

УДК 630*161.032.3:630*17:582.475.4

ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ ПО ПРИЗНАКАМ ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ В ЛЕСОСТЕПНЫХ БОРАХ ЮЖНОЙ СИБИРИ

Н. А. Тихонова, И. В. Тихонова

*Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50/28*

E-mail: ntihonova@ksc.krasn.ru, selection@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 11.09.2015 г.

В лесостепных условиях Южной Сибири изучали индивидуальные различия деревьев по засухоустойчивости в популяциях сосны обыкновенной. Выявлены большие различия между деревьями по времени и скорости дегидратации хвои. В популяциях из более засушливых условий произрастания (Шира, Балгазын) скорость потери 50 % воды была в 3–4 раза меньше, чем в популяции из более благоприятных условий для роста (Минусинск). Установлено, что изменчивость водоудерживающей способности хвои у отдельных деревьев в популяциях варьирует от высокого до очень высокого уровня (по шкале С. А. Мамаева, 1973). Наоборот, для водопоглощающей способности хвои характерен очень низкий уровень изменчивости как внутри популяций, так и между ними. Отмечена большая надежность оценки водоудерживающей способности хвои при совокупном анализе абсолютных и относительных показателей динамики дегидратации хвои. Исследованы корреляции признаков водоудерживающей способности хвои с высотой и гетерозиготностью деревьев. Установлено, что в более благоприятных условиях роста большую часть выборки составляют деревья с прямой связью между гетерозиготностью и засухоустойчивостью дерева, а в худших – с обратной. Выявлены неоднозначные связи водоудерживающей способности хвои с высотой деревьев: в выборке из Минусинской популяции большинство засухоустойчивых деревьев характеризуется лучшим ростом, из Балгазынской – обратная связь. Некоторые карликовые особи из Балгазынской и Ширинской популяций находятся на одном уровне с типичными деревьями по показателям засухоустойчивости, среди менее устойчивых к засухе деревьев встречаются как карлики, так и типичные деревья. Сделан вывод о том, что в популяциях присутствуют деревья с разными стратегиями адаптации к дефициту влаги.

Ключевые слова: *сосна обыкновенная, засухоустойчивость, изменчивость, Южная Сибирь.*

DOI: 10.15372/SJFS20160512

ВВЕДЕНИЕ

Проблема изучения реакции видов на изменяющиеся условия произрастания – одна из основополагающих в биологии (Шмальгаузен, 1968; Шишкин, 1988; Алтухов, 1989; Драгавцев, 2005). Особенно актуальна она для многолетних хвойных древесных видов, занимающих обширные территории и являющихся основными лесообразователями, участвующими в регуляции климата, водного режима рек и биогеохимических циклов территорий. Оценка нормы реакции популяций по водоудерживающей способности важна для составления более точного прогноза

их устойчивости к повышению засушливости климата в южных районах России в ближайшее столетие, прогнозируемой на основе обстоятельного анализа реконструкций тысячелетних хронологий климата (Шнитников, 1957; Максимов, 1995; Кашкаров, Поморцев, 2007).

Среди видов хвойных наибольшей засухоустойчивостью отличаются лиственница сибирская и особенно сосна обыкновенная (Ткаченко, 1952; Поликарпов и др., 1986). Способность сосны обыкновенной выживать в крайне засушливых условиях обеспечивается ксероморфной организацией вида, благодаря чему она широко используется в культурах лесостепных и степ-

ных районов (Гаель, 1952). Большое число работ посвящено исследованию засухоустойчивости сосны именно в культурах (Иванов, 1951; Молчанов, 1953; Гирс, 1963; Рязанцева, Шутяев, 1977; Котов, 1981; Котов и др., 1982; Сизов, 1987; Наквасина, 2002), тогда как природные популяции сосны в этом отношении изучены мало. Конечно, в однородных условиях лесных культур можно получить более надежную сравнительную оценку засухоустойчивости деревьев, однако их выращивание требует значительного времени. Описанные оценки быстроты роста в молодых культурах относятся только к раннему периоду их роста, между тем ранги деревьев в процессе роста могут меняться (Кузьмичев, 2013). Кроме того, в культурах материал для селекционного отбора ограничен по сравнению с природными популяциями. Поэтому исследование разнообразия реакций деревьев в природных популяциях, как и в культурах, имеет свои преимущества. Исследование засухоустойчивости сосны обыкновенной в популяциях Южной Сибири необходимо для разработки мер по сохранению наиболее приспособленной к засушливому климату части генофонда вида в связи с сокращением генетического разнообразия видов в результате вырубki высокопродуктивных древостоев (Котов и др., 1982; Ирошников, 2001; Тараканов и др., 2001; Политов, 2004). Оценка исходного селекционного материала в природных популяциях может быть полезной для создания не только засухоустойчивых, но и более продуктивных для данных условий культур сосны. Как писал Л. Ф. Правдин (1964, с. 158), «потенциальные возможности вида *Pinus sylvestris* L. в отношении селекции исключительно велики».

Цель работы – изучение индивидуальной изменчивости деревьев и нормы реакции популяций сосны обыкновенной по засухоустойчивости в популяциях, произрастающих в условиях лесостепей юга Сибири.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в трех лесостепных борах Южной Сибири, непосредственно примыкающих к открытым степным пространствам: в Ширинском (Хакасия), Балгазынском (Тува) и Минусинском (Красноярский край). Выборка в Ширинском бору отобрана в сосняках каменисто-лишайниковом (7С2Б1Л, Vб класс бонитета, III–VI классы возраста) и разнотравно-злаковом (8С2Л, IV–V классы бонитета, III–V классы возраста), в Балгазынском

бору – в сосняках остепненном злаково-осочковом (10С, II–IV классы бонитета, III–VI классы возраста) и мертвопокровном (10С, V класс бонитета, III–VI классы возраста), в Минусинском бору – в сосняках бруснично-разнотравно-моховом (10С, I–III классы бонитета, III–V классы возраста) и остепненном осочково-разнотравном (10С, III класс бонитета, III–V классы возраста). Выборки составили 76, 97 и 59 деревьев соответственно. Измеряли размеры ствола и кроны, длину одно-, двух- и трехлетних побегов, число хвоинок на побегах, размеры хвои (длину, ширину и толщину), по которым рассчитывали площадь поверхности хвои по Л. А. Иванову (1951) с поправкой М. Я. Оскреткова (1956). У каждого дерева в 2013 г. отбирали по 30 пар хвоинок с побегов одно-, двух- и трехлетнего возраста с южной стороны кроны, образцы взвешивали с точностью 0.01 г. Хвою отбирали в конце августа, в период, когда закончились ее рост и формирование.

