы медианы и ранговый критерий Краскела – Уоллиса. Установлено наличие влияния фактора на каждый признак: Such – $H = 42.85, p < 0.0001$; Ohv – $H = 68.25, p < 0.0001$; D – $H = 264.24, p < 0.0001$.

Корреляционный анализ, проведенный совместно с методом получения нелинейных моделей (Монтиле и др., 2018), показал существование взаимосвязи между Such и D ($R^2 = 0.281$); Ohv и D ($R^2 = 0.270$); Such · Ohv и D ($R^2 = 0.328$). Для общей выборки были определены четыре модели с наиболее высокими показателями статистической значимости и достоверности (a, b – константы):

$$\text{Such} = a + b \cdot D^2, \tag{1}$$

$$\text{Such} \cdot \text{Ohv} = a + b \cdot D, \tag{2}$$

$$\text{Such} \cdot \text{Ohv} = (a + b \cdot D)^2, \tag{3}$$

$$\text{Such} \cdot \text{Ohv} = a + b \cdot D^2. \tag{4}$$

Полученные модели были параметризованы на общей выборке (для всех трансект), а также отдельно для естественных насаждений (1761 дерево) и лесопарка (554 дерева) (табл. 2).

Анализ результатов параметризации показал, что модели 2–4 демонстрируют наиболее значимую (по сравнению с отдельными морфологическими признаками) взаимосвязь мультипликативного показателя Such · Ohv с D. Установленная взаимосвязь имеет место как в естест-

Таблица 2. Результаты параметризации моделей 1–4 взаимосвязей показателей для общей выборки, естественных насаждений и лесопарка

Номер модели	Общая выборка		Естественные насаждения		Лесопарк	
	Параметризация	R^2	Параметризация	R^2	Параметризация	R^2
1	$Such = 2.4211 + 0.0004248 \cdot D^2$	0.281	$Such = 2.3381 + 0.0005756 \cdot D^2$	0.412	$Such = 1.9728 + 0.0004363 \cdot D^2$	0.329
2	$Such \cdot Ohv = 2.777 + 0.1909 \cdot D$	0.319	$Such \cdot Ohv = 1.5426 + 0.2475 \cdot D$	0.479	$Such \cdot Ohv = -0.5451 + 0.2071 \cdot D$	0.363
3	$Such \cdot Ohv = (1.8838 + 0.03194 \cdot D)^2$	0.328	$Such \cdot Ohv = (1.7019 + 0.04067 \cdot D)^2$	0.493	$Such \cdot Ohv = (1.2336 + 0.036797 \cdot D)^2$	0.371
4	$Such \cdot Ohv = 6.1653 + 0.002442 \cdot D^2$	0.309	$Such \cdot Ohv = 5.5193 + 0.003471 \cdot D^2$	0.488	$Such \cdot Ohv = 3.8176 + 0.002314 \cdot D^2$	0.37

венных насаждениях, так и в лесопарке. Следует отметить более высокую статистическую значимость при параметризации моделей для естественных насаждений и лесопарка по сравнению с общей выборкой, т. е. первое выдвинутое требование для модели связи было выполнено.

Сравнение этих зависимостей в естественных насаждениях и лесопарке перспективно для выяснения причин влияния урбанизации на рост и состояние древостоев. В табл. 3 приведены результаты параметризации рассматриваемых четырех моделей по выборкам, каждая из которых соответствует всем площадкам, находящимся на одинаковом расстоянии от КН в естественных насаждениях.

Кроме основных оценок таблица содержит оценки значений коэффициентов b (b_{out}) при переменных либо функциях, аргументом которых они являются в правой части модели.

Анализ показывает, что взаимосвязи показателей на разном удалении от КН сохраняются для всех четырех моделей при высокой статистической значимости. Это позволяет изучить пространственную динамику отдельных показателей в зоне предполагаемого проявления КЭ на основании результатов определения для всех моделей полиномиальной зависимости коэффициента b_{out} , отображающего соотношение значения признаков D , $Such$ и показателя $Such \cdot Ohv$, от расстояния до КН (рис. 1).

Коэффициент b_{out} характеризует влияние изменений диаметра (модель 2) или площади сечения (модели 1, 3, 4) ствола на развитость ассимиляционного аппарата, в частности сучковатости.

По мере увеличения (уменьшения) этого коэффициента один и тот же прирост диаметра (площади сечения) будет обуславливать большее (меньшее) развитие ассимиляционного

Таблица 3. Результаты параметризации моделей 1–4 взаимосвязей показателей на разном удалении от КН в естественных насаждениях

Показатель	Значение показателя									
	0	25	50	75	100	125	150	175	200	225
Расстояние, м										
Число деревьев, шт.	176	214	210	162	168	177	154	194	133	173
Модель 1. $Such = a + b_{out} \cdot D^2$										
R^2	0.257	0.399	0.563	0.485	0.552	0.417	0.344	0.506	0.528	0.286
$b_{out} \cdot 10^3$	0.44	0.554	0.68	0.665	0.625	0.562	0.628	0.708	0.663	0.475
Модель 2. $Such \cdot Ohv = a + b_{out} \cdot D$										
R^2	0.268	0.481	0.558	0.554	0.613	0.502	0.432	0.634	0.484	0.49
b_{out}	0.189	0.229	0.264	0.288	0.268	0.248	0.261	0.302	0.2942	0.25
Модель 3. $Such \cdot Ohv = (a + b_{out} \cdot D)^2$										
R^2	0.284	0.467	0.583	0.569	0.609	0.522	0.447	0.635	0.506	0.486
$b_{out} \cdot 10$	0.315	0.377	0.439	0.464	0.449	0.412	0.425	0.502	0.447	0.401
Модель 4. $Such \cdot Ohv = a + b_{out} \cdot D^2$										
R^2	0.286	0.499	0.566	0.573	0.569	0.483	0.416	0.642	0.473	0.513
$b_{out} \cdot 10^2$	0.278	0.329	0.387	0.403	0.344	0.326	0.349	0.434	0.361	0.358

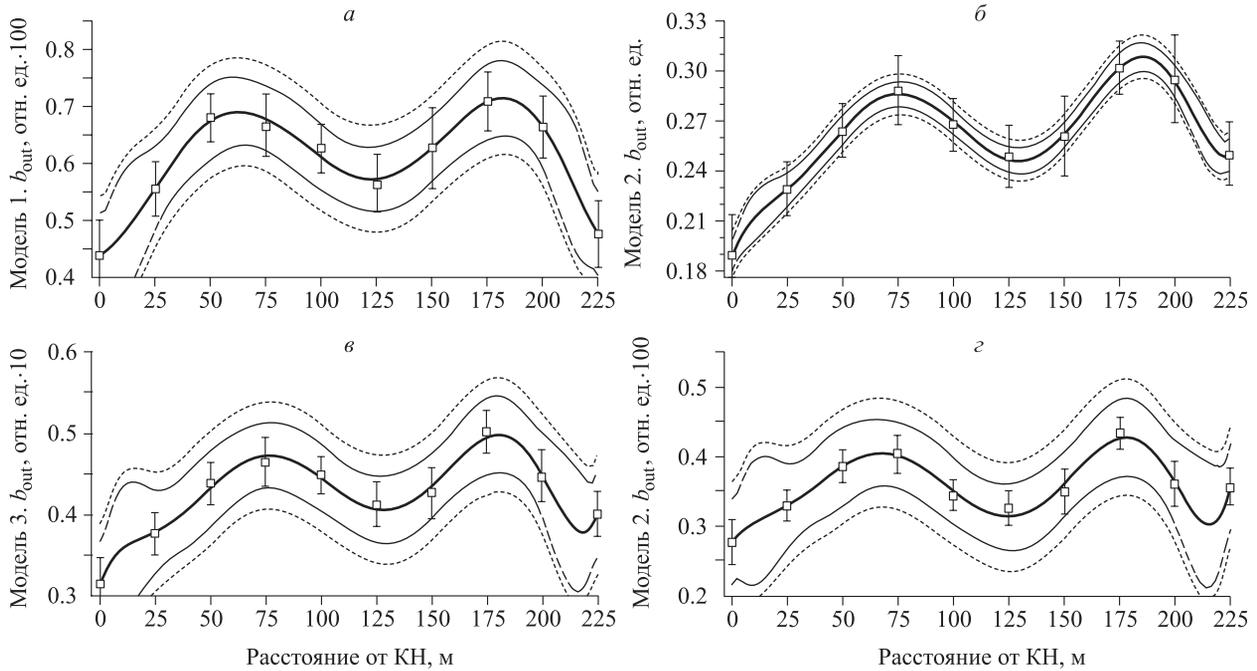


Рис. 1. Зависимости коэффициента b_{out} от расстояния до края естественных насаждений с указанием границ доверительных интервалов для линии регрессии и разброса значений, а также стандартных ошибок b_{out} отдельных моделей.

