

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

Институт экологии растений и животных

На правах рукописи

МАКАРОВ
Николай Максимович

ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОСНЫ
ОБЫКНОВЕННОЙ ПО ГАЗОУСТОЙЧИВОСТИ

(специальность 03.00.05. – ботаника)

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Свердловск,
1980

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 биологических наук, профессор КУЛАГИН Ю.З.
доктор биологических наук ТАРАБРИН В.П.

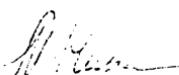
Ведущее учреждение - Центральный ботанический сад АН ЕССР

Защита состоится "___" ____ 1980 г. в ____ часов на заседании специализированного совета Д 002.05.01 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора наук при Институте экологии растений и животных Уральского научного центра АН СССР (620008, г.Свердловск, Л-8, ул. 8-го Марта, 202, Институт экологии растений и животных УНЦ АН СССР).

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР.

Автореферат разослан "___" ____ 1980 г.

Ученый секретарь
специализированного совета
кандидат биологических наук



Нифонтова М.Г.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Результаты исследования внутривидовой изменчивости древесных растений широко используются в научной практике систематиками, экологами и эволюционистами. Как правило, изучается комплекс структурных признаков, характеризующих генеративные и вегетативные органы растений. Однако, исследование внутривидовой изменчивости по результатам анализа изменчивости структурных признаков не дает полного представления о структуре вида. Многие исследователи выделяют в пределах вида "физиологические" или "химические" расы как совокупность особей, отличающихся от других особей этого же вида физиологическими или биохимическими особенностями. Работы, посвященные изучению внутривидовой дифференциации по физиологическим (функциональным) признакам, а также по изменчивости химического состава особей, в настоящее время еще недостаточно для того, чтобы полнее и шире познать особенности структуры того или иного вида древесных растений.

Наши исследования посвящены изучению закономерностей внутрипопуляционной изменчивости сосны обыкновенной по газоустойчивости. Данный функциональный признак был выбран потому, что сосна обыкновенная, основная лесообразующая порода на Среднем Урале (где проводились исследования), отличается повышенной восприимчивостью к загазованности воздуха. Вследствие этого, сосновые насаждения, произрастающие вокруг крупных промышленных центров Среднего Урала, находятся в угнетенном состоянии.

С другой стороны, в последнее время многие исследователи считают, что необходимо уделять больше внимания селекции газоустойчивых форм древесных пород, особенно хвойных.

Между тем, в настоящее время ни у одной хвойной породы совершенно не изучена структура вида по признаку газоустойчивости, не выявлены потенциальные возможности вида для отбора устойчивых особей. А это можно определить лишь на основе оценки внутривидовой изменчивости данного признака. Мало сведений также о закономерностях изменения газоустойчивости во времени и в различных условиях существования.

Цель и задачи исследований. Цель наших исследований заключалась в том, чтобы дать оценку степени дифференциации вида

Pinus sylvestris по признаку газоустойчивости. Это и определило выбор вопросов, связанных: 1) - с изучением закономерностей эндогенной, индивидуальной и сезонной форм изменчивости сосны по ее газоустойчивости; 2) - с выявлением роли некоторых факторов внешней среды в формировании газоустойчивости хвойного аппарата исследуемых растений.

Изучение степени газоустойчивости испытуемых особей проводилось в лабораторных условиях. Для моделирования условий загазованности воздуха использовался сернистый газ, наиболее распространенный воздушный токсикант. Об уровне газоустойчивости изучаемых модельных деревьев свидетельствовала степень повреждаемости хвои побегов, подвергнутых воздействию токсичного газа.

Научная новизна. Изучена изменчивость популяции сосны обыкновенной и дана ее количественная оценка. Выявлены закономерности изменения газоустойчивости хвои сосны в различных частях кроны деревьев и в различные отдельные периоды вегетации.

Полученные данные позволяют судить о существовании в популяции газоустойчивых особей, что свидетельствует о возможности отбора относительно газоустойчивых форм, способных произрастать в районах со слабой или средней степенью загазованности воздуха.

Изучено влияние экологических факторов на восприимчивость хвои к повреждающему влиянию сернистого газа и показано, что их воздействие дифференцировано в зависимости от этапов сезонного развития деревьев.

Обнаружены взаимосвязи между чувствительностью тканей хвои к действию сернистого газа и некоторыми показателями структурных и физиологических признаков вегетативных органов сосны, что позволяет достаточно точно устанавливать уровень газоустойчивости исследуемых особей, основываясь на комплексе показателей.

Практическая ценность. Для сосны обыкновенной разработана методика оценки газоповреждаемости на основе электрометрического способа диагностики, что дает возможность быстрого определения повреждаемости тканей хвои после ее обработки сернистым газом.

Для фумигации растений спроектирована и изготовлена камера с автоматической регуляцией температуры воздуха в отсеках и оперативной регистрацией в них заданного уровня загазованности воздуха. Установка, созданная на базе этой камеры, позволяет проводить длительные эксперименты по выявлению влияния воздушного токсиканта на жизнедеятельность растений при различных режимах температуры воздуха, освещенности, а также varyирования спектрального состава света и уровня загазованности воздуха.

Полученные материалы позволяют предложить некоторые практические мероприятия по сокращению повреждаемости сосновых насаждений сернистым газом. Так, в период активного роста растений следует соблюдать щадящий режим загрязнения атмосферного воздуха. Для этого целесообразно использовать топливо и сырье с низким содержанием ингредиентов загрязнения атмосферы. В остальное время вегетационного периода промышленные предприятия могут применять топливо и сырье с более высоким содержанием токсичных элементов - загрязнителей атмосферного воздуха, если это не нарушает санитарные нормативы.