Дополнительно использовали данные по гетерозиготности (H_o) деревьев, полученные ранее на основе электрофоретического анализа изоферментов, проведенного в полиакриламидном геле согласно Shurkhal et al. (1992) с небольшими модификациями И. В. Тихоновой, В. В. Семерикова (2010). В анализе использовались следующие ферментные системы: глутамат-оксалоацетаттрансаминаза (GOT, E.C.2.6.1.1.), глутаматдегидрогеназа (GDH, E.C. 1.4.1.2.), шикиматдегидрогеназа (SKDH, E.C. 1.1.1.25.), фосфоглюкомутаза (PGM, E.C.2.7.5.1.), 6-фосфо-глюконатдегидрогеназа (PGD, E.C. 1.1.1.44.), алкогольдегидрогеназа (ADH, E.C. 1.1.1.1.), диафораза (DIA, E.C. 1.6.4.3), флюоресцентная эстераза (FEST, E.C. 3.1.1.1), супероксиддисмутаза (SOD, E.C.1.15.1.1), сорбитолдегидрогеназа (SDH, E.C. 1.1.1.14), β -галактозидаза (B-GAL, E.C. 3.2.1.23). Всего проанализировано 16 локусов, в том числе 12 полиморфных (6Pgd, Skdh-A, Skdh-B, Adh-A, Adh-B, Got-A, Got-B, Got-C, Gdh, F-Est, Dia, Pgm-A). Гистохимическое окрашивание гелей проводили в соответствии с рекомендациями из работ (Harris, Hopkinson, 1976; Корочкин и др., 1977; Szmidt, Yazdani, 1984). Материалом для анализа послужила хвоя.

Засухоустойчивость деревьев определяли по водоудерживающей способности хвои (ВУС) – одному из основных физиологических показателей, характеризующих устойчивость растений к обезвоживанию (Котов и др., 1981). В литературе также приводятся сведения о свя-

зи устойчивости хвои сосны к обезвоживанию с ее зимостойкостью (Дорофеева, 1978; Крамер, Козловский, 1983; Новицкая, 1985; Белостоцкая, 1988). Критериями количественной оценки ВУС служили время потери 50 % воды (t_{50}), что соответствует критическому обезвоживанию (Котов и др., 2002), и скорость потери 50 % воды в час (V_{50}) (Наквасина, 2002). Для этого образцы одно-, двух- и трехлетней хвои, собранные в сентябре 2014 г., высушивали при комнатной температуре и взвешивали дважды в день в течение первых пяти дней, а затем один раз в день до полного высыхания. Определяли влагоемкость хвои (ВЛ) – процентное отношение воды, которую способна поглотить хвоя, к массе хвои, для чего хвою взвешивали до и после замачивания в течение 24 ч (Котов и др., 1981).

Данные анализировали с помощью корреляционного, факторного и кластерного анализов, выполненных в программах Excel и Statistica (Боровиков, 2003). Для кластерного анализа данные предварительно нормировали методом взвешенной парной группировки с арифметическим средним, мерой сходства служило взвешенное евклидово расстояние (E_j) (Айвазян и др., 1974).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Необходимо отметить, что исследуемые популяции находятся в условиях засушливого климата, индекс сухости по данным метеостанций Ширы и Кызыл ниже 1.0 (0.6–0.8), в Минусинске – 1.0–1.2. Наиболее благоприятные условия для роста сосны складываются в Минусинской популяции (среднегодовое количество осадков 350 мм, за 2013 и 2014 гг. – 316 мм). Популяции из Хакасии и Тувы находятся в более засушливых условиях (среднегодовое количество осадков 300 и 280 мм соответственно, за годы исследования – 283 и 264 мм).

В результате проведенных измерений установлено, что в выборках время потери хвоей 50 % воды (t_{50}) для отдельных деревьев варьировало в широких пределах. Изменчивость этого признака в популяциях по шкале С. А. Мамаева (1973) колебалась от высокой в Ширинской (34 %) и Минусинской (36 %) популяциях до очень высокой в Балгазынской (44 %). При этом выборки из Балгазынской и Ширинской популяций существенно отличались от Минусинской по средним значениям t_{50} хвои (табл. 1).

В более засушливых условиях Хакасии и Тувы среднее время потери хвоей 50 % воды было в 2 раза выше, чем в выборке из Минусин-

ской популяции. При этом средняя длина хвои за годы исследования составила, мм: в Ширинской популяции – 40.5 ± 1.32 , в Балгазынской – 42.3 ± 1.39 , в Минусинской – 55.2 ± 1.28 , т. е. испарение влаги у деревьев с более длинной хвоей происходит быстрее.

Л. Ф. Правдин (1964), характеризуя популяции сосны обыкновенной из Южной Сибири, отмечает большую продолжительность жизни хвои на побегах – 7–8 лет, а Е. Г. Бобров (1978) в среднем для вида – от 2–3 до 5–6 лет. В исследуемых популяциях у отдельных деревьев живая хвоя сохраняется на побегах от 3 до 9 лет, в среднем 6.4 ± 0.11 – в Минусинской популяции, 5.8 ± 0.13 – в Ширинской и (6.1 ± 0.13) лет – в Балгазынской. При сравнении ВУС одно-, двух- и трехлетней хвои в Ширинской и Минусинской популяциях наблюдается уменьшение значений t_{50} от одно- к трехлетней хвое, а также увеличение изменчивости значений признака (различия достоверны на уровне $P < 0.005$ – 0.000). Подобная зависимость установлена М. М. Котовым с соавторами (1981) на модельных деревьях. В Балгазынской популяции среднее t_{50} мало изменялось за 3 года. Так как в результате сравнения t_{50} однолетней хвои со средней t_{50} за 3 года различия оказались недостоверными, то данные, полученные на однолетней хвое, посчитали репрезентативными для дерева в целом (количество хвои на побегах более старшего возраста заметно сокращается у всех деревьев).

Одним из физиологических показателей засухоустойчивости является влагоемкость хвои – способность поглощать воду, определяемая в первую очередь содержанием низкомолекулярных соединений (Крамер, Козловский, 1983; Судачкова и др., 1997). Этот признак оказался довольно стабильным по сравнению с t_{50} как внутри выборок, так и между ними: коэффициент вариации влагоемкости хвои выборок изменялся от 5 до 7 %. Влагоемкость хвои в Минусинской популяции составила 60.7 %, в выборках из Балгазынской и Ширинской популяций – 55.6 и 56.7 % соответственно, т. е. исследуемые популяции и большая часть деревьев в них мало отличаются по способности хвои поглощать воду и существенно различаются по времени ее испарения (рис. 1).

