

Е.Н. Наквасина

Архангельский государственный технический университет

Наквасина Елена Николаевна родилась в 1952 г., окончила в 1975 г. Архангельский лесотехнический институт, доктор сельскохозяйственных наук, профессор, заведующий кафедрой лесоводства и почвоведения Архангельского государственного технического университета. Имеет более 170 печатных работ в области лесовосстановления и экологии экосистем.

E-mail: nakvasina@agtu.ru



АССИМИЛЯЦИОННЫЙ АППАРАТ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ АДАПТАЦИИ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ К ИЗМЕНЕНИЮ КЛИМАТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ ПРОИЗРАСТАНИЯ*

Рассмотрена изменчивость показателей ассимиляционного аппарата сосны обыкновенной при выращивании потомства в географических культурах Архангельской области. Установлена зависимость размеров, массы хвои и охвоенности побегов от происхождения исходных насаждений.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, ассимиляционный аппарат, адаптация.

Хвоя – самый чувствительный орган, который быстро реагирует на условия окружающей среды и определяет рост и развитие дерева [13]. Особенности морфологии и физиологии хвои в значительной степени зависят от комплекса внешних факторов, в которых произрастает сосна [1, 3, 9, 13-16, 18], и в то же время находятся под генетическим контролем [22].

В естественных насаждениях наблюдается клинальная изменчивость размеров хвои: при продвижении с севера на юг ее длина и масса увеличиваются, а продолжительность жизни снижается [9, 13, 21]. Эта закономерность сохраняется и в географических культурах различного возраста и местоположения [2, 12, 15, 16, 18]. В коллекции климатипов сосны на Украине (Львовское Расточье) установлено уменьшение биометрических показателей хвои у восточных и северо-восточных климатипов: длина хвои оказалась на 16...57 % меньше, чем у местного и близких к нему потомств [3]. У южных климатипов интенсивность фотосинтеза выше, они содержат больше сухого вещества, чем северные [6, 15]. В Воронежской области местная сосна по массе занимала промежуточное положение, в Беларуси была на уровне украинского климатипа.

Наиболее важным среди показателей ассимиляционного аппарата А.И. Чернодубов [20] считает длину хвои. По его мнению, у автохтонной сосны обыкновенной 22 % варьирования признаков определяется именно длиной хвои. Бóльшую изменчивость этого показателя у инорайонных климатипов по сравнению с местным отмечает Г.В. Агафонова [1].

* Исследования поддержаны грантом администрации Архангельской области и РФФИ № 05-04-97509.

Длина хвои является косвенным показателем энергии роста деревьев, несмотря на ее значительную вариабельность по годам у отдельных деревьев в климатипе. Установлено, что растения и климатипы сосны обыкновенной с более длинной хвоей и большим числом веток в мутовке являются быстрорастущими [3, 5, 11, 14–17]. В географических культурах юго-западной Сибири отмечена тесная прямая связь запаса сосны обыкновенной различного происхождения с длиной хвои. Для ели эта связь слабая обратная [5]. В молодых географических культурах и на прививочных плантациях в Ленинградской области выявлена тесная связь массы сухого вещества хвои и числа пучков хвои на побеге с годичным приростом по высоте [17].

Для молодых автохтонных культур сосны Республики Коми В.Б. Лариным и Ю.А. Паутовым [8] обнаружена значительная связь (коэффициент корреляции 0,5...0,7) массы и длины хвои текущего года с таксационными показателями, прежде всего с диаметром, высотой, показателем D^2H . По их мнению, в фазе индивидуального роста культур степень развития дерева определяет его физиологическую активность и фитоценотический статус. П.А. Феклистов и Н.А. Бабич [19] установили, что площадь хвои на дереве и число хвоинок на единице побега определяют объем дерева, и предложили использовать эти параметры для оценки продуктивности древостоев.