$Such = a + b_{out} \cdot D^2$ (а), $Such \cdot Ohv = a + b_{out} \cdot D$ (б), $Such \cdot Ohv = (a + b_{out} \cdot D)^2$ (в) и $Such \cdot Ohv = a + b_{out} \cdot D^2$ (г).

аппарата. С экологической точки зрения, в зависимости от значения этого коэффициента будет изменяться фенотипическое разнообразие, а именно для деревьев с одинаковым диаметром/площадью сечения ствола будет увеличиваться (уменьшаться) доля деревьев с лучшей развитостью ассимиляционного аппарата. Поскольку по мере удаления от границы насаждения коэффициент изменяется, соответственно будет изменяться развитость ассимиляционного аппарата у статистически значимого большинства деревьев.

Коэффициенты детерминации R^2 , полученные при оценке полиномиальной аппроксимации зависимостей для моделей 1–4 составляют 0.964, 0.996, 0.945 и 0.894 соответственно. Полученные результаты свидетельствуют о нелинейном характере проявления КЭ с наличием двух максимумов, разделенных промежутком с минимумом. Их наличие позволяет выделить четыре зоны. В первой зоне (от КН до ~70 м) значение b_{out} по мере удаления от КН увеличивается, а во второй (от ~70 м до 125 м) – уменьшается, в третьей (от 125 до ~185 м) – повторно увеличивается, а в четвертой (от ~185 до 225 м) – уменьшается. При этом значение второго максимума больше. Наличие этих зон подтверждается однофакторным дисперсионным анализом для каждого из признаков. С учетом асимметрии распре-

деления их значений был использован критерий Краскела – Уоллиса. В результате этого анализа установлено, что принадлежность к одной из зон влияет на эти признаки (для Ohv – $H = 32.8$, $p < 0.0001$; для Such – $H = 22.63$, $p = 0.00005$; для D – $H = 77.1$, $p < 0.0001$). На рис. 2 для выделенных зон приведены средние значения признаков и построенные для них по методике LSD (Least Significant Difference) доверительные интервалы.

Далее приведены результаты параметризации моделей, включая коэффициенты b (b_{in}) по выборкам, каждая из которых соответствует всем площадкам, находящимся на одинаковом расстоянии от КН в лесопарке (табл. 4).

Анализ полученных в лесопарке результатов показал достаточно высокую достоверность ($R^2 > 0.25$) всех четырех моделей для 9 площадок из 10.

Исключение составляют оценки параметризации на удалении 100 м (все модели) и на КН (модель 1), причем этот факт не может быть объяснен погрешностями полевых измерений. Параметризация моделей позволила провести сравнение форм кривых зависимости коэффициента b_{in} от расстояния до КН в лесопарке (рис. 3).

Коэффициенты детерминации R^2 , полученные при полиномиальной аппроксимации зависимостей для моделей 1–4, составляют 0.872, 0.907, 0.735 и 0.979 соответственно.

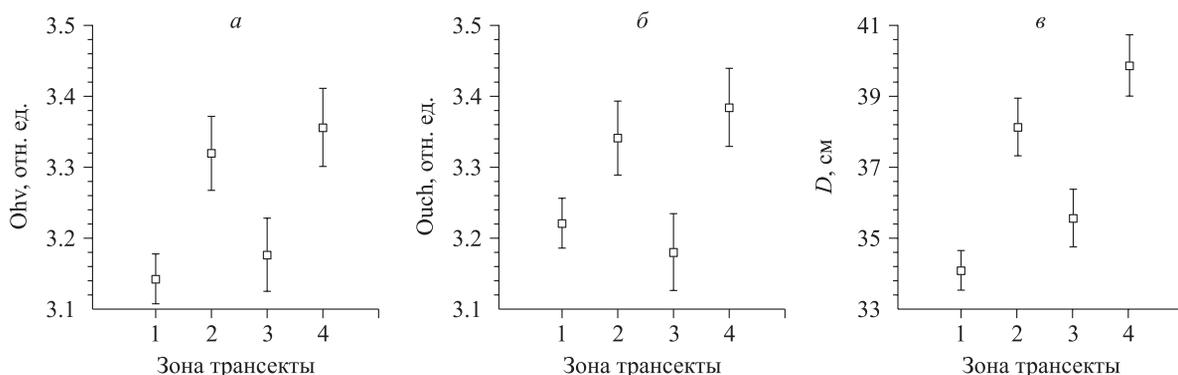


Рис. 2. Средние значения показателей Ohv (а), Such (б), D (г) и 95 % LSD – интервалы для зон 1–4, выделенных по расстоянию от КН (0–70 м, 70–125 м, 125–185 и 185–225 м соответственно) в естественных насаждениях.