Однако следует заметить, что по условиям методики оценки засухоустойчивости образцы отбирали не по массе, а по количеству пар хвоинок. Длина хвои деревьев внутри выборок варьирует в больших пределах (17.9–79.2 мм), особенно в Ширинской и Балгазынской попу-

Таблица 1. Средние значения показателей ВУС 1–3-летней хвои в выборках сосны на юге Средней Сибири

Признак	Популяция	Возраст хвои, лет					
		1		2		3	
		$\frac{X_{cp} \pm m}{\min-\max}$	<i>CV</i>	$\frac{X_{cp} \pm m}{\min-\max}$	<i>CV</i>	$\frac{X_{cp} \pm m}{\min-\max}$	<i>CV</i>
t_{50} , ч	Балгазын	$\frac{118.3 \pm 5.33}{30-228}$	44	$\frac{118.5 \pm 5.04}{30-228}$	42	$\frac{108.5 \pm 4.78}{18-240}$	43
	Шира	$\frac{122.0 \pm 4.73}{24-248}$	34	$\frac{114.0 \pm 4.65}{48-228}$	36	$\frac{87.3 \pm 3.98}{30-168}$	39
	Минусинск	$\frac{53.8 \pm 2.50}{17-99}$	36	$\frac{45.5 \pm 2.15}{14-96}$	36	$\frac{39.9 \pm 2.15}{17-78}$	41
t_{100} , ч	Балгазын	$\frac{475.8 \pm 13.54}{264-720}$	26	$\frac{455.6 \pm 12.75}{168-696}$	26	$\frac{427.1 \pm 12.12}{95-696}$	27
	Шира	$\frac{386.8 \pm 10.05}{216-672}$	21	$\frac{364.1 \pm 10.16}{144-672}$	23	$\frac{294.3 \pm 7.29}{192-456}$	20
	Минусинск	$\frac{273.7 \pm 10.33}{144-456}$	27	$\frac{232.3 \pm 9.20}{96-384}$	28	$\frac{223.5 \pm 9.48}{72-384}$	29
$t_{50 \text{ вер}}$, ч	Балгазын	$\frac{121.3 \pm 4.54}{36.5-281.4}$	37	$\frac{121.5 \pm 4.95}{22.2-340.0}$	40	$\frac{112.1 \pm 4.61}{27.0-323.6}$	40
	Шира	$\frac{138.6 \pm 8.66}{51.0-475.0}$	54	$\frac{127.0 \pm 5.82}{38.7-290.1}$	40	$\frac{96.5 \pm 5.07}{30.7-307.2}$	46
	Минусинск	$\frac{58.7 \pm 3.14}{21.6-133.2}$	41	$\frac{50.6 \pm 2.78}{15.6-113.1}$	42	$\frac{41.9 \pm 2.27}{17.2-89}$	41
V_{50} , мг/ч	Балгазын	$\frac{1.1 \pm 0.05}{0.4-3.5}$	46	$\frac{1.2 \pm 0.06}{0.2-4.6}$	55	$\frac{1.5 \pm 0.07}{0.7-4.4}$	45
	Шира	$\frac{1.1 \pm 0.06}{0.3-2.6}$	43	$\frac{1.1 \pm 0.05}{0.3-2.4}$	43	$\frac{1.2 \pm 0.06}{0.2-3.1}$	46
	Минусинск	$\frac{3.8 \pm 0.19}{1.8-7.4}$	39	$\frac{4.4 \pm 0.26}{1.9-10.4}$	47	$\frac{6.2 \pm 0.34}{2.5-12.9}$	42

Примечание. t_{50} и $t_{50 \text{ вер}}$ – фактическое и расчетное значения времени потери хвоей 50 % воды (подробности см. ниже); t_{100} – время потери хвоей 100 % воды; V_{50} – скорость потери хвоей 50 % воды; $X_{cp} \pm m$ – среднее арифметическое с ошибкой; min–max – минимальный и максимальный пределы; *CV* – коэффициент вариации, %.

ляциях, где на скалах и песке встречаются карликовые особи, поэтому, естественно, время испарения мелкой и крупной хвои будет различаться. Чтобы уточнить, насколько ВУС зависит от размеров хвои, рассчитывали площадь поверхности хвои (Иванов и др., 1951; Оскретков, 1956) и далее с помощью корреляционного анализа устанавливали наличие взаимосвязи между признаками. В результате анализа во всех популяциях сосны выявлена положительная связь t_{50} с площадью поверхности хвои (коэффициент корреляции $r = 0.59-0.62$), сухой массой хвои ($r = 0.43-0.59$), массой воды в хвое ($r = 0.52-0.64$) и высотой дерева ($r = 0.46-0.50$).

С учетом этих взаимосвязей между признаками посчитаны вероятные значения $t_{50 \text{ вер}}$ относительно средней массы хвои на выборку (см. табл. 1) по формуле: $t_{50 \text{ вер}} = (m_{cp} \cdot C) / ((100 - C) \cdot 2V_{50})$, где m_{cp} – средняя масса хвои, C – влажность хвои, %, V_{50} – скорость потери 50 % воды.

Это позволило выравнивать все образцы по массе хвои и определить время потери воды стандартной навески каждого образца с учетом индивидуальной скорости потери воды. В целом средние значения $t_{50 \text{ вер}}$ в популяциях сопоставимы со значениями t_{50} (коэффициент корреляции между двумя признаками 0.49–0.62), но увеличился размах: в выборке из Ширинской популяции $t_{50 \text{ вер}} = 138.6$ ч (от 51 до 475 ч), из Балгазынской – 121.3 ч (от 36.5 до 281.4 ч), из Минусинской $t_{50 \text{ вер}} = 58.7$ ч (от 21.6 до 133.2 ч). Коэффициенты вариации – 54, 37 и 41 % соответственно. Межпопуляционные различия остались прежними, но изменились ранги некоторых деревьев внутри выборок. На рис. 2 видно, что при сравнении показателей t_{50} и $t_{50 \text{ вер}}$ у некоторых деревьев с небольшими размерами и массой хвои и низкими абсолютными значениями t_{50} при пересчете значительно увеличилось $t_{50 \text{ вер}}$. В некоторых образцах с мелкой хвоей (в основном у карликовых особей) оно превысило