Изучение морфометрической изменчивости ассимиляционного аппарата сосны в географических культурах представляет интерес для выявления генотипической неоднородности популяций, особенностей их адаптации к новым лесорастительным условиям в процессе формирования древостоя.

На Европейском Севере России, отличающемся достаточно суровыми и в то же время переменными условиями окружающей среды, подобные исследования приобретают особый интерес для оценки адаптационных свойств породы.

Для 6–10-летних культур различного географического происхождения, произрастающих на Европейском Севере России, установлено, что у южных климатипов сосны обыкновенной при выращивании в Архангельской области (средняя подзона тайги) хвоя была длиннее, имела большую массу одной хвоинки и суммарную, но меньшее число хвоинок на 1 см побега, чем у северных потомств [10, 12].

Для изучения особенностей ассимиляционного аппарата в географических культурах, созданных в Плесецком лесхозе Архангельской области, в фазе смыкания крон (21 год) были выбраны климатипы, достаточно резко различающиеся по обеспеченности фотопериодическими и термодинамическими характеристиками пунктов происхождения семян, материнские насаждения которых расположены от северной подзоны тайги до зоны смешанных лесов. В долготном направлении различия местоположений пунктов заготовки семян составили от 30° (Карелия) до 130° в.д. (Якутия). Образцы хвои отбирали с побегов прошлого года на восточной стороне кроны (междурядные пространства), на высоте 2,0...2,5 м.

Биометрические и численные показатели хвои снижаются по мере продвижения родины климатипов к северу и востоку от пунктов испытания

(табл. 1). Наиболее изменчивым показателем у климатипов разного происхождения оказалась масса хвои и диаметр побега (коэффициент изменчивости 22,9...24,5 %). В пределах опыта масса 10 хвоинок колебалась от 92,4 мг (Архангельская область) до 184 мг (Псковская область). Варьирование охвоенности и длины хвои между климатипами ниже (коэффициент изменчивости 8,5...12,8 %) и составляет 12,6...19,1 шт. и 3,45...4,65 см соответственно. Автохтонный климатип занимает промежуточное положение по охвоенности и размерам хвои, но отличается наименьшей ее массой.

Таблица 2

Связь между длиной хвои и происхождением климатипов сосны обыкновенной

Показатели мест происхождения культур	Коэффициент корреляции r	Ошибка коэффициента корреляции $\pm m_r$	Достоверность t	Оценка связи по [4]
Географическое положение, град – мин:				
Северная широта	-0,711	0,143	4,98	Высокая
Восточная долгота	0,188	0,279	0,67	Слабая
Длительность периода вегетации, дн.	0,680	0,155	4,37	Значительная
Сумма температур выше +5 °С, град	0,624	0,176	3,54	«

Таблица 3

Биометрические показатели хвои в лесорастительных подзонах (зонах) $(F_{5\%} = 8,8; F_{1\%} = 28)$

Лесорастительная подзона (зона) по [7]	Число климатипов	Охвоенность, шт.	Длина хвои, см	Суммарная длина хвои на 1 см побега, см
Северотаежная	2	14,8	3,49	51,6
Среднетаежная	5	17,0	4,02	68,5
Южнотаежная	1	17,3	4,03	69,7
Смешанные леса	3	15,3	4,41	67,7

Примечание. Дисперсионное отношение $F_{\text{факт}}$ для охвоенности составляет 1,20; длины хвои – 10,95; суммарной на 1 см побега – 2,88; коэффициент детерминации соответственно 0,340; 0,824 и 0,552.

Видимо, изменение условий произрастания сосны, усиление приспособительных реакций в процессе адаптации потомства вызывает усиленное накопление органической массы, прежде всего, в хвое как наиболее чувствительном органе растения. Установлена тесная связь длины хвои с северной широтой и климатическими характеристиками мест заготовки семян (табл. 2).