Апробация работы. Результаты исследований и материалы диссертации доложены и обсуждены: на Уральской конф. молодых ученых "Человек и биосфера", Свердловск, 1973; на I Всесоюзн. конф. по физиол. и биохим. древесн. раст., Красноярск, 1974; на Второй конф. молод. уч. и спец. "Проблемы промышленных городов Урала", Свердловск, 1975; на III научн. конф. "Растения и промышленность растительности". Донецк, 1976; на Европейск. раб. совещ. "Газоустойчивость растительности". Новосибирск, Академгородок, 1979.

Объем работы. Диссертационная работа изложена на 127 страницах машинописного текста, включает введение, 6 глав и выводы. Список литературы составлен из 187 источников из них 60 иностранных. В работе приведено 22 таблицы и 25 рисунков в приложении дается 8 таблиц.

За период исследования 1972-1978 гг. проведено более 9400 определений повреждаемости окуренной хвои модельных деревьев, около 300 анализов по определению влажности тканей хвои. Произведены замеры длины хвои, побегов, а также веса хвои -- более 500 изменений.

Г л а в а I. ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ И ФОРМЫ ЕЕ ПРОЯВЛЕНИЯ

I. Енутривидовая изменчивость древесных растений по уровню газоустойчивости

Неодинаковая устойчивость различных видов растений к воздействию промышленных газов была известна еще в XIX веке (Schröeder, Reimann, 1883). Эти же авторы установили наличие внутривидовых различий в газоустойчивости лесных деревьев (цит. по Vogl, 1970).

С увеличением числа и мощности промышленных предприятий под действием газообразных токсичных выбросов оказались значительные площади лесных массивов, где наблюдается угнетение жизнедеятельности и даже отмирание насаждений, особенно хвойных. Все это привело к значительному расширению исследований по газоустойчивости растений и поисков мер защиты древостоев от вредного влияния промышленных газов, особенно в районах с развитой промышленностью.

Исследования по изучению явления внутривидовой изменчивости древесных растений охватили самые различные аспекты этой проблемы. Можно выделить два методических подхода к изучению явления внутривидовой изменчивости древесных растений по признаку газоустойчивости.

В одном случае исследователи используют особи только одной популяции. При этом, наряду с выявлением уровня газоустойчивости, изучаются особенности метаболизма и физиологии газоустойчивых особей по отношению к неустойчивым индивидуумам (Pelz, 1956).

Было показано, что степень газоустойчивости древесных растений обусловлена их генетической конституцией (Rohmeder u.a., 1962, 1965). Поэтому явление индивидуальной изменчивости по газоустойчивости было использовано для создания плантаций газоустойчивых клонов некоторых хвойных пород (Pelz, 1962; Pelz, Materna, 1964; Schönbach, 1967; Costonis, 1973).

Представители другого направления изучали изменчивость древесных растений по газоустойчивости, применяя в качестве объектов различные популяции и экотипы. Неодинаковая устойчивость к загрязнению атмосферного воздуха была обнаружена между популяциями сосны скрученной (Enderlein, Vogl, 1966), а также между экотипами лиственницы японской (Vogl, 1968) и сосны Муррея (Tschackesch u.a., 1969).

Несмотря на то, что познание закономерностей явления индивидуальной изменчивости позволяет снизить трудоемкость ее лекционных изысканий, в настоящее время практически не имеется достаточно полных и достоверных сведений о количественной оценке наличия газоустойчивых особей в пределах популяции, а также оценки уровня межпопуляционной и географической изменчивости вида древесных растений по газоустойчивости.

Единичные публикации свидетельствуют о наличии высокого уровня индивидуальной изменчивости древесных растений по признаку газоустойчивости (Наинаев, Николаевский, 1968; Тихомиров, 1974).

Таким образом, обзор литературного материала показывает, что изучению закономерностей внутривидовой изменчивости, особенно индивидуальной ее формы, уделяется недостаточно внимания, хотя практика настоятельно требует глубокого исследования этого явления и использования полученных результатов в народном хозяйстве.

Г л а в а П. КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ И ОПЫТНОГО УЧАСТКА. ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводились в подзоне южной тайги Среднего Урала. Опытный участок расположен в 17 км к югу от г. Свердловска и находится в южной части Лялинско-Уфалейского макрорайона низких предгорий, который включается в Исетско-Северососьвинскую провинцию восточных предгорий Урала. Рельеф макрорайона в целом выравненный, слаборасчлененный. Гряды, холмы, сопки и мягко очерченные увалы чередуются с обширными депрессиями. Для южной части макрорайона характерны бруслично-ракитовые, ягодниковые и нагорные сосняки. Иногда на южных склонах возвышенностей встречаются сосняки остеиненные (Прокаев, 1976).

Климат континентальный. Среднегодовая температура +1°C, средняя температура января -15°C, июля +17,3°C. Минимальная температура года -47°C, максимальная +37°C. Безморозный период длится 100-110 дней. Сумма температур выше 10°C колеблется от 1700 до 1750°. Годовая сумма осадков составляет 450 мм.

Для экспериментов в 40-50-летнем насаждении сосны были выбраны модельные деревья, произрастающие на кромках высоковольтной просеки в средней и нижних частях северо-западного склона

ицкого увала. Нахождение имеет естественное происхождение и возникло за счет самосева на месте выруба.

Почвы на опытном участке горно-лесные, светло-серые, сильно-оподзоленные; по механическому составу - среднесуглинистые.