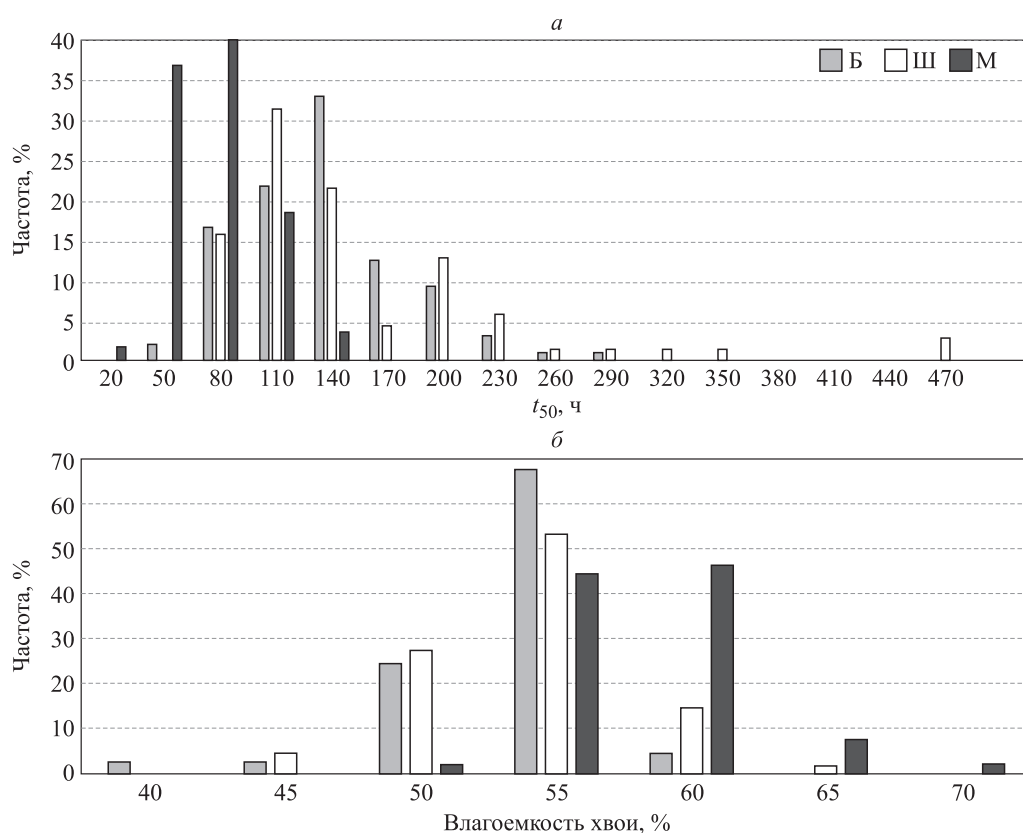


Рис. 1. Распределение деревьев в выборках трех популяций сосны обыкновенной по: *а* – вододерживающей способности однолетней хвои (t_{50}); *б* – влагеёмкости хвои, %. Б, Ш и М – Балгазынская, Ширинская и Минусинская популяции соответственно.

показатели образцов деревьев с длинной хвоей. Это означает, что с единицы массы или площади поверхности (коэффициент корреляции между ними $r = 0.96$) за единицу времени у этих деревьев испаряется меньше влаги, чем у деревьев с большими размерами хвои.

Еще один относительный показатель засухоустойчивости хвои – скорость потери 50 % воды V_{50} , точнее отражающий ВУС хвои, чем t_{50} , зависящий от содержания в протоплазме связанной воды (Дорофеева, 1978), также оказался высокоизменчивым – от 0.2 до 12.9 мг/ч (коэффициенты вариации 39–55 %). По этому признаку мало различались выборки из Ширинской и Балгазынской популяций (см. табл. 1), хвоя деревьев Минусинской популяции испаряла влагу с большей в 3–4 раза скоростью.

На фоне значимых различий между выборками по большей части признаков ВУС хвои наблюдались меньшие, но заметные различия между деревьями разных местообитаний внутри популяций как по абсолютным, так и по относительным показателям ВУС, за исключением признаков ВЛ и V_{50} (табл. 2).

Для изучения разнообразия деревьев по всему набору абсолютных и относительных показателей ВУС и других учтенных нами признаков использован факторный анализ данных, позволяющий изучать структуру неоднородных выборок (Дубров, 1978). В результате проведенного анализа установлено, что первые три главных фактора объясняют 75–78 % изменчивости признаков в выборках. Биологический смысл выделенных факторов состоит в дифференциации деревьев в выборках по способу их адаптации к засухе. В частности, анализ выборок из Балгазынской и Ширинской популяций показывает две тенденции: либо повышения абсолютной ВУС хвои (t_{50}) наряду с увеличением ее размеров и снижением относительной засухоустойчивости, либо повышения относительной ВУС хвои (V_{50} , $t_{50\text{вср}}$). В выборке из Минусинской популяции такое разделение проявляется в меньшей степени – в первом факторе отмечается положительная корреляция между абсолютными и относительными показателями ВУС хвои, а во втором – между размерами хвои и t_{50} . Во всех выборках отмечается взаимосвязь засухоустой-

