

УДК 630*165.6: 630*176.321.3

В.К. ПОПОВ, М.В. СВИРИДОВ

Попов Владимир Ксенофонович родился в 1938 г., окончил в 1962 г. Воронежский лесотехнический институт, кандидат сельскохозяйственных наук, профессор, чл.-кор. АЕН РФ, ректор Воронежской государственной лесотехнической академии, Генеральный директор НПЦ Восмоддрев. Имеет около 150 научных трудов в области искусственного лесоразведения и лесовосстановления, генетики и селекции древесных пород, защитного лесоразведения, оптимизации искусственного лесоразведения и плантационного выращивания быстрорастущих древесных пород, общих вопросов лесного хозяйства в условиях рыночной экономики.



Свиридов Михаил Владимирович родился в 1962 г., окончил в 1984 г. Воронежский лесотехнический институт, ассистент кафедры лесных культур и селекции Воронежской государственной лесотехнической академии. Имеет 15 печатных работ в области изучения наследственных свойств и изменчивости признаков потомств березы в опытных географических культурах.



**АДАПТАЦИОННАЯ СПОСОБНОСТЬ ПОТОМСТВА
БЕРЕЗЫ В ГЕОГРАФИЧЕСКИХ КУЛЬТУРАХ
ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЛЕСОСТЕПИ
В СВЯЗИ С КЛИМАТИЧЕСКИМИ ФАКТОРАМИ
РАЙОНОВ ПРОИСХОЖДЕНИЯ**

Разработана методика количественной оценки влияния наследственных свойств климатипов березы на изменчивость адаптивно ценных признаков семенного потомства. Проанализирована реакция потомств на изменение условий внешней среды в связи с климатическими факторами родины климатипа. Получены регрессионные модели для оценки их устойчивости.

A procedure of quantitative evaluation of the influence of hereditary properties of birch climatic types variability on adaptive-important properties of seed progeny has been developed. A response of progenies to the changed conditions of the external environment in relation to the climatic factors of the place of their origin has been analysed. Regression models for evaluating their immunity climatic types have been obtained.

Как известно, географическая изменчивость присуща видам с широким естественным ареалом, что свидетельствует об их экологической пластичности и наличии наследственной адаптации популяций к условиям среды, среди которых важнейшее значение имеют климатические факторы [8, 16, 17 и др.]. Для большинства лесобразующих пород, в том числе и видов берез [10 и др.], на межпопуляционном уровне наиболее изучена изменчивость по продуктивности, в то время как адаптационные возможности видов и их происхождений, а также механизм адаптации в системе взаимодействия генотип – среда остаются малоизученными.

Выполненная нами на примере березы работа направлена на разработку методов количественной оценки влияния наследственных свойств климатипов на изменчивость комплекса адаптивно ценных признаков семенного потомства, изучение их реакции на изменение условий внешней среды в связи с климатическими факторами родины климатипа, что имеет важное теоретическое и практическое значение ввиду отсутствия лесосеменного районирования для данной широко распространенной и хозяйственно ценной породы.

В работе использованы результаты многолетних исследований географических культур, созданных в 1976-1978 гг. в различных эдафических условиях Учебно-опытного лесхода ВЛТИ по одинаковой технологии с размещением посадочных мест 2,0 х 0,7 м, общая площадь 12,8 га. Всего представлено 50 происхождений, из них 41 – березы повислой, в пределах большого спектра широт (43...62°) и долгот (24...160°). По числу вариантов, площади и информационной ценности в связи с выращиванием в различных условиях местопроизрастания данный географический опыт практически не имеет аналогов для изучаемой породы.

Для исследования культур использовали общепринятые лесоводственно-таксационные методы. Жизненное состояние деревьев и происхождений оценивали по методике В.А. Алексеева с учетом видовых особенностей березы [1, 13, 20].

Учитывая первостепенную роль климата в формировании географической среды и распространении растительности [2-4, 7 и др.], а также основываясь на учении о формах внутривидовой изменчивости и ее особенностях для наиболее распространенных видов берез [5, 9, 10 и др.], происхождения березы повислой из равнинных частей ареала распределяли на предполагаемые группы – популяции (климатипы) в пределах выделенных климатических экотопов. Использование их в качестве градаций при организации и решении дисперсионных комплексов позволило количественно оценить силу влияния географического происхождения семян на изменчивость функциональных и структурных признаков потомства.

На основании результатов предыдущих исследований [15] из всего многообразия климатообразующих факторов в целях биоклиматического моделирования выбраны континентальность и средняя продолжительность периода с суммой температур выше 5⁰С, в течение которого возможны развитие и рост изучаемой породы (вегетационный период). Особенностью последнего является высокая скоррелированность со среднегодовыми температурами воздуха, соотношением тепла и влаги, фотопериодом. Для района исследований по результатам многолетних наблюдений их значения составляют 45% и 189 дн. соответственно. Оба климатических показателя выражаются количественно, обладают системностью и обеспечивают разностороннюю оценку климата, что соответствует предъявляемым требованиям к климатическому моделированию для биогеографических целей [11].

Материалы обрабатывали биометрическими методами [6, 12, 14 и др.] с использованием ЭВМ.

Основное внимание уделено анализу опытных культур в жестких лесорастительных условиях на слабооподзоленной серой лесной супесчаной почве, сформировавшейся на среднеаллювиальном песке, что соответствует общепринятым требованиям тестирования происхождений и позволяет получить более объективные и показательные результаты.

Большое значение в оценке адаптивной способности пород и происхождений к измененным условиям внешней среды имеют функциональные признаки, отражающие внутреннее состояние биотипов. Среди них повреждаемость вредителями и болезнями, а также сохранность наиболее доступны в определении и достаточно объективны для оценки состояния опытных культур и адаптационной ценности происхождений. Известно, что защитные механизмы древесных растений контролируются генетически и выражаются через определенные физиологические процессы, которые, в свою очередь, зависят от физических факторов среды. Их изменения способны влиять на относительную

резистентность или аттрактивность пород для различных вредителей и болезней.

Полученные нами результаты свидетельствуют об очень высоком уровне изменчивости повреждаемости потомств березы, что в значительной степени обусловлено влиянием географического происхождения. В большинстве случаев ослабленные деревья поражаются стволовыми вредителями, среди которых наибольшую опасность представляет многоядный непарный короед (*Xyleborus saxeseni* Ratz.), и становятся в еще большей степени уязвимыми для фитовредителей и болезней. В образованные насекомыми поранения проникают возбудители инфекционных некрозов, поражающих кору, камбий и заболонь. В итоге образуются полосы отмирания или круговые некрозы коры, кроны изреживаются, появляются водяные побеги, и деревья усыхают.

Установлено, что устойчивость потомств березы тесно коррелирует с рассматриваемыми климатическими показателями районов происхождения, при этом связи имеют выраженную криволинейную форму (рис. а). Изменчивость повреждаемости (Π) потомства березы 17-летнего возраста в зависимости от континентальности (K) и продолжительности вегетационного периода (B) районов происхождения представлена в табл. 1.

Таблица 1

С, %	$\eta^2 \pm m_{\eta^2}$	$r \pm m_r$	$\eta \pm m_{\eta}$	Регрессионная модель	$\frac{R}{F_{эф}}$
47	0,89±0,041	-0,68 ± 0,15	0,98 ± 9,7·10 ⁻³	$\Pi=499,59-4,713B+0,0116B^2$	$\frac{0,91}{4,45}$
		0,69 ± 0,17	0,99 ± 7,1·10 ⁻³	$\Pi=111-5,339K+0,075K^2$	$\frac{0,96}{10,15}$

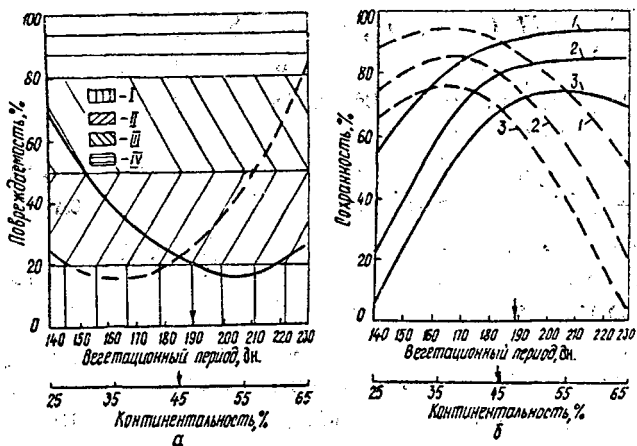
Примечание. С – коэффициент изменчивости, %; $\eta^2 \pm m_{\eta^2}$ – показатель силы географического влияния семян и ошибка; $r \pm m_r$ – коэффициент корреляции и ошибка; $\eta \pm m_{\eta}$ – корреляционное отношение и ошибка; R – показатель меры выравнивания уравнения, $R > 0,95$; $F_{эф}$ – показатель эффективности уравнения, $F_{эф} > 3$.

Наибольшей резистентностью к повреждаемости вредителями и болезнями обладают потомства березы из районов оптимально недостаточного и оптимального увлажнения климата с умеренной континентальностью ($K = 30 \dots 40$ %) и вегетационным периодом от 190 до 215 дн., что соответствует условиям Украинской лесостепи. Отклонения от указанного оптимума приводят к снижению устойчивости, особенно прогрессирующему

при увеличении континентальности и сокращении вегетационного периода районов происхождений.

Повышенная аттрактивность к вредителям и болезням высококонтинентальных происхождений связана, по нашему мнению, со снижением их холодостойкости, особенно в зимний период. Известно, что морозостойкость растений меняется в течение года и имеет физиологическое обоснование на клеточном уровне [19]. Климатипы, сформировавшиеся в условиях более континентального климата, характеризующегося резким переходом от теплого периода к холодному, и, наоборот, при высокой их стабильности, чутко реагируют на эпизодические заморозки, а также часто сменяющиеся потепления и похолодания в зимний период. Снижение морозостойкости вызывается неспособностью клеток успевать соответственно этим колебаниям обводняться и обезвоживаться. В результате снижается их резистентность. Для климатипов из низкоконтинентальных районов условия Центральной лесостепи оказываются более жесткими.

Снижение устойчивости климатипов, сформировавшихся в отличных от местных условиях вегетационного периода, можно объяснить болезненной адаптацией физиологического аппарата растений вследствие несоответствия наследственной ритмики развития и роста измененным условиям внешней среды.



Изменчивость повреждаемости вредителями и болезнями потомства березы 17 лет (а) и его сохранности (б) в зависимости от продолжительности вегетационного периода (сплошная линия) и континентальности (штриховая); стрелками обозначены условия Воронежа (по установленным нормам): I - дровостой здоровый; II - поврежденный; III - сильно поврежденный; IV - разрушенный; 1 - возраст потомства - 1; 2 - 4; 3 - 17 лет

Заслуживает также внимания реакция различных климатипов на недостаток влаги. Изучение водного режима листьев в период засухи 1991 г. показало, что у потомств из таежной зоны, в отличие от местных, наблюдались большие колебания оводненности листьев, повышенный утренний водный дефицит, меньшая водоудерживающая способность и снижение интенсивности транспирации к концу засухи. В результате ряд происхождений данной зоны из разряда поврежденных перешли в сильно поврежденные. Климатипы степной зоны отреагировали менее болезненно благодаря низкой, но достаточно стабильной оводненности листьев, пониженной интенсивности транспирации и наличию защитных механизмов, проявившихся в преждевременном сбрасывании листьев.

Устойчивость происхождений к вредителям и болезням в оптимальных условиях местопрорастания ($C_2 - D_2$) значительно выше. Сохранность примерно одинакова. Исключение составляют потомства таежной зоны, подтайги, степной зоны и особенно полупустыни, которые в жестких условиях сохранились хуже, а культуры карагандинского и якутского (береза плосколистная) происхождения практически погибли. В целом сохранность березы в опытных культурах тесно коррелирует с их повреждаемостью: $r = -0,85 \pm 0,069$; $\eta = 0,95 \pm 0,022$ и наиболее точно данная связь описывается функцией вида $C = 54,686 + 1,357 П - 0,0343 П^2$ ($R = 0,94$; $F_{3ф} = 7,45$), где C – сохранность, %. Повреждаемость до 30% несущественно отражается на сохранности культур. Дальнейшее ее возрастание приводит к прогрессирующему отпаду.

Установлено, что процесс элиминации наименее адаптированных генотипов в потомствах березы, обусловленный наследственными свойствами, наблюдается уже в период приживаемости, характеризуется выраженной избирательностью и сохраняется в онтогенезе экотипов. Отметим также, что уже с однолетнего возраста изменчивость сохранности тесно коррелирует с анализируемыми климатическими показателями (табл.2).

Уже в первый год выращивания наибольший отпад (до 35...40%) произошел у потомств таежной зоны, подтайги и мягколиственных лесов Западно-Сибирской равнины. На 15...20% снизилась сохранность культур из лесостепи и степи Восточно-Казахстанской провинции, в то время как отпад в других климатипах не превышал 5...15 %. Изменчивость сохранности потомства березы в связи с континентальностью и продолжительностью вегетационного периода районов происхождения представлена в табл. 2.

Таблица 2

Возраст, лет	C, %	$\eta^2 \pm m_{\eta^2}$	$r \pm m_r$	$\eta \pm m_{\eta}$	Регрессионная модель	R Fэф
1	12	$0,92 \pm 0,035$	$0,77 \pm 0,099$	$0,98 \pm 0,011$	$C = -678 + 10,6B - 0,0488B^2 + 7,53 \cdot 10^{-5} B^3$	0,93
			$-0,72 \pm 0,13$	$0,94 \pm 0,031$	$C = 35,35 + 3,317K - 0,0473K^2$	5,58 0,92
4	23	$0,91 \pm 0,042$	$0,71 \pm 0,12$	$0,94 \pm 0,031$	$C = -1761,47 + 26,525B - 0,127B^2 + 2,043 \cdot 10^{-4} B^3$	5,34 0,92
			$-0,69 \pm 0,15$	$0,95 \pm 0,028$	$C = -25,64 + 6,0367K - 0,0821K^2$	0,94 6,93
17	30	$0,96 \pm 0,019$	$0,75 \pm 0,11$	$0,97 \pm 0,012$	$C = -1386,57 + 19,497B - 0,0862B^2 + 1,261 \cdot 10^{-4} B^3$	0,96 9,31
			$-0,73 \pm 0,13$	$0,96 \pm 0,021$	$C = -42,973 + 6,677K - 0,0934K^2$	0,95 8,71

К стадии формирования сомкнутого насаждения (4 года) культуры подошли еще более дифференцированными. Наибольший отпад (до 80 %) наблюдался у потомств из районов с резко отличающимися от местных климатическими условиями. В период формирования сомкнутого насаждения, характеризующийся значительными колебаниями осадков и снижением солнечной активности, существенных изменений в сохранности климатипов не наблюдалось. На стадии жердняка отпад равномерный, что объясняется не только влиянием наследственных свойств, но и естественным отбором в процессе внутривидовой конкуренции у наиболее адаптированных потомств. Закономерности в изменчивости сохранности отражены на рис. 6.

В заключение следует отметить комплексное воздействие всего многообразия экологических факторов на жизненное состояние различных генотипов. Превышение критического уровня любого из них приводит к снижению резистентности. В целях создания высокоустойчивых насаждений в настоящее время предпочтение следует отдавать семенам березы из Украинской лесостепи или аналогичных условий с континентальностью $35 \pm 5\%$ и вегетационным периодом 195 ... 215 дн. Период формирования сомкнутого насаждения вполне можно считать фазой исключения наименее адаптированных происхождений, что подтверждает аналогичный вывод для быстрорастущих пород [18], хотя применительно к стадии жердняка регрессионные модели более точны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [1]. Алексеев В.А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. - 1989. - № 4. - С. 51-57. [2]. Борисов А.А. Климатография Советского Союза. - Л.: ЛГУ, 1970. - 306 с. [3]. Воробьев Д.В. Методика лесотипологических исследований. - Киев: Урожай, 1967. - 388 с. [4]. Григорьев А.А. Закономерности строения и развития географической среды: Избр. теоретич. работы. - М.: Мысль, 1966. - 382 с. [5]. Данченко А.М. Популяционная изменчивость березы. - Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1990. - 205 с. [6]. Дворецкий М.Л. Пособие по вариационной статистике. - М.: Лесн. пром-сть, 1971. - 104 с. [7]. Курнаев С.Ф. Лесорастительное районирование СССР. - М.: Наука, 1972. - 283 с. [8]. Майр Э. Популяция, виды и эволюция / Пер. с англ. М.В. Мины. - М.: Мир, 1974. - 460 с. [9]. Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений: На примере семейства *Pinaceae* на Урале. - М.: Наука, 1972. - 283 с. [10]. Махнев А.К. Внутривидовая изменчивость и популяционная структура берез секции *Albae* и *Nanae*. - М.: Наука, 1987. - 128 с. [11]. Мичурин В.Г. О климатическом моделировании для биогеографических целей // Вопр. ботан. Юго-Вост. - 1988. - №6. - С. 22-33. [12]. Никитин К.Е., Швиденко А.З. Методы и техника обработки лесоводственной информации. - М.: Лесн. пром-сть, 1978. - 272 с. [13]. Оценка жизнеспособности сосны, ели и березы в условиях Литвы / Я.Шяпятаене, А.Маस्ताускис, Э. Барткявичус и др. // Лесн. хоз-во. - 1989. - №9. - С. 33-35. [14]. Плохинский Н.А. Биометрия. - М.: МГУ, 1970. - 367 с. [15]. Попов В.К., Свиридов М.В. Состояние, рост и плодоношение географических культур березы повислой в условиях Центральной лесостепи // Повышение продуктивности, устойчивости и защитной роли лесных экосистем: Сб. науч. тр. - Воронеж, 1990. - С. 27-31. [16]. Проказин Е.П., Богачев А.В. Наследственная адаптация сосны обыкновенной к факторам климата и возможность ее оценки и прогнозирования // Генетика, селекция, семеноводство и интродукция лесных пород. - М., 1974 (1975). - С. 131-146. [17]. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. - М.: Наука, 1980. - 277 с. [18]. Abukaber H. I., Zuffa L. Provenance variation in Eastern white pine (*Pinus strobus* L.) 28th-year results from two southern Ontario Plantations // 19th World Congr. "Sci. Forest.: IUFRO's 2nd Century", Montreal, 5-11 Aug., 1990, Div. 2/ Int. Union Forest Res. Organ. - Montreal, 1990. - P. 482-483. [19]. Häslер R. Physiologische Wirkungen des Frostes auf Pflanzen // Ber. / Eidgenoss. Anst. forstl. Versuchsw. - 1988: - N 307. - P. 45-48. [20]. Westan L. A new method for assessment of fisible damage to birch and other deciduous trees // Air Pollut. and Forest Decline: Proc. 14th Int. Meet. Spec. Air Pollut. Eff. Forest Ecosyst. Int. Union Forest Res. Organ. Project Group P. 2. 05 Interlaken 2-8 Oct., 1988. Vol. 1. - Birmensdorf, 1989. - P. 223-228.

Поступила 17 ноября 1994 г.