Условия увлажнения в средней части склона - свежие, у подножия - свежие, периодически влажные.

Для исследования закономерностей индивидуальной и сезонной форм изменчивости были выбраны 32 модельных дерева, из средней части кроны которых отбиралось по 4-6 побегов. Определение степени газоустойчивости деревьев проводилось в 1974, 1976 и 1978 годах. Фумигация побегов в 1974 году осуществлялась в следующие сроки: 7-15 июня, 2-6 июля, 31 июля - 3 августа, 24 сентября - 1 октября. В 1976 году окуривание побегов проводилось 26 мая, 21 июня и 29 сентября. В 1978 году определение степени газоустойчивости хвои модельных деревьев производилось в августе.

Изучение уровня эндогенной изменчивости по газоустойчивости сосны проводилось на примере 3 модельных деревьев, в кроне которых срезались мужские, женские и ростовые побеги. При этом побеги отбирались из нижнего, среднего и верхнего ярусов кроны, учитывались также стороны света. Общее количество побегов, срезанных с одного дерева, составило 22-24 шт.

Для изучения влияния интенсивности освещения, спектрального состава светового потока, температуры воздуха и водообеспеченности для каждого варианта было отобрано по 15 модельных деревьев. Окуривание побегов опытных моделей проводились в конце мая - начале июня, в конце июля и в начале октября.

При исследовании влияния интенсивности освещения на изменение газоустойчивости хвои модельных деревьев использовались два уровня освещенности растительного материала - 2000 и 7000 лк. Влияние качественного состава света на чувствительность хвои опытных деревьев определялась путем сравнения степени поражения тканей хвои, фумигированной на белом, красном и синем свете. Светофильтры из оргстекла вычленяли из белого света коротковолновую (350-450 нм) и длинноволновую (580-700 нм) области спектра. Световые потоки были выравнены по энергии при помощи альбедометра.

Температурная зависимость газоустойчивости хвои изучалась в опытах по обработке побегов сернистым газом при различной температуре воздуха в отсеках камеры: 20°C (контроль) и 10°C (опыт).

Для изучения влияния условий водообеспечения побеги опытного варианта подсушивались на воздухе в течение 13-15 часов. Побеги контрольного варианта с начала и до конца экспериментов находились в сосудах с водой.

Газовая обработка растительного материала проводилась, в зависимости от целей исследования, при различных концентрациях сернистого газа. В 1974 году на всем протяжении летнего периода побеги с одно-, двух- и трехлетней хвойкой окуривались при концентрации сернистого газа в 5 мг/л. В 1976 году все опыты по окуриванию побегов (только с двухлетней хвойкой) проводились в двух отсеках камеры, размеры которой составляли 240x100x42 см. Эта камера имела терморегуляцию, а также устройство контроля содержания сернистого газа в отсеках. Концентрация сернистого газа в летнее время составляла 1 мг/л, осенью содержание тока окиси углерода увеличивалось до 2 мг/л. В 1978 году окуривание двухлетних побегов, срезанных с модельных деревьев, проводилось в двух вариантах. В первом варианте воспроизводились условия опытов 1974 года: содержание двуокиси серы - 5 мг/л, длительность обработки - 30 минут, освещенность - 17500 лк. Во втором варианте окуривание побегов осуществлялось при условиях опытов, проведенных в 1976 году: содержание сернистого газа - 1 мг/л, длительность обработки - 60 минут, освещенность - 7000 лк.

Наряду с определением степени газоустойчивости хвои модельных деревьев, изучались и другие физиологические и биохимические показатели, а именно: интенсивность фотосинтеза и дыхания тканей хвои, содержание в хвои пигментов, общей воды, водорастворимых сахаров, активность ферментов. Определение количественных характеристик указанных показателей проводилось по общепринятым методикам (Каменский и др., 1957; Лимарев, Сахарова, 1973; Методы биохимического исследования растений, 1972; Мокроносов, 1966).

Все полученные данные обработаны методами вариационной статистики. Степень эндогенной и индивидуальной изменчивости сосны обыкновенной по газоустойчивости определялась по шкале уровней изменчивости (Мамаев, 1973).

Г л а в а II. РАЗРАБОТКА МЕТОДА ОЦЕНКИ ГАЗОУСТОЙЧИВОСТИ ЛИСТОВОГО АППАРАТА СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

Существующие методы диагностики газоустойчивости растений основаны, в основном, на визуальной оценке и выражении степени поражения листьев в баллах или процентах. Для определения газоустойчивости растений некоторые исследователи рекомендуют использовать явление хемилюминесценции (Агавердиев, 1969; Николаевский, Мирошникова, 1971). В связи с уникальностью и дорогоизвивной оборудования этот метод пока редко применяется в научно-исследовательских работах.

Исходя из описанных в литературе результатов изучения газоустойчивости растений, мы остановились на следующих возможных показателях повреждаемости тканей хвои сосны обыкновенной: содержание водорастворимых сахаров, содержание пигментов в хвое, активность пероксидазы, величина экзоосмоса, а также электропроводность тканей хвои. Эти показатели определялись до и после окуривания хвои.

Для окуривания из кроны 20-летних деревьев отбирались разновозрастные охвоенные женские и ростовые побеги. Концентрация сернистого газа в зависимости от поставленной задачи колебалась от 1 до 30 мг/л воздуха.

а). Содержание водорастворимых сахаров и его изменение в хвое после воздействия токсиканта.