Дисперсионный анализ изменчивости признаков при группировке климатипов по зонам (подзонам) в пределах европейской части России показал, что длина хвои – единственный из изученных показателей, который с

возрастом сохраняет предрасположенность к клинальному изменению. Сила влияния географического происхождения семян по Плохинскому при 5 %-м уровне значимости составляет 82,4 % (табл. 3). Такие показатели, как масса хвои, число хвоинок на единице побега в культурах сосны I класса возраста, меньше зависят от географического происхождения климатипа (табл. 4). Охвоенность побега сосны сильнее связана с долготным происхождением климатипа ($r = -0,596$ при $t = 3,2$). Восточные потомства сосны при выращивании в средней подзоне тайги Архангельской области имеют побеги с меньшим числом хвои.

Таблица 4

Массовые показатели хвои в лесорастительных подзонах (зонах)
($F_{5\%} = 8,8$; $F_{1\%} = 28$)

Лесорастительная подзона (зона) по [7]:	Число климатипов	Масса 10 хвоинок, мг	Суммарная масса хвои на 1 см побега, мг	Масса 1 см длины хвои, мг
Северотаежная	2	119,5	177,9	3,51
Среднетаежная	5	109,1	185,2	2,70
Южнотаежная	1	124,0	214,5	2,98
Смешанные леса	3	160,9	249,5	3,65

Примечание. Дисперсионное отношение $F_{\text{факт}}$ для массы 10 хвоинок составляет 3,2; суммарной массы хвои на 1 см побега – 1,76; массы 1 см длины хвои – 2,84; коэффициент детерминации соответственно 0,58; 0,43 и 0,52.

Таблица 5

Связь между длиной хвои и биометрическими показателями роста и продуктивности древостоя ($t_{\text{табл}} = 2,7$)

Показатели роста и продуктивности климатипов	Коэффициент корреляции r	Ошибка коэффициента корреляции $\pm m_r$	Достоверность t	Оценка связи по [4]
Высота, м	-0,472	0,224	2,11	Умеренная
Диаметр ствола на 1,3 м, см	0,565	0,196	2,88	Значительная «
Объем ствола в коре, дм ³	0,515	0,212	2,43	
Высота ствола до первого живого сука, м	-0,506	0,215	2,36	

При группировке климатипов по зонам (подзонам) сила влияния признака географического происхождения семян по Плохинскому на длину и массу хвои составляет всего 34...58 % (при 5 %-м уровне значимости). В этих же пределах колеблется показатель Плохинского и у относительных показателей работы ассимиляционного аппарата, таких как масса единицы длины хвои, суммарная длина и масса хвои на единице побега (см. табл. 3,

4). Это объясняется их большой зависимостью от внешних условий (место расположения хвои, освещенность). Нельзя исключать и вероятность популяционной обусловленности показателей. В пределах одной лесорастительной подзоны колебания могут достигать 30...40 %.

Длина хвои тесно связана с ростом и продуктивностью потомств (табл. 5). Однако из-за происшедшего в I классе возраста культур перераспределения рангового положения потомств по высоте между нею и длиной хвои наблюдается обратная связь. У южных климатипов, которые в условиях севера имеют меньшую высоту, но больший диаметр, снижение интенсивности роста компенсируется развитием ассимиляционного аппарата. Связь длины хвои с диаметром и объемом ствола в коре – прямая достоверная и близкая к ней (на 5 %-м уровне значимости).

Таким образом, в культурах сосны 21-летнего возраста сохраняется установленная ранее (в первом десятилетии) закономерность увеличения размеров хвои от северных климатипов к южным, от западных к восточным. Из изученных показателей ассимиляционного аппарата закрепленным наследственно и проявляемым в потомстве в других условиях произрастания является длина хвои. В процессе адаптации климатипов в суровых условиях севера этот показатель более стабилен, чем рост (высота) деревьев, и в меньшей степени связан с условиями произрастания потомства. С возрастом в географических культурах нарушается установленная ранее (для 6-летних культур) прямая связь между длиной хвои и высотой культур. У инорайонных потомств в фазе смыкания крон длина хвои тесно связана, прежде всего, с радиальным приростом и объемом ствола сосны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

2

1. *Агафонова, Г.В.* Состояние и рост географических культур сосны обыкновенной на Среднем Урале [Текст]: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук / Г.В. Агафонова. – Екатеринбург, 1998. – 19с.

2. *Видякин, А.И.* Влияние географического происхождения семян на рост сосны обыкновенной в таежной зоне Кировской области [Текст] / А.И. Видякин // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по лесной генетике, селекции и семеноводству (1–4 ноября 1983 г., Петрозаводск). – Петрозаводск, 1983. – С.118–120.

3. Географические культуры сосны обыкновенной на Львовском Ростоцье [Текст] / З.Ю. Герушинский, Г.Г. Криницкий, Р.Г. Гут [и др.]. – Львов: ЛЛТИ, 1983. – 47с.

4. *Дворецкий, М.Л.* Пособие по вариационной статистике [Текст] / М.Л. Дворецкий. – М.: Лесн. пром-сть, 1971. – 102 с.

5. *Демиденко, В.П.* Географические культуры сосны и ели на юге Западной Сибири [Текст] / В.П. Демиденко, Ю.Б. Алексеев, В.М. Урусов // Лесн. хоз-во. – 1984. – № 3. – С. 40–42.

6. *Ковалевич, А.И.* Влияние географического происхождения семян на некоторые физиологические особенности сосны обыкновенной [Текст] / А.И. Ковалевич // Роль науки в создании лесов будущего: тез. докл. Всесоюз. конф. – Пушкино, 1981. – С. 84–85.

7. *Курнаев, С.Ф.* Лесорастительное районирование СССР [Текст] / С.Ф. Курнаев. – М.: Лесн. пром-сть, 1973. – 240 с.

8. Ларин, В.Б. Формирование хвойных молодняков на вырубках [Текст] / В.Б. Ларин, Ю.А. Паутов. – Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1989. – 142 с.
9. Мамаев, С.А. Закономерности внутривидовой изменчивости семейства *Pinaceae* на Урале [Текст]: автореф. дис. ... д-ра биол. наук / С.А. Мамаев. – Свердловск: Ин-т экологии растений и животных, 1970. – 54 с.
10. Попов, В.Я. Географические культуры сосны в Архангельской области [Текст]: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук / В.Я. Попов. – Минск, 1968. – 20 с.
11. Попов, В.Я. Использование методов селекции в повышении продуктивности селекционных насаждений [Текст] / В.Я. Попов, В.М. Жариков // Повышение продуктивности лесов Европейского Севера. – Архангельск: Сев.-Зап. кн. изд-во, 1974. – С. 95–106.
12. Попов, В.Я. О некоторых эколого-морфологических признаках сосны различного происхождения в Архангельской области [Текст] / В.Я. Попов // Лесн. журн. – 1965. – № 2. – С. 15–16. – (Изв. высш. учеб. заведений).
13. Правдин, Л.Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция [Текст] / Л.Ф. Правдин. – М.: Наука, 1964. – 190 с.
14. Проказин, А.Е. Географические культуры сосны обыкновенной и вопросы лесосеменного районирования в центральных районах зоны смешанных лесов [Текст]: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук / А.Е. Проказин. – М., 1983. – 15 с.
15. Рязанцева, Л.А. Физиолого-биохимические особенности экотипов сосны обыкновенной в географических культурах Воронежской области [Текст] / Л.А. Рязанцева, А.М. Шутяев // Генетика, селекция и интродукция лесных пород: сб. науч. тр. – Воронеж: ЦНИИЛГиС, 1977. – С. 91–95.
16. Савченко, А.И. Повышение продуктивности лесов на селекционно-генетической основе [Текст] / А.И. Савченко [и др.]. – Минск: Ураджай, 1981. – 199 с.
17. Уварова, Н.И. Использование географической изменчивости на Северо-Западе РСФСР [Текст]: метод. рекомендации / Н.И. Уварова. – Л.: ЛенНИИЛХ, 1983. – 22 с.
18. Хиров, А.А. Исследование географических прививок сосны обыкновенной в Бузулукском бору [Текст] / А.А. Хиров // Генетика, селекция и интродукция лесных пород: сб. науч. тр. – Воронеж: ЦНИИЛГиС, 1975. – С. 188–205.
19. Феклистов, П.А. Биометрические показатели ассимиляционного аппарата культур сосны [Текст] / П.А. Феклистов, Н.А. Бабич // Экология и защита леса: межвуз. сб. науч. тр. – Л.: ЛТА, 1990. – С. 56–59.
20. Чернодубов, А.И. Изменчивость морфолого-анатомических признаков сосны обыкновенной в островных борах юга Русской равнины [Текст] / А.И. Чернодубов // Лесоведение. – 1994. – № 2. – С. 28–35.
21. Шульгин, В.А. Географическая изменчивость некоторых признаков и свойств сосны обыкновенной в условиях Коми АССР [Текст] / В.А. Шульгин // Генетика, селекция, семеноводство и интродукция лесных пород. – М., 1975. – С. 163–176.
22. Этверк, И.Э. Селекция ели обыкновенной в Эстонской ССР [Текст] / И.Э. Этверк // Докл. ученых-участников Междунар. симпозиума по селекции, генетике и семеноводству хвойных пород. – Пушкино, 1972. – С. 107–116.

Поступила 14.11.06

Assimilation Apparatus as Factor of Scotch Pine Adaptation to Change of Growth Climatic Conditions

The variability of assimilation apparatus factors of Scotch pine is viewed in growing progeny in the geographical cultures of the Arkhangelsk region. The dependence of needles mass and needle coverage of sprouts on provenance of initial stands is established.

Keywords: Scotch pine, assimilation apparatus, adaptation.

Таблица 1

**Основные показатели развития ассимиляционного аппарата различных климатипов
в географических культурах сосны обыкновенной в Архангельской области**

№ климатипа	Происхождение культур		Охвоенность, шт.		Масса 10 хвоинок, мг		Длина хвои, см	
	Область (Республика)	с.ш.	$X \pm m_x$	t	$X \pm m_x$	t	$X \pm m_x$	t
2	Мурманская	67°00'	17,00±0,89	0,55	105,0±10,2	1,15	3,45±0,10	4,21
3	Архангельская	64°45'	12,60±0,92	4,82	134,0±6,3	5,65	3,53±0,11	0,49
4	«	62°54'	17,60±0,48	–	92,4±3,8	–	4,00±0,09	–
14	Карелия	62°54'	16,20±0,57	1,85	104,0±8,8	1,21	3,75±0,12	1,67
9	Вологодская	60°00'	19,10±1,06	1,29	105,0±8,2	1,39	4,04±0,12	0,27
16	Карелия	61°50'	16,20±0,84	1,45	114,0±1,9	5,08	4,19±0,12	1,27
17	«	61°40'	16,00±0,70	1,89	131,3±5,5	5,83	4,13±0,11	0,92
23	Новгородская	58°15'	16,40±0,69	1,38	178,0±1,5	21,00	4,30±0,12	2,00
47	Костромская	58°30'	17,30±0,98	0,24	124,0±4,7	5,23	4,03±0,08	0,25
22	Псковская	57°50'	15,90±0,67	2,06	184,2±5,6	13,60	4,65±0,08	4,06
67	Удмуртия	57°03'	13,67±0,78	4,26	120,4±3,6	5,34	4,29±0,10	2,16
118	Якутия	62°00'	12,30±0,58	7,05	154,1±5,9	8,59	4,30±0,11	2,14
	Среднее по опыту		15,86±0,61	–	128,9±8,9	–	4,06±0,10	–
	$t_{0,05}$		–	2,09	–	2,57	–	2,01