

УДК 630*52:630*174.754

УВЕЛИЧЕНИЕ ОХВОЕННОСТИ ПОБЕГОВ В ШИРОТНОМ ГРАДИЕНТЕ КАК КОМПЕНСАТОРНАЯ РЕАКЦИЯ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ НА СНИЖЕНИЕ СУММЫ ЭФФЕКТИВНЫХ ТЕМПЕРАТУР

И. С. Цепордей

Ботанический сад УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202а

E-mail: ivan.tsepordey@yandex.ru

Поступила в редакцию 27.10.2023 г.

В достижении соответствия функционирования растения окружающей среде важную роль играют его поведенческие реакции, ослабляющие лимитирующее влияние абиотических факторов. Одной из таких приспособленческих реакций является компенсация (замещение) действия одного фактора воздействием близкого другого. Известно, что с ухудшением условий произрастания в общей фитомассе увеличивается масса ассимиляционного аппарата, тем самым компенсируя его пониженную активность в этих условиях. В целом повышение густоты хвои на побегах увеличивает коэффициент поглощения фотосинтетически активной радиации (ФАР) и отражает повышенную компенсаторную способность в неблагоприятных абиотических условиях. Целью нашего исследования было подтвердить или опровергнуть гипотезу компенсации факторов на примере изменения охвоенности побегов сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в градиенте суммы эффективных температур, на территории Северной Евразии. На основе авторской базы данных, включающей 490 определений доли хвои в массе охвоенных побегов, построена регрессионная модель зависимости охвоенности от возраста, диаметра ствола и суммы эффективных температур, объясняющая 40 % изменчивости искомого показателя. Установлена обратно пропорциональная зависимость охвоенности побегов от суммы эффективных температур. Тем самым подтверждена гипотеза компенсации пониженной суммы эффективных температур (и соответствующего уровня ФАР) увеличением охвоенности побегов и соответствующего коэффициента поглощения ФАР.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris* L., доля хвои в массе охвоенных побегов, сумма эффективных температур, компенсаторная реакция, регрессионная модель.

DOI: 10.15372/SJFS20240208

ВВЕДЕНИЕ

Лесные экосистемы находятся в диалектическом единстве с окружающей средой, и познание их взаимоотношений является центральной задачей лесоведения (Лиёпа, 1980). В достижении соответствия функционирования растения окружающей среде важную роль играют его поведенческие реакции, обусловленные внутренней физиологической регуляцией. Для ослабления лимитирующего влияния абиотических факторов, растения приспосабливаются. Одной из таких приспособленческих реакций является компенсация (замещение) действия одного фактора воздействием близкого другого (Одум,

1975). Согласно гипотезе компенсации (замещения) экологических факторов, отсутствие или недостаток некоторых экологических факторов может быть компенсирован каким-либо другим близким (аналогичным) фактором (Алехин и др., 1935; Rübel, 1935; Piemeisel, 1945, 1954; Дадыкин, 1952; Розенберг, Краснощеков, 2016; Розенберг и др., 2016; Usoltsev et al., 2022). При этом внутренние причины экологических явлений при аналогичном внешнем эффекте могут быть различными. Ю. Одум (1975) и Г. С. Розенберг с соавт. (2016) привели многочисленные примеры подобной компенсации факторов.

Известно, что с ухудшением условий произрастания увеличивается доля массы ассимиля-



Рис. 1. Охвоенность побегов сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), произрастающей в черте г. Екатеринбурга. Фото В. А. Усольцева.

a – в естественной среде на пустыре; *б* – при пересадке дерева в урбанизированную среду.

