

На правах рукописи



Гонтарь
Оксана Борисовна

ФЕНОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ АДАПТАЦИЙ
ДЕНДРОИНТРОДУЦЕНТОВ В УСЛОВИЯХ
КОЛЬСКОГО СЕВЕРА

03.00.16 – экология

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Петрозаводск – 2006

Работа выполнена в Полярно-альпийском ботаническом саду-институте Кольского научного центра РАН

Научный руководитель доктор биологических наук, член-корреспондент РАН
Жиров Владимир Константинович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Ветчинникова Лидия Васильевна
доктор биологических наук
Прохоров Алексей Анатольевич

Ведущая организация Ботанический сад-институт Уфимского
научного центра РАН

Защита состоится 13 сентября 2006 г. в 14.00 часов на заседании диссертационного совета Д 212.190.01 при Петрозаводском государственном университете по адресу 185910, г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33, эколого-биологический факультет, ауд. 326 теоретического корпуса

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Петрозаводского государственного университета

Автореферат разослан « 26 » мая 2006 г.

Ученый секретарь диссертационного совета

Крупень И.М.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность. Интродукция растений является ведущим направлением научно-исследовательской работы Полярно-альпийского ботанического сада-института Кольского научного центра (ПАБСИ КНЦ) РАН со времени его создания в 1931 г. В 2004 году в коллекционных экспозициях открытого грунта было представлено более 1200 образцов древесных таксонов, прошедших первичные испытания при интродукции. В результате более чем 70-летних исследований накоплен значительный объем фенологических и биометрических данных по дендроинтродуцентам и аутохтонам. Несмотря на то, что этот материал представляет большую ценность, как основа для изучения адаптаций древесных и кустарниковых растений на Кольском Севере, его обработка современными статистическими методами, позволяющими выявить скрытые закономерности формирования адаптивных реакций, до последних лет не проводились ни в ПАБСИ, ни (за отдельными исключениями) в других ботанических садах. В связи с этим данное направление исследований представлялось актуальным как с практической, так и с теоретической точек зрения.

Следует признать, что на протяжении многих лет исследования адаптаций растений к экстремальным (в т.ч. и северным) условиям в пределах интродукционного и физиологического направлений развивались независимо друг от друга, хотя необходимость их интеграции уже давно стала очевидной (Жиров и др., 1990, 2001). Теоретической основой начальных этапов ее формирования может служить теория циклического старения и омоложения растений Н.П. Кренке (1940), согласно которой существующее морфологическое и физиологическое фиторазнообразие является результатом изменений возрастной или т.н. «физиологического возраста» (Чернов, 1963). Подход, используемый Н.П. Кренке, позволяет связывать вариабельность формы и функций растительного организма в общей плоскости темпоральных изменений и является универсальным по отношению к разнообразным растительным объектам, с одной стороны, и неспецифическим - относительно различных действующих факторов внешней среды – с другой.

Целью настоящей работы была разработка основных принципов долгосрочного прогноза устойчивости дендроинтродуцентов в местных условиях на основе комплексного анализа ряда их фенологических и ростовых признаков (ФРП).

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

- оценить эффективность краткосрочного прогноза зимостойкости на основе комплекса ФРП в сравнении с традиционно используемыми показателями принадлежности к определенным климато- или фенологическим группам;
- выявить ФРП, наиболее информативные в отношении устойчивости во время последующей перезимовки и второстепенные, сопряженные с ними;
- определить форму зависимости зимостойкости от величин ФРП предшествующего вегетационного периода;
- исследовать долгосрочные возрастные изменения ФРП;
- на основе полученных данных уточнить существующую систему агротехнических приемов повышения устойчивости дендроинтродуцентов в целях оптимизации их продуктивности и увеличения продолжительности жизни в местных условиях.

Научная новизна и теоретическая значимость работы. Впервые показано, что, вопреки распространенному мнению, в условиях Мурманской области завершенность вегетационного цикла в большинстве случаев не является признаком высокой зимостойкости дендроинтродуцентов, а для прогноза зимостойкости дендроинтродуцентов ростовые признаки более информативны по сравнению с показателями принадлежности к определенным климатическим или фенологическим группам. Установленные различия в реакциях древовидных и кустарниковых жизненных форм существенно дополняют имеющиеся представления о двух стратегиях адаптации растений в новой среде обитания и позволяют приблизиться к пониманию ключевой роли физиологического возраста в формировании их адаптивного ответа.

Практическая значимость работы. На основании полученных результатов дополнен региональный озеленительный ассортимент и предложены изменения традиционной агротехники содержания дендроинтродуцентов в культуре, направленные на повышение их продуктивности и декоративности в условиях Мурманской области.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. В условиях Мурманской области малая продолжительность и раннее завершение вегетационного развития не являются показателями высокой устойчивости дендроинтродуцентов к зимним повреждениям.

2. Для прогноза качества перезимовки дендроинтродуцентов, своевременно завершающих свое вегетативное развитие, наиболее информативными в местных условиях являются признаки скорости роста и длины годичного побега.

3. Разнообразие адаптивных реакций дендроинтродуцентов образуется в результате взаимодействия различных типов темпоральных изменений зимостойкости и общей устойчивости, с одной стороны, и физиологического возраста – с другой. Изменения в первом направлении определяют темпоральное повышение или снижение адаптивного потенциала, во втором – доминирование пассивных или активных адаптивных реакций.

Апробация результатов работы. Основные положения и материалы работы были представлены на II съезде РБО «Проблемы ботаники на рубеже XX-XXI вв.» в Санкт-Петербурге 26-29 мая 1998 г., II международной научной конференции «Биологическое разнообразие. Интродукция растений» в Санкт-Петербурге 20-23 апреля 1999 г., международной конференции «Интродукция растений. Охрана и обогащение биологического разнообразия видов» в г. Воронеж 24-28 мая 2002 г., международной научной конференции «Актуальные проблемы сохранения биоразнообразия растительного и животного мира Северной Фенноскандии и сопредельных территорий» в г. Апатиты 26-28 ноября 2002 г., первой международной научно-практической конференции «Растительные ресурсы для здоровья человека (возделывание, переработка, маркетинг)» в г. Сергиев-Посад Московской обл. 23-27 сентября 2002 г., XI съезде РБО «Древесные растения горных районов Азии в экспозиции дендрария северных и высокогорных видов в Заполярье» в Новосибирске - Барнауле 18-22 августа 2003 г., VIII международной научной конференции «Актуальные проблемы сохранения устойчивости живых систем» в Белгородском ГУ 27-29 сентября 2004 г., международной конференции «Ботанические сады как центры сохранения биоразнообразия и рационального использования биологических ресурсов», посвященной 60-летию Главного ботанического сада им. Н.В.Цицина Российской академии наук в Москве 5-7 июля 2005г., второй международной научной конференции по ботаническому ресурсоведению в Санкт-Петербурге 28 ноября - 2 декабря 2005 г.