Анализ формы кривых (рис. 3) показывает, что в лесопарке на участке трансект, находящемся на расстоянии до 25–50 м, по мере удаления от КН возрастает значение коэффициента b_{in} . Далее b_{in} уменьшается (до 100 м), снова возрастает (до 200 м) и затем – убывает.

Сравнение форм кривых для разных местоположений (рис. 1, 3) позволяет сделать вывод о наличии помимо двух максимумов относительно «растянутой» промежуточной зоны между ними. Положения максимумов смещены в лесопарке относительно естественных насаждений примерно на 25 м в сторону КН и в глубину насаждений соответственно. В этой промежуточной зоне значения b_{in} варьируют, но интервал между максимальными (на границах) и минимальными (в центре) значениями существенно меньше. Кроме того, анализ полиномиальных

регрессий показывает, что наибольшей статистической значимостью и достоверностью для естественных насаждений обладает модель 2 ($R^2 = 0.996$, F -критерий = 280.2, $p = 0.003$), а для лесопарка – модель 4 ($R^2 = 0.979$, F -критерий = 60.9, $p = 0.016$).

Установленная значимая взаимосвязь мультипликативного показателя $Such \cdot Ohv$, характеризующего развитость ассимиляционного аппарата дерева, с D (модели 2–4) свидетельствует о том, что данный комплексный показатель более информативен для оценки особенностей роста сосны. Эта взаимосвязь имеет место как в естественных насаждениях, так и в лесопарке, что указывает на ее универсальность и позволяет сопоставлять данные, полученные в разных местообитаниях. Более высокая достоверность полученных соотношений при параметризации

Таблица 4. Результаты параметризации моделей 1–4 взаимосвязей показателей на разном удалении от КН в лесопарке

Показатель	Значение показателя									
Расстояние, м	0	25	50	75	100	125	150	175	200	225
Число деревьев, шт.	39	54	60	59	66	62	54	57	48	57
Модель 1. $Such = a + b_{in} \cdot D^2$										
R^2	0.19	0.343	0.429	0.534	0.225	0.324	0.428	0.334	0.425	0.354
$b_{in} \cdot 10^3$	0.265	0.581	0.643	0.478	0.33	0.448	0.454	0.328	0.613	0.574
Модель 2. $Such \cdot Ohv = a + b_{in} \cdot D$										
R^2	0.445	0.419	0.431	0.406	0.197	0.423	0.313	0.412	0.559	0.382
b_{in}	0.208	0.311	0.287	0.194	0.13	0.201	0.165	0.165	0.343	0.291
Модель 3. $Such \cdot Ohv = (a + b_{in} \cdot D)^2$										
R^2	0.495	0.432	0.422	0.409	0.191	0.415	0.298	0.434	0.583	0.403
$b_{in} \cdot 10$	0.361	0.529	0.476	0.356	0.231	0.383	0.268	0.3102	0.598	0.549
Модель 4. $Such \cdot Ohv = a + b_{in} \cdot D^2$										
R^2	0.441	0.462	0.434	0.378	0.199	0.393	0.349	0.395	0.583	0.358
$b_{in} \cdot 10^2$	0.239	0.344	0.324	0.195	0.145	0.211	0.191	0.192	0.38	0.299