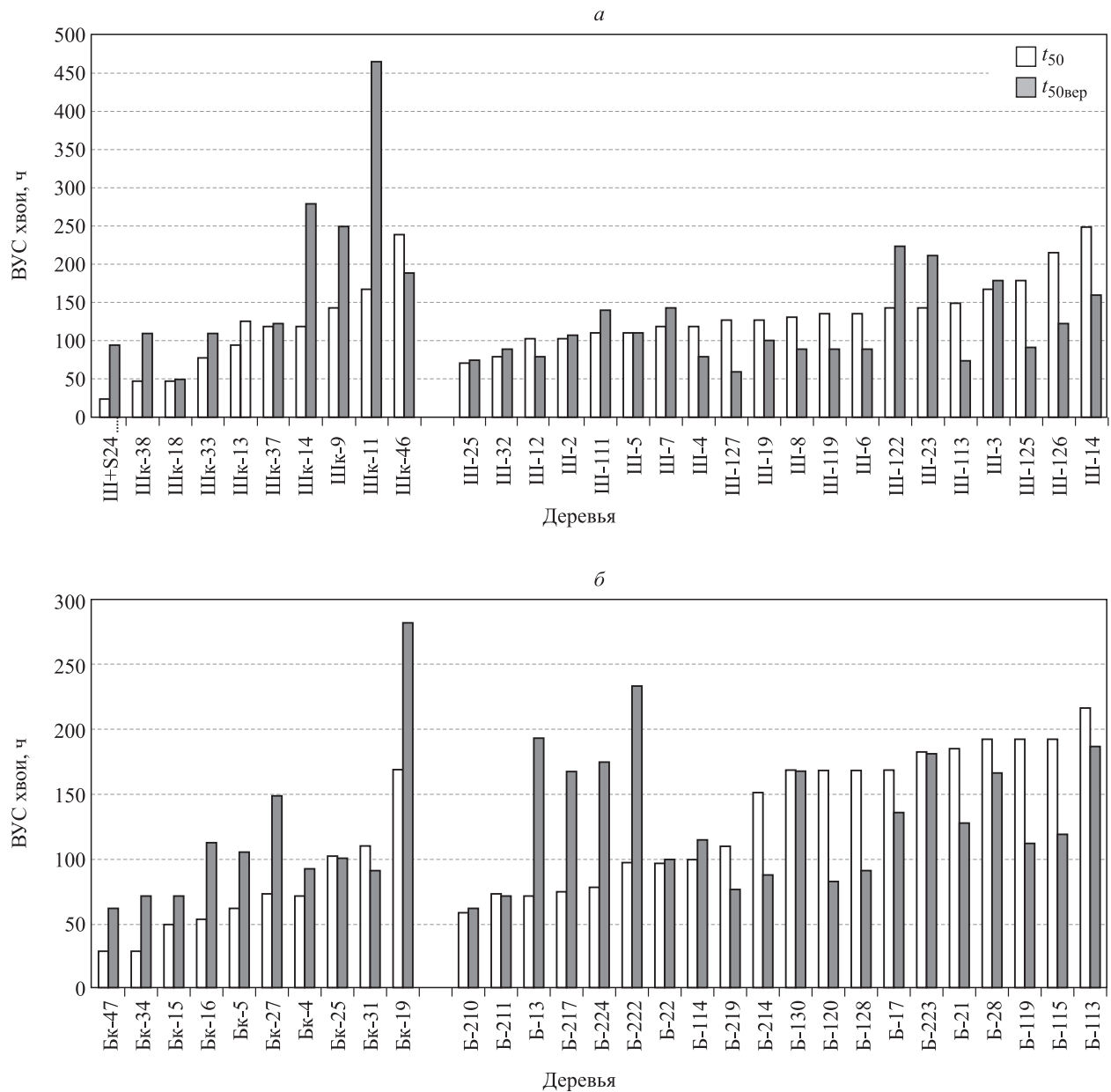


Рис. 2. Индивидуальные значения t_{50} и $t_{50\text{вер}}$ однолетней хвои 20 типичных и 10 карликовых (Шк и Бк) деревьев в Ширинской (а) и Балгазынской (б) популяциях.

чивости хвои с гетерозиготностью и высотой деревьев в первых двух главных факторах с суммарным весом 60.0–62.9 % дисперсии (табл. 3).

В Минусинской популяции связь между высотой деревьев, гетерозиготностью и ВУС хвои прямая в обоих факторах. В более засушливых условиях Балгазынской (Ф1) и Ширинской (Ф2) популяций обнаруживается взаимосвязь между гетерозиготностью и скоростью испарения воды хвоей (V_{50} , $t_{50\text{вер}}$), на основании чего можно предположить, что гетерозиготность деревьев является одним из существенных факторов, обеспечивающих физиологическую засухоустойчивость хвои. При этом в выборке из Бал-

газынской популяции относительная ВУС хвои растет не только с увеличением гетерозиготности, но и с уменьшением высоты дерева.

В третьих главных факторах (Ф3) во всех выборках с увеличением высоты дерева снижается влагоемкость хвои. Возраст деревьев в исследуемом диапазоне существенного влияния на приведенные показатели ВУС хвои не оказывает в выборках из Ширинской и Балгазынской популяций, а из Минусинской он оттягивает на себя большую долю дисперсии в первом факторе, показывая связь с высотой дерева, что естественно и не требует доказательств, поэтому из общего анализа исключен.

Таблица 2. ВУС однолетней хвои у сосны из разных местообитаний внутри популяций ($X_{cp} \pm m$)

Выборка	Признак					
	$L_{хв}$, мм	ВЛ, %	t_{50} , ч	t_{100} , ч	$t_{50\text{ вер}}$, ч	V_{50} , мг/ч
<i>Ширинская популяция</i>						
Сосняк разнотравно-злаковый	50.5±2.18	57.7±0.73	144±8.9	413±15.1	120±9.7	1.32±0.113
С. каменисто-лишайниковый	37.1±1.32	56.4±0.56	114±5.2	378±12.4	145±11.1	1.04±0.061
<i>Балгазынская популяция</i>						
С. остепненный злаково-осочковый	52.0±1.33	56.8±0.28	146±6.4	560±17.7	134±5.5	1.19±0.068
С. мертвопокровный	33.6±1.50	54.1±0.68	88±7.1	427±18.1	111±7.6	1.06±0.069
<i>Минусинская популяция</i>						
С. бруснично-разнотравно-моховой	46.8±1.54	59.9±0.54	48±3.2	242±12.3	57±3.8	3.64±0.248
С. остепненный осочково-разнотравный	56.7±1.77	61.6±0.64	60±3.6	309±14.6	60±5.2	3.89±0.291

Примечание. $L_{хв}$ – длина хвои; ВЛ – влагоемкость хвои; t_{50} и t_{100} – время потери 50 и 100 % воды; $t_{50\text{ вер}}$ – время потери 50 % воды в пересчете на среднепопуляционную массу хвои; V_{50} – скорость потери воды.

Таблица 3. Коэффициенты при двух главных факторах в выборках из трех популяций сосны обыкновенной

Признак	Минусинская		Балгазынская		Ширинская	
	Ф1	Ф2	Ф1	Ф2	Ф1	Ф2
Длина хвои	-0.2770	0.8677	0.4945	0.7849	0.9069	0.3228
t_{50}	0.6398	0.6556	0.2250	0.7216	0.7978	0.3882
ВЛ	0.3817	-0.2461	0.0057	0.0768	0.0969	-0.2699
Высота дерева	0.4942	0.4419	-0.564	0.0471	0.0282	-0.0193
Гетерозиготность	0.2544	0.3960	0.9127	0.1884	0.2356	0.9236
V_{50}	-0.9016	-0.1489	-0.8686	0.3717	0.7755	-0.5205
$t_{50\text{ вер}}$	0.9440	0.2077	0.7388	-0.5055	-0.7344	0.5310
Дисперсия, %	37.8	22.2	39.2	22.5	38.1	24.8

Примечание. Ф1 и Ф2 – первый и второй главные факторы.