Структура диссертации. Диссертация состоит из введения, шести глав, заключения, выводов и приложений. Основной текст изложен на 168 стр. машинописного текста, включает в себя 74 рисунка и 51 таблицу. Список литературы состоит из 146 наименований, в том числе 25 - на иностранном языке. Приложения занимают 22 листа и содержат 27 таблиц и 21 рисунок.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 12 работ.

Благодарности. Автор выражает глубокую признательность своему научному руководителю, чл.-корр. РАН В.К. Жирову, за неоценимую помощь в обсуждении полученных материалов и подготовке текста диссертации, а также д.б.н. А.В. Кузьмину за ценные консультации на первых этапах исследования. Автор искренне благодарен своему первому научному руководителю, к.с/х.н. Л.А. Казакову, за помощь и поддержку в первых самостоятельных шагах по изучению основ интродукции древесных растений на Кольский Север, и д.б.н. Н.В. Лебедевой за полезные замечания на завершающих этапах работы. Кроме того, автор выражает благодарность к.г.-м.н. Е.В.Мартынову за предоставленные компьютерные программы обработки базы данных феноритмологических наблюдений, и сотрудникам лаборатории интродукции ПАБСИ КНЦ РАН - Т.И.Берланд, Л.М.Лицкевич, И.М.Щербаковой, Л.А.Кузьменок, Л.И.Ложевской и К.Н.Ивановой - за поддержку в выполнении работы с 1997 г.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Интродукция и неспецифические адаптации растений в экстремальных условиях (обзор литературы)

В главе анализируются данные литературы, связанные с подходами к общей теории адаптаций растений к неблагоприятным условиям среды. Показано, что одним из перспективных в этом смысле направлений является дальнейшее развитие теории циклического старения и омоложения растений Н.П.Кренке (1940) на основе современных представлений о неспецифических механизмах стресса и устойчивости, с одной стороны, и взаимодействиях структур различных уровней организации ассимилирующего аппарата в экстремальных условиях — с другой.

Глава 2. Объекты и методы исследования

Объектами исследования служили представители 27 видов древесных растений, естественно произрастающих в северных и горных областях Евразии и Северной Америки, интродуцированных в ПАБСИ с 1976 г. Фактический материал представлен результатами многолетних измерений приростов годичных побегов, оценки качества перезимовки по 7-балльной шкале и фенологических наблюдений за интродуцентами по 9 фенологическим и ростовым признакам (табл. 1.), которые проводились по общепринятой

для ботанических садов методике (Александрова и др., 1975), начиная с периода их содержания в древесных школах,.

Таблица 1.

Исследуемые фенологические и ростовые параметры

№	Наименование признаков		Единицы измерений
1	ПВП	продолжительность вегетационного периода	сутки
2	ПРП	период роста побегов	сутки
3	ПОП	период одревеснения побегов	сутки
4	ПОЛ	период опадения листьев	сутки
5	ДП	длина побега	см
6	СкРП	скорость роста побегов	см/сутки
7	СкОП	скорость одревеснения побегов	см/сутки
8	ОВП	окончание периода вегетации (пожелтение листьев)	дата
9	ООП	окончание одревеснения побегов	дата

При статистической обработке определялся объем репрезентативной выборки эмпирических данных (Зайцев, 1978; Кендал и Стьюарт, 1973; Афифи, Эйзен, 1982; Арнс, Лейтер, 1985) и оценка достоверности статистических результатов в зависимости от объема выборки (Вентцель, 1969; Кендал, Стьюарт, 1973; Зайцев, 1984).

Для определения наиболее значимых для перезимовки фенологических и ростовых параметров предыдущего летнего сезона, сила их связи с показателями зимостойкости оценивалась методом выявления информативных комбинаций признаков относительно многомерных средних на основе рангового критерия Пури–Сена–Тамуры (Родионов и др., 1987). При невозможности применения статистических методов в единичных случаях использовался алгоритм наилучшего разделения выпуклых оболочек между двумя множествами (Фомин, 1976).

Сопряженность исследуемых величин оценивалась по коэффициенту корреляции, достоверность которого вычислялась в зависимости от объема выборки для доверительного уровня $R_1^* = 0,95$. Связь исследуемых фенологических и биометрических признаков текущего года с устойчивостью во время последующей перезимовки оценивалась на основе регрессионного анализа путем подбора соответствующей (линейной или нелинейной) аппроксимирующей функции, достоверность которой подтверждалась коэффициентом регрессии R^2 . Общая тенденция изменения параметров во времени определялась посредством линейной функции регрессионного анализа по формуле $y = ax + b$, где a – коэффициент регрессии, $b = My - aMx$ (Зайцев, 1990).

Глава 3. Сравнительная характеристика климатических условий мест географического распространения видов и пунктов интродукции

На основе сравнительного анализа показателей температуры и влажности мест происхождения и распространения исследуемых дендроинтродуцентов были выделены 5 климатических групп по мере убывания их сходства с центральной частью Кольского полуострова. К первой группе были отнесены Уппсала (Швеция), Архангельск, Петрозаводск и Якутск, а к пятой – Турку (Финляндия), Хабаровск, Липецк и Киев (Украина).

Глава 4. Информативность различных классификаций дендроинтродуцентов в отношении их зимостойкости

Результаты многочисленных исследований (Александрова, Головкин, 1978; Аврорин, 1956; Головкин, 1973; Жиров и др., 1990; Шавров, 1961, 1972, 1973) дают основание рассматривать принадлежность интродуцентов к определенным климатическим (по естественному географическому распространению либо по происхождению семенного материала) или фенологическим (по динамике вегетационного развития) группам в качестве классификационной основы, позволяющей прогнозировать их зимостойкость в новой среде обитания. Кроме того, определенный интерес представляло построение соответствующей классификации на основе фенологических и ростовых признаков (табл. 1). В связи с этим в данной главе все три группы характеристик оценивались по информативности в отношении зимостойкости интродуцентов.

Климатические группы. Результаты этой части работы свидетельствуют об отсутствии связи между зимостойкостью и принадлежностью исследуемых объектов к различным климатическим группам, как по географическому распространению вида, так и по происхождению семенного материала.

Фенологические группы. Анализ зимостойкости представителей различных феногрупп также не выявил выраженной связи между данным качеством и принадлежностью к определенной фенологической группе. Для интродуцентов с пониженной зимостойкостью можно отметить лишь общую тенденцию к возрастанию доли образцов, не завершающих в определенные годы рост и одревеснение побегов.

Взаимоотношения признаков фено- и климатогрупп. Из рассмотренных таксонов наиболее отчетливая связь между принадлежностью к определенным климатическим и фенологическим группам была выявлена для представителей сем. *Berberidaceae* и рода *Crataegus*. В меньшей степени эта связь была выражена у

представителей *Ribes* и *Sorbus* и совершенно отсутствовала для видов pp. *Betula* и *Padus*. Во всех случаях, кроме боярышников, принадлежность к одной климатогруппе (по географическому распространению) сочеталась с принадлежностью к одной феногруппе, вследствие чего можно думать, что местонахождение пункта ступенчатой интродукции не играет существенной роли в сезонной динамике процессов роста и развития в новых условиях.

Фенологические и ростовые признаки (ФРП). Поскольку мы не обнаружили выраженной связи зимостойкости с принадлежностью их к различным климато- и феногруппам, представляло интерес более подробно исследовать альтернативную возможность ее оценки по величинам отдельных ФРП. В связи с этим для каждого конкретного рода из них были выявлены наиболее информативные по отношению к зимостойкости, часть из которых представлена в табл. 2. Было установлено, что для одноствольных деревьев и прорастающих кустарников таковыми являются скорость роста и одревеснения побегов, а для деревьев кустарникового типа и прямостоячих кустарников – длина побегов.

Таблица 2.

Коэффициенты информативных комбинаций признаков для исследуемых объектов

Параметры объекты	<i>Betula exilis</i>	<i>Crataegus dahurica*</i>	<i>Mahonia aquifolium</i>	<i>Padus pensylvanica</i>	<i>Ribes glaciale</i>
ПВП	1.0794	-0,253	0.3671	1.1019	0.00
ПРП	0.7939	0,18	1.2240	0.2561	0.00
ПОП	1.4965	0,344	0.4755	1.0670	0.00
ДП	0.1945	-0,847	1.2899	0.8927	4.6286
СкРП	4.3563	0,047	5.2123	1.6492	0.00
СкОП	-0.7369	0,027	0.7686	5.8865	0.00
ОВП	-0.0015	-0,218	2.3388	0.0819	0.0073
ООП	0.8332	0,008	0.2508	0.2851	0.0200

Примечания: 1) условные обозначения те же, что и в табл. 1;
2) жирным шрифтом выделены коэффициенты самостоятельных признаков, считающихся полной информативной комбинацией для установления силы связи с перезимовкой вида, курсивом – коэффициенты комбинаций признаков, действующих в совокупности с другими;
3) знаком (*) отмечены виды, у которых коэффициент информативности связи перезимовки с исследуемыми признаками вычислялся методом алгоритма «Полоска».

Сопряженность ФРП друг с другом. Разнообразие информативных комбинаций фенологических и ростовых признаков, выявленных в предыдущем разделе, свидетельствует об изменчивости характера связей между исследуемыми ФРП. В связи с этим на основании корреляционного анализа для каждого вида были определены наиболее характерные комбинации ФРП. В большинстве случаев незимостойкие виды отличаются

от зимостойких отсутствием или меньшей сопряженностью ранее выявленных информативных признаков с другими ростовыми (табл. 3,4).

Таблица 3.

Коэффициенты парных корреляций ФРП у *Crataegus dahurica*

ФРП	N	ПВП	ПРП	ПОП	ДП*	СкРП	СкОП*	ОВП	ООП*
ПВП	6	1							
ПРП	6	-0,73	1						
ПОП	6	-0,72	0,96	1					
ДП*	6	-0,38	-0,09	0,06	1				
СкРП	6	-0,07	-0,4	0,25	0,94	1			
СкОП*	6	0,07	-0,54	-0,42	0,86	0,98	1		
ОВП	6	0,95	-0,66	-0,67	-0,36	-0,04	0,12	1	
ООП*	6	-0,41	0,87	0,91	-0,17	-0,33	-0,51	-0,33	1

Примечания: 1) * - информативный признак зимостойкости;

2) N – объем выборки данного признака;

3) жирным шрифтом выделены значимые для данной пары признаков коэффициенты корреляции;

4) остальные обозначения те же, что и в табл. 1.

Таблица 4.

Коэффициенты парных корреляций ФРП у *Crataegus canadensis*

ФРП	N	ПВП	ПРП	ПОП*	ДП*	СкРП	СкОП*	ОВП	ООП*
ПВП	8	1							
ПРП	8	0,33	1						
ПОП*	8	0,71	0	1					
ДП*	8	0,32	0,69	0,11	1				
СкРП	8	0,23	0,02	0,27	0,68	1			
СкОП*	8	-0,71	0,23	-0,84	0,25	0,05	1		
ОВП	8	0,89	0,61	0,46	0,57	0,24	-0,46	1	
ООП*	8	0,56	0,47	0,69	0,17	-0,13	-0,48	0,49	1

Примечания: условные обозначения те же, что и в табл. 3.

Характер связи ФРП с зимостойкостью. Результаты анализа 131 зависимости зимостойкости от величин информативных и сопряженных с ними ФРП позволили подразделить их на три группы: 1) минимальные значения которых соответствуют ухудшению качества перезимовки до 3 баллов и более; 2) максимальные значения которых соответствуют ухудшению качества перезимовки до 3 баллов и более; 3) соответствующие ухудшению качества перезимовки до 3 баллов и более при любых экстремальных значениях. Существенно, что в местных условиях не только продолжительный, но и слишком короткий, рано завершающийся вегетационный цикл, указывают на низкую зимостойкость (рис. 1,2,3).

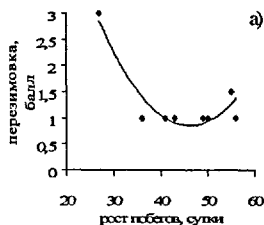


Рис.1. РП и перезимовка *Crataegus submollis*

а) $y = 0,0054x^2 - 0,5022x + 12,44$
 $R^2 = 0,8854$

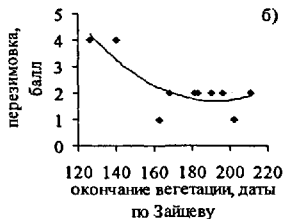


Рис.2. ОВП и перезимовка *Padus pensylvanica*

б) $y = 0,0006x^2 - 0,2229x + 23,11$
 $R^2 = 0,6967$

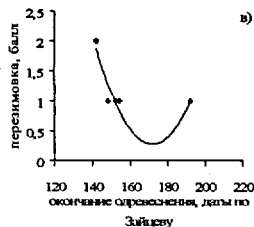


Рис.3. ООП и перезимовка *Crataegus dahurica*

а) $y = 0,0018x^2 - 0,617x + 53,289$
 $R^2 = 0,841$

*

*

*

Мы установили, что для дендроинтродуцентов, завершающих в местных условиях цикл вегетационного развития, принадлежность к определенной фено- или климатогруппе не являются определяющими факторами зимостойкости. Это существенно дополняет традиционные представления о необходимости соответствия ритмов вегетационного развития продолжительности летнего сезона на Севере для развития этого качества (Александрова, Головкин, 1978; Жиров и др., 2001; Лапин, 1967; Шавров, 1973) и успешной акклиматизации в целом (Лапин, Рябова, 1982; Огородников, 1999). Наши данные свидетельствуют о том, что однородная с их точки зрения и значительная по размерам группа интродуцированных деревьев и кустарников, своевременно завершающих вегетационное развитие в условиях короткого северного лета, при ближайшем рассмотрении все же достаточно отчетливо дифференцирована по зимостойкости.

Глава 5. Возрастная изменчивость зимостойкости, фенологических параметров и признаков роста

Поскольку используемые в настоящей работе ФРП и зимостойкость являются интегральным выражением ключевых особенностей процессов роста и развития, было логично предположить, что они зависят от возраста интродуцентов. В этом случае изучение характера их возрастной изменчивости могло бы существенно расширить представления об долговременных адаптивных перестройках исследуемых растений и способствовать разработке новых методов интродукционного прогноза.

Согласно теории циклического старения и омоложения растений Н.П.Кренке (1940), вариации физиологического возраста являются универсальной основой не только морфологической, но и физиологической изменчивости растительного организма (Чернов, 1963). Соответственно, адаптивные возможности растительного организма также зависят от его физиологического возраста (Жиров и др., 2001). По Н.П.Кренке (1940). Поэтому возрастная изменчивость ростовых процессов, как и других характеристик, связанных с физиологическим возрастом, на протяжении всей жизни растения описывается параболической зависимостью. Поскольку в настоящей работе максимальная продолжительность периода сбора фенологических и биометрических данных не превышала 25, а минимальная продолжительность жизни исследуемых объектов составляла около 50 лет, очевидно, что доступная для анализа возрастная динамика параметров охватывала не более половины возрастной параболы. Вследствие этого для сравнения интродуцентов по физиологическому возрасту было необходимо определить доминирующее (восходящее, горизонтальное или нисходящее) направление соответствующей кривой возрастной изменчивости.

Так как в условиях Крайнего Севера адаптивные возможности деревьев и кустарников могут существенно различаться (Аврорин и др., 1964; Казаков, 1987), на данном этапе работы исследовались особенности возрастной изменчивости ФРП растений различных жизненных форм,

Результаты регрессионного одностороннего анализа. Характер наклона трендов кривых возрастной изменчивости исследуемых параметров определялся по результатам их регрессионного одностороннего анализа, выраженного линейными трендами. В результате исследования 297 кривых было установлено существование восходящих, горизонтальных и нисходящих трендов, часть из которых представлена на рис. 4,5.

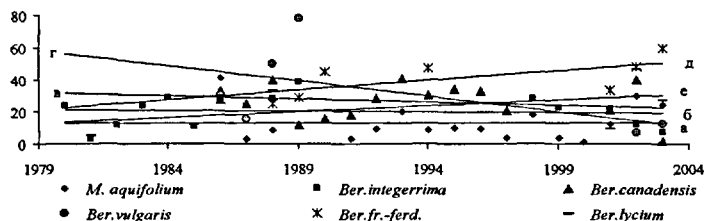


Рис.4. Линейные односторонние регрессии ДП
у исследуемых видов сем. Berberidaceae

По оси Y – ДП, см; по оси X – год наблюдений

Графики и уравнения линейных регрессий: а) *Mahonia aquifolium*; $y = -0,0035x + 19,882$; $R^2 = 3E-06$; б) *Ber. integririma*, $y = -0,0816x + 183,23$; $R^2 = 0,0051$; в) *Ber. canadensis*, $y = -0,3627x + 749,45$; $R^2 = 0,0305$; г) *Ber. vulgaris*, $y = -1,8995x + 3817,1$; $R^2 = 0,2987$; д) *Ber. francisci-ferdinandii*, $y = 1,2097x - 2372,6$; $R^2 = 0,4141$; е) *Ber. lycium*, $y = 0,7053x - 1382,5$; $R^2 = 0,2064$

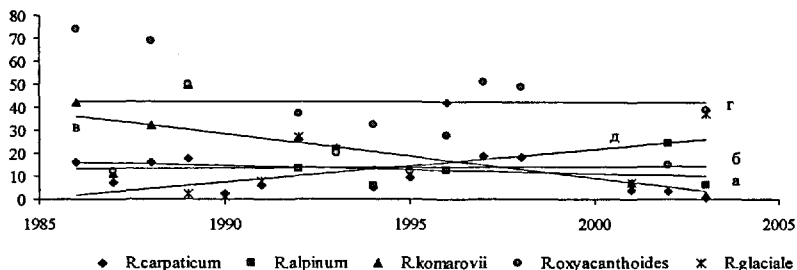


Рис.5. Линейные односторонние регрессии ДП
у исследуемых видов рода *Ribes*

По оси Y – ПОП, сутки; по оси X – год наблюдения

Графики и уравнения линейных регрессий: а) *R. carpaticum*, $y = -0,3547x + 720,73$; $R^2 = 0,0298$; б) *R. alpinum*, $y = 0,0425x - 70,872$; $R^2 = 0,0007$; в) *R. komarovii*, $y = -1,9146x + 3838,5$; $R^2 = 0,5228$; г) *R. oxycanthoides*, $y = -0,009x + 60,566$; $R^2 = 3E-06$; д) *R. glaciale*, $y = 1,4327x - 2843,7$; $R^2 = 0,3436$

Темпоральная изменчивость ФРП и зимостойкость. Судя по данным литературы, временная изменчивость исследуемых фенологических признаков во многом зависит от многолетней динамики процесса адаптации интродуцентов, причем по наклону соответствующих трендов можно судить о направлении этого процесса. Снижение продолжительности роста и одревеснения, а также более раннее окончание одревеснения побегов свидетельствуют о возрастании устойчивости, поскольку при этом уменьшается продолжительность периода активного роста и вегетативного цикла в целом (Лапин, 1967; Александрова, Головкин, 1978). Вместе с тем, направления процесса адаптации, определяемые по трендам многолетней динамики исследуемых ФП или по степени морозных повреждений во время перезимовки, не всегда совпадают с друг с другом, так как последние могут с успехом компенсироваться высокой способностью к регенерации. В связи с этим мы разделяем зимостойкость, оцениваемую по величине зимних повреждений, и общую устойчивость, как фактор акклиматизации интродуцента в целом.

Согласно мнению многих авторов (Шитг, 1968; Серебряков, 1962; Гуппало, 1969; Хохряков, 1975, 1977), исследуемые признаки роста (ДП, СКРП, СКОП) связаны не только с резистентностью дендринтродуцентов, но и с процессами старения. В связи с этим представляло интерес более подробно проанализировать темпоральные изменения зимних повреждений побегов и фенологических признаков со стороны адаптивности исследуемых растений в условиях Крайнего Севера, а признаков роста – представлений о вариациях физиологического возраста растений (Чернов, 1963).

Данные о последовательностях жизненных форм по возрастанию в процессе акклиматизации зимостойкости, общей устойчивости или физиологического возраста

(27, 81 и 27 трендов, соответственно), у объектов различного происхождения и усредненной за весь период исследований зимостойкости, суммированы в табл. 5. К разряду растений «южного» происхождения относили представителей только пятой, а «северного» - первой климатических групп (глава 3).

Таблица 5.

Последовательности жизненных форм по эффективности акклиматизационного роста зимостойкости, общей устойчивости или физиологического возраста у дендроинтродуцентов различных групп в порядке возрастания

Группы интродуцентов	Последовательности жизненных форм по темпоральному росту характеристик		
	зимостойкости	общей устойчивости	физиологического возраста
З (С)	ДК - Д - К	ДК - К - Д	ДК - КД
З (Ю)	Д, ДК - К	К, ДК - Д	К, Д - ДК
НЗ (С)	ДК - К, Д	Д - К - ДК	ДК - К - Д
НЗ (Ю)	Д - К	Д, К	Д, К

Примечания: З - зимостойкие, НЗ - незимостойкие растения; С - северное, Ю - южное происхождение; К - кустарники, ДК - деревья кустарникового типа, Д - деревья.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что наиболее положительной динамикой общей устойчивости в течение акклиматизационного процесса отличаются одноствольные деревья, а по зимостойкости в этом отношении лидируют кустарники. Деревья кустарникового типа занимают между ними переходное положение. Одноствольным деревьям свойственен сравнительно высокий или умеренный физиологический возраст, кустарникам - преимущественно низкий, а возрастной статус многоствольных деревьев колеблется в наиболее широком диапазоне от высокого до низкого.

Суммируя полученные результаты, можно заключить следующее.

1. Механизмы зимостойкости и общей устойчивости дендроинтродуцентов не идентичны, хотя и взаимодействуют друг с другом; каждый из них вносит свой собственный вклад в процесс акклиматизации.

2. Акклиматизационный рост зимостойкости дендроинтродуцентов в местных условиях происходит на фоне возрастания физиологического возраста (ФВ), в то время как увеличение общей устойчивости может происходить как при его возрастании, так и снижении.

3. По отношению к характеру многолетней динамики физиологического возраста обнаруженное разнообразие темпоральной изменчивости зимостойкости и общей устойчивости может быть классифицировано по 4-м основным комбинациям признаков:

- (А) рост зимостойкости и общей устойчивости при увеличении ФВ;
- (Б) рост зимостойкости и снижение общей устойчивости при увеличении ФВ;
- (В) снижение зимостойкости и рост общей устойчивости при уменьшении ФВ;

(Г) снижение зимостойкости и общей устойчивости при уменьшении ФВ.

4. Сочетание снижения скоростей роста и одревеснения, а также уменьшения длины побегов, с уменьшением продолжительности периодов их роста и одревеснения (группа А) проявляется в заметном сокращении продолжительности вегетационного периода, что, вместе с возрастанием зимостойкости, свидетельствует о принадлежности этих перестроек к адаптациям пассивного типа с достаточно высокой степенью защиты, так как аналогичные формы адаптаций доминируют у наиболее резистентных местных растений. В отличие от них, представители группы (Б), также реализующие пассивный тип адаптаций, не отличаются такой же стабильностью адаптивных реакций, поскольку в процессе акклиматизации продолжительность периода их вегетации увеличивается.

5. Растения группы (В) отличаются снижением физиологического возраста и уменьшением продолжительности периодов роста и одревеснения побегов в процессе акклиматизации, что указывает на стабильное течение процесса адаптации к местным условиям по активному типу; у представителей группы (Г) снижение ФВ и возрастание исследованных ФП свидетельствует о нестабильном развитии этого процесса также по активному типу.

6. Устойчивое развитие адаптаций пассивного типа свойственно одноствольным деревьям и кустарникам, а неустойчивое – только одноствольным деревьям. В последнем случае стабильное течение этого процесса наблюдалось у растений, значительно больших по размерам в сравнении с теми, у которых его развитие было нестабильным.

7. Оба типа активных адаптаций были характерны для деревьев кустарникового типа, причем, в отличие от одноствольных деревьев, их устойчивое развитие было характерно для менее, а неустойчивое – для более крупных растений.

Таким образом, кроме стабильно развивающихся пассивной и активной адаптаций, у исследованных растений были обнаружены их неустойчивые формы, которые, по-видимому, являются переходными. При этом реакции активного типа наблюдались только при темпоральном снижении, а пассивного – возрастании физиологического возраста. Используя данную логику, можно было предполагать существование целого спектра различных форм адаптаций, различающихся по своей локализации в двумерной системе координат: (Х) активность – пассивность и (Y) устойчивость – неустойчивость приспособительных реакций (рис. 6):

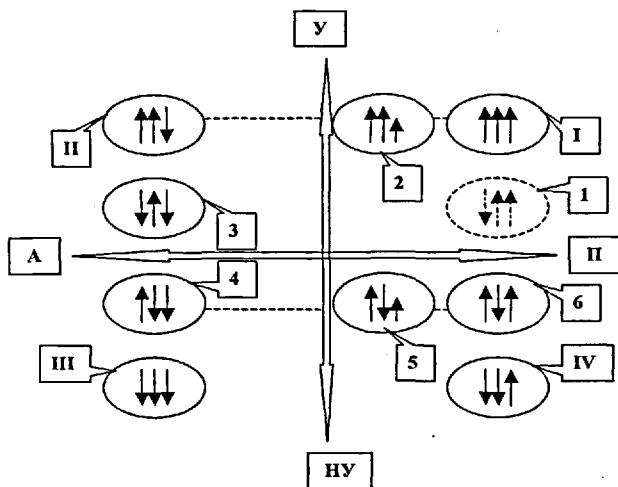


Рис. 6. Формы адаптаций дендрointродуцентов

Примечания: А – активность, П – пассивность, У – устойчивость, НУ – неустойчивость, I – пассивный устойчивый тип, II – активный устойчивый тип, III – активный неустойчивый тип, IV – пассивный неустойчивый тип, 1-6 – переходные формы

Показанные на рис. 6 четыре основных (I-IV) и шесть переходных (1-6) форм адаптаций, из которых одна не была обнаружена в анализируемом материале и потому осталась гипотетической, дифференцируются по трем грациям в горизонтальном и по четырем – в вертикальном направлениях. Можно отметить, что между формами I и IV и 4 и 6 по оси абсцисс находятся переходные формы 2 и 5, соответственно. Формы 3 и 4, с одной стороны, и 1 и 6 – с другой, могут рассматриваться, соответственно, как переходные между II и III, и I и IV, хотя их относительное иерархическое положение остается неясным.