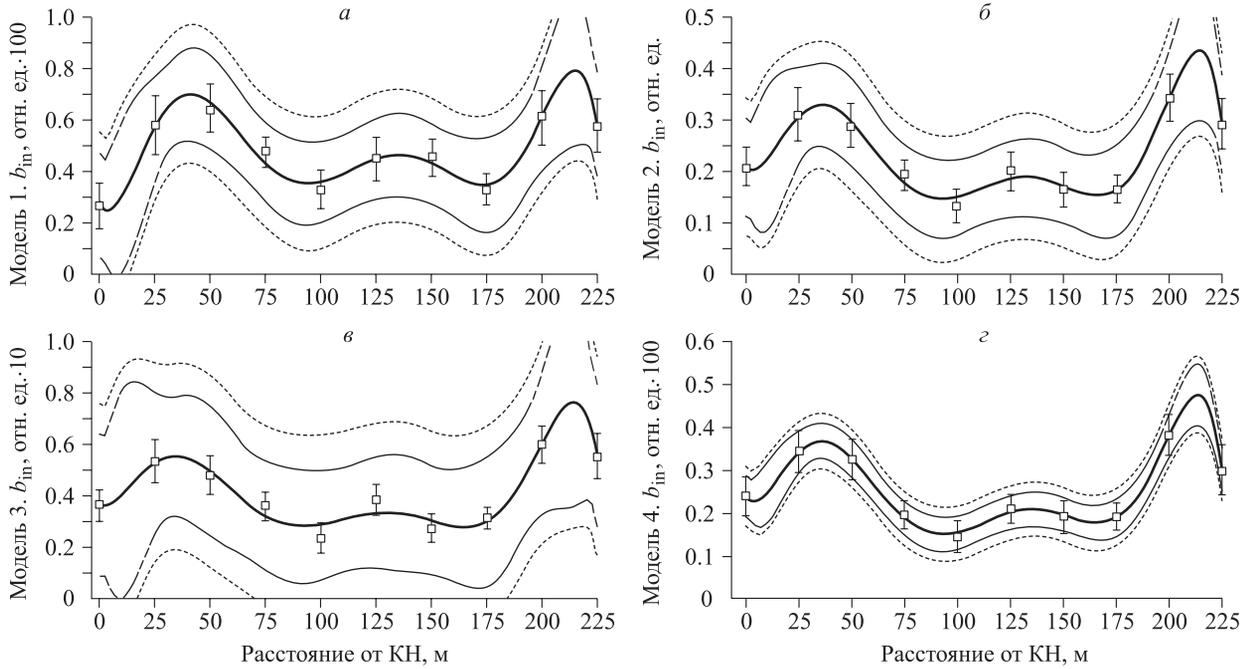


Рис. 3. Зависимости коэффициента b_{in} от расстояния до КН лесопарка с указанием границ доверительных интервалов для линий регрессии и разброса значений, а также стандартных ошибок b_{in} отдельных моделей. $Such = a + b_{in} \cdot D^2$ (а), $Such \cdot Ohv = a + b_{in} \cdot D$ (б), $Such \cdot Ohv = (a + b_{in} \cdot D)^2$ (в) и $Such \cdot Ohv = a + b_{in} \cdot D^2$ (г).

моделей для лесопарка по сравнению с общей выборкой позволяет предположить, что в городских условиях изменяется характер взаимосвязи между развитостью ассимиляционного аппарата и ксилемным транспортом питательных веществ.

Следует также отметить, что коэффициент b в этих моделях, независимо от вида связи (линейной либо квадратичной), является показателем взаимозависимости развитости ассимиляционного аппарата дерева и проводящей способности ксилемы. Из анализа общего вида полученных соотношений следует, что численное значение коэффициента b характеризует изменение показателя $Such \cdot Ohv$, приходящееся на единицу площади проводящей ксилемы (т. е. эффективность связи переменных в моделях) при любом виде связи с диаметром ствола. На последнее указывают, в частности, высокие статистическая значимость и достоверность модели 2 для естественных насаждений. Этот факт подтверждает вывод (Кайбияйнен и др., 1986) о том, что у сосны обыкновенной площадь заболони может оцениваться с увеличением возраста дерева не только по площади проводящего слоя, но и по диаметру ствола. Кроме того, анализ значений коэффициента b позволяет оценивать непосредственно развитость ассимиляционного аппарата у деревьев с одинаковыми диаметрами.

Таким образом, принципиально важным фактом, установленным в результате исследо-

ваний, является наличие хорошо выраженных максимумов на всех моделях (см. рис. 1, 3). Они позволяют зонировать КЭ и указывают на сложный характер изменений адаптационных реакций дерева на уровне ассимиляционного аппарата, обусловленных наличием градиентов условий среды и действием биотических факторов. При этом в естественных насаждениях (см. рис. 1) в первой зоне наблюдается увеличение относительного прироста на единицу изменения диаметра величин, связанных с ассимиляционным аппаратом дерева. Далее, до 125 м, этот показатель снижается, после чего до 185 м снова возрастает и уменьшается в конце трансекты.

