

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

Институт экологии растений и животных

На правах рукописи

ДЮРОХИНА
Дарьяла Михайловна

ИССЛЕДОВАНИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ ВНУТРИВИДОВОЙ
ИЗМЕНЧИВОСТИ ТЕРМОСТОЙКОСТИ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

(специальность 03.00.06 - ботаника)

А в т о р е ф е р а т

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Свердловск - 1981

Работа выполнена в Отделе экспериментальной экологии и акклиматизации растений Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР

Научный руководитель - доктор биологических наук,
профессор МАМАЕВ С.А.

Официальные оппоненты:

доктор сельскохозяйственных наук ЛУГАНСКИЙ Н.А.

кандидат биологических наук КИЖКОВ П.И.

Ведущее учреждение - Главный ботанический сад АН СССР

Защита состоится "21" апреля 1981г. в 13 часов
на заседании специализированного совета К 002.05.01 по присуждению ученой степени кандидата наук в Институте экологии растений и животных Уральского научного центра АН СССР (620008, г. Свердловск, Л-8, ул. 8-го Марта, 202)

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института.

_____ 1981г.

 ПЯСТОЛОВА О.А.

А к т у а л ь н о с т ь т е м ы. Изучение проблемы внутривидовой изменчивости растений является одной из важных задач биологической науки, так как она представляет собой основу для решения многих вопросов теории вида и видообразования, а также наряду с генетикой является научно-теоретической основой селекции растений (Вавилов, 1935; Тахтаджян, 1970; Тимофеев — Ресовский и др., 1973).

Большинство работ по внутривидовой изменчивости древесных растений касается прежде всего определения различий внутривидовых таксонов по морфологическим признакам, в то время как исследованию формового разнообразия внутри вида по функциональным признакам (физиолого-биохимические показатели) уделено очень мало внимания. Хотя именно комплекс физиолого-биохимических свойств может играть немаловажную роль в выявлении новых более продуктивных или устойчивых в неблагоприятных условиях внешней среды форм, а также понять механизмы физиологической адаптации вида.

В работах отечественных и зарубежных исследователей уже рассматривались некоторые вопросы внутривидовой изменчивости функциональных признаков древесных растений (Мамаев, 1970; 1973; Говоруха, 1971; Wachter, 1961; O.Lange, R.Lange, 1962). Есть значительное количество материалов в исследованиях лесоводов и селекционеров, изучавших географические культуры (Самофал, 1925; Обновленский, 1940, 1951; Правдин, 1964; Яблоков, 1965; Cieslar, 1923; Schöber, 1963; Hattmer, 1975 и мн. другие), а также в работах физиологов, исследовавших сезонные колебания термостойкости у ряда растений (Александров, 1964; Туманов, 1964; 1969; Туманов, Красавцев, 1955; Александров, Лытова, Фельдман, 1959; Шухтина, 1962; Язкульев, 1964; Фалькова, 1973; Andersson, 1968; Larcher, 1969; Bibl, Maier, 1969; Parker, 1971 и др.). Но несмотря на довольно обширный материал, имеющийся по проблеме изменчивости в пределах вида по многим функциональным признакам, и прежде всего, по такому важному признаку как устойчивость, далеки от ее решения.

Наши исследования посвящены изучению закономерностей внутривидовой изменчивости сосны обыкновенной по её устойчивости к высокой и низкой температуре. Температурный фактор привлекает наибольшее внимание экологов, так как именно он является "универсально" действующим в том смысле, что под его контролем находятся все процессы, протекающие в растительных организмах, а термостойкость-

одно из важнейших биологических свойств растений, которое обеспечивает эту приспособленность вида к среде обитания, а также границы его ареала.

Однако в настоящее время вопрос об изменчивости растений к неблагоприятным условиям внешней среды еще очень мало разработан. Отсутствуют прямые данные и о внутривидовой изменчивости термостойкости важнейших в практическом отношении лесных видов таких как, например, сосна обыкновенная.

Ц е л ь и з а д а ч и и с с л е д о в а н и я. Цель наших исследований заключалась в том, чтобы с помощью прямых лабораторных методов исследования изучить закономерности внутривидовой изменчивости вида *Pinus silvestris* L. по термостойкости. Для ее выполнения представлялось целесообразным решить следующие задачи.

1. Изучить закономерности трансформации жаро- и морозостойкости вегетативных органов сосны в годичном цикле.

2. Установить амплитуду изменчивости указанных признаков в пределах популяции.

3. Изучить закономерности географической изменчивости жаро- и морозостойкости.

4. Оценить взаимосвязь термостойкости органов сосны обыкновенной с их физиологическими особенностями.

Н а у ч н а я н о в и з н а. Впервые изучена внутривидовая изменчивость термостойкости у сосны обыкновенной в ее природных популяциях и в разных природно-климатических зонах. Полученные данные позволили установить степень синхронности в изменении жаро- и морозостойкости в годичном цикле. Показаны сезонные изменения термостойкости органов сосны обыкновенной. Определена степень влияния физиолого-биохимических изменений в органах на формирование их термостойкости.

Дана количественная оценка индивидуальной изменчивости, обнаружен широкий спектр индивидуальных вариаций по степени устойчивости к высокой и низкой температуре, что свидетельствует о возможности отбора наиболее устойчивых форм.

Установлена взаимосвязь термостойкости и других физиологических свойств вегетативных органов сосны с природно-климатическими особенностями ее местообитания.

П р а к т и ч е с к а я ц е н н о с т ь. На основе электрометрического метода разработан способ определения устойчивости вегетативных органов сосны к высокой и низкой темпера-

туре. Предложен метод расчета степени повреждений, а также критерий устойчивости при температурном воздействии, что позволяет быстро и объективно оценивать термостойкость.