Как видим, во всех выборках значительная часть изменчивости признаков ВУС хвои связана с гетерозиготностью генотипа. Если не учитывать неоднородности выборок по данным корреляциям, то коэффициенты детерминации уравнений регрессии для признаков гетерозиготности и засухоустойчивости получаются невысокими (рис. 3, а), но для максимальных значений такого признака, как скорость потери 50 % воды, для каждой ступени гетерозиготности они значительные (рис. 3, б). То же наблюдается при анализе сопряженности высоты деревьев с гетерозиготностью (рис. 4).

Для другого признака – t_{50} – максимальные значения получены при средних значениях гетерозиготности во всех выборках. Корреляции ВУС хвои с высотой дерева неоднозначные: в выборке из Минусинской популяции большинство засухоустойчивых деревьев характеризуется лучшим ростом, из Балгазынской – доля

засухоустойчивых деревьев больше среди низкорослых.

Некоторые карлики из Балгазынской и Ширинской популяций находятся на одном уровне с типичными деревьями по разным показателям засухоустойчивости, а среди менее устойчивых особей есть как карлики, так и типичные деревья. Таким образом, наши результаты частично совпадают с выводами В. А. Духарева и М. М. Котова (1985), отмечавших большую высоту и гетерозиготность засухоустойчивых деревьев в условиях Марийской АССР. Повидимому, данные корреляции во многом зависят от условий района исследований.

Очевидно, что в выборках присутствуют деревья как минимум с двумя способами адаптации к дефициту влаги: одни способны добывать ее с помощью развитых корневых систем (с большей длиной хвои, t_{50} и V_{50} , но меньшим $t_{50\text{ вер}}$), другие способны ее удерживать (большее $t_{50\text{ вер}}$ и

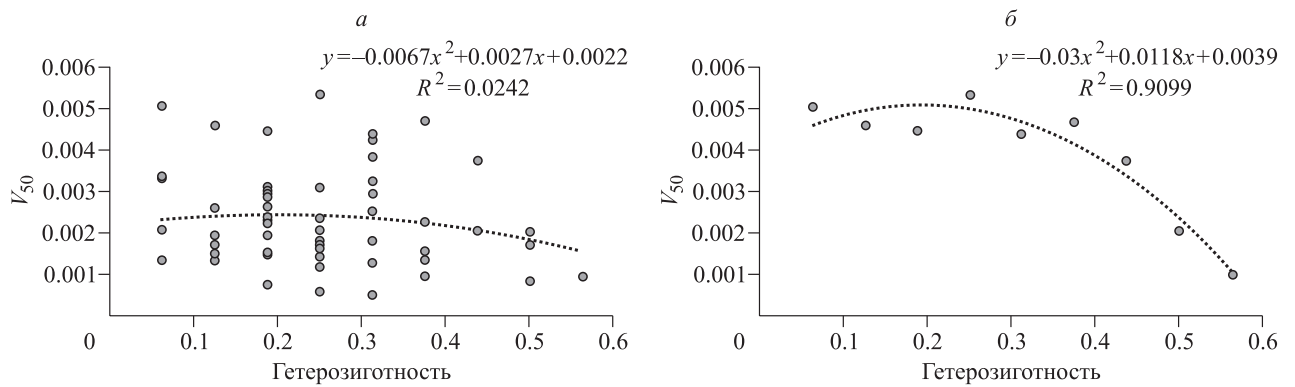


Рис. 3. Скорость потери 50 % воды (V_{50}) хвоей деревьев с разным уровнем гетерозиготности в полной выборке из Ширинской популяции (а) и в выборке, ограниченной максимальными значениями признака V_{50} (б).

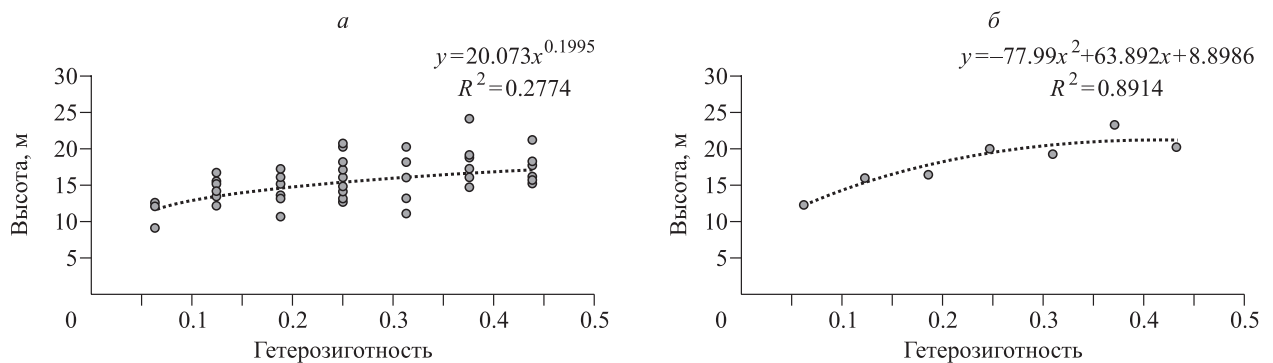


Рис. 4. Высота деревьев и их гетерозиготность в полной выборке из Минусинской популяции (а) и в выборке, ограниченной максимальными значениями признака высоты (б).

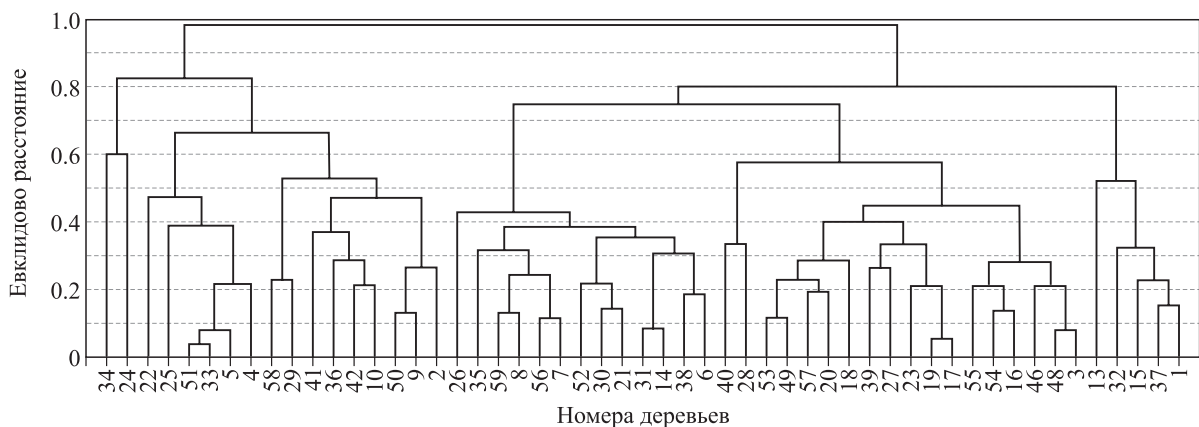


Рис. 5. Дендрограмма сходства деревьев выборки из Минусинской популяции по признакам: ВЛ, t_{50} , V_{50} , высота, гетерозиготность.