Побеги с хвоей различного возраста окуригались при содержании двуокиси серы 5 мг/л. Количество сахаров определялось непосредственно перед окуриванием и через 24 часа после него. Данные анализов показывают, что после газовой обработки в тканях хвои увеличивается количество сахаров, причем в однолетней хвое при значительной степени ее повреждения содержание сахаров не намного превышает исходный уровень. В то время как в тканях двух- и трехлетней хвои, несмотря на меньшую степень их поражения, количество водорастворимых сахаров возрастает на 8-9%.

Сопоставление результатов визуальной оценки повреждаемости хвои и данных по изменению в ее тканях содержания водорастворимых сахаров показало отсутствие достоверной корреляции между рассматриваемыми признаками.

б). Влияние окуривания на содержание пигментов в разновозрастной хвои.

Побеги с одно-, двух- и трехлетней хвоей окуривались при концентрации сернистого ангидрида 5 и 10 мг/л. Определение зеленых и желтых пигментов проводилось до фумигации и через 30 минут, 2 и 24 часа после нее.

Во всех случаях отмечается уменьшение количества хлорофилла "а", а также каротиноидов. Однако, несмотря на значительное побурение хвои, особенно хвои текущего года, содержание пигментов уменьшается на следующие сутки всего лишь на 1/6-1/4 часть от первоначального количества. Очень часто наблюдались случаи, когда при небольших различиях в изменении содержания пигментов в хвое испытуемых деревьев, модельные деревья значительно отличались друг от друга по степени поражения хвои.

в). Влияние фумигации на интенсивность экзоосмоса.

В настоящее время метод определения интенсивности экзоосмоса широко применяется для изучения засухо- и морозустойчивости растений. Он обладает высокой чувствительностью и позволяет определить степень устойчивости различных органов растений с малыми затратами времени (Коломейченко, Малыченко, 1972; Рукацки, 1973). Методика определения интенсивности экзоосмоса у хвойных пород описана в работе С.А.Мамаева и Л.М.Дорофеевой (1977).

В опытах применялись различные сочетания следующих концентраций сернистого газа: 1, 5, 10, 15 и 30 мг/л. Побеги после фумигации выдерживались в атмосфере чистого воздуха не менее 5 часов.

Как показали опыты, интенсивность выхода электролитов из тканей хвои определяется как ее возрастом, так и концентрацией токсиканта в камере. Для однолетней хвои зависимость интенсивности экзоосмоса от концентрации сернистого газа описывается S-образной кривой. В то время как у двух- и трехлетней хвои изменение электропроводности вытяжки при увеличении содержания SO_2 в камере происходит по одновершинной кривой.

Анализ данных интенсивности экзоосмоса и результатов визуальной оценки степени поражения разновозрастной хвои показал, что во многих случаях наблюдается отсутствие корреляции

кажду изучаемыми признаками.

Это, по нашему мнению, происходит потому, что сернистый газ в значительной мере снижает проницаемость клеточных оболочек и обмен клеточного содержимого с внешней средой сильно затрудняется.

Возможно, при исследовании действия иных промышленных газов данные об интенсивности экзоосмоса тканей листьев растений могут быть использованы в качестве критерия устойчивости растений к вредному влиянию загазованности воздуха.

г). Электропроводность тканей хвои как показатель ее газоустойчивости.

При изучении устойчивости растений к температурному фактору, кроме метода экзоосмоса, используются методы, основанные на измерении импеданса растительных тканей (Сгорельцев, 1972; Driesche, 1969). Определив активное и реактивное сопротивление растительной ткани, можно судить и об ее физиологическом состоянии (Тарусов, 1969).

Определение электропроводности тканей хвои мы проводили при подключении электродов к батарее постоянного тока напряжением 6 в. Между электродами помещались отрезки хвои длиной 30 мм, и по показаниям микроамперметра регистрировался ток, протекающий по цепи. После окуривания величина тока резко возросла. Изучение динамики процесса изменения физико-химических свойств протоплазмы после воздействия на нее сернистым газом, показало, что через 5-7 часов после фумигации в клетках хвои прекращается появление дополнительных переносчиков электрических зарядов. Электропроводность тканей хвои в дальнейшем не изменяется в течение длительного времени.

Сопоставление результатов визуальной оценки с данными определения электропроводности показало хорошую согласованность. Коэффициент корреляции, оценивающий степень взаимосвязи между этими показателями, имеет значение 0,7 - 0,9. Описанный метод оказался наиболее приемлемым и все эксперименты в дальнейшем проводились с его применением.

Для определения величины электропроводности значения тока, протекающего по отрезкам в контрольном и опытном вариантах, пересчитывали на навеску весом 1000 мг. Различия в плотности тока обусловлены появлением дополнительных переносчиков зарядов, появившихся в результате нарушения клеточных

структур. Беличина электропроводности рассчитывалась по формуле. $I/R = 1000 \cdot (I_{оп} \cdot m_k - I_k \cdot m_{оп}) : (m_{оп} \cdot m_k \cdot U)$

где, $I_{оп}$ — ток, протекающий по навеске 1000 мг в опытном варианте; I_k — то же, в контроле; $m_{оп}$ — вес навески хвои, взятой после окуривания; m_k — вес навески в контрольном варианте; U — подводимое к электродам напряжение.

Электропроводность в наших расчетах имеет размерность ом^{-1} , т.е. электропроводность есть обратная величина сопротивления. Несмотря на то, что " ом^{-1} " не имеет однозначного выражения и это обстоятельство затрудняет обсуждение полученных результатов, мы остановились именно на этом показателе повреждаемости хвои. Беличина электропроводности нагляднее, чем значения сопротивления, иллюстрирует различия в степени повреждения хвои. Чем выше величина электропроводности, тем выше повреждаемость дерева, в то время как между повреждаемостью и величиной сопротивления существует обратная зависимость.

При изложении результатов исследований мы иногда использовали понятия "электропроводность" и "повреждаемость" в качестве синонимов.

Г л а в а IУ. ЭНДОГЕННАЯ И СЕЗОННАЯ ФОРМЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ СОСНЫ ПО ГАЗОУСТОЙЧИВОСТИ

I. Эндогенная изменчивость.

Данных об эндогенной изменчивости органов растений по газоустойчивости в литературе мы не встретили.

Для изучения эндогенной изменчивости сосны обыкновенной были отобраны три модели, которые отличались друг от друга по таксационным показателям. Значения электропроводности, свидетельствующие об эндогенной изменчивости модельных деревьев приведены в таблице I.

Средние значения электропроводности различаются довольно значительно. Чувствительность хвои первой модели в 1,5 раза выше, чем у второй, и почти в 4 раза выше, чем у третьей. Вместе с тем видно, что с повышением газоустойчивости повышается и уровень изменчивости хвои в кроне по газоустойчивости.

Таблица I

Показатели изменчивости 2-летней хвои по повреждаемости,
 $\text{ом}^{-1} \cdot 10^{-7}$ (июнь 1976 г.)

Статист. показатели	M	m	s	lim	CV, %
Модель № 1	3013	129	605	1949 - 4167	20,1
Модель № 2	1761	108	549	1054 - 2907	31,2
Модель № 3	818	91	401	50 - 2062	46,9

Сопоставление результатов повреждаемости хвои побегов разных половых типов показывает, что мужские побеги обладают наиболее чувствительной хвойей. Максимальной устойчивостью к воздействию сернистого газа характеризуется хвоя ростовых побегов. Хвоя женских побегов занимает промежуточное положение, но вместе с тем отличается повышенным уровнем изменчивости. Хвоя мужских побегов наименее вариабельна по признаку газоустойчивости.

Полученные данные также показывают, что чувствительность хвои изменяется в зависимости от расположения побегов в кроне. К повышенной чувствительности тканей тяготеет хвоя нижнего яруса кроны.

В любой части кроны однолетняя хвоя отличается высокой степенью чувствительности к сернистому газу и поражается в большей мере, чем хвоя старшего возраста. С возрастом хвои повышается ее газоустойчивость.

2. Сезонная изменчивость.

Сезонная изменчивость газоустойчивости листового аппарата сосны обыкновенной наиболее подробно изучалась в течение летнего сезона 1974 года.

К осени наблюдается постепенное повышение газоустойчивости хвои, однако в зависимости от возраста хвои сезонная динамика повреждаемости имеет некоторые различия. Постепенное снижение чувствительности тканей к воздействию сернистого газа является отличительной чертой двухлетней хвои. Трехлетняя хвоя довольно сильно повреждается в июне и июле, затем, в августе, происходит повышение газоустойчивости, уровень которой в дальнейшем не изменяется. Устойчивость однолетней хвои незначительно на протяжении всего летнего периода и за нестабильно повышается в октябре.

Анализ кривых сезонной динамики повреждаемости хвои каждого дерева показывает, что в своем сезонном развитии растения сосны обладают индивидуальными различиями в сезонной изменчивости газоустойчивости кроны в целом. Можно выделить две крупные группы деревьев, которые обладают более или менее типичными кривыми динамики газоустойчивости в сезоне. Деревья одной группы отличаются очень высокой чувствительностью хвои в начале лета, затем газоустойчивость хвои постепенно повышается вплоть до октября. Деревья другой группы, напротив, слабо повреждаются в июне, в июле их газоустойчивость резко слаивается и хвоя значительно повреждается. Повторное усиление устойчивости хвои этих особей заметно уже в августе, достигая максимума в сентябре. Чувствительность кроны к воздействию сернистого газа у наиболее газоустойчивых деревьев понижается в течение летнего периода без резко выраженных максимумов.

Индивидуальные различия в характере сезонной динамики газоустойчивости наблюдаются и для разновозрастной хвои, произрастающей в пределах кроны модельных деревьев. Внутри кроны большинства модельных деревьев наиболее сложным характером изменения газоустойчивости отличается, как правило, двухлетняя хвоя.

Результаты исследований показывают, что климатические особенности вегетационных периодов различных годов обуславливают изменения в характере сезонной динамики газоустойчивости изучаемых деревьев.

Г л а в а У. ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ ПО ГАЗОУСТОЙЧИВОСТИ

Спределение чувствительности тканей хвои модельных деревьев в течение вегетационного сезона 1974 года показало, что особи выборки характеризуются значительными различиями в степени газоустойчивости хвои кроны (табл. 2). Изменчивость очень велика у хвои любого возраста и в любое время вегетации. Несколько выше она у трехлетней хвои.

Принимая за критерий степени повреждения хвои величину электропроводности, мы попытались также оценить уровень изменчивости сосны по газоустойчивости, используя в качестве показателей газоустойчивости хвои величину некрозов на ее поверхности. Этот показатель широко применяется в научной практике (Красинский, 1937; Николаевский, 1964; Тихомиров, 1974; Роб-

meder и.а., 1962). Степень некротичности хвои определяли по уравнениям регрессии, подставляя в формулы значения электро - проводности.