Данные, полученные при изучении внутривидовой изменчивости таких функциональных признаков как жаро- и морозостойкость, позволили выделить группу особей, которые отличаются наименьшей повреждаемостью и наибольшей стабильностью термостойкости во все годы наблюдений. Они могут быть перспективными для селекции.

А п р о б а ц и я р а б о т н. Результаты исследований и материалы диссертации доложены и обсуждены: на I Всесоюз. конф. по физиол. и биохим. древесн. раст. (Красноярск, 1974) на Уральских конфер. молодых ученых (Свердловск, 1976, 1979), на У Всесоюз. конфер. молодых ученых ботанических садов СССР (Каунас, 1979), на областном конкурсе молодежных работ в области науки, техники и производства (Свердловск, 1978), где работа отмечена поощрительным дипломом.

О б ъ е м р а б о т н. Диссертационная работа изложена на 100 страницах машинописного текста, включает введение, 5 глав, выводы и приложение. Список литературы составлен из 269 источников, из них 89 иностранных. В работе приведено 23 таблицы и 24 рисунка, в приложении дается 6 таблиц.

За период исследования 1973-1979 г.г. проведено более 29000 анализов и определений.

Глава II. КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНОВ ОБЪЕКТА И МЕТОДОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

I. Краткая характеристика объекта и районов исследования

Исследования проводились в таёжной и степной зонах Зауралья, на трех постоянных опытных участках.

I участок (Ивдельский) - по физико-географическому районированию входит в Лозьво-Лялинский микрорайон высоких предгорий (Прокаев, 1976). Он расположен в подзоне средней тайги, на территории Ивдельского горлесхоза Свердловской области, на пологом склоне восточной экспозиции. Возраст насаждения 50-60 лет. Тип леса - оосняк - брусничник. Почва - горнолесная слабо выщелоченная. По механическому составу - легко-суглинистая.

Для подзоны средней тайги характерен короткий вегетационный период. Зима отличается продолжительностью и сильными морозами. Среднегодовая температура воздуха достигает $-1,5 + 0,5^{\circ}$, сумма температур больше 10° составляет $1300-1500^{\circ}$, осадков выпадает $400-500$ мм.

По участок (Свердловский) — относится к Лялинско-Уфалейскому макрорайону низких предгорий. Участок расположен в подзоне южной тайги, в 17 км от города Свердловска. Рельеф местности — слабо-вспаханная равнина. Опытные деревья растут на восточной опушке соснового леса. Тип леса — сосняк разнотравный. Возраст насаждения 50-70 лет. Почва дерновосильноподзолистая, тяжелосуглинистая.

Подзона южной тайги характеризуется более благоприятными условиями для произрастания сосны. Здесь значительно больше тепла, зима мягче, годовая сумма температур более 10° составляет $1500-1900^{\circ}$, а среднегодовая колеблется от 1 до 2° . Осадков выпадает $400-500$ мм.

III участок (Брединский) — относится к Урало-Тобольской провинции Зауральского пояса и расположен в 30 км к западу от станции Бреда Челябинской области. Опытные деревья растут на юго-восточной опушке соснового леса. Тип леса — сосняк злаково-разнотравный. Возраст насаждения 40-50 лет. Почва — чернозем маломощный, по механическому составу — тяжелосуглинистая.

Климат района континентальный с довольно суровой малоснежной зимой и жарким летом. Сумма температур более 10° — $2200-2500^{\circ}$, среднегодовая температура колеблется от $1,4$ до $2,0^{\circ}$, осадков недостаточно ($250-350$ мм).

2. Методика изучения термостойкости, физиологических и биохимических показателей хвои и побегов сосны обыкновенной

Исследования проводились на вегетативных органах (хвое и побегах) второго года роста.

Морозостойкость определяли охлаждением отделенных от дерева веточек в климатической камере "Фейтрон" и термокамере ТКСИ 02-80 (для зимних низких температур). Продолжительность воздействия заданной температуры 2 часа. После промораживания опытный материал хранился 10-12 часов при температуре около 0° для оттаивания.

Каростойкость определялась прогреванием в климатической ка-

мере "Фейтрон", экспозиция температуры I час при 80% влажности воздуха.

Для определения степени повреждения тканей мы использовали метод десорбции электролитов в дистиллированную воду. Сущность данного метода заключается в том, что под воздействием экстремальных температур в клетках происходят деструктивные процессы, следствием которых является дополнительный выход ионов (электролитов) из поврежденных клеток. Это регистрируется по увеличению электропроводности дистиллированной воды, в которую погружены кусочки опытного материала. Специальных работ о применении данного метода для изучения устойчивости хвойных почти нет (Drievsche, 1969). В связи с этим мы попытались изучить возможность использования его для диагностики термостойкости вегетативных органов сосны обыкновенной. Подробно процедура подготовки опытного материала после температурного воздействия описана в методической статье (Мамаев, Дорофеева, 1977).

Измерение сопротивления диффузатов производилось с помощью моста переменного тока Р-577 с частотой 1000 гц. Величина сопротивления пересчитывалась на величину электропроводности $E = \frac{I}{R}$, где α - постоянная электролитической ячейки.

Для оценки степени повреждения тканей хвои и побегов после температурного воздействия предложен коэффициент повреждения "К", который рассчитывается по формуле: $K = \frac{E_{\text{опытн.}} - E_{\text{контр.}}}{E_{\text{общ.}} - E_{\text{контр.}}}$ или $K = \frac{C}{S}$, где величина "С" характеризует то дополнительное количество ионов (электролитов), которые, находясь в живых тканях в связанном состоянии, высвободились в результате действия повреждающей температуры. Эта величина зависит от степени действующего фактора и равна разности между показателем количества электролитов в опыте ($E_{\text{опытн.}}$) и контроле ($E_{\text{контр.}}$). "E" общ. характеризует общий уровень содержания электролитов и определяется путем десорбции их из убитых кипячением тканей. Если из общего содержания электролитов вычесть контрольный уровень, то получится количество электролитов, которые в живых тканях находятся в связанном состоянии (а), но могут освободиться под действием температурного фактора. Отсюда коэффициент повреждения показывает долю ионов, связанных в живых тканях, освобождающуюся непосредственно в результате температурного воздействия. Экспериментальным путем было установлено, что критерием устойчивости является та температура, при которой наступает повреждение, соответствующее коэффи-

интенсивности повреждения 0, I, что соответствует выходу 10% связанных электролитов. Использование электрометрического метода с учетом предложенных модификаций позволяет с достаточной быстротой и объективностью производить оценку термостойкости органов древесных растений с учетом временной динамики, разновозрастности тканей, а также у различных видов.