Аналогичность описанных закономерностей в естественных насаждениях и лесопарке указывает на их принципиальное сходство. При этом установленные отличия между ними, в первую очередь – расширение промежуточной зоны за счет смещений главных максимумов, свидетельствуют о существенных изменениях процессов, определяющих особенности роста деревьев в условиях городской среды. Расширение данной зоны позволяет предположить, что одним из важных следствий негативного действия урбанизации является ослабление связи развитости ассимиляционного аппарата дерева с проводящей способностью его ксилемы за счет нарушений в системе водно-минерального транспорта ствола. Последнее приводит к уменьшению по-

казателя Such · Ohv и, как следствие, к ухудшению состояния деревьев и древостоя. Проверка данного предположения требует проведения дополнительных исследований с использованием экофизиологических методов.

Выявленные в результате проведенного анализа факты и закономерности проявлений КЭ подтверждают правильность всех трех сформулированных гипотез и отражают, по-видимому, особенности роста и развития древостоев со значительной протяженностью границ, включая лесопарки городов, защитные лесополосы и насаждения вдоль просек, дорог и трубопроводов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. По мере удаления от края насаждения изменяется коэффициент связи развитости ассимиляционного аппарата с диаметром дерева, что позволяет выделить четыре зоны проявления краевого эффекта. Для естественных насаждений: в первой зоне (0–75 м) коэффициент возрастает – наблюдается увеличение величин, связанных с ассимиляционным аппаратом дерева, относительного прироста на единицу изменения диаметра; во второй зоне (100–125 м) эти показатели снижаются; далее (150–185 м) – опять возрастают с последующим уменьшением в конце трансекты (200–225 м). Максимальные значения коэффициента связи имеет на расстояниях 75 и 185 м.

2. Влияние урбанизации выражается в расширении расположенной между максимумами зоны уменьшения коэффициента связи развитости ассимиляционного аппарата дерева и диаметра. Это фиксируется в виде сдвигов первого максимума ближе, а второго – дальше от КН приблизительно на 25 м каждый, а также – в увеличении диапазона варьирования значений коэффициента в зоне между ними. Кроме того, для естественных насаждений существенно лучше оценки статистической значимости и достоверности связи развитости ассимиляционного аппарата с диаметром ствола, а для лесопарка – с квадратом значения этого признака. Указанные особенности объясняются, по-видимому, влиянием городских условий на адаптацию деревьев, в том числе на развитие ассимиляционного аппарата сосны.

Авторы выражают благодарность доктору биологических наук Д. В. Веселкину за участие в обсуждении проблемы фрагментации лесов и в подборе объектов исследования.

Работа выполнена при финансовой поддержке комплексной программы УрО РАН на 2018–2020 гг. (грант № 18-4-4-10) и в рамках государственного задания Ботанического сада УрО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев В. А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1989. № 4. С. 51–54.
- Антонова И. С., Тертерян Р. А. К вопросу о структурной организации кроны *Pinus sylvestris* (Pinaceae) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 1. С. 109–123.
- Веселкин Д. В., Шавнин С. А., Воробейчик Е. Л., Галако В. А., Власенко В. Э. Краевые эффекты для сосновых древостоев в крупном городе // Экология. 2017. № 6. С. 405–412.
- Веселкин Д. В., Коржиневская А. А., Подгаевская Е. Н. Краевой эффект для травяно-кустарничкового яруса урбанизированных южно-таежных лесов // Экология. 2018. № 6. С. 411–420.
- Галако В. А., Шавнин С. А., Власенко В. Э., Голиков Д. Ю., Монтиле А. А. Особенности морфологической структуры сосновых древостоев пригородных насаждений г. Екатеринбург // Изв. Оренбург. гос. агр. ун-та. 2017. № 5 (67). С. 88–90.
- Кайбияйнен Л. К., Хари П., Сазонова Т. А., Мякеля А. Сбалансированность системы водного транспорта у сосны обыкновенной // Лесоведение. 1986. № 1. С. 31–37.
- Мамаев С. А., Махнев А. К. Проблемы биологического разнообразия и его поддержания в лесных экосистемах // Лесоведение. 1996. № 5. С. 3–10.
- Монтиле А. А., Монтиле А. И. Программа поиска формальных зависимостей и визуализации характера изменений количественных признаков. Свидетельство 2018610169 РФ. Свидетельство о государственной регистрации программ для ЭВМ. Заявитель и правообладатель ФГБУН Бот. сад УрО РАН (RU). Заявка № 2017661072; заявл. 01.11.2017; опублик. 10.01.2018. Реестр программ для ЭВМ. М.: Роспатент, 2018.
- Монтиле А. А., Шавнин С. А., Монтиле А. И. Кластерный и регрессионный анализ изменений количественных морфометрических признаков // Мат. биол. и биоинф. 2007. Т. 2. № 1. С. 60–65.
- Монтиле А. И., Шавнин С. А., Монтиле А. А., Голиков Д. Ю. Анализ разнообразия морфотипов сосны обыкновенной в зоне краевого эффекта // Информационные технологии в исследовании биоразнообразия: Материалы III Нац. науч. конф. с междунар. участ., посвящ. 100-летию со дня рожд. акад. РАН П. Л. Горчаковского. Екатеринбург, 2020. С. 391–394.
- Монтиле А. А., Юсупов И. А., Монтиле А. И., Шавнин С. А. Методический подход к изучению морфогенеза побегов деревьев на примере молодняков сосны обыкновенной, произрастающих в зоне влияния газового факела // Сиб. лесн. журн. 2018. № 3. С. 3–10.
- Правила санитарной безопасности в лесах. Утв. Постановлением Правительства РФ от 09.12.2020 № 2047. М.: Правительство РФ, 2020.
- Пупырев Е. И., Якубов Х. Г., Авсевич Н. А. Мониторинг состояния зеленых насаждений в условиях мегаполиса