Таблица 2

Уровень изменчивости повреждаемости (величины электро-проводности, $\text{ом}^{-1} \cdot 10^{-7}$) хвои модельных деревьев в различные сроки вегетации (32 модели)

Возраст хвои	Время окурива-ния	$M \pm m$	δ	lim	$CV, \%$
Хвоя текущего года	август сентябрь октябрь	337 ± 27 202 ± 27 202 ± 19	156 155 107	84 - 749 9 - 748 35 - 400	41,3 57,5 52,7
Хвоя 2-го года жизни	июнь июль август сентябрь октябрь	353 ± 35 253 ± 22 209 ± 21 130 ± 11 114 ± 22	197 109 117 66 67	29 - 591 43 - 480 8 - 419 30 - 287 34 - 302	55,8 43,1 56,0 50,8 58,8
Хвоя 3-го года жизни	июнь июль август сентябрь октябрь	200 ± 22 230 ± 27 726 ± 18 129 ± 15 117 ± 9	127 134 102 84 56	3 - 467 60 - 598 26 - 474 10 - 409 23 - 293	63,5 58,3 80,6 65,1 47,9

Статистическая обработка полученных данных показывает, что при использовании в качестве исходного цифрового материала величины некрозов наблюдается уменьшение уровня индивидуальной изменчивости сосны по газоустойчивости. Следовательно, при учете размеров некрозов сглаживаются различия между особями популяции по признаку газоустойчивости, т.е. структура популяции оказывается значительно упрощенной. Поэтому более правильной являетсяоценка изменчивости по величине электропроводности, которая обладает большей разрешающей способностью.

Результаты экспериментов, проведенных в последующие годы, подтверждают выводы о том, что сосна обыкновенная обладает очень высоким уровнем изменчивости по газоустойчивости, причем различия в климатических условиях разных вегетационных периодов не изменяют степень изменчивости популяции по признаку газоустойчивости.

Материалы, полученные при изучении закономерностей индивидуальной изменчивости газоустойчивости, свидетельствуют о том, что газоустойчивость хвои любого возраста меняется в сезоне у всех модельных деревьев. Для того, чтобы в целом оценить различия в степени газоустойчивости разновозрастной хвои, показатели повреждаемости, полученные в течение летнего сезона, были усреднены. Оказалось, что в среднем для популяции трехлетняя хвоя почти в 2 раза устойчивее, чем однолетняя и в 1,2 раза, чем двухлетняя. Однолетняя хвоя приблизительно в 1,5 раза чувствительнее двухлетней. Между тем встречаются особи, у которых газоустойчивость однолетней и двухлетней хвои почти одинакова, у некоторых деревьев уровень газоустойчивости в среднем за сезон однозначен для хвои второго и третьего годов жизни.

Несмотря на значительные различия в степени газоустойчивости разновозрастной хвои, уровень устойчивости крон в целом для различных растений сосны, можно достаточно точно определять, ис-пользуя для анализов лишь хвоя второго года жизни.

Результаты многолетних исследований свидетельствуют о том, что многие деревья популяции в зависимости от погодных условий вегетационного периода года могут изменять уровень газоустойчивости крон. При этом характер изменения оказывается не связанным с типом устойчивости дерева. Так, независимо от генетических особенностей периода вегетации в популяции выделяются одни и те же деревья, обладающие крайними типами устойчивости. Уровень устойчивости их крон может изменяться в разные годы, однако, чувствительность хвои устойчивых деревьев по-прежнему минимальна по отношению к остальным особям популяций, также и неустойчивые индивидуумы всегда отличаются максимальной степенью поражения хвои при воздействии на нее сернистым газом. Постоянством сохранения определенного уровня газоустойчивости по отношению к степени газоустойчивости как самых устойчивых, так и самых неустойчивых особей популяции обладают также некоторые деревья группы среднеустойчивых. Преобладающее же большинство особей популяции характеризуется повышенной погодичной изменчивостью.

На основании трехлетних наблюдений была определена относительная газоустойчивость некоторых деревьев изучаемой выборки (табл. 3).

Среди модельных деревьев довольно четко выделяется группа устойчивых особей (№ 27, 17, 29), которые являются наибо-

лее перспективными для селекции газоустойчивых форм сосны обыкновенной. У них низкая повреждаемость и большая стабильность этого показателя во все годы наблюдений.

Таблица 3
Сравнительная газоустойчивость некоторых деревьев
изучаемой выборки

№ № мо - дельных деревь- ев	Средняя электро- провод - ность, ом ⁻¹ . 10^{-7}	Пределы	№ № мо - дельных деревь- ев	Средняя электро- провод - ность, ом ⁻¹ . 10^{-7}	Пределы
27	163	71-358	30	338	136-651
17	175	67-374	31	364	232-467
29	208	83-336	2	387	150-620
3	224	67-351	24	390	107-590
10	260	66-479	25	510	281-943
9	261	147-398	26	513	238-967
22	274	96-560	12	564	293-1057
14	285	220-384			
23	301	127-415	20	622	231-1275
32	306	154-490	15	634	247-II86
1	308	188-379	18	669	236-I084
			16	858	242-I270

Исходя из того, что при изучении 32 особей обнаружено 3 модели с повышенной по отношению к остальным деревьям степенью газоустойчивости кроны, мы рассчитали селекционный дифференциал вида *Pinus sylvestris* по признаку газоустойчивости. Он достигает 63,4% (Райт, 1978).

Г л а в а У. ЗАВИСИМОСТЬ ПОВРЕЖДАЕМОСТИ ФОСОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА СОСНЫ ОТ СВЕТОВОГО ТЕМПЕРАТУРНОГО И ВОДНОГО РЕЖИМОВ

На зависимость газоповреждаемости листьев растений от условий среди указывалось еще в конце XIX века (Schröeder, Nees , 1883).

Однако, несмотря на довольно интенсивное изучение влияния экологических факторов на устойчивость растений к воздушному загрязнению, имеющиеся в настоящее время данные пока еще

малочисленны, отрывочны, порой даже противоречивы.

Наши опыты по изучению влияния спектрального состава света на повреждаемость двухлетней хвои модельных деревьев показали неодинаковую устойчивость хвойного аппарата моделей в зависимости от качества светового потока. При этом сезонная динамика повреждаемости хвои, окуриваемой при освещении белым светом, отличается от сезонной динамики поражаемости тканей хвои, фумигированной при освещении красными или синими лучами. Так, в начале летнего периода белый свет обычно способствует повышению повреждаемости тканей хвои (хотя и встречается особо, хвоя которых поражается примерно одинаково при экспозиции на белом и красном свету), в то время как синие лучи способствуют снижению чувствительности хвои к поражающему воздействию сернистого газа. Встречаются, однако, модели, хвоя которых отличается значительной поражаемостью при экспозиции в коротковолновых лучах.

В середине летнего периода повреждаемость хвои на белом свету высока, освещение с преобладанием красной или синей частей спектра приводит к снижению поражаемости тканей хвои.

Осенью наибольшая повреждаемость отмечается у хвои, обработанной газом на белом свету. Длинноволновое и коротковолновое излучение ослабляет вредное влияние токсичного газа, причем синие лучи оказывают на устойчивость хвои более благоприятное действие.

Варьирование интенсивности освещения также приводит к изменению уровня газоустойчивости хвои. В июне, в период активного роста, у большинства моделей наблюдается некоторое превышение повреждаемости хвои, фумигированной при освещении световым потоком повышенной мощности.

В середине лета повышенная интенсивность освещения также приводит к более сильным повреждениям. Однако в осенне время увеличение чувствительности хвои сернистому газу наблюдается уже при слабом освещении.

Понижение температуры воздуха во время окуривания особенно резко снижает повреждаемость хвои в начале летнего периода. Так, понижение температуры воздуха на 10°C обуславливает уменьшение повреждаемости хвои почти в два раза, что указывает на типичную зависимость скорости биохимических реакций на изменение температуры среды.

По мере сезонного развития различия в степени нарушения клеточных структур хвои, обрабатываемой газом при нормальной (20°C) и пониженной ($10\text{--}12^{\circ}\text{C}$) температурах, постепенно снижаются, и в октябре различия между контрольным и опытным вариантами практически отсутствуют.

В период активного роста понижение температуры обуславливает значительное усиление контрастности в степени пораженности хвои опытных деревьев. Коэффициент вариации, имеющий в контроле значения 56–47%, возрастает в опыте до 89–130%. В дальнейшем понижение температуры воздуха во время окуривания способствует уменьшению изменчивости повреждаемости хвои модельных деревьев.

Моделирование засушливых условий местопроизрастания посредством подсушивания хвои приводит к уменьшению повреждаемости тканей хвои, причем степень уменьшения повреждаемости хвои определяется индивидуальными особенностями метаболизма модельных деревьев. Основной причиной снижения повреждаемости хвои является, скорее всего, уменьшение раскрытия устьиц вследствие потери воды тканями хвои. В данном случае наблюдается, по-видимому, проявление физиологической кажущейся (Vogl и а., 1965) или анабиотической, по классификации Ю.З.Кулагина, формы газоустойчивости.

Однако, если тканям хвои обеспечить благоприятные условия для насыщения влагой, то, как показывают результаты исследований 1974 года, между содержанием общей воды в тканях хвои и степенью ее повреждаемости обнаруживается умеренная отрицательная корреляционная связь. Другими словами, чем больше содержит хвоя общей воды, тем меньше ее повреждаемость и тем выше, следовательно, ее газоустойчивость.

Одной из причин проявления индивидуальной (а также эндогенной) изменчивости газоустойчивости хвои может быть неодинаковая фотосинтетическая активность деревьев. Определение скорости потенциального фотосинтеза, а также видимого и истинного фотосинтеза показало, что между интенсивностью фотосинтеза модельных деревьев популяции и их газоустойчивостью наблюдается умеренная отрицательная корреляция (табл. 4).

Результаты определения интенсивности газообмена охвоенных побегов, произрастающих в различных участках кроны некоторых деревьев, свидетельствуют о том, что газоустойчивые де-

ревья, как правило, обладают низкой скоростью фотосинтеза, но значительной интенсивностью дыхания. Неустойчивые особи, на против, обладают хвойей, у которой при высокой скорости фотосинтетического усвоения углекислого газа обычно наблюдается сравнительно низкая интенсивность темнового дыхания.

Таблица 4

Достоверность и величина коэффициента корреляции, показывающего степень взаимосвязи между повреждаемостью и скорость фотосинтеза двухлетней хвои

Время наблюдения	Объект исследования			
	Хвоя отдельных деревьев		Хвоя внутри кроны одного дерева	
	r	Оценка достоверности, $t_f > t_{st}$	r	Оценка достоверности, $t_f > t_{st}$
Июнь, 1974	0,353	$2,07 \geq 2,04$	-	-
Июнь, 1976	0,490	$2,91 \geq 2,05$	0,115	$0,4 < 2,16$
	-	-	0,580	$3,09 > 2,09$

Степень газоустойчивости кроны модельных деревьев оказывается взаимосвязанной также и с интенсивностью ростовых процессов, в частности, со скоростью роста побегов текущего года. Между уровнем газоустойчивости хвои и размерами побегов наблюдается положительная корреляционная связь, оцениваемая коэффициентом корреляции, равным 0,254 - 0,387.