Параллельно с определением термостойкости изучались и другие физиологические и биохимические показатели: низкочастотное сопротивление тканей, водный режим, активность пероксидазы. Определение указанных показателей проводилось по общепринятым методикам (Окунцова-Маринчик, 1961; Сергеев, Сергеева, Мельников, 1961, Методы биохимического исследования растений, 1972).

Опыты по определению термостойкости, физиологических и биохимических показателей проводились в трехкратной повторности для каждого дерева. Полученные экспериментальные данные обработаны статистически. Для оценки уровня изменчивости признаков использовали коэффициент вариации (С, %) и шкалу уровней изменчивости, предложенную С.А.Мамаевым (1970).

Сроки отбора образцов были следующие. Сезонная изменчивость изучалась на Свердловском участке в годичном цикле 1973-1974 гг. на усредненной пробе с группы деревьев, а в 1977-1978 гг. у пяти деревьев, у каждого в отдельности.

Опытный материал для изучения индивидуальной изменчивости брали на Свердловском участке в 1974 г. в сентябре, октябре и ноябре; в 1976 г. - в мае и октябре; в 1977 г. - в апреле и в августе; в 1979 г. - в январе. Выборка модельных деревьев представлена 30 экземплярами.

Образцы для изучения географической изменчивости были взяты в летне-осенний период 1974 г, 1976-1978 гг. и в зимний период 1977-1979 гг. На каждом из опытных участков исследовались по 14 экземпляров сосны обыкновенной.

Глава III. СЕЗОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

I. Сезонная изменчивость термостойкости хвои и побегов в годичном цикле

На основании результатов исследования построены кривые изменения устойчивости к высокой и низкой температуре (рис. I), которые показывают, что жаро- и морозостойкость заметно колеблется в течение года. Морозостойкость хвои и побегов оказалась наименьшей

в оба года исследования в июне, в июле начинается её повышение, которое продолжается до сентября-октября (рис. I а). В период покоя жаростойкость достигает наивысшего уровня. Это состояние продолжается довольно длительное время. Вегетативные органы сосны способны выносить нагревание в данный период до $+49-52^{\circ}\text{C}$. С окончанием периода покоя, с марта по май, происходит снижение жаростойкости. Подобная закономерность в изменении устойчивости к нагреву наблюдалась как в годичном цикле 1973-1974 гг., так и в 1977-1978 гг. Различия в динамике жаростойкости отмечены лишь в летний период. Так, порог чувствительности к действию высокой температуры у тканей хвои и побегов летом 1973 года лежит в пределах $+39-44^{\circ}\text{C}$, в то время как в этот же период 1977 года - в пределах $+45-47^{\circ}\text{C}$, то есть на $6-3^{\circ}$ выше. Поэтому в 1977 году различия в устойчивости между периодом покоя и периодом вегетации менее резки. Абсолютная величина амплитуды изменения жаростойкости в 1973-1974 гг. составила 8° у хвои и 10° у побегов, тогда как в 1977-1978 гг. - $4-5^{\circ}$.

Морозостойкость хвои и побегов в течение периода вегетации остается неизменной и характеризуется низким уровнем (рис. I б). Вегетативные органы способны выносить в период июнь-август замораживание до $-4-5^{\circ}\text{C}$ (побеги) и $-3-4^{\circ}\text{C}$ (хвоя). С августа начинается неуклонное повышение морозостойкости при достижении максимума ее в январе. В феврале-марте, с окончанием вынужденного покоя, устойчивость к низкой температуре начинает довольно быстро снижаться, достигая минимума в мае. Кривые изменения морозостойкости в оба года исследования имеют общий характер и повторяют ход изменения среднемесячных температур воздуха.

Большой интерес представляет рассмотрение степени сопряженности в изменении двух видов устойчивости к высокой и низкой температуре в годичном цикле. Нами обнаружена весьма тесная положительная взаимосвязь в изменении жаро- и морозостойкости в годичном цикле, о чем свидетельствуют значения коэффициентов корреляции: $r = +0,79$ для хвои и $r = +0,75$ для побегов в 1973-1974 гг., а в 1977-1978 гг., соответственно, 0,50 и 0,47. Однако четкого параллелизма, который должен наблюдаться по мнению Левитта (Levitt, 1958), считающего, что в основе холодо-засухо- и жаростойкости лежат общие причины, не обнаружено. В динамике жаро- и морозостойкости имеется своя специфика, которая проявляется в повышении жаростойкости во второй половине летнего периода на фоне низкого и стабильного уровня морозостойкости. Летний