- (состояние, проблемы и перспективы развития мониторинга в 2000 г.) // Лесн. вестн. 2000. № 6. С. 12–15.
- Санитарные правила в лесах России. Утв. Приказом Федеральной службы лесного хозяйства России от 15.01.1998 № 10. М.: Федеральная служба лесного хозяйства России, 1998.
- Санитарные правила в лесах Российской Федерации. Утв. Приказом МПР РФ от 27.12.2005 № 350. М.: МПР РФ, 2006.
- Санников С. Н., Петрова И. В., Семериков В. Л. Генотипогеографический анализ популяций *Pinus sylvestris* L. на трансекте от северной до южной границы ареала // Экология. 2002. № 2. С. 97–102.
- Шавнин С. А., Веселкин Д. В., Воробейчик Е. Л., Галако В. А., Власенко В. Э. Факторы трансформации сосновых насаждений в районе города Екатеринбурга // Лесоведение. 2015. № 5. С. 346–355.
- Шавнин С. А., Голиков Д. Ю., Монтиле А. А., Монтиле А. И. Краевой эффект, особенности роста и морфогенеза деревьев сосны обыкновенной в лесопарках и естественных насаждениях // Экология. 2020. № 3. С. 163–170.
- Шавнин С. А., Овчинников И. С., Монтиле А. А., Голиков Д. Ю. Оценка формы ствола и кроны сосны обыкновенной по комплексу морфологических признаков // Лесоведение. 2019. № 1. С. 64–74.
- Chen J., Franklin J. F., Spies T. Vegetation responses to edge environments in old-growth Douglas-fir forests // Ecol. Appl. 1992. V. 2. N. 4. P. 387–396.
- Harper K. A., Macdonald S. E., Burton P. J., Chen J., Brosf-ske K. D., Saunders S. C., Euskirchen Eu. S., Roberts D., Jaiteh M. S., Esseen P. A. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes // Conserv. Biol. 2005. V. 19. Iss. 3. P. 768–782.
- Harper K. A., Macdonald S. E. Quantifying distance of edge influence: a comparison of methods and a new randomization method // Ecosphere. 2011. V. 2. Iss. 8. P. 1–17.
- Kuliešis A. A., Kuliešis A. Edge effect on forest stand growth and development // Balt. For. 2006. V. 12. N. 2. P. 158–169.
- Murcia C. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation // Trends Ecol. Evol. 1995. V. 10. Iss. 2. P. 58–62.
- Sannikov S. N., Petrova I. V., Semerikov V. L. Geno- and phenogeographic analysis of *Pinus sylvestris* L. populations along the transect extending from the northern to southern boundary of the species range // Rus. J. Ecol. 2002. V. 33. Iss. 2. P. 86–91 (Original Rus. text © S. N. Sannikov, I. V. Petrova, V. L. Semerikov, 2002, publ. in *Ecologiya*. 2002. N. 2. P. 97–102).
- Shavnin S. A., Golikov D. Yu., Montile A. A., Montile A. I. Edge effect: growth and morphogenetic features of Scots pine trees in forest parks and natural stands // Rus. J. Ecol. 2020. V. 51. N. 3. P. 199–205 (Original Rus. text © S. A. Shavnin, D. Yu. Golikov, A. A. Montile, A. I. Montile, 2020, publ. in *Ecologiya*. 2020. N. 3. P. 163–170).
- Shavnin S. A., Veselkin D. V., Vorobeichik E. L., Galako V. A., Vlasenko V. E. Factors of pine-stand transformation in the city of Yekaterinburg // *Contemp. Probl. Ecol.* 2016. V. 9. N. 7. P. 844–852 (Original Rus. text © S. A. Shavnin, D. V. Veselkin, E. L. Vorobeichik, V. A. Galako, V. E. Vlasenko, 2015, publ. in *Lesovedenie*. N. 5. P. 346–355).
- Statistica 8.0.* StatSoft Inc., 2007. <https://link.springer.com/article/10.1007/s10182-007-0038-x>
- Statgraphics Centurion XV.* StatPoint Inc., 2007. <https://www.scrip.org/reference/referencespapers?referenceid=378348>
- Veselkin D. V., Shavnin S. A., Vorobeichik E. L., Galako V. A., Vlasenko V. E. Edge effects on pine stands in a large city // Rus. J. Ecol. 2017. V. 48. N. 6. P. 499–506 (Original Rus. text © D. V. Veselkin, S. A. Shavnin, E. L. Vorobeichik, V. A. Galako, V. E. Vlasenko, 2017, publ. in *Ecologiya*. 2017. N. 6. P. 405–412).
- Veselkin D. V., Korzhinevskaya A. A., Podgaevskaya E. N. The edge effect on the herb-dwarf shrub layer of urbanized Southern taiga forests // Rus. J. Ecol. 2018. V. 49. N. 6. P. 465–474 (Original Rus. text © D. V. Veselkin, A. A. Korzhinevskaya, E. N. Podgaevskaya, 2018, publ. in *Ekologiya*. 2018. N. 6. P. 411–420).