Обнаруженные нами состояния роста зимостойкости и снижения общей устойчивости при увеличении ФВ (Б) и снижения зимостойкости с ростом общей устойчивости при уменьшении ФВ (В) в этой схеме не являются экстремальными, поскольку более ярко качества пассивности-неустойчивости и активности-устойчивости проявляются в случаях одновременного падения зимостойкости и общей устойчивости с ростом ФВ, или снижения всех анализируемых параметров, соответственно.

В представленной на рис.6 двумерной системе ее правая и левая части (зоны реакций пассивного и активного типов, соответственно) различаются по направлению изменений физиологического возраста. Поскольку возраст-зависимые процессы, в частности, старение, в принципе необратимы, эти различия могут быть обусловлены их

различной скоростью у исследованных объектов, либо существенными изменениями их морфофизиологического статуса (жизненной формы). Судя по наличию явно выраженных переходных (2 и 5) состояний, различные типы адаптаций могут превращаться друг в друга, причем, согласно теории циклического старения и омоложения растений, ведущим фактором этих трансформаций является изменчивость физиологического возраста. В соответствии с данной логикой, чисто практические задачи долгосрочного прогноза состояния интродуцентов и определения методов воздействия на процесс их акклиматизации должны решаться с учетом возрастной специфики каждого конкретного объекта и динамики его возрастных изменений. Попытка такого подхода была предпринята нами на завершающем этапе настоящей работы.

Глава 6. Практическое применение классификации дендроинтродуцентов по возрастной изменчивости

Основой классификации морфологического и феноритмологического разнообразия дендроинтродуцентов (глава 5) является характер темпоральной изменчивости их физиологического возраста в процессе адаптации. Наряду с определенным теоретическим значением, которое заключается в установлении генетических и/или экологических зависимостей адаптивного потенциала этих растений в условиях Кольского Севера, данная классификация позволяет оценить степень необходимости активного воздействия на процесс акклиматизации и определить его методы для каждого конкретного случая. В связи с этим предметом последней части исследования была разработка интегральной схемы использования различных агротехнических приемов, способствующих более эффективному развитию процесса адаптации дендроинтродуцентов в местных условиях.

Классификация объектов по характеру адаптации. Дихотомия выявленных особенностей возрастной динамики анализируемых параметров позволяет разделить исследуемые объекты на следующие группы соответствии с различиями в характере их адаптации к местным условиям (рис. 7):



Рис. 7. Структура основных характеристик акклиматизационного процесса

Примечание: * Скорость старения определяется по тренду скорости роста и одревеснения побегов для одноствольных деревьев и проратных кустарников, по тренду длины побега для деревьев кустарникового типа и прямостоячих кустарников

Представленная структура основных показателей акклиматизационного процесса была использована для более подробного анализа каждого из представителей исследуемых таксонов.

В результате было установлено, что растения, адаптирующиеся самостоятельно с первых лет жизни, отличаются высокой стартовой зимостойкостью. Это качество сохраняется у них и до настоящего времени: при содержании в коллекциях ПАБСИ все растения этого типа ежегодно цветут и плодоносят.

Растения, адаптирующиеся самостоятельно по истечению нескольких лет, отличаются темпоральным ростом зимостойкости, а также стабильным цветением и плодоношением в последние годы.

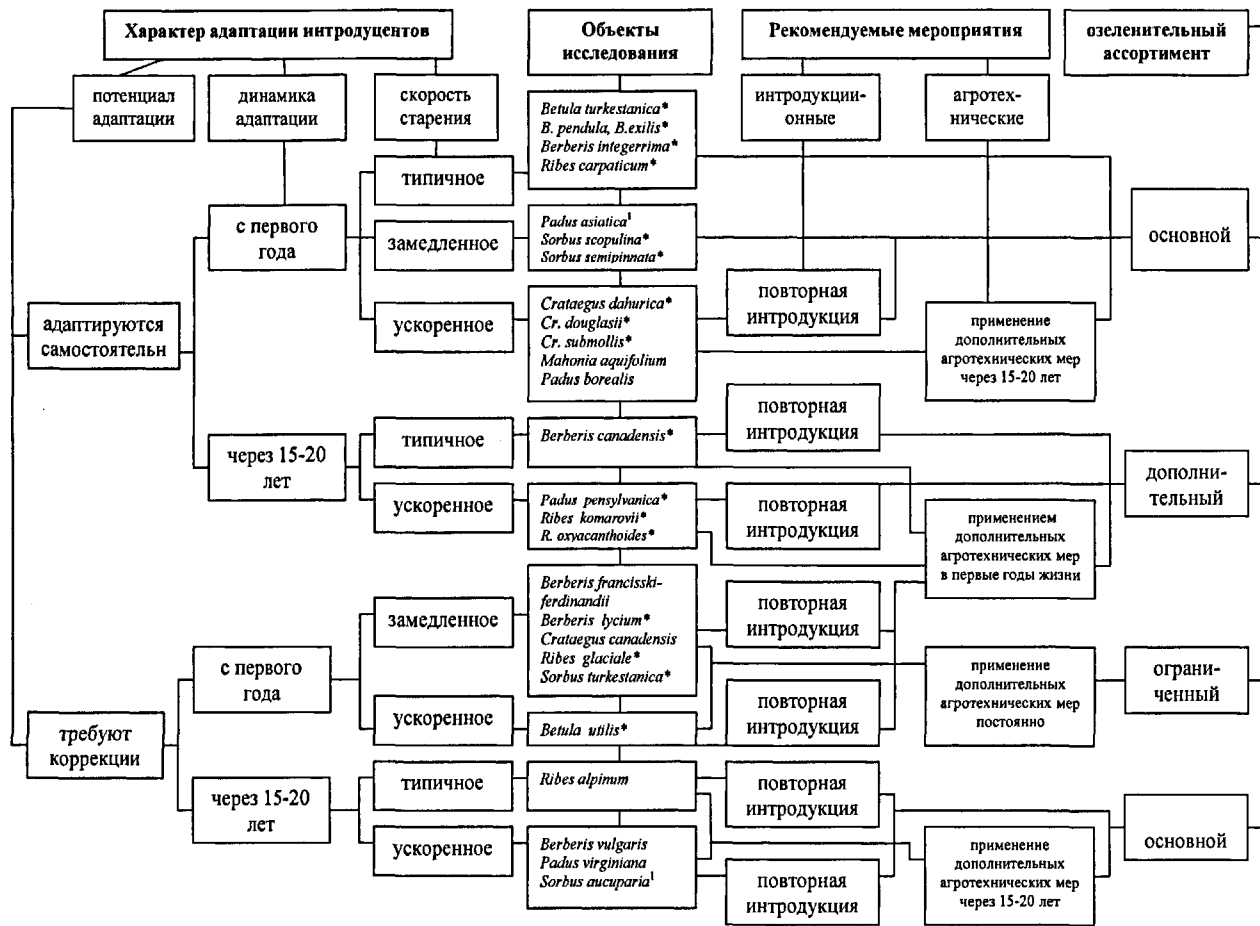
Интродуценты, акклиматизация которых требует коррективных мер с первого года жизни в новых условиях, в основном представлены менее устойчивыми видами южного происхождения. Особое место в этой группе занимают образцы, требующие коррекции по истечении определенного времени. Как правило, к ним относятся интродуцированные из северных регионов зимостойкие виды, выращенные из семян южного происхождения. Вероятно, это является причиной снижения у них адаптивных качеств (через 10-15 или 25 лет у кустарников или деревьев, соответственно).

Разделение объектов по характеру - типичного, замедленного или ускоренного - старения необходимо для прогноза оптимального времени их использования в местных условиях. Зимостойкие одноствольные бореальные деревья (в частности, *Padus borealis*) отличаются ускоренным, а деревья кустарникового типа северного происхождения - замедленным старением. Представители этих жизненных форм южного происхождения характеризуются ускоренным старением. Среди кустарников ускоренное старение свойственно зимостойким прямостоячим образцам южного происхождения и простратным формам.

Характер адаптации и направления использования дендроинтродуцентов. Обобщения, сделанные в предыдущем подразделе, послужили основой для классификации исследованных дендроинтродуцентов с позиций их практического использования, включающих внесение их в определенную группу озеленительного ассортимента Мурманской области, а также интродукционные и агротехнические мероприятия, ускоряющие развитие акклиматизационного процесса (рис.8).

Рис. 8. Классификация дендроинтродуцентов по направлениям их использования в зависимости от характера адаптации.

Примечание: знаком * отмечены растения, впервые рекомендованные для использования в зеленом строительстве Мурманской области



ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Отправной точкой настоящего исследования послужило широко распространенное мнение о том, что устойчивость дендроинтродуцентов на Кольском Севере определяется соответствием эндогенных ритмов их вегетационного развития местной продолжительности летнего периода и особенностям смены погодных условий в это время (Александрова, Головкин, 1978; Шавров, 1961, 1971). Как известно, лето в этом регионе непродолжительное. Для него характерна неустойчивая погода, особенно в начале сезона (Семко, 1982, 1989). Наиболее адаптированные к местным условиям аборигены отличаются весьма высокой, в сравнении с интродуцентами, скоростью роста и развития, их ранним завершением и быстрым одревеснением годичных побегов (Сергеева, 1971).

При этом традиционный подход к оценке устойчивости древесно-кустарниковых интродуцентов в Мурманской области по своевременности завершения вегетационного цикла, использовавшийся несколькими поколениями интродукторов Полярно-альпийского ботанического сада (Аврунин и др., 1964, Александрова, Головкин, 1978; Казаков и др., 1993), оказывался не во всех случаях эффективным, поскольку, по личному опыту автора, относительно высокая устойчивость таких растений может снижаться с годами. Было логично предположить, что объединенные по данному признаку образцы достаточно сильно дифференцированы по резистентности к неблагоприятным факторам Кольского полуострова, а само это качество определяется более сложным сочетанием физиологических характеристик растения. В связи с этим естественно вставали вопросы – в какой мере для оценки устойчивости могут использоваться данные фенологических наблюдений, и на основании чего возможен прогноз многолетней динамики этого качества? Последний имел особенно важное значение для решения практических задач озеленения северных городов.

Проведенное исследование не подтвердило существования непосредственной связи зимостойкости с принадлежностью интродуцентов к различным климато- и феногруппам, что позволило усомниться в целесообразности оценки их устойчивости на Кольском полуострове только с этих позиций. В качестве рабочей гипотезы на основании классических представлений Н.П.Кренке (1940) было предположено, что в местных условиях зимостойкость и общая устойчивость дендроинтродуцентов преимущественно определяются не стационарными, а возраст-зависимыми состояниями защитных систем растительного организма. Для оценки прогностических возможностей такого подхода было необходимо исследовать характер временной изменчивости параметров внутренней

среды различных интродуцентов, характеризующих их зимостойкость, общую устойчивость и физиологический возраст. Для этого на предварительном этапе работы статистическими методами были отобраны наиболее информативные фенологические и ростовые показатели, направление линейных трендов многолетней динамики которых использовалось для характеристики последних двух качеств, соответственно. Анализ их комбинаций вместе с направлением трендов многолетней динамики зимостойкости у растений различного происхождения и жизненных форм позволил сформулировать гипотетическую двумерную схему взаимоотношений между различными типами темпоральной изменчивости этих состояний, на основании которой стала возможной систематизация разнообразных форм адаптаций интродуцированных растений.

Проекцией этой гипотетической схемы на плоскость практического использования дендроинтродуцентов стала их классификация, связывающая определенный тип адаптации с конкретным набором агротехнических приемов, способствующих развитию акклиматизационного процесса.

Выявленные закономерности лишь фрагментарно описывают многосложные взаимоотношения между адаптивными модификациями и физиологическим возрастом растений. Развитие этой темы в дальнейших исследованиях позволит ближе подойти к пониманию сложной проблемы роли возрастной изменчивости в стратегии адаптаций растительного организма к экстремальным условиям Крайнего Севера.

ВЫВОДЫ

1. Дендроинтродуценты, своевременно завершающие вегетацию в условиях Кольского Севера, могут существенно различаться по характеру темпорального развития и основным итогам акклиматизационного процесса. Вопреки распространенному мнению, последние не прогнозируются только на основе традиционного использования феноритмологических показателей или отношения исследуемых растений к определенным климатограммам.

2. Для древесно-кустарниковых растений на Кольском Севере интродукционный прогноз эффективен, если он учитывает основные направления темпоральной изменчивости трех групп показателей:

- зимостойкости (по величине зимних повреждений);
- общей устойчивости (по феноритмологическим параметрам);
- физиологического возраста (по ростовым характеристикам).

3. Механизмы зимостойкости и общей устойчивости дендроинтродуцентов не идентичны, хотя и взаимодействуют друг с другом; каждый из них вносит свой собственный вклад в процесс акклиматизации. Акклиматизационный рост зимостойкости дендроинтродуцентов в местных условиях происходит на фоне возрастания физиологического возраста, а увеличение общей устойчивости может происходить как при его возрастании, так и снижении.

4. По отношению к характеру темпоральной изменчивости зимостойкости, общей устойчивости и физиологического возраста исследуемые интродуценты классифицируются по наличию 4 основных и 5 переходных типов адаптивных реакций; предполагается существование еще одного переходного типа. Обнаруженные и гипотетическая реакции могут рассматриваться как локальные области в двумерной системе координат, положение которых определяется величиной градиента и направлением темпоральных изменений зимостойкости и общей устойчивости, с одной стороны, и физиологического возраста – с другой. Изменения в первом направлении определяют темпоральное повышение или снижение адаптивного потенциала, во втором – доминирование пассивных или активных адаптивных реакций.

5. Проекция данной схемы на плоскость практического использования исследуемых объектов представляет собой алгоритм выбора конкретных агротехнических приемов, способствующих оптимизации акклиматизационного процесса. Временной рост или падение адаптационных возможностей интродуцента определяет необходимость агротехнического вмешательства непосредственно после высадки растения, а преобладание пассивных или активных процессов адаптации – динамику развития его старения в последующие годы. Обнаруженным – ускоренной, типичной либо замедленной – формам старения должны соответствовать определенные сроки и методы воздействия.

6. Обнаруженные связи темпоральной изменчивости зимостойкости, общей устойчивости и физиологического возраста исследуемых интродуцентов с их происхождением и жизненной формой, вместе с вышеуказанной классификационной схемой дают возможность создания новых методов прогноза продуктивности и устойчивости интродуцентов в культуре в условиях Мурманской области.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Гонтарь О.Б. Интродукция североамериканских деревьев и кустарников на дендрарии северных и высокогорных видов // Проблемы ботаники на рубеже XX-XXI вв.: тез. II съезда РБО – Санкт-Петербург, 26-29 мая 1998 г. Т. 2 – С. 285.

Гонтарь О.Б. Итоги и перспективы освоения дендрофлоры Северной Америки в Полярно-альпийском ботаническом саду-институте // Биологическое разнообразие. Интродукция растений: тез. II междунауч. конф. - Санкт-Петербург, 20-23 апр. 1999 г. – С. 139.

Гонтарь О.Б., Казаков Л.А. Толерантность дендроинтродуцентов в условиях Заполярья // Интродукция растений. Охрана и обогащение биологического разнообразия видов: Тез. докл. Междунауч. конф., г. Воронеж, 24-28 мая 2002 г. – Воронеж, 2002. – С.28.

Гонтарь О.Б. Адаптивные свойства некоторых нетрадиционных североамериканских растений в условиях Кольского Севера // Растительные ресурсы для здоровья человека (возделывание, переработка, маркетинг): Тез. докл. I Междунауч. науч.-практич. конф., г. Сергиев-Посад Моск. обл., 23-27 сент. 2002 г. – С. 13-18.

Гонтарь О.Б. Древесные растения горных районов Азии в экспозиции дендрария северных и высокогорных видов в Заполярье // Ботанические исследования в Азиатской России: материалы XI съезда Рус. бот. о-ва. - Новосибирск – Барнаул, 18-22 авг. 2003 г., Т.3. – Барнаул: Изд-во «Азбука», 2003. –С.160.

Гонтарь О.Б. Фенологические и биометрические параметры, влияющие на зимостойкость дендроинтродуцентов в ПАБСИ/ Мат. Выездного заседания регионального Совета ботанических садов центра европейской части России. Нижний Новгород, 8-10 июня 2004. // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. Серия Биология. Вып. 2(8). Н. Новгород: Изд-во ННГУ, 2004. – С. 33-40.

Гонтарь О.Б. Темпоральная адаптация некоторых видов барбарисов в условиях Кольского Севера// Актуальные проблемы сохранения устойчивости живых систем: тез. докл. VIII междунауч. науч. конф. Белгород: Изд-во БелГУ, 27-29 сентября 2004. – С. 43-45.

Гонтарь О.Б. Адаптация североамериканских видов рода *Betula* L. в условиях Кольского Севера/ Тез. докл. междунауч. науч. конфер. «Актуальные проблемы сохранения биоразнообразия растительного и животного мира Северной Финноскандии и сопредельных территорий» (Апатиты, 26-28 ноября 2002 г.), отв. ред. В.Н.Переверзев. М.: Т-во научных изданий КМК, 2005. – С. 97-100.

Гонтарь О.Б.. Методы определения связи зимостойкости и фенолого-биометрических параметров древесных растений-интродуцентов. // Ботанические сады как центры сохранения биоразнообразия и рационального использования биологических ресурсов: Мат. Междунар. конф., посвященной 60-летию Главного ботанического сада им. Н.В.Цицина Российской академии наук, г. Москва, 5-7 июля 2005г. – С. 129-130

Гонтарь О.Б. Зимостойкость дендроинтродуцентов различных фенологических групп на дендрарии северных и высокогорных видов ПАБСИ./ Тез. докл. второй междунар. науч. конфер. по ботаническому ресурсоведению, С. – Петербург, 28 ноября–2 декабря 2005 г. – С.

Гонтарь О.Б. Возможность интродукции древесных видов Ростовской области на Кольский Север // Вестник Южного научного центра, Т.2, №2, 2006. - С. 79-82.

Гонтарь О.Б., Жиров В.К., Хантбаев А.Х., Говорова А.Ф. Возрастные аспекты адаптаций растений в экстремальных условиях // Вестник МГТУ, 2006 (в печати).

Подписано в печать 20.07.2006 Формат бумаги 60×84 $\frac{1}{16}$.
Бумага офсетная. Гарнитура «Times». Печать офсетная
Усл. печ. л. 1.2. Тираж 100 экз. Заказ №. 14

Отпечатано в ОАО КГИЛЦ.
г. Апатиты, ул. Ферсмана, дом 26а