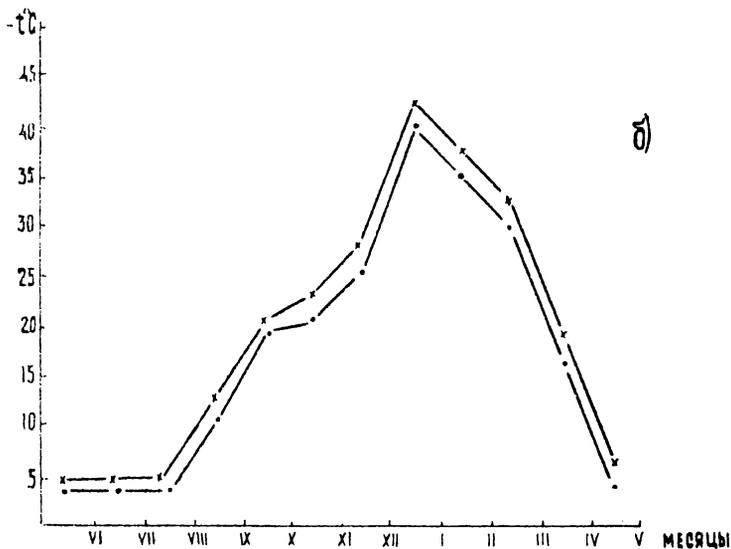
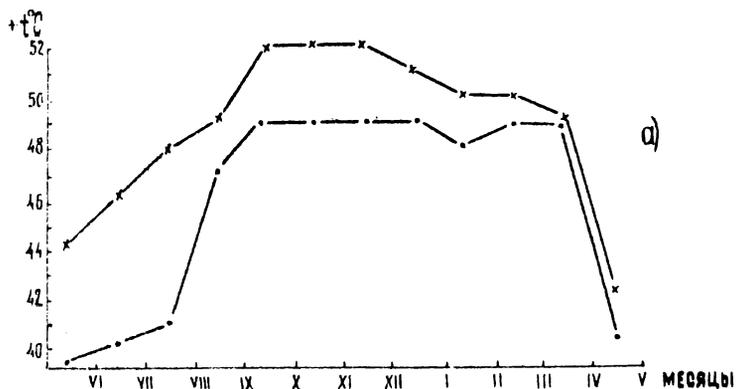


Рис. I. Динамика жаростойкости (а) и морозостойкости (б) хвой и побегов в годичном цикле 1973–1974 гг.

—•— хвоя

—x— побеги

подъем жаростойкости у тканей хвоек и побегов сосны может быть объяснен специфической адаптационной реакцией в ответ на действие высоких супероптимальных температур или явлением закалывания (Александров и др., 1959).

В пользу предположения о тепловой закалке свидетельствует также различная форма кривых жаростойкости в летний период в разные годы определения. В более сухое и жаркое лето 1977 года кривые жаростойкости хвои и побегов имеют более высокие значения. Наши данные еще раз подтверждают вывод о том, что летний максимум теплоустойчивости является характерным для областей с жарким климатом и реже проявляется в областях с умеренным климатом, так как температура воздуха здесь редко достигает высокого уровня, необходимого для закалывания (Александров, 1964).

Совпадение максимумов жаро- и морозостойкости в зимнее время говорит о том, что наиболее тесная связь жаро- и морозостойкости наблюдается лишь в определенное время, а именно в период покоя, когда растения имеют пониженный обмен веществ. Зимний подъем жаро- и морозостойкости тканей хвои и побегов является следствием холодной закалки.

2. Изменение физиолого - биохимических показателей в сезоне и их связь с устойчивостью

Поскольку сезонная динамика термических свойств тканей связана с трансформацией обменных процессов, параллельно с устойчивостью к высокой и низкой температуре мы изучали динамику физиологических и биохимических показателей. По результатам наблюдения был проведен корреляционный анализ (табл. I).

Таблица I

Взаимосвязь между устойчивостью и физиологическими показателями тканей хвои и побегов в 1973-1974 гг. исследования. (Приводится величина коэффициента корреляции. В числителе - хвоя, в знаменателе - побеги)

	Жаро-стой-кость	Морозо-стой-кость	% свя-занной воды	Активн. перок-сидазы	Экзоос-мос	Водсодер-живающая способ-ность	Низкочас-тотное сопротив-ление
Жаростой-кость	-	+0,79 +0,75	+0,78 +0,56	+0,68 -	-0,63 -0,70	-0,77 -0,47	+0,79 +0,48
Морозо-стой-кость	+0,79 +0,75	-	+0,67 +0,78	+0,60 -	-0,40 -0,39	-0,79 -0,69	+0,82 +0,87

Информацию о состоянии биологических и внутриклеточных изменениях можно получить с помощью экссмоса электролитов. О величине экссмоса электролитов судили по изменению электропроводности диффузата из тканей хвоя и побегов, не подвергавшихся действию экспериментальных температур. Самые высокие значения экссмоса наблюдались у тканей хвоя и побегов в период их высокой физиологической активности (июнь-июль). При переходе от вегетации к состоянию покоя он значительно уменьшается и вновь начинает возрастать весной с окончанием вынужденного покоя. Установленный нами факт снижения экссмоса электролитов при переходе от вегетации к покою, а также его связь с устойчивостью тканей свидетельствует о том, что величина экссмоса электролитов может служить показателем физиологического состояния тканей. Если считать, что экссмос живых тканей определяется уровнем свободных или слабоудерживаемых ионов (электролитов), а увеличение проницаемости клеток при закаливании в предзимний и, особенно, в зимний период является убедительно доказанным фактом (Туманов, 1960, 1969; Туманов, Краصاتев, 1955), то снижение экссмоса объясняется, на наш взгляд, следствием связывания ионов макромолекулами протоплазмы. В пользу этого предположения говорит тот факт, что общее содержание электролитов существенно не меняется в тканях хвоя и побегов в течение годичного цикла. Анализ по определению качественного состава экссмирующихся веществ показали, что электропроводность диффузатов контрольных и опытных образцов определяется, из положительных ионов, выходом иона калия.

