

УДК 647.032.475.2

ОСОБЕННОСТИ ФЕНОЛОГИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ И АДАПТАЦИИ ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ В УСЛОВИЯХ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА

© 2011 Н.В. Паутова

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар

Поступила в редакцию 13.05.2011

Приводятся итоги изучения фенологического развития *Larix sibirica* Ledeb. в северных климатических условиях (Республика Коми). На основе многолетних исследований дана эколого-биологическая характеристика вида. Рассчитан ряд корреляционных уравнений связи для прогнозирования периодов наступления предстоящих фенодат по фенодатам фаз предшествующих. Изложены результаты изучения адаптационных возможностей и морозоустойчивости растений. Установлена достоверная связь между показателями сезонного развития лиственницы и ее повреждаемостью отрицательными температурами. Выявлена сопряженность динамики сезонного развития лиственницы сибирской с динамикой фенозапов года в условиях подзоны средней тайги.

Ключевые слова: *лиственница сибирская, фенология, морфофизиологические периоды, адаптация, морозоустойчивость, средняя тайга*

Сезонная ритмика растений олицетворяет одно из наиболее ярких проявлений диалектического единства организма и среды в их исторической динамике. Фенологическое развитие древесных растений является важнейшим интегральным показателем их биологических особенностей, закрепленных в генотипе, и отражает экологическую реакцию растений на сезонные и суточные изменения тех факторов внешней среды, которые прямо или косвенно воздействуют на ритм жизни вида [2]. Соответствие ритма их развития сезонным изменениям окружающей среды является одним из решающих факторов при изучении видовых особенностей пород в различных частях ареалов. Комплекс многолетних фенологических показателей древесных растений является обязательным компонентом их таксономической диагностики, информативность и достоверность которого возрастает при тесном сочетании биоритма этих растений с показателями динамики местного фенологического календаря [4]. Исследования сезонного развития видов бореальной области европейского континента в последние десятилетия становятся все более актуальными. Цель данной работы состояла в изучении фенологических особенностей и адаптационных возможностей лиственницы сибирской в условиях подзоны средней тайги европейского Северо-Востока.

Объекты и методы. Исследования проводили в течение 1998-2010 гг. на территории ПЛСП, расположенной в 30 км к северу от г.Сыктывкара (Республика Коми), в подзоне

средней тайги. Объектом изучения явился архив клонов, заложенный посадкой двухлетних прививок плюсовых деревьев лиственницы сибирской осенью 1989 г. на полностью раскорчеванной вырубке (кв. 38 Эжвинского участкового лесничества Сыктывкарского лесничества). Материнские деревья были отобраны по фенотипическим признакам в 1988 г. в том же лесничестве. Площадь архива 0,6 га, размещение 6x8 м. Изучали особенности фенологического развития и зимостойкость деревьев, сезонный рост побегов, давали интегральную оценку перспективности и эколого-ландшафтной значимости вида [5, 7, 8]. Определяли показатели повреждаемости побеговых структур отрицательными температурами, фенологического коэффициента и ростового соотношения [2]. Результаты исследования сопоставлялись со среднемноголетними метеоданными СТУ «ЦГМОС РКЦ» для метеостанции Сыктывкар, а также климатическими показателями в периоды наблюдений [9]. Обработку и оценку достоверности полученных данных выполняли с помощью рекомендуемых методов [3, 4, 6].

Результаты и их обсуждение. Изучение основных этапов органогенеза лиственницы сибирской, произрастающей в подзоне средней тайги, проводилось на основе фиксации фаз, фенолаг и морфофизиологических периодов в годичном цикле ее развития. Исследования показали, что ритмика сезонного развития данной породы имеет свои видоспецифические особенности (табл. 1). Первой регистрируемой фенофазой у лиственницы, достигшей половозрелого состояния, является начало набухания мужских генеративных почек (19-29.04) Женские генеративные почки трогаются в рост на 3-7 суток после мужских (27.04) почти одновременно с началом

Паутова Наталья Владимировна, младший научный сотрудник отдела лесобиологических проблем Севера. E-mail: pautova@ib.komisc.ru, pautova_n@mail.ru

роста почек брахибластов (26.04). В фазу распускания почек первыми вступают генеративные мужские почки. Макростробилы начинают освобождаться от покровов почек обычно ко 2 мая. Распускание вегетативных почек брахибластов приходится на 1-5 мая одновременно с началом набухания вегетативных почек ауксибластов. Вступление в фазу распускания терминальных почек ростовых побегов происходит позднее, когда на брахибластах начинает развиваться хвоя. Обособление на побегах микростробилов и макростробилов охватывает по продолжительности небольшой период времени (в пределах 3, 5 суток соответственно). В интервале между распусканием и облиственением брахибластов у лиственницы начинается пыление, продолжающееся до окончания II декады мая. Начало цветения макростробилов приходится на его I пятидневку. Распускание хвои на брахибластах в пределах кроны длится не более 2-3 суток (1.05-5.05), завершение ее линейного и радиального роста происходит 11-17 мая. Распускание аксиллярной хвои начинается на неделю позже хвои в пучках и завершается в период окончания роста ауксибластов, охватывая от 1.5 до 2 месяцев [10]. В сравнении с другими предшествующими фенофазами фаза завершения развития ауксибластов подвержена наибольшему варьированию в

зависимости от погодных условий периода вегетации (для окончания их линейного роста – в пределах 8-12 суток, а радиального – 8-14 суток в сравнении со средней фенодатой). Вступление в фазу пожелтения хвои происходит в начале III декады сентября в среднем в пределах 10 суток. Полное ее расцветивание наблюдается в 7-20 числах ноября [11]. Длительность периода от начала опыления до созревания семян составляет 149-164 дня (в среднем $156 \pm 1,3$). Среднегодовая изменчивость этого лага за период исследования колеблется в пределах ± 8 суток. Созревание шишек завершается одновременно с началом опадения хвои. Погодичная феноамплитуда по данной фазе достигает $\pm 9,5$ суток. Период вегетации *Larix sibirica* в нашей зоне продолжается в среднем 153 ± 14 дня.

Анализ данных статистической обработки фенодат за период наблюдений показал, что ошибки их средних многолетних величин незначительны и, как правило, не превышают 3 суток. Наибольшая вариативность фенодат отмечена для фаз линейного роста побегов, расцветивания и опадения хвои, созревания шишек. Среднеквадратичное отклонение в эти периоды достигает в среднем 8-19 суток, для остальных фенофаз его величина составляет не более 7 дней.

Таблица 2. Уравнения расчета даты наступления предстоящей фенофазы

Прогнозируемая фенофаза	Корреляционное уравнение	<i>r</i>		<i>Sx_i</i>
		<i>P</i> ≥ 0.05	<i>P</i> ≥ 0.01	
Пб ²	$y = 0,03x_1^2 - 0,37x_1 - 13,2$	0,32	0,44	± 4,9
Ц ⁵ м	$y = 0,12x_3^2 - 1,86x_3 - 184,3$	0,52	0,61	± 5,4
Ц ⁵ ж	$y = 0,01x_4^2 - 1,32x_4 + 36,1$	0,43	0,49	± 6,1
Ос ¹	$y = 1,19x_2 + 122,1$	0,51	0,64	± 7,3
Пл ²	$y = 1,25x_5 + 123,8$	0,36	0,47	± 4,2

Примечание. *x* – феноиндикатор (*x*₁ – дата начала набухания вегетативных почек, Пб¹; *x*₂ – дата начала распускания вегетативных почек, Пб²; *x*₃ – дата начала набухания мужских генеративных почек, Ц¹м; *x*₄ – дата начала набухания женских генеративных почек, Ц¹ж; *x*₅ – дата начала пыления микростробилов, Ц⁴м), *r* – коэффициент корреляции между погодичными фенодатами для *x* и *y* при *n* = 15, *P* – уровень значений, *Sx_i* – ошибка средних многолетних или теоретическая ошибка прогноза, в сутках

Изучение динамики наступления фенофаз *Larix sibirica* и математическое моделирование сезонной сопряженности погодичных фенодат [2, 4] позволило описать ряд корреляционных уравнений связи для прогнозирования периодов наступления предстоящих фенодат (*y*) по фенодатам фаз предшествующих, используемых как фенодаты индикаторы (*x_i*): $y = f(x_i)$, где фенодаты *y* и *x* выражены в числах непрерывного календарного ряда, считая с 1 марта (табл. 2). Подтверждением высокого уровня адаптации вида к условиям произрастания является его высокая морозоустойчивость (табл. 3). Повреждаемость ростовых побегов отрицательными температурами в годы наблюдений в среднем составила 1,4 балла, достигнув максимальных значений в 1999, 2006 и 2010 гг. При резком понижении среднесуточной температуры воздуха (до $-5,6 \dots -7,9^\circ\text{C}$) в

период I–II декады мая была побита заморозками большая часть начавшей распускаться хвои на брахибластах. Лиственницы с замедленным развитием ауксибластов, характеризуются высоким ростовым соотношением между видовым циклом вегетации и продолжительностью роста побегов, повреждаясь заморозками наиболее существенно и часто. Интегральным показателем связи фенологических характеристик вида с влиянием отрицательных температур является фенологический коэффициент, отражающий общий уровень морозоустойчивости древесной породы в конкретной природной зоне [2]. В годы с высокой степенью повреждения побегов в зимний период показатели ростового соотношения и фенологического коэффициента достигали наибольших значений.

Таблица 3. Показатели уровня адаптации лиственницы к условиям произрастания

Год наблюдений	Повреждаемость		Ростовое соотношение (РС)	Фенологический коэффициент (ФК)	Плодоношение, баллы
	морозами, баллы	заморозками, %			
1998	1,0	11	26,7	9,6	2
1999	1,9	62	31,5	9,0	1
2000	1,1	17	27,1	8,5	3
2001	1,0	12	28,3	8,9	2
2002	1,6	48	34,8	11,2	1
2003	1,2	15	24,5	8,5	5
2004	1,3	19	29,4	8,1	3
2005	1,0	13	23,1	7,8	5
2006	2,3	36	32,9	10,5	4
2007	1,2	24	25,5	7,3	2
2008	1,0	41	24,2	6,7	3
2009	1,5	19	27,8	8,6	2
2010	2.1	23	28,5	9,0	3

Древесные растения могут полноценно существовать только в той среде, которая отвечает их видовым особенностям. Однако в природе крайне редко наблюдается полное соответствие биологических свойств растений условиям существования, поскольку климатические, эдафические и биотические факторы среды в годичном цикле чрезвычайно изменчивы. Нами установлено, что продолжительность основных фенофаз и погодичная феноамплитуда весьма вариативны и зависят от погодных условий вегетационного периода. При анализе состояния среды выявлено, что сроки прохождения фенофаз у лиственницы в значительной степени детерминированы температурным режимом среды. Набухание вегетативных почек начинается при повышении среднесуточной температуры воздуха до +5,3...+5,7°C, их распускание – при +6,2...+7,0°C. Начало линейного роста побегов наблюдается при +7,2...+9,4°C, а окончание происходит при благоприятной для этого процесса температуре воздуха (+17,8...+20,1°C). Опробковение побегов начинается при +15°C, заканчивается при +13°C. Расцветивание и опадение хвои отмечается при снижении температуры до +7°C и +4...+2°C соответственно. Набухание репродуктивных почек наступает при +4,1...+4,9°C, а их распускание – при +5,2...+5,7°C. Обособление стробиллов наблюдается, когда показатели среднесуточной температуры находятся в пределах +6,1...+6,6°C. В период цветения температура воздуха повышается до +6,9...+8,0°C, а к моменту смыкания семенных чешуй – до +10°C. Шишки достигают максимальных размеров при +12,1...+15,6°C. Одним из показателей, характеризующих тепловой режим природной зоны за период с момента перехода температуры воздуха через 0°C до начала фенофазы, является сумма положительных температур. Погодичная ее вариация в моменты наступления основных фенофаз за годы наблюдений составила 9-13%. Существенные различия в величине данного параметра

среды были установлены в момент прохождения фаз роста хвои на брахибластах (94–204°C), окончания роста ауксибластов (1073-1343°C).

Выводы: на основе полученных данных нами выявлена сопряженность динамики сезонного развития *Larix sibirica* с динамикой феноэтапов года в условиях подзоны средней тайги, математическое моделирование которой дает возможность прогнозировать наступление дат предстоящих фенодат по датам предшествующим. Результаты проведенных исследований могут быть использованы для применения и совершенствования методов феноиндикации как при изучении биолого-экологических свойств хвойных, так и при разработке агротехники их выращивания и ухода. Установленная достоверная связь между показателями сезонного развития лиственницы с ее повреждаемостью отрицательными температурами открывает дополнительные возможности для оценки зимостойкости видов *Larix Mill.* и перспективности их интродукции в условиях европейского Севера России.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ:

1. Булыгин, Н.Е. Моделирование и прогнозирование в индикаторной дендрофенологии. – Л., 1980. Деп. в ВИНТИ, №1033-81. 76 с.
2. Булыгин, Н.Е. Фенологические особенности некоторых видов *Larix Mill.* в Санкт-Петербурге / Н.Е. Булыгин, Ю.Г. Калугин // Растительные ресурсы. 2000. Вып. 3. С. 39-47.
3. Елагин, И.Н. Методика проведения и обработки фенологических наблюдений за деревьями и кустарниками в лесу // Фенологические методы изучения лесных биогеоценозов. – М.-Красноярск, 1975. С. 3-20.
4. Зайцев, Г.Н. Комплексная оценка надежности результатов массовых фенологических наблюдений / Методы современной биометрии. – М., 1978. С. 113-118.
5. Звиргзд, А.В. Ботанические сады Прибалтики: Экологические исследования. – Рига, 1980. С. 59-66.
6. Лакин, Г.Ф. Биометрия. – М.: Высш. шк., 1990. 352 с.

7. *Латин, П.И.* Оценка перспективности интродукции древесных растений по данным наблюдений / *П.И. Латин, С.В. Сиднева* // Опыт интродукции древесных растений. – М., 1973. С. 7-67.
8. *Молчанов, А.А.* Методика изучения прироста древесных растений / *А.А. Молчанов, В.В. Смирнов.* – М.: Наука, 1967. 100 с.
9. Научно-прикладной справочник по агроклим. ресурсам СССР. – Архангельск, 1991. Серия 2. Ч. 1-2. Выпуск 1. Кн. 1. Архангельская и Вологодская области, Коми ССР. 290 с.
10. *Паутова, Н.В.* Структура кроны лиственницы сибирской // Лесоведение. 2002. № 4. С. 3-13.
11. *Паутова, Н.В.* Особенности периода зимнего покоя видов рода *Larix* Mill. в условиях Севера: Матер. Междунар. конф. молодых ученых «Актуальные проблемы ботаники и экологии». – Ялта-Симферополь, 2010. С. 273-274.

FEATURES OF PHENOLOGICAL DEVELOPMENT AND ADAPTATION OF SIBERIAN LARCH IN THE CONDITIONS OF EUROPEAN NORTHEAST

© 2011 N.V. Pautova

Institute of Biology Komi SC UrB RAS, Syktyvkar

Results of studying the phenological development of *Larix sibirica* Ledeb in north environmental conditions (Republic Komi) are resulted. On the basis of long-term researches the ecological-biological characteristic of a kind is given. A number of the correlation equations of communication for forecasting the approach periods of coming phenodate on previous phenodate phases is calculated. Results of studying the adaptable possibilities and frost resistance of plants are stated. Authentic connection between indicators of seasonal development of a larch and its damageability at low temperatures is established. The associativity of seasonal development dynamics of a siberian larch with dynamics of year phenophases in the conditions of middle taiga subzone is revealed.

Key words: *siberian larch, phenology, morphophysiological periods, adaptation, frost resistance, middle taiga*