ВЫВОДЫ

1. Сосна обыкновенная, произрастающая в подзоне южной тайги Среднего Урала, обладает очень высоким уровнем индивидуальной изменчивости по газоустойчивости листового аппарата. В среднем, для изученной популяции, коэффициент вариации составляет 39-46%, достигая в отдельных случаях до 60-80%. В различные по климатическим условиям вегетационные периоды общий показатель вариабельности газоустойчивости практически не изменялся по своему значению.

2. В популяции сосны преобладают среднеустойчивые и не-

устойчивые деревья. Доля газоустойчивых особей составляет примерно 1/10 часть от общего количества моделей. Показатели повреждаемости хвои этих деревьев в 2-5 раз меньше показателей средней повреждаемости хвои выборки.

3. Газоустойчивость сосны сильно изменяется в зависимости от сложившихся в различные годы погодных условий. Лишь отдельные деревья обладают некоторым постоянством проявления определенного типа резистентности независимо от климатических условий вегетационных периодов.

4. Показатели коэффициента вариации, оценивающие эндогенную изменчивость газоустойчивости сосны обыкновенной, колеблются от повышенного до очень высокого уровня изменчивости, в то время как в отношении индивидуальной формы изменчивости газоустойчивости значения коэффициента вариации всегда соответствует очень высокому уровню шкалы изменчивости.

5. Степень газоустойчивости хвои зависит как от типа побегов (мужской, ростовой, женский), так и от места произрастания их в кроне. Наибольшей чувствительностью обладает хвоя мужских побегов, а также хвоя побегов, расположенных в нижнем ярусе кроны. С возрастом хвои ее газоустойчивость значительно повышается.

6. Уровень эндогенной изменчивости сосны обыкновенной по газоустойчивости во многом определяется степенью устойчивости кроны в целом. Менее газоустойчивые особи характеризуются средним уровнем изменчивости ($CV = 20,1\%$). С повышением газоустойчивости кроны возрастает и различия между элементами кроны по их резистентности и уровень изменчивости увеличивается ($CV = 31,2 - 48,9\%$).

7. Газоустойчивость листового аппарата сосны изменяется в течение вегетационного сезона. Наименьшая повреждаемость хвои наблюдается в осенне время. Причем снижение уровня газоустойчивости у модельных деревьев происходит с неодинаковой скоростью. Различия в характере кривых сезонной динамики газоустойчивости отмечаются также для разновозрастной хвои, прорастающей в пределах одной кроны.

8. Максимальная чувствительность листового аппарата сосны к действию промышленных газов наблюдается в период активного роста растений (май-июнь). В это время отмечается и повышенная реактивность газоустойчивости хвои на изменение по-

годных условий летнего периода. Изменение таких факторов определяет, как свет и особенно температура воздуха, приводят к значительному смещению уровня газоустойчивости хвои.

9. Между газоустойчивостью хвои и некоторыми ее физиологико-биохимическими признаками обнаруживаются различные корреляционные взаимоотношения. Так, положительная корреляция наблюдается между повреждаемостью хвои и скоростью фотосинтеза. Умеренная отрицательная корреляционная связь отмечается между повреждаемостью хвои и ее влажностью, а также интенсивность роста побегов текущего года.

10. Проведенные испытания различных способов определения повреждаемости хвой показали, что наиболее точным и удобным является метод определения электропроводности тканей хвои. Различия в возрасте хвой не оказывается на точности определения степени повреждения тканей хвои.

II. Наиболее газоустойчивые индивидуумы популяции могут быть использованы для селекции газоустойчивых форм сосны, а также для создания клоновых плантаций с повышенной устойчивостью хвойного аппарата к загрязнению атмосферного воздуха.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ
ДИССЕРТАЦИИ.

1. Макаров Н.М. Некоторые вопросы диагностики газоустойчивости растений. - В кн.: Тезисы докладов Уральской конференции молодых ученых "Человек и биосфера". Свердловск, 1973, с.44-46.
2. Мамаев С.А., Макаров Н.М. Методика оценки газоустойчивости сосны обыкновенной при помощи слабого постоянного тока. - В кн.: Проблемы физиологии и биохимии древесных растений. Вып.ІУ. Устойчивость к неблагоприятным факторам. Красноярск, 1974, с.27-28.
3. Макаров Н.М. Возможности повышения газоустойчивости насаждений сосны обыкновенной в промышленных районах Урала. - В кн.: Тезисы докладов Второй Уральской конференции молодых ученых и специалистов "Проблемы промышленных городов Урала". Свердловск, 1975, с.51-52.
4. Мамаев С.А., Макаров Н.М. О методе быстрого определения газоустойчивости хвои сосны обыкновенной. - Деноведение, 1976, № 2, с.80-86.
5. Мамаев С.А., Макаров Н.М. Индивидуальная изменчивость сосны обыкновенной по устойчивости к действию сернистого газа. - В кн.: Растения и промышленная среда. Киев, 1976, с. 96-99.
6. Макаров Н.М. Сезонная динамика газоустойчивости сосны обыкновенной на Урале. - Тр./ Ин-т экологии растений и животных Урал. науч. центр АН СССР, 1978, вып. II6. Структура популяций и устойчивость растений на Урале, с.86-95.

С.А.Мамаев

Подписано к печати 20.08.80г. НС 14379 Формат 60x84/16
Бумага писчая №1. Печать офсетная. Усл. печ. л. 1

Тираж 100, Заказ 432, Бесплатно.

Типолаборатория УрГУ. Свердловск, 620083, пр. Ленина, 51