Значительный интерес представляет сезонная изменчивость некоторых показателей водного режима хвоя и побегов. На фоне довольно стабильного уровня общей водности происходит изменение в соотношении свободной и связанной форм воды. Так, наименьший процент связанной воды, а следовательно, повышенная доля свободной содержится в начале вегетации. Затем наблюдается повышение содержания связанной воды до ноября-декабря (период глубокого покоя). При этом содержание связанной воды в хвое и побегах может увеличиваться на 40-50%. Сравнение динамики жаро- и морозостойкости в годичном цикле развития с изменением содержания связанной воды в хвое и побегах обнаруживает довольно тесную положительную взаимосвязь. Так, коэффициент корреляции достигает: при расчете взаимосвязи содержания связанной воды и морозостойкости +0,67-0,78, связанной воды и жаростойкости - +0,56-0,78.

В литературе неоднократно указывалось на тесную связь водо-

удерживающей способности с морозостойкостью растений, которая проявлялась в увеличении водоудерживающей способности в зимний период (Сергеев и др., 1961; Незнаев, 1966; Новицкая, 1969 и др.)

Мы получили результаты отличные от вышеизложенных. По нашим данным хорошо выражен осенний подъем водоудерживающей способности, вероятно, связанный с накоплением большого количества осмотически активных веществ, синтез которых активно идет в тканях растений в осенний период. Однако, после подъема наблюдается снижение водоудерживающей способности, особенно в зимние месяцы. Величина снижения весьма значительна и составляет в 1973-1974 гг. 44% у хвои и 62% у побегов, в 1977-1978 гг. она еще больше и равна, соответственно, 71,8% и 75,3%. Установленный нами факт зимнего снижения водоудерживающей способности не противоречит данным других исследователей и объясняется различием материала, используемого для ее определения. При определении водоудерживающей способности весовым методом у целых органов, что имеет место в работах вышеуказанных авторов, испарение происходит через покровные ткани побегов и почек. В этом случае её повышение может отражать состояние целого органа и является характеристикой приспособления растения к зиме на тканевом уровне организации (опробковение, лигнификация, кутинизация). Уменьшение же водоудерживающей способности в наших опытах объясняется тем, что мы вели определение ее у хвои и побегов, нарезанных на кусочки длиной 0,5 см. В этом случае можно говорить, на наш взгляд, о водоудерживающей способности клеток и тканей, лежащих под покровными. Здесь формируется защита от образования льда внутри клеток, чему способствует повышение ее водопроницаемости в зимний период (Туманов, 1960, 1964). По данным О.А. Красавцева (Красавцев, 1969), ветви растений зимой могут терять без заметных повреждений до 80-85% их первоначального содержания воды. Это предположение подтверждают данные, полученные нами при определении водоудерживающей способности на целой хвое. В данном случае водоудерживающая способность, как и в других исследованиях была выше зимой, чем летом.

В годичном цикле, как правило, изменяется активность пероксидазы. Характер ее динамики в хвое сосны доказывает участие этого фермента в процессе формирования устойчивости. При переходе от вегетации к покою наблюдается значительное (примерно в 8 раз) повышение пероксидазной активности. Это повышение активности является приспособительной реакцией к низким температурам, когда

в условиях анаэробноза тканей интенсивное разложение перекиси позволяет растению использовать метаболический кислород. На тесную сопряженность изменения активности пероксидазы и устойчивости указывает также коэффициент корреляции, равный для жаростойкости $+0,66-0,68$ и для морозостойкости $-0,60-0,73$. Отмечена также тесная зависимость между активностью пероксидазы и содержанием связанной воды в хвое сосны ($+0,88$ и $0,66$).

Изучение динамики низкочастотного сопротивления тканей хвоей и побегов в течение годового цикла также показало взаимосвязь этого показателя как с устойчивостью, так и с другими физиологическими особенностями. Это свидетельствует о том, что сопротивление тканей электрическому току является интегральным показателем их физиологического состояния и интенсивности биохимических процессов. Он может давать информацию в целом о сложных физиолого-биохимических преобразованиях, которые происходят в тканях при адаптации к меняющимся в течение года условиям внешней среды.

Глава IV. ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

I. Изменчивость термостойкости хвои и побегов

Выявить уровень изменчивости устойчивости можно лишь экспериментальным путем, определяя ответную реакцию особей на действие температур различной степени экстремальности. Оказалось, что существует сильная разнокачественность особей сосны по морозостойкости их органов. Коэффициент вариации, отражающей многообразие состояний устойчивости отдельных особей к низкой температуре, колеблется в зависимости от уровня экстремальности действующей температуры и периода сезонного развития от 30 до 90%. Опытные данные показали значительную зависимость уровня изменчивости от степени действующей температуры. При действии температуры, которая вызывает слабую повреждаемость в изучаемой группе деревьев, уровень изменчивости довольно значительный. Это связано с наличием в данной популяции особей, которые вообще не повредились и особей, имеющих существенные повреждения. С увеличением экстремальности действующей температуры все большее число особей переходит в разряд поврежденных, поэтому уровень вариабильности изучаемой выборки снижается (табл.2). Полученные данные свидетельствуют о том, что в популяции сосны обыкновенной можно встретить широкий спектр индивидуальных вариаций - от максимально устойчивых до слабо устойчивых. При этом изменчивость по морозостойкости характеризуется обычно очень высоким уровнем (30-60%).