меньшая V_{50}), с непрерывным рядом переходов между ними. Для классификации деревьев проведен кластерный анализ. В результате выборки разделились на 5–6 кластеров, различающихся по корреляциям ВУС хвой с перечисленными признаками. Даже в выборке из Минусинской популяции выделяются засухоустойчивые деревья средней высоты с низким уровнем гетерозиготности, хотя здесь большую часть выборки

составляют засухоустойчивые высокорослые деревья с большей влагоемкостью хвой и высоким уровнем гетерозиготности. Отдельный небольшой кластер при евклидовом расстоянии $E_j = 0.8$ образуют не устойчивые к засухе деревья, средней высоты, с самыми высокими для выборки значениями гетерозиготности (рис. 5).

Интересно, что в выборке из Ширинской популяции засухоустойчивые деревья с высокой

ВЛ хвои при $E_j = 0.6$ разделились на два кластера: один отличается самым высоким уровнем гетерозиготности, другой – самым низким. Группа не устойчивых к засухе деревьев с низкой влагоемкостью хвои также делится на два кластера: в одном деревья с высокой гетерозиготностью, во втором – с низкой. То же наблюдается и в выборке из Балгазынской популяции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенного исследования популяционных выборок сосны обыкновенной, произрастающей в засушливых условиях лесостепной зоны Сибири, установлены значительные различия между деревьями по времени и скорости дегидратации хвои. Во всех выборках распределение деревьев по признаку t_{50} характеризуется правосторонней асимметрией, по относительным показателям ВУС хвои оно близко к нормальному. Адаптивная норма реакции популяций (превышение максимального значения над минимальным) составляет 5–11 раз по влагоудерживающей способности хвои и 1.4–1.5 раза – по влагоемкости, меньшая для Минусинской и большая (на фоне более засушливых условий произрастания) для Ширинской и Балгазынской популяций.

Отмечена большая надежность оценки ВУС хвои при отборе образцов не по числу пар хвоинок, а по массе, с учетом прямой связи между размерами хвои и временем потери воды. Более полную характеристику ВУС хвои дерева можно получить, используя одновременно абсолютные и относительные показатели динамики дегидратации хвои.

Выявлена слабая прямая связь во всех выборках между гетерозиготностью деревьев и их засухоустойчивостью, возрастающая при рассмотрении только максимальных значений признаков, с некоторыми нюансами во взаимосвязи с абсолютными и относительными признаками ВУС. Внутри популяций выделяются группы деревьев с разными по знаку корреляциями между засухоустойчивостью и высотой деревьев, что согласуется с положениями теории эколого-генетической организации количественных признаков В. А. Драгавцева (2005). В более благоприятных условиях роста большую часть выборки составляют деревья с прямой связью между данными признаками, в худших – с обратной. Во всех трех исследованных популяциях сосны встречаются разные по высоте и уровню гетерозиготности деревья в группе

как устойчивых, так и менее устойчивых к засухе. Выявлены две линии адаптации сосны к засухе, свойственные гемиксерофитам (1), активно добывающим влагу из почвы, и медленно испаряющим влагу эксерофитам (2), с непрерывным рядом переходных форм.

Определенный интерес представляет и тот факт, что в условиях недостаточного увлажнения сохраняется значительная доля деревьев с невысокой ВУС хвои и поддерживается большое внутривидовое разнообразие по отношению к фактору увлажнения. Во всех выборках отмечены наиболее засухоустойчивые особи разной высоты и габитуса, среди которых засухоустойчивые деревья, отличающиеся высоким ростом, составляют 7–14 %.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (гранты № 13-04-00495-а и 15-44-04008-р_сибирь_а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. М.: Наука, 1989. 328 с.
- Айвазян С. А., Бежаева З. И., Староверов О. В. Классификация многомерных наблюдений. М.: Статистика, 1974. 240 с.
- Белостоцкая С. Х. Устойчивость посадочного материала сосны и ели к низким температурам в связи с условиями выращивания // Создание высокопродуктивных лесных культур. Л.: ЛенинИЛХ, 1988. С. 32–36.
- Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1978. 189 с.
- Боровиков В. П. Statistica: искусство анализа данных на компьютере. СПб.: Питер, 2003. 688 с.
- Гаель А. Г. Облесение бугристых песков засушливых областей. М.: Географгиз, 1952. 216 с.
- Гирс Г. И. Водный режим древесных пород в различных почвенно-климатических условиях лесополос Хакасии // Вопросы полесозащитного лесоразведения. Красноярск: Ин-т леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР, 1963. С. 126–136.
- Дорофеева Л. М. Изменчивость вегетативных органов сосны обыкновенной по термостойкости в годичном цикле // Структура популяций и устойчивость растений на Урале. М.: Изд-во АН СССР, 1978. С. 79–85.
- Драгавцев В. А. Новый метод эколого-генетического анализа полигенных количественных признаков растений. СПб.: ВИР, 2005. 51 с.
- Дубров А. М. Обработка статистических данных методом главных компонент. М.: Статистика, 1978. 135 с.