ционного аппарата в общей фитомассе, тем самым компенсируя его пониженную активность в этих условиях. Установлено, в частности, что доля хвои и листьев в массе кроны у лиственницы (*Larix* Mill.), березы (*Betula* L.), осины (*Populus tremula* L.), дуба (*Quercus* L.) и ели (*Picea* A. Dietr.) увеличивается прямо пропорционально степени угнетения дерева по Крафту, или обратно пропорционально диаметру ствола (Яблоков, 1934; Смирнов, 1971). В березняках Северного Казахстана доля листьев в массе кроны возрастает пропорционально снижению добротности местопроизрастаний (Усольцев, 1974). В ельниках Европейской части России доля хвои в надземной части возрастает по мере ухудшения условий произрастания в ряду типов леса от чернично-кисличного (I класс бонитета) к осоково-сфагновому (Va класс бонитета) (Алексеев, 1975). Аналогичная закономерность отмечена в сосняках Архангельской области: общая масса хвои на средней ветви составляет в сосняке черничном 12 г, сосняке кустарничко-

во-сфагновом – 40 г, сосняке чернично-сфагновом – 25 г (Прыгов и др., 2000).

У многих хвойных видов обнаружено увеличение густоты хвои на побегах по мере повышения степени загрязнения среды (Schubert, 1985; Ярмишко, 1997; Зарубина, 2011; Тарханов, 2011). В целом густота хвои на побегах отражает повышенную компенсаторную способность в неблагоприятных абиотических условиях (Зверев, 2012), а наряду с этим – возможное действие принципа агрегации особей Олли (Одум, 1975). Компенсаторная способность у сосны обыкновенной может проявляться также при пересадке дерева из естественной среды в урбанизированную (рис. 1).

Исследованиями В. П. Дадькина (1952) установлено, что в условиях Севера продуктивность растений может быть сопоставима с их продуктивностью в умеренных широтах, что объясняется повышенной интенсивностью фотосинтеза, нейтрализующей действие укороченного вегетационного периода. А. Г. Молчанов (2007)

показал увеличение коэффициента поглощения фотосинтетически активной радиации (ФАР) у сосны обыкновенной и дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) по мере увеличения степени охвоенности и облиствения побегов.

Исходя из положения о повышенной охвоенности побегов как отражения компенсаторной способности растений в неблагоприятных абиотических условиях, в настоящем исследовании нами поставлена цель подтвердить или опровергнуть гипотезу компенсации факторов и на примере сосны обыкновенной показать, что увеличение охвоенности побегов может быть связано со снижением длительности вегетационного периода и суммы эффективных температур, распределенной на территории Северной Евразии (Tuhkanen, 1984). Известно, что в широтном градиенте уровень ФАР и сумма эффективных температур взаимосвязаны, но выражаются в разных единицах измерения (Алексеев, 1975; Будыко, 1977; Тооминг, 1977). В таком случае увеличение охвоенности побегов и соответствующее повышение коэффициента поглощения ФАР по мере снижения сумм эффективных температур (или уровня ФАР) в широтном градиенте могло бы служить еще одним подтверждением проявления компенсаторной способности деревьев в неблагоприятных условиях роста.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В нашем анализе в основе понятия «охвоенный побег» лежит наличие хвои (листвы) по всей его оси и боковых ответвлений. По фактическим значениям процентной доли массы хвои и листвы в массе охвоенных и облиственных побегов в свежесрубленном состоянии была сформирована база данных для основных лесообразующих видов и родов Евразии (Usoltsev, 2020). Наиболее широко в ней были представлены материалы для сосны обыкновенной. Для осуществления нашей цели исследования из упомянутой базы данных (Usoltsev, 2020) взяты показатели охвоенности побегов сосны в числе 490 определений, полученных на пробных площадях и распределенных на территории от Архангельска до Крыма. По имеющимся координатам положение пробных площадей нанесено на карту-схему суммы эффективных температур (рис. 2).

Исходные данные, включенные в регрессионный анализ, изменяются в диапазонах: возраст деревьев (A) – от 9 до 160 лет, диаметр ствола на высоте груди (D) – от 2 до 52 см, сумма эффективных температур выше $5\text{ }^{\circ}\text{C}$, среднемесячная за вегетационный период (ET), – от 20 до $80\text{ }^{\circ}\text{C}$,

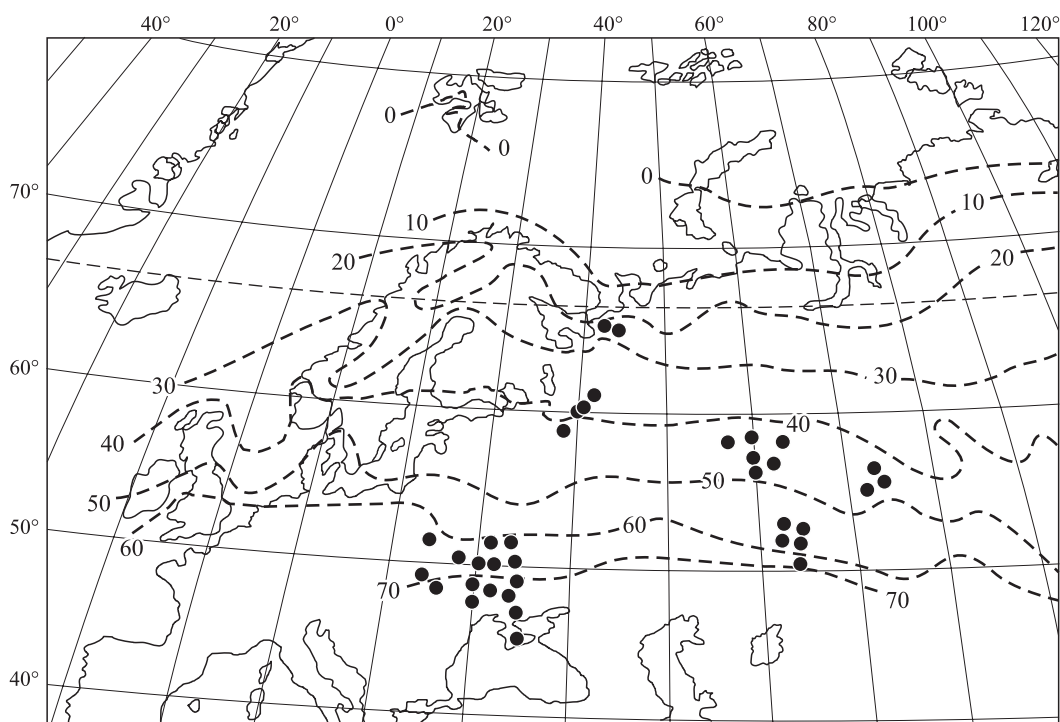


Рис. 2. Распределение исходных данных о доле хвои в массе побегов сосны на карте-схеме суммы эффективных температур выше $5\text{ }^{\circ}\text{C}$ на территории России, среднемесячной за вегетационный период (Tuhkanen, 1984).

Цифры на изоплетах обозначают сумму эффективных температур.

доля хвои в массе охвоенных побегов в свежесрубленном состоянии (PL) – от 46 до 87 %.

Плотность охвоения побегов увеличивается по мере возрастного снижения скорости роста деревьев в высоту: если в молодом возрасте охвоенность побегов относительно низка и соответствует состоянию, показанному на рис. 1, а, то у перестойных деревьев вследствие снижения и последующего прекращения годичного прироста побегов, их охвоенность соответствует состоянию, показанному на рис. 1, б. Как уже было упомянуто, охвоенность побегов при одном и том же возрасте обычно возрастает пропорционально степени угнетения дерева или обратно пропорционально диаметру ствола. С учетом сказанного, в структуру регрессионной модели, объясняющей изменчивость охвоенности побегов, включены в качестве независимых переменных возраст дерева, диаметр его ствола и сумма эффективных температур.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате регрессионного анализа получена зависимость

$$\ln(PL) = 4.6160 + 0.0940 \ln A + 0.4500 \ln D - 0.1132(\ln D)^2 - 0.2623 \ln(ET);$$

$$\text{adj}R^2 = 0.401; SE = 0.087, \quad (1)$$

где $\text{adj}R^2$ – коэффициент детерминации, скорректированный на число переменных; SE – стандартная ошибка модели. Свободный член модели скорректирован на логарифмическое преобразование. Все регрессионные коэффициенты при численных переменных модели (1) достоверны на уровне $p < 0.001$. Модель в целом объясняет 40 % изменчивости охвоенности побегов, а остальные 60 % приходятся на неучтенное влияние рельефа, эдафических условий, осадков и пр. и составляют «информационный шум». В объясненной изменчивости модели удельный вес влияния факторов (Здоровье..., 2021), в данном случае, морфоструктуры деревьев и суммы эффективных температур, составил соответственно 72 и 28 %.

По построенной диаграмме распределения остатков модели (1) можно судить о равномерности их распределения и об отсутствии корреляций (рис. 3).

Как уже упоминалось, феномен компенсации действующих на тот или иной процесс факторов и соответствующие поведенческие реакции рас-

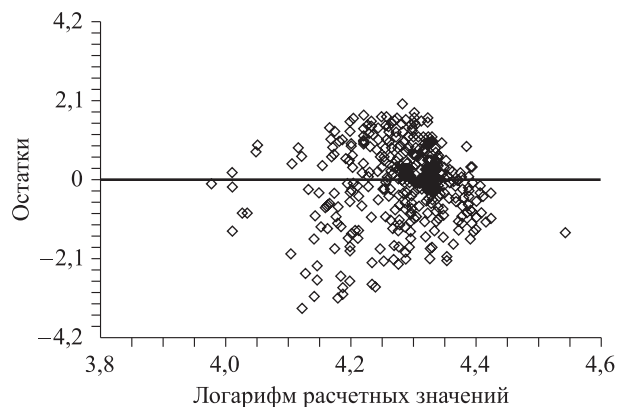


Рис. 3. Распределение остатков модели (1).

тений обусловлены внутренней физиологической регуляцией, и при одном и том же внешнем эффекте внутренние причины экологических явлений могут быть различными.

В частности, в основе эффекта уплотнения хвои на побегах в градиенте снижения суммы эффективных температур могут лежать некоторые физиологически обусловленные процессы.

Но мы не знаем, эти же или иные внутренние процессы обуславливают повышенную охвоенность побегов в градиентах промышленных загрязнений. Поскольку оба дерева, показанные на рис. 1, произрастают в черте города, повышенная охвоенность правого дерева по отношению к левому не может быть вызвана загрязнением воздушной среды. Скорее всего, правое дерево находится в состоянии стресса, обусловленного или изменившимися при его пересадке эдафическими условиями, или спецификой и последствиями пересадки крупномерного посадочного материала, но внутренняя физиологическая обусловленность подобной перестройки морфоструктуры его побегов и в этом случае неизвестна. Тем более неизвестна тройственная физиологически обусловленная причина названной перестройки побегов согласно нашей модели – под влиянием изменения возраста деревьев, ценотического положения дерева и сокращения вегетационного сезона или снижения суммы эффективных температур. Все эти вопросы требуют специального изучения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основе авторской базы экспериментальных данных о доле хвои в массе охвоенных побегов сосны обыкновенной в ареале от Архангельска до Крыма выполнено моделирование изменения степени их охвоения в зависимости

от морфологии деревьев (возраст и диаметр ствола) и от суммы эффективных температур в широтном градиенте. Модель объясняет 40 % изменчивости доли хвои в массе побегов, и все ее регрессионные коэффициенты значимы на уровне $p < 0.001$. Установлена обратно пропорциональная зависимость охвоенности побегов от суммы эффективных температур.

В итоге получила подтверждение гипотеза компенсации (замещения) действия одного фактора воздействием другого – снижение суммы эффективных температур (и соответствующего уровня ФАР) компенсируется при одной и той же морфологии деревьев увеличением коэффициента поглощения ФАР вследствие повышенной охвоенности побегов. Компенсационный эффект на примерах охвоенных побегов проявляется в градиентах различных стрессовых состояний деревьев, обусловленных изменением их морфоструктуры и различными факторами внешней среды: ухудшением температурного режима, повышением атмосферного загрязнения, ухудшением эдафических условий и др. Однако внутренняя физиологическая обусловленность подобной перестройки морфоструктуры побегов в подобных случаях неизвестна, и эта проблема нуждается в специальном исследовании.

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического сада УрО РАН.

Автор выражает благодарность В. А. Усольцеву, В. П. Часовских и Е. В. Кох за содействие в подготовке рукописи статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев В. А. Световой режим леса. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1975. 227 с.
- Алехин В. В., Дохман Г. И., Еленевский Р. А., Кац Н. Я., Кожевников А. В., Уранов А. А. Основные понятия и основные единицы в фитоценологии // Сов. бот. 1935. № 5. С. 21–34.
- Будыко М. И. Глобальная экология. М.: Мысль, 1977. 328 с.
- Дадыкин В. П. Особенности поведения растений на холодных почвах. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 279 с.
- Зарубина И. А. Оценка состояния культур сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в условиях аэротехногенного загрязнения (Усть-Илимский район Иркутской области): автореф. дис... канд. с.-х. наук. 06.03.01. Красноярск: СибГТУ, 2011. 17 с.
- Зверев В. Е. Влияние промышленного загрязнения на экологию березы Черепанова (*Betula pubescens* ssp. *czerepanovii* (Orlova) Hämet-Ahti) на Кольском полуострове: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08. Екатеринбург: Ин-т экол. раст. и животн. УрО РАН, 2012. 19 с.
- Здоровье населения и здоровье среды: *pro et contra* / под ред. Г. С. Розенберга, Р. С. Кузнецовой, Н. В. Костиной, Н. В. Лазаревой. Тольятти: Анна, 2021. 374 с.
- Лиена И. Я. Динамика древесных запасов: прогнозирование и экология. Рига: Зинатне, 1980. 170 с.
- Молчанов А. Г. Баланс CO₂ в экосистемах сосняков и дубрав в разных лесорастительных зонах. Тула: Гриф и Ко, 2007. 284 с.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Прыгов Е. В., Уродкова О. Н., Феклистов П. А. Параметры ассимиляционного аппарата в разных типах сосняков // Экол. пробл. Севера: межвуз. сб. науч. тр. Вып. 3. Архангельск, 2000. С. 25–29.
- Розенберг Г. С., Краснощеков Г. П. Экология «в законе» (теоретические конструкции современной экологии в цитатах и афоризмах). 2-е изд. Самара; Тольятти: Ин-т экол. Волж. бас. РАН, 2016. 468 с.
- Розенберг Г. С., Рянский Ф. Н., Лазарева Н. В., Саконнов С. В., Симонов Ю. В., Хасяев Г. Р. Общая и прикладная экология: Учеб. пособ. Самара; Тольятти: Самар. гос. экон. ун-т, 2016. 452 с.
- Смирнов В. В. Органическая масса в некоторых лесных фитоценозах Европейской части СССР. М.: Наука, 1971. 362 с.
- Тарханов С. Н. Состояние лесных экосистем в условиях атмосферного загрязнения на Европейском Севере: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.02.08. Сыктывкар: Ин-т биол. Коми науч. центра УрО РАН, 2011. 38 с.
- Тооминг Х. Г. Солнечная радиация и формирование урожая. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 200 с.
- Усольцев В. А. Фитомасса крон спелых березово-осиновых насаждений в Северном Казахстане // Лесоведение. 1974. № 2. С. 86–88.
- Яблоков А. С. Культура лиственницы и уход за насаждениями. М.: Гослестехиздат, 1934. 128 с.
- Ярмишко В. Т. Сосна обыкновенная и атмосферное загрязнение на Европейском Севере. СПб.: НИИХимии СПбГУ, 1997. 210 с.
- Piemeisel R. L. Natural replacement of weedhosts of the best leafhopper as affected by rodents. Washington DC, USDA Circ. 739, 1945. 48 p.
- Piemeisel R. L. Replacement control: changes in vegetation in relation to control of pests and diseases // Bot. Rev. 1954. V. 20. P. 1–32.
- Rübel E. The replaceability of ecological factors and the law of the minimum // Ecology. 1935. V. 16. N. 3. P. 336–341.
- Schubert R. Bioindikation in terrestrischen Ökosystemen. Stuttgart: Veb Gustav Fischer Verlag, 1985. 327 p.
- Tuhkanen S. A circumboreal system of climatic-phytogeographical regions // Acta Bot. Fenn. 1984. V. 127. P. 1–50.
- Usoltsev V. A. Stem taper, density and dry matter content in biomass of trees growing in Central Eurasia: CD-monograph. Yekaterinburg: Ural St. For. Engineer. Univ., Bot. Garden Ural Br. Rus. Acad. Sci., 2020. <https://elar.usfeu.ru/handle/123456789/9649>
- Usoltsev V., Zukow W., Tsepordey I. The needle percentage in the leafy shoot biomass of Scots pine in climate gradients of Eurasia // J. Educat., Health and Sport. 2022. V. 12. Iss. 5. P. 416–428.

AN INCREASE OF THE FOLIAGE SHARE IN SHOOT PHYTOMASS ALONG THE LATITUDINAL GRADIENT AS A COMPENSATORY REACTION OF SCOTS PINE TO A DECREASE IN THE SUM OF EFFECTIVE TEMPERATURES

I. S. Tsepordey

*Botanical Garden, Russian Academy of Sciences, Ural Branch
8 Marta str., 202a, Yekaterinburg, 620144 Russian Federation*

E-mail: ivan.tsepordey@yandex.ru

Behavioral reactions that weaken the limiting influence of abiotic factors play an important role in achieving compliance of plant functioning with the environment. One of such adaptive reactions is the compensation (substitution) of the action of one factor by the influence of another. It is known that with the deterioration of growing conditions, the proportion of the assimilation apparatus in the total phytomass increases, thereby compensating for its reduced activity in these conditions. In general, an increase in the density of needles on shoots increases the absorption coefficient of photosynthetically active radiation (PhAR) and reflects an increased compensatory ability in unfavorable abiotic conditions. The purpose of our study was to confirm or refute the hypothesis of factor compensation by the example of changes in the share of needles in shoots of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in the gradient of the sum of effective temperatures geographically distributed in Northern Eurasia. Based on the author's database, which includes 490 definitions of the percentage of needles in the mass of shoots, a regression model of the dependence of needle percentage upon the age, stem diameter and the sum of effective temperatures is constructed, explaining 40 % of the variability of the desired indicator. An inversely proportional dependence of the percentage of needles in shoot phytomass on the sum of effective temperatures has been established. Thus, the hypothesis of compensation of the reduced sum of effective temperatures (and the corresponding PhAR) by an increase in the percentage of needles and the corresponding absorption coefficient of PhAR is confirmed.

Keywords: *Pinus sylvestris* L., proportion of needles in the mass of shoots, sum of effective temperatures, compensatory reaction, regression model.

How to cite: Tsepordey I. S. An increase of the foliage share in shoot phytomass along the latitudinal gradient as a compensatory reaction of Scots pine to a decrease in the sum of effective temperatures // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2024. N. 2. P. 68–73 (in Russian with English abstract and references).