Таблица 2

Показатели, характеризующие индивидуальную изменчивость сосны обыкновенной по морозостойкости хвоя и побегов в зависимости от температурного режима и периода сезонного развития

Время определения	Действующая температура	Средняя величина коэффициента повреждения и её ошибка	Пределы	Коэффициент вариации $C_v, \%$
Май 1976г.	- 4° - 6°	Х в о я		
		0,14 ± 0,04	0,00-0,31	89,4
	- 4° - 6°	П о б е г и		
		0,09 ± 0,01	0,00-0,28	98,1
		0,26 ± 0,03	0,07-0,62	64,7
Октябрь 1976 г.	- 15° - 22°	Х в о я		
		0,05 ± 0,01	0,00-0,20	93,8
	- 15° - 22°	П о б е г и		
		0,09 ± 0,01	0,00-0,39	85,1
		0,18 ± 0,01	0,08-0,42	46,5
Январь 1979 г.	- 45° - 50°	Х в о я		
		0,18 ± 0,02	0,04-0,24	54,0
	- 45° - 50°	П о б е г и		
		0,17 ± 0,02	0,08-0,23	32,6
		0,36 ± 0,04	0,12-0,60	37,6

Определение устойчивости к низкой температуре у тканей хвой и побегов в разные сезонные периоды года свидетельствует о колебании уровня варьирования изучаемого признака. При переходе растений от вегетации к покою снижается уровень изменчивости. Так, в мае 1976 г., когда средняя повреждаемость хвой выражается при воздействии температуры -4°C коэффициентом повреждения 0,14, а для побегов 0,09, коэффициент вариации равен, соответственно, 89,4 и 98,1 %. В ноябре при близкой степени повреждения величина коэффициента вариации уменьшается до 44-56%, а в январе - до 54-32%.

Изменчивость по жаростойкости также характеризуется очень высоким уровнем. При этом, как и для морозостойкости, амплитуда индивидуальной изменчивости зависит от экстремальности температурного воздействия и от периода сезонного развития, в который проводятся наблюдения.

Характер внутрипопуляционной неоднородности по признаку жаро- и морозостойкости может меняться по годам, иными словами положение модельных деревьев по степени устойчивости в ранжированных рядах меняется в разные годы. Это связано, видимо, с тем что на особенность внутрипопуляционной изменчивости сказываются не только генетические причины, но и другие факторы. Среди них немаловажную роль оказывают погодные условия, при которых происходила закладка и развитие изучаемых вегетативных органов. Однако, среди модельных деревьев выделяется группа устойчивых особей, которые составляют около 20% от изучаемой группы деревьев. Они отличаются низкой повреждаемостью и большей стабильностью термостойкости во все годы наблюдений.

2. Изменчивость осны по некоторым показателям водного режима и активности фермента

Определение таких показателей как содержание общей воды, свободной и связанной у различных индивидуумов дает представление о варьировании качественных признаков в популяции.

Общая обводненность тканей характеризуется низким уровнем изменчивости. Коэффициент вариации в разные годы определения колеблется от 3 до 7% для хвой и от 4 до 10% - для побегов. Низкий уровень изменчивости общей обводненности тканей хвой и побегов, а также незначительные колебания величины средней обводненности в изучаемой группе деревьев (30 моделей) в разные годы исследования указывают на высокую стабильность этого признака в популяции.

В отношении содержания отдельных форм воды (свободной и связанной) можно сказать, что этот показатель более изменчив. Содержание свободной воды варьирует от низкого до высокого уровня. Коэффициент вариации колеблется в разные годы от 10,9% до 35,1% для хвои. Для побегов он несколько выше и составляет 15,5–40,4%. Содержание связанной воды в хвое и побегах подвержено меньшим колебаниям по сравнению со свободной водой. Коэффициент вариации может принимать следующие значения; для хвои 7,1–16,2%, а для побегов – 11,7–21,7%.

В пределах насаждения наблюдается значительное варьирование активности пероксидазы в хвое у отдельных индивидуумов. Изменчивость по данному признаку характеризуется высоким уровнем. При этом в разные годы определения, показатель изменчивости данного признака очень незначительно меняется и лежит в пределах 29–37%.

Глава V. ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Благодаря большой протяженности ареала сосны обыкновенной, популяции ее находятся в неодинаковых природно-климатических условиях. В связи с этим можно предположить, что растения в разных частях ареала неодинаковы по устойчивости к температурному фактору. С этой целью было проведено исследование географической изменчивости термостойкости вегетативных органов сосны обыкновенной, прожерастающей в подзонах средней и южной тайги и в степной зоне. На каждом из опытных участках была изучена жаро- и морозостойкость хвои и побегов сосны, а также показатели водного режима и активность пероксидазы.

I. Морозостойкость вегетативных органов сосны

Оценка морозостойкости растений разного географического происхождения производилась путем сравнения повреждаемости их органов в лабораторных условиях при непосредственном воздействии низкими температурами. Анализ полученных данных позволяет сделать вывод о том, что наблюдается довольно сильная дифференциация различных географических популяций сосны. Морозостойкость закономерно возрастает с юга на север. Это отмечено во все периоды сезонного развития (табл.3). Если в летний период для сосны из южной тайги и степной зоны критическими могут быть температуры в области $-4-5^{\circ}\text{C}$, то сосна среднетаежной популяции способна выносить без

Таблица 3

Коэффициент повреждения (К) тляней хвой и побегов сосны обыкновенной, прокравставшей в различных географических районах Зауралья, при действии отрицательной температуры (данные МСР ± м)

Годы	Июнь 1978 г.		Июль	Август	Февраль		1978 г.	Март 1977 г.
	- 4°	- 6°			- 8°	- 40°		
Бстанко-географическая зона и подзона								
Средняя тайга	0	0	ХВОЯ	0,06±0,008	0,05±0,006	0,09±0,01	0,18±0,02	0,06 ± 0,01
Южная тайга	0,04±0,007	0,19±0,01		0,42±0,06	0,09±0,004	0,17±0,02	0,29±0,02	0,12 ± 0,01
Степь	0,15±0,01	0,26±0,02		0,57±0,06	0,06±0,01	0,18±0,01	0,32±0,03	0,27 ± 0,06
			ЦОБЕГИ					
Средняя тайга	0	0,05±0,01		0,09±0,01	0,07±0,008	0,11±0,01	0,17±0,001	0,05 ± 0,02
Южная тайга	0,08±0,02	0,18±0,03		0,48±0,04	0,10±0,005	0,19±0,02	0,30±0,02	0,10 ± 0,01
Степь	0,12±0,02	0,19±0,03		0,30±0,03	0,08±0,01	0,21±0,01	0,35±0,03	0,23 ± 0,02

повреждения — 6°C , а в отдельные годы до -8°C .