- Духарев В. А., Котов М. М. Генетический полиморфизм белков сосны обыкновенной с разной степенью засухоустойчивости // Лесоведение. 1985. № 4. С. 53–59.
- Иванов Л. А. Отношение к влаге древесных пород, применяемых при степном лесоразведении // Научные вопросы полезащитного лесоразведения. Красноярск, 1951. Вып. 1. С. 33–40.
- Иванов Л. А., Силина А. А., Жмур Д. Г., Цельникер Ю. Л. Об определении транспирационного расхода древостоем леса // Ботан. журн. 1951. Т. 36. № 1. С. 5–20.
- Ирошников А. И. О выявлении и устранении последствий эрозии генофонда видов-лесообразователей // Лес-2001: мат-лы науч.-техн. конф. Брянск: БГИТА, 2001. С. 10–12.
- Кашкаров Е. П., Поморцев О. А. Глобальное потепление климата: ритмическая основа прогноза и ее практическое значение в охране лесов Северного полушария // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. XXIV. № 2–3. С. 207–216.
- Корочкин Л. И., Серов О. Л., Пудовкин А. И. Генетика изоферментов. М.: Наука, 1977. 275 с.
- Котов М. М. Засухоустойчивость и быстрота роста сосны в Среднем Поволжье // Лесн. хоз-во. 1981. № 2. С. 46–49.
- Котов М. М., Забиякина А. А., Индюкова Н. П. Ксероморфность хвои у деревьев сосны обыкновенной различной степени засухоустойчивости // Экология. 1982. № 4. С. 83–85.
- Котов М. М., Забиякина Л. А., Полушина Г. И. Оценка засухоустойчивости и жаростойкости сосны обыкновенной // Изв. АН СССР. 1981. № 2. С. 266–275.
- Котов М. М., Лебедева Э. П., Прохорова Е. В. Водоудерживающая способность хвои как диагностический признак для оценки объектов единого генетико-селекционного комплекса // ИВУЗ. Лесн. журн. 2002. № 4. С. 59–65.
- Крамер П. Д., Козловский Т. А. Физиология древесных растений. М.: Лесн. пром-сть, 1983. С. 20–21.
- Кузьмичев В. В. Закономерности динамики древостоев: принципы и модели. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2013. 207 с.
- Максимов Е. В. Ритмы на Земле и в космосе. СПб.: Изд-во СПб. гос. ун-та, 1995. 324 с.
- Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере сем. Pinaceae на Урале). М.: Наука, 1973. 282 с.
- Молчанов А. А. Сосновые леса и влага. М.: Изд-во АН СССР, 1953. 140 с.
- Наквасина Е. Н. Дегидратация хвои сосны обыкновенной в географических культурах Архангельской области // ИВУЗ. Лесн. журн. 2002. № 6. С. 16–21.
- Новицкая Ю. Е. Адаптация сосны к экстремальным факторам среды // Физиолого-биохимические основы роста и адаптации сосны на Севере. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1985. С. 113–138.
- Оскретков М. Я. Изменение количества и качества хвои сосны в зависимости от полноты и возраста древостоев // Тр. Брянск. лесохоз. ин-та. 1956. № 7.
- Поликарпов Н. П., Чебакова Н. М., Назимова Д. И. Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1986. 226 с.
- Политов Д. В. Природные популяции – древесные растения // Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях. М.: Наука, 2004. С. 295–351.
- Правдин Л. Ф. Сосна обыкновенная. М.: Наука, 1964. 190 с.
- Рязанцева Л. А., Шутяев А. М. Физиолого-биохимические особенности экотипов сосны обыкновенной в географических культурах Воронежской области // Генетика, селекция и интродукция лесных пород. Сб. науч. тр. Воронеж: ЦНИИЛГиС, 1977. С. 91–95.
- Сизов И. И. Об оводненности хвои сосны различного географического происхождения // Мат-лы отчетн. сессии по итогам науч.-исслед. работ за 1986 г. Архангельск: АИЛиЛХ, 1987. С. 44–45.
- Судачкова Н. Е., Шейн И. В., Романова Л. И., Милютин И. Л. Биохимические индикаторы стрессового состояния древесных растений. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1997. 176 с.
- Тараканов В. В., Демиденко В. П., Ишутин Я. Н., Бушков Н. Т. Селекционное семеноводство сосны обыкновенной в Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2001. 230 с.
- Тихонова И. В., Семериков В. Л. Генетический полиморфизм карликовых сосен на юге Средней Сибири // Экология. 2010. № 5. С. 330–335.
- Ткаченко М. Е. Общее лесоводство. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1952. 598 с.
- Шишкин М. А. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. Методы, направления, проблемы, практическое приложение. М.: Недра, 1988. Т. 2. С. 142–169.
- Шмальгаузен И. И. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1968. 213 с.
- Шнитников А. В. Изменчивость общей увлажненности материков северного полушария // Записки Геогр. об-ва СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. Т. 16. С. 1–336.

- Harris H., Hopkinson D. A. Handbook of enzyme electrophoresis. Amsterdam: North Holland Press, 1976. 600 p.
- Shurkhal A. V., Podogas A. V., Zhivotovsky L. A. Allozyme differentiation in the genus *Pinus* // *Silvae Genet.* 1992. V. 41. P. 105–109.
- Szmidt A. E., Yazdani R. Electrophoretic studies of genetic polymorphism of shikimate and 6-phosphogluconate dehydrogenases in Scots pine *Pinus sylvestris* L. // *Arboretum Kornickie.* 1984. V. 29. P. 63–72.

INDIVIDUAL VARIABILITY OF SCOTS PINE BY THE DROUGHT RESISTANCE FEATURES IN FOREST-STEPPE PINE FORESTS OF SOUTH SIBERIA

N. A. Tikhonova, I. V. Tikhonova

*V. N. Sukachev Institute of Forest, Russian Academy of Science, Siberian Branch
Akademgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation*

E-mail: ntikhonova@ksc.krasn.ru, selection@ksc.krasn.ru

The drought resistance of trees in the Scots pine *Pinus sylvestris* L. populations was studied under forest steppe conditions of southern Siberia. We found large differences among the trees in the time and rate of needles dehydration. In the populations of the more arid growing conditions (Shira, Balgazyn) the rate of loss 50 % of the water was three to four times lower than in the population of the more favorable conditions for growth (Minusinsk). It has been established that the variability of water-holding capacity of needles from individual trees in populations varies from high to very high levels. On the contrary, for the water absorption capacity of needles characteristically has variability, as within population and between them. Is marked a great assessment reliability of water holding capacity of the needles under the pooled analysis of absolute and relative indicators of dynamics of the needles degradation. We investigated the correlation of needles' water retention signs with a height and heterozygosity of trees. It was found that under more favorable conditions of the growth the large part of sample are the trees with a direct connection between heterozygosity and drought resistance of tree and in the worst conditions – with a reverse. The correlations of water-holding capacity of needles with the height of the tree are ambiguous: in the Minusinsk sample, the most of drought-resistant trees are characterized by better growth, in Balgazyn population – conversely. Some dwarf individuals from the Balgazyn and Shira populations in terms of drought tolerance are at same level as the typical trees, among the less drought-resistant trees found as dwarfs, and typical trees. It was concluded that there are trees in populations with different strategies to adaptation to the moisture deficit.

Keywords: *Scots pine, drought resistance, variability, South Siberia.*

How to cite: *Tikhonova N. A., Tikhonova I. V. Individual variability of Scots pine *Pinus sylvestris* L. by the drought resistance features in forest-steppe pine forests of south Siberia // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Siberian Journal of Forest Science). 2016. N. 5: 114–124 (in Russian with English abstract).*