THE IMPACT OF EDGE EFFECT ON THE RELATIONSHIP OF INDIVIDUAL MORPHOLOGICAL FEATURES OF SCOTS PINE IN NATURAL STANDS AND FOREST PARK

A. I. Montile, S. A. Shavnin, A. A. Montile, D. Yu. Golikov

*Institute Botanical Garden, Russian Academy of Sciences, Ural Branch
8 Marta str., 202a, Yekaterinburg, 620144 Russian Federation*

E-mail: amontile@gmail.com, sash@botgard.uran.ru, org17@mail.ru, mit2704@gmail.com

In natural stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) near Yekaterinburg city and in the city forest park the state of trees was studied at the edge of the tree stand and in its depth up to a distance of 225 m. On each of 16 transects there were studied 6 – 10 registration sites with a radius of 11.3 m and a distance between them of 25–33 m. For natural stands: 10 transects; 100 sites, in the forest park: 6 transects; 52 sites. The transects were located perpendicular to the edge of the stands. The relationship of the trunk diameter with foliage and branchiness, determined visually on a point scale in 2315 trees was determined. Most of the transects had south and southwest orientations. For relationships there were obtained nonlinear ratios. In them the coefficients of the variables depend on the distance to the edge of the stand. The relationship between the values of the coefficients and the factor of distance to the edge of stand is also non-linear, are described by polynomials of 4-5th degree. It is characterized by the presence of two maxima. Four zones are distinguished in natural stands (0–75 m, 100–125 m, 150–175 m, 200–225 m), characterized by different ratios of the development of trees assimilation apparatus (for trees with the same diameters). In the forest park the width of the located between the maxima zone of decrease in the dependency of traits coefficient is greater than in natural stands. This is due to the shift of the first maximum closer, and the second – further from the edge of the stand by 25 m each. These features of the influence of urbanization are apparently explained by the influence of urban conditions on changes in the relationship between the diameter of the trunk and the development of the assimilation apparatus of trees.

Keywords: *Pinus sylvestris* L., assimilation apparatus, morphological features of trees, correlations, spatial dynamics.

How to cite: Montile A. I., Shavnin S. A., Montile A. A., Golikov D. Yu. The impact of edge effect on the relationship of individual morphological features of Scots pine in natural stands and forest park // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2024. N. 1. P. 67–77 (in Russian with English abstract and references).