В зимний период растения сосны различного географического происхождения во всех случаях повышают свою морозостойкость, тем не менее можно наблюдать определенную разкачественность в проявлении устойчивости к низкой температуре. Наиболее дифференцирующими в феврале оказались температуры -47 и -52°C (табл.3). Сосна среднетаёжной популяции явно более устойчива, чем южнотаёжной и степной. Морозостойкость органов сосны из средней тайги примерно на 5° выше, чем у сосны из южной тайги и степной зоны. Различия являются статистически достоверными. Наблюдаемая близость в степени устойчивости к низкой температуре органов сосны из степной и южнотаёжной популяции определяется, вероятно тем, что в этих районах близки температурные минимумы: для Свердловска он составляет -47°C , а для Брединского района -46°C .

Уровень индивидуальной изменчивости морозостойкости не зависит от географического расположения популяций. Это свидетельствует о том, что в разных географических точках наблюдаются близкие спектры индивидуальной изменчивости.

2. Жаростойкость вегетативных органов сосны

Используемые в экспериментах температуры превышают уровень теплового напряжения в естественных местообитаниях, поэтому могут характеризовать потенциальную жаростойкость органов сосны.

Сравнительное изучение жаростойкости органов сосны обыкновенной, произрастающей в разных природно-климатических зонах показало, что прямая адаптация к высокой температуре наблюдается лишь в определенное время (табл.4). В летний и осенний периоды отмечается повышенная жаростойкость у растений сосны степной зоны. Однако, изменение устойчивости к положительной температуре в популяциях в направлении с севера на юг прослеживается менее четко, чем в случае морозостойкости. В отдельные годы жаростойкость среднетаёжных образцов может приближаться к степным. Это связано, по-видимому, с проявлением общей устойчивости более северной популяции. Интересно, что в зимнее время сосны из средней тайги, как правило, проявляет повышенную жаростойкость.

Таким образом, обнаруженная у сосны среднетаёжной популяции повышенная устойчивость к низкой температуре, и у сосны степной

Таблица 4

Коэффициент повреждения хвои и побегов сосны обыкновенной, прогностической в различных географических районах Зауралья, при действии экстремальных положительных температур (Мср ± м)

Годы Ботанико- географиче- ская зона и подзона	июнь-июль 1977г.		июнь 1978 г.		август-сентябрь 1978 г.		январь 1979		
	+49°	+52°	+ 50°	53°	+ 52°	+55°	+ 50°	+52°	+ 55°
Средняя тайга	0,04 +0,007	0,13 +0,02	0,06 +0,01	0,18 +0,02	0,32 +0,03	0,57 +0,03	0,07 +0,01	0,12 +0,01	0,36 +0,03
	0,14 +0,01	0,30 +0,03	0,10 +0,01	0,62 +0,06	0,20 +0,006	0,62 +0,04	0,07 +0,01	0,15 +0,02	0,66 +0,06
Степь	0,04 +0,008	0,12 +0,02	0,03 +0,01	0,33 +0,04	0,14 +0,01	0,38 +0,04	0,18 +0,04	0,35 +0,06	0,81 +0,04
	0,07 +0,01	0,78 +0,02	0,06 +0,01	0,21 +0,03	0,20 +0,019	0,32 +0,02	0,07 +0,01	0,14 +0,01	0,33 +0,01
Средняя тайга	0,12 +0,02	0,31 +0,04	0,21 +0,03	0,43 +0,03	0,16 +0,02	0,28 +0,02	0,07 +0,01	0,16 +0,02	0,43 +0,04
	0,03 +0,008	0,16 +0,02	0,03 +0,01	0,39 +0,01	0,16 +0,02	0,28 +0,03	0,11 +0,01	0,23 +0,02	0,48 +0,06

популяции — к высокой температуре, но только в летний период, видимо, отражает прямую адаптацию вегетативных органов сосны к условиям местопроизрастания.

Уровень индивидуальной изменчивости жаростойкости также не зависит от географического расположения популяции.

3. Водный режим и активность пероксидазы вегетативных органов сосны

Состояние водного режима органов сосны в значительной степени зависит от условий произрастания. Самой низкой оводненностью в летний период характеризуется хвоя со степного участка, что связано с довольно сильной инсоляцией, более повышенной напряженностью теплового фактора, а также присущими этой зоне иссушающими ветрами. Оводненность побегов отличается заметной стабильностью.

Фракция свободной воды занимает меньшую долю в хвое и побегах сосны степной зоны, а самое большое ее количество представлено в хвое и побегах сосны из южной тайги. При этом различия между участками статистически достоверны и могут достигать 13–16%.

Фракция связанной воды в большей степени присутствует в органах сосны из степной зоны и средней тайги и занимает меньшую долю у южно-таежного образца. Повышенное содержание прочноудерживаемой воды в органах сосны из степной зоны и средней тайги может иметь приспособительное значение для перенесения растениями внешних условий, которые складываются в менее благоприятных, для существования сосны, частях ареала.

В отношении взаимосвязи географической изменчивости термостойкости вегетативных органов сосны и особенности их водного режима не наблюдается четкой направленной связи. Тем не менее можно отметить, что более устойчивые (в определенные периоды) степная и среднетаежная популяции имеют и повышенный уровень содержания связанной воды, по сравнению с менее устойчивой и температурному фактору южнотаежной популяцией.

Географическая изменчивость активности пероксидазы выражена четко. Наблюдается возрастание активности пероксидазы хвои при переходе от степной зоны к таежной. Активность пероксидазы в хвое сосны степной популяции обычно в 1,5–2 раза ниже, чем у сосны в таежной зоне. Ведущим фактором такой изменчивости является,

вероятно, снижение температуры воздуха при переходе от степной зоны в таежную. Отсутствие существенных различий в пероксидазной активности между подзонами в таежной зоне свидетельствует о том, что условия произрастания являются более сходными и сильно отличаются от условий степной зоны.

О Б Щ И Е В Ы В О Д Ы

1. Исследована внутривидовая изменчивость сосны обыкновенной по термостойкости в ее природных популяциях таежной и степной зонах Зауралья. Для определения устойчивости тканей хвои и побегов был использован электрометрический метод, который с учетом предложенных модификаций позволяет достаточно быстро и объективно судить о степени устойчивости органов хвойных растений. При этом установлено, что электропроводность диффузатов из живых и поврежденных, воздействием температуры, тканей определяется, главным образом, выходом ионов калия.

2. В годичном цикле развития у сосны наблюдаются заметные колебания термостойкости вегетативных органов. В условиях умеренного климата отмечается летний подъем жаростойкости тканей хвои и побегов, который может быть выражен более или менее ярко в зависимости от напряженности теплового режима летнего периода. Минимальная устойчивость к действию высокой температуры у тканей хвои и побегов наблюдается в период интенсивного роста, она лежит в пределах $+39-47^{\circ}\text{C}$. Максимальную устойчивость к высокой температуре ткани развивают в зимнее время, в период покоя. В это время они способны выносить нагрев до $+49-52^{\circ}\text{C}$. Проявление наивысшей жаростойкости в зимнее время объясняется неспецифическим повышением общей устойчивости тканей в результате холодной закалки.

3. Изменение морозостойкости характеризуется одновершинной кривой, у которой минимальные значения лежат в области $-4-5^{\circ}\text{C}$ в летнее время (июль-август) и достигают максимума в январе, когда ткани выносят замораживание ниже -40°C . Изменение кривой морозостойкости следует синхронно изменению температуры окружающего воздуха. Амплитуда изменчивости морозостойкости во много раз превышает амплитуду жаростойкости. Для морозостойкости она составляет $37-39^{\circ}$, а для жаростойкости всего лишь $-8-10^{\circ}$.

4. Параллельно изменению термостойкости наблюдается значительная трансформация показателей, характеризующих коллоидно-химическое состояние протоплазмы (экзосмос), водный режим, активность пероксидазы и сопротивление тканей электрическому току. С помощью корреляционного анализа установлена довольно тесная взаимосвязь в изменении жаро- и морозостойкости и изученных показателей. Это позволяет использовать их в качестве косвенных диагностических признаков для оценки физиологического состояния, а также уровня устойчивости.

5. В пределах популяции у сосны обыкновенной обнаружена высокая степень индивидуальной изменчивости по термостойкости. В популяции встречаются особи, которые отличаются повышенной устойчивостью своих вегетативных органов. При оценке индивидуальной изменчивости термостойкости нужно принимать во внимание, что уровень изменчивости термостойкости в значительной мере зависит: от степени экстремальности температурного воздействия, с повышением которого амплитуда изменчивости снижается и от фазы развития особей. В период покоя разнокачественность особей снижается.

6. Наблюдается заметная вариабельность и других физиологических показателей в зависимости от индивидуальных особенностей особей. При этом отмечается определенная признаковспецифичность в амплитуде изменчивости. Наименьшей изменчивостью отличается общая оводненность тканей. Коэффициент вариации колеблется в пределах 4-10%. Изменчивость сосны по формам воды варьируется от незначительной до высокого уровня (7-40%). Варьирование по активности пероксидазы характеризуется высоким уровнем изменчивости (29-40%).

7. Изучение географической изменчивости термостойкости, а также других физиологических показателей показало наличие взаимосвязи этих признаков с природно-климатическими особенностями местообитания. Морозостойкость хвои и побегов закономерно возрастает с юга на север. В летний период различия по устойчивости органов сосны, произрастающей в подзоне средней тайги, по сравнению с сосной из южной тайги и степи составляют 2-3°, а в зимний период увеличиваются до 5°. У сосны более северной популяции установлена повышенная устойчивость к высокой температуре в зимнее время. Прямая адаптация к высокой температуре проявляется в летнее время у сосны, произрастающей в степной зоне.

8. Амплитуда индивидуальной изменчивости термостойкости и других физиологических показателей, несмотря на значительные различия абсолютных значений изученных признаков в разных при-

родно-климатических зонах, не зависит от географического расположения популяций. В разных частях ареала сосны обыкновенной встречаются близкие спектры индивидуальной изменчивости.

9. Полученные данные о внутривидовой изменчивости функциональных и качественных признаков дают дополнительный материал для разработки проблемы термостойкости, эволюции и формообразования у древесных растений, а также могут быть использованы в лесной селекции при разработке вопросов об отборе более устойчивых форм древесных растений.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Мамаев С.А., Дорофеева Л.М. Сезонная динамика термостойкости вегетативных органов сосны обыкновенной. - В кн.: Проблемы физиологии и биохимии древесных растений. Вып. LV. Красноярск, 1974, с.25-26.

2. Мамаев С.А., Дорофеева Л.М. К методике оценки термостойкости вегетативных органов сосны обыкновенной. - Экология, 1977, № 3, с.90-93.

3. Дорофеева Л.М. Изменчивость вегетативных органов сосны обыкновенной по термостойкости в годичном цикле. - Тр. / Ин-т экологии растений и животных. Уральск. научный центр АН СССР, 1978, вып. II6. Структура популяций и устойчивость растений на Урале, с. 98-109.

4. Дорофеева Л.М. Географическая изменчивость вегетативных органов сосны обыкновенной по термостойкости. - В кн.: Богатство флоры - народному хозяйству. (Материалы конф.). М., 1979, с.34-35.