

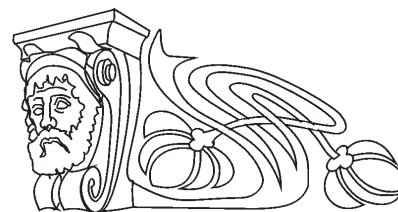


УДК 581.54

АДАПТАЦИИ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ ПОСЛЕ ТЕПЛОвого СТРЕССА В ПРИХОПЕРЬЕ

А. И. Золотухин, М. А. Занина

Балашовский институт
Саратовского государственного университета
E-mail: FEBZolotuhin@yandex.ru



Изучалось жизненное состояние древесных растений, имеющих различные уровни тепловых повреждений летом 2010 г. Показано, что у ряда видов неодинаково происходили частичное усыхание и гибель деревьев в насаждениях различного возраста и местобитаний. В благоприятной экологической среде они оставались здоровыми. Это мезофиты и мезогигрофиты, находящиеся на южной границе ареалов, в основном эксплеренты. Толерантны к тепловому стрессу деревья и кустарники пойменных лесов и отдельные интродуценты. В последние годы все неустойчивые к высоким температурам виды деревьев проходят адаптацию. Растет индекс жизненного состояния их древостоев. Происходит частичное или полное восстановление крон, отмечается обильное плодоношение.

Ключевые слова: древесные растения, тепловой стресс, адаптация, жизненное состояние древостоев, восстановление крон, Прихоперье.

The Adaptations of Woody Plants after a Thermal Stress in the Khopyor River Region

A. I. Zolotukhin, M. A. Zanina

The living state of woody plants having different levels of thermal damages in the summer of 2010 was studied. It is shown that a number of species had partial drying out and the death of trees unevenly in plantations of different age and localities. In a favourable ecological environment they remained healthy. They are mesophytes and mesohygrophytes which are on the southern border of the areas, mostly explerents. The trees and shrubs of floodplain forests and certain introducents are tolerant of a thermal stress. In recent years all species of trees which are intolerant of high temperatures have been adapting. The index of the living state of their forest stands is increasing. A partial or full recovery of crowns takes place, heavy bearing is registered.

Key words: woody plants, thermal stress, adaptation, living state of forest stands, recovery of crowns, Khopyor river region.

Изучение адаптации древесных растений к высоким температурам становится все более актуальным в связи с часто повторяющимися аномальной жарой и засухами. Высокие температуры приводят к гибели растений из-за обезвоживания, повреждения мембран, инактивации и денатурации белков, накопления ядовитых продуктов распада. Большинство растений повреждаются температурами немного выше

30°C, но имеют различные уровни устойчивости и механизмы адаптации к стрессовым тепловым воздействиям [1–4]. У древесных растений определялась жаростойкость лабораторными методами по летальной температуре листьев, что не позволяет проследить адаптацию различных видов к высоким температурам после проведения опытов [5–7]. Имеются многочисленные исследования пирогенных повреждений древесных растений и их репарации в послепожарный период [8, 9]. Влияние климатогенного теплового стресса на древесные растения и их последующая адаптация исследованы недостаточно. Целью данной работы стало обобщенное изучение состояния древесных растений, имеющих различный уровень тепловых повреждений летом 2010 г. [10].

Объекты и методы

Объекты исследований – естественные леса и культуры различных видов древесных растений, распространенные в городе Балашове и других населенных пунктах, в лесных полосах, в рукотворных лесных массивах. Подбирались насаждения в возрасте 30–50 лет, компактно расположенные в различных местообитаниях. Тепловые повреждения древесных растений определялись визуально по разработанной нами методике с учетом уровней усыхания и ожогов крон, наличия сухих вершин. Для этой цели составлена шкала на основе анализа диапазона морфологических изменений крон древесных растений: I класс – крона дерева не повреждена – все листья зеленые, термальные ожоги листьев единичны или отсутствуют – 1 балл; II класс – слабое повреждение: 15–25% кроны с высохшими или обожженными листьями – 2 балла; III класс – среднее повреждение: 25–50% кроны с высохшими или обожженными листьями – 3 балла; IV класс – сильное повреждение: 50–75% кроны с высохшими или обожженными листьями, возможно наличие суховершинности – 4 балла; V класс – очень сильное повреждение – от 75–100% кроны с



высохшими, обожженными листьями. Сухие вершины составляют около 50% кроны – 5 баллов. В каждом варианте исследовались 20–50 экземпляров деревьев. Средний балл вычислялся как средневзвешенное значение через число деревьев, составляющих определенный класс поврежденности. Диагностика жизненного состояния древесных растений определялась в 2011, 2012, 2014 гг. по методике В. А. Алексеева [11]. Сравнение современного состояния древостоев с уровнями их повреждений в 2010 г. позволяют определить особенности адаптаций древесных растений после перенесенного сильнейшего теплового стресса на популяционном уровне. Названия растений приводятся по П. Ф. Маевскому [12].

Результаты и их обсуждение

Летом 2010 г. дана оценка тепловых повреждений 38 видов древесных растений. Учитывая средние размеры баллов повреждений древесных растений в различных местообитаниях, были выделены четыре группы: сильно поврежденные (4,2–4,8 баллов), средне поврежденные (2,1–3,5 балла), слабо поврежденные (1,2–1,9 балла), без повреждений (1,0–1,1 балла). Не имели тепловых повреждений деревья и кустарники в естественных пойменных лесах. На фоне высоких температур и засухи летом 2010 г. отмечены повреждения листьев *Betula pendula*, *Populus balsamifera*, *Tilia cordata*, *Salix fragilis*, *S. alba* на 20–30% грибами, вирусами, насекомыми (минерами и тлей) (таблица).

Степень тепловых повреждений древесных растений летом 2010 г.

Сильно поврежденные 4,2–4,8 балла	Средне поврежденные 2,1–3,5 балла	Слабо поврежденные 1,2–1,9 балла	Без повреждений 1,0–1,1 балла
<i>Betula pendula</i>	<i>Ulmus laevis</i> *	<i>Syringa vulgaris</i>	<i>Pseudotsuga menziesii</i>
<i>Populus balsamifera</i>	<i>Tilia cordata</i> *	<i>Quercus robur</i>	<i>Populus italica</i>
<i>Sorbus aucuparia</i>	<i>Tilia platyphyllos</i>	<i>Caragana arborescens</i>	<i>Populus nigra</i>
<i>Sorbus intermedia</i>	<i>Picea abies</i>	<i>Robinia pseudoacacia</i>	<i>Populus deltoides</i>
<i>Padus avium</i>	<i>Acer negundo</i>	<i>Populus tremula</i> *	<i>Salix alba</i>
<i>Padus virginiana</i>	<i>Larix sibirica</i> **	<i>Picea pungens</i>	<i>Elaeagnus angustifolia</i>
<i>Aesculus hippocastanum</i>	<i>Acer tataricum</i>	<i>Pinus sylvestris</i> **	<i>Malus sylvestris</i>
<i>Ulmus laevis</i> **	<i>Salix cinerea</i>	<i>Salix fragilis</i> **	<i>Catalpa bignonioides</i>
<i>Thuja occidentalis</i> (обычная форма)	<i>Ulmus pumila</i>	<i>Thuja occidentalis</i> (нурма-дальняя форма)	<i>Pinus sylvestris</i> *
<i>Acer platanoides</i> **	<i>Acer platanoides</i> *	<i>Hippophae rhamnoides</i>	<i>Salix fragilis</i> *
<i>Tilia cordata</i> **	<i>Populus tremula</i> **	<i>Larix sibirica</i> *	<i>Robinia pseudoacacia</i>

Примечание. * – лесные массивы; ** – городские и дачные посадки.

В период с 2011 по 2014 г. нами проводился учет жизненного состояния древесных растений, получивших различные уровни повреждений или оказавшихся индифферентными к влиянию высоких температур и сильной засухи. Тополь бальзамический (*Populus balsamifera* L.) в 2010 г. пострадал от жары больше других представителей данного рода (см. таблицу). Он достаточно устойчив к действию техногенных факторов [13], но имеет невысокие показатели жаростойкости [6]. Индекс жизненного состояния тополя составляет 60,6–90,1% (рис. 1). У деревьев, имеющих 30–40% сухих сучьев в кронах, выросли из спящих почек ветви с густым облиствением почти по всему стволу. При этом деревья, имеющие второй и третий класс жизненного состояния, перешли в первый и второй соответственно. Показано, что тополь бальзамический в экстремальных лесорастительных условиях адаптируется за счет быстрого роста, адекватных

ответных реакций на морфологическом и ценопопуляционном уровнях на стресс [13].

Рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia*) летом 2010 г. получила значительные повреждения, после чего многие ее деревья в г. Балашове погибли. Индекс жизненного состояния ее древостоев летом 2014 г. составил 83,7–97,8% (см. рис. 1). Почти у трети обследованных деревьев рябины были обнаружены ожоги коры. У всех учтенных деревьев сформировались густые кроны, они обильно плодоносят, что свидетельствует об улучшении их жизненного состояния.

У березы повислой (*Betula pendula*), которая оказалась самой уязвимой к действию высоких температур, индекс жизненного состояния в разные годы наблюдений варьировал от 27,1 до 80,2%. Очень сильное ослабление береза имела в лесной полосе на супесчаных почвах и изреженных задерневших 50-летних культурах в парке около школы в селе Лесном (см. рис. 1).

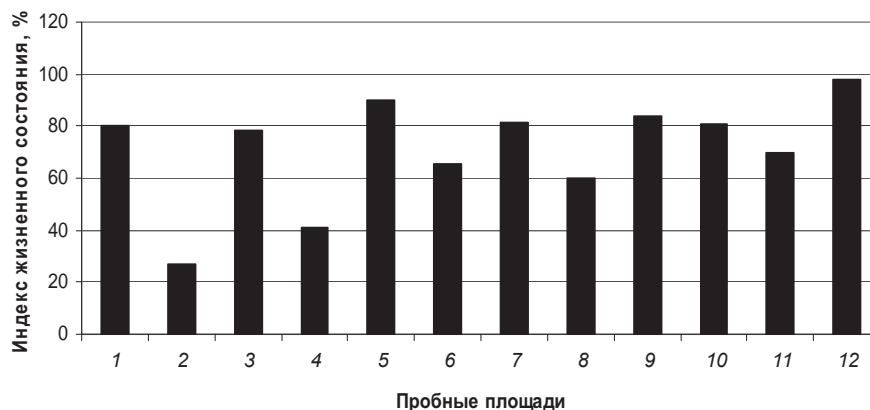


Рис. 1. Жизненное состояние древесных растений, имеющих сильные тепловые повреждения летом 2010 г.: береза повислая: 1 – г. Балашов (2011 г.); 2 – окрестности с. Б. Мелик (2011 г.); 3 – г. Балашов (2014 г.); 4 – с. Лесное (2014 г.); тополь бальзамический: 5 – п. Ветельный (2011 г.); 6 – г. Балашов (2011 г.); 7 – центр г. Балашова (2014 г.); 8 – г. Балашов, КПТ (2014 г.); рябина обыкновенная: 9 – г. Балашов (2011 г.); 10 – п. Ветельный (2011 г.); 11 – окрестности п. Мача (2011 г.); 12 – центр г. Балашова (2014 г.)

Здесь многие деревья березы высохли и погибли.

В более благоприятных экологических условиях, в лесном массиве Медвежий куст, 50-летние древостои березы летом 2011 г. имели индекс жизненного состояния равный 80,6%. На улицах и в парках г. Балашова летом 2014 г. береза оказалась здоровой или незначительно ослабленной. На многих деревьях происходит восстановление крон при наличии усохших на 20–25% скелетных верхушечных ветвей. Имеются многочисленные тонкие ветви в различных частях крон с густым облиствением. Восстановление крон березы происходит за счет роста побегов от стволов

из спящих почек. Деревья с высоким уровнем жизнеспособности обильно плодоносят.

На рис. 2 показано распределение деревьев березы с различным жизненным состоянием по ступеням толщины в нескольких местообитаниях. Видно, что количество погибших и сильно ослабленных берез распределяется по ступеням более или менее равномерно. Их количество на сельской территории пропорционально числу учтенных деревьев. Следовательно, отмирание березы не зависело от ее размеров. В г. Балашове березового сухостоя гораздо меньше, что связано с его вырубкой коммунальной службой.

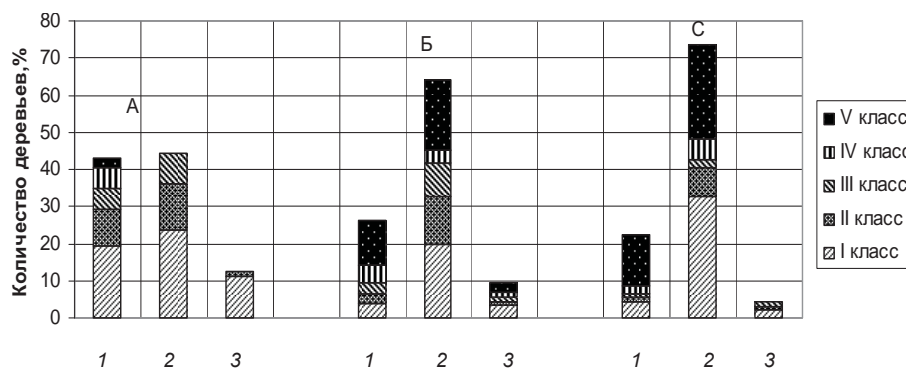


Рис. 2. Распределение деревьев березы повислой по ступеням толщины и классам жизненного состояния: А – пробные площади в центре г. Балашова (2014 г.); В – с. Лесное, остепенный участок (2014 г.); С – с. Лесное, парк (2014 г.). I, II, III, IV, V – классы жизненного состояния древостоев. Ступени толщины: 1 – 8–16 см; 2 – 20–28 см; 3 – 32 и более см

Индекс жизненного состояния древесных растений, получивших тепловые повреждения среднего уровня, варьирует от 70,3 у вяза обыкновенного (*Ulmus laevis*) до 100% – у липы мелколистной (рис. 3). В эту группу входит ель

европейская (*Picea abies*). Ее деревья не имели заметных повреждений летом 2010, но в 2011 г. некоторые растения в парках г. Балашова погибли. За последние годы состояние ели европейской различного возраста улучшилось.

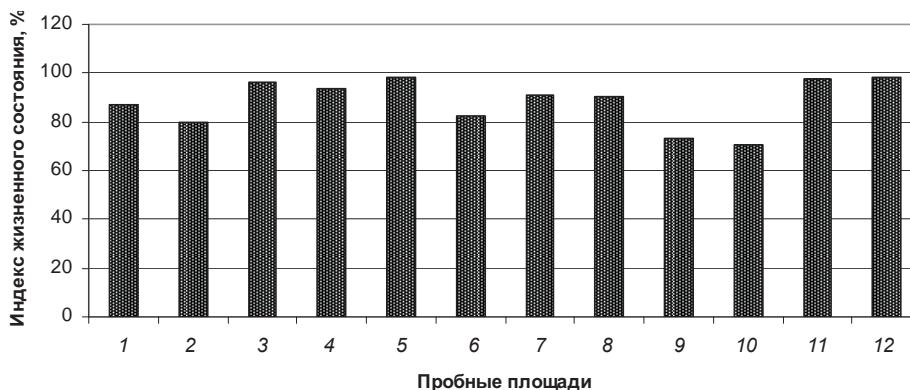


Рис. 3. Жизненное состояние древесных растений, имеющих средние тепловые повреждения летом 2010 г.: липа мелколистная: 1 – г. Балашов (2011 г.); 2 – лесной массив Медвежий куст (2011 г.); 3 – центр г. Балашова (2014 г.); 4 – г. Балашов, КПТ (2014 г.); ель европейская: 5 – центр г. Балашова (2014 г.); клен остролистный: 6 – г. Балашов (2011 г.); 7 – г. Балашов (2014 г.); вяз гладкий: 8 – п. Ветельный (2011 г.); 9 – г. Балашов (2011 г.); 10 – лесной массив Медвежий куст (2011 г.); 11 – г. Балашов (2014 г.); 12 – ива серая (2014 г.)

Ее деревья имеют линейный прирост верхушечных побегов 30–40 см и ярко-зеленые кроны. О повышении жизнеспособности данного вида свидетельствует и довольно большое количество шишек на деревьях. У липы мелколистной (*Tilia cordata*) произошло восстановление кроны. Летом 2014 г. липы обильно плодоносят, но с начала июля их сильно повредила тля.

В группу слабо поврежденных древесных растений входят лесообразователи – дуб обыкновенный (*Quercus robur*), осина (*Populus*

tremula) и сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*). Во всех местообитаниях древостои дуба в 2011 г. были здоровые с индексом жизненного состояния 88,9–99,0% (рис. 4). Исследованиями, проведенными нами в пойменных лесах в июле 2014 г., установлено восстановление кроны дуба, которые имели сухие вершины и сучья, увеличение сомкнутости древостоев до 0,8–0,9, наличие подроста 10 тыс. шт/га и более. Индекс жизненного состояния древостоев составляет 98,7–100,0%.

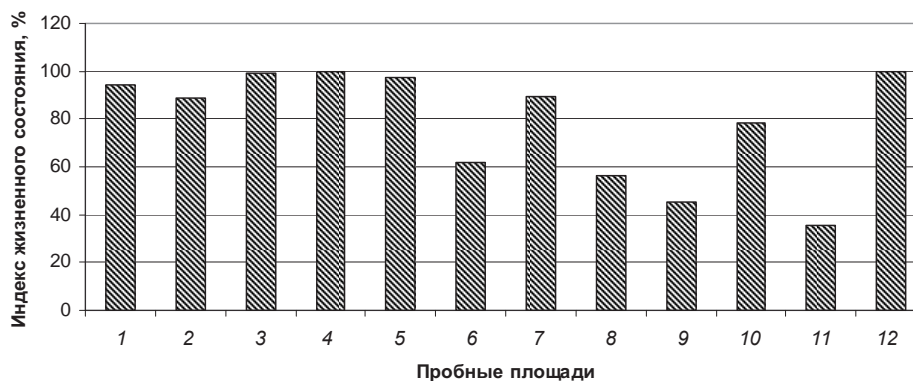


Рис. 4. Жизненное состояние древесных растений, имеющих слабые тепловые повреждения летом 2010 г.: дуб обыкновенный: 1 – пойма Хопра (2011 г.); 2 – Б. Мелик, лесная полоса (2011 г.); 3 – лесной массив Медвежий куст (2011 г.); осина: 4 – г. Балашов (2011 г.); 5 – пойма Хопра (2011 г.); 6 – пойма Хопра (2014 г.); сосна обыкновенная: 7 – окрестности п. Мача, полнота насаждений 0,7 (2011 г.); 8 – окрестности п. Мача, полнота насаждений 0,5 (2011 г.); 9 – Б. Мелик (2011 г.); 10 – Балашовская птицефабрика (2014 г.); 11 – окрестности п. Мача, лисий овраг (2014 г.); 12 – ива ломкая: пойма Хопра (2014 г.)

Осина в 2010 г. имела незначительные тепловые повреждения кроны в дачном поселке и г. Балашове (1,1–2,3 балла). В пойменных лесах ее кроны не имели тепловых повреждений, но в 2011 г. произошло локальное отмирание дре-

востоев осины, о чем можно судить по следующим примерам. Так, в Падовском участковом лесничестве, в кварталах 37 и 38 на площади 12 га в дубово-осиновом насаждении (5Д5Ос, 70 лет, полнота 0,6) около 80% осины погибло.



Образовалось большое количество упавших и поломанных стволов. По результатам учета летом 2014 г. в пойменных лесах рекреационной зоны г. Балашова индекс жизненного состояния древостоев осины составил 57,0–67,1%, что характеризует их как ослабленные.

Сосна обыкновенная имеет высокую жароустойчивость [14]. Она не имела заметных тепловых повреждений в 2010 г., но ее состояние в последние годы ухудшалось, что связано с распространением очагов корневой губки и рыжего соснового пилильщика, которые провоцируются неблагоприятными погодными условиями. Наиболее уязвимыми оказываются насаждения 30–40-летнего возраста. Высокие показатели индекса жизненного состояния характерны для 70–80 летних сосняков. В таких культурах нами летом 2014 г. обнаружено распространение подроста до 10–15 тыс. шт./га. Это является важным показателем реабилитации сосновых насаждений.

Представляет интерес состояние местных видов древесных растений и интродуцентов, не получивших существенных тепловых повреждений.

Высокий уровень жизненного состояния имеют ива белая (*Salix alba*) и тополь черный

(*Populus nigra*) в естественных местообитаниях (рис. 5). Древесные интродуценты – акация белая (*Robibinia pseudoacacia*), лжетсуга Мензиса (*Pseudotsuga menziesii*), тополь дельтовидный (*Populus deltoides*) – остаются здоровыми и в настоящее время ($L = 90,2–100,0\%$). Насаждения тополя итальянского, или пирамидального, (*Populus italica*) в г. Балашове в 2011 г. начали суховершинить и даже отмирать. Этот вид в лабораторных опытах обнаружил наиболее высокую жаростойкость среди других представителей данного рода [15]. Наряду с тепловым шоком на его состояние мог повлиять и дефицит влаги, потому что интенсивность транспирации у тополей выше, чем у других древесных пород [16]. Установлено, что гибель растений происходит не от высоких температур, а от иссушения цитоплазмы клеток из-за дефицита влаги [5, 6]. Современное состояние тополя итальянского в г. Балашове ослабленное ($L = 60,3–72,6\%$). Особенно сильно пострадали деревья 25–30-летнего возраста. Происходит восстановление крон на деревьях, не утративших жизнеспособность. Немногочисленные посадки катальпы сиренелистной (*Catalpa bignonioides*) в г. Балашове ослаблены из-за сильных ожогов коры, которые занимают до трети площади стволов.

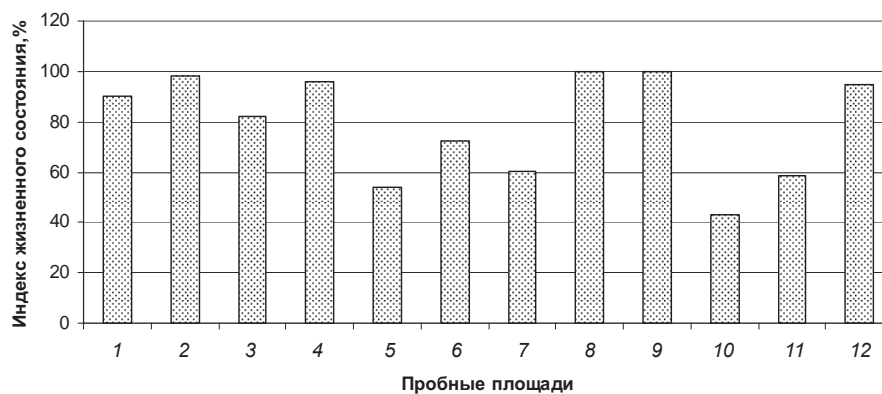


Рис. 5. Жизненное состояние древесных растений, не имеющих тепловых повреждений летом 2010 г.: лжетсуга Мензиса: 1 – Балашов (2011 г.); 2 – Балашов (2014 г.); тополь итальянский: 3 – Балашов (2011 г.); 4 – п. Ветельный (2011 г.); 5 – окрестности с. Старый Хопер, лесная полоса (2011 г.); 6 – центр г. Балашова (2014 г.); 7 – г. Балашов, КПТ (2014 г.); ива белая: 8 – г. Балашов (2011 г.); 9 – пойма Хопра (2011 г.); 10 – п. Ветельный, на повышении рельефа (2011 г.); катальпа сиренелистная: 11 – г. Балашов (2014 г.); тополь черный: 12 – г. Балашов (2014 г.)

Заключение

Большинство местных видов деревьев и отчасти интродуценты после небывалой для Прихоперья жары и засухи сохранили удовлетворительное состояние. Для них последствия стресса оказались обратимыми. Значительные повреждения получили береза повислая, тополя

бальзамический и итальянский, осина, рябина обыкновенная. Сильнее пострадали культуры в возрасте 25–30 лет. У них произошло летом 2011 г. частичное отмирание древостоев после первичного стресса и наступила фаза адаптации. В последующие годы их состояние стабилизировалось. Растет индекс жизненного состояния их



древостоев. Происходит частичное или полное восстановление крон водяными побегами, отмечается обильное плодоношение. Установлено, что от теплового стресса больше пострадали виды древесных растений, находящиеся на южной границе ареала, в основном мезофиты и мезоигрофиты, древесные интродуценты, не прошедшие натурализацию. Наибольшие повреждения и последующее ослабление получили эксплентры, или реактивные виды – береза повислая и осина. Более устойчивыми к данному фактору оказались виоленты (дуб обыкновенный) и патиенты (липа мелколистная, клен остролистный). Защитное значение имеют индивидуальные анатомо-морфологические и физиологические адаптации отдельных видов, что перспективно для дальнейшего изучения. Деревья сильнее повреждаются экстремальными температурами, чем кустарники. В антропогенной среде действие высоких температур и засухи на древесные растения усиливается. Целесообразно корректировать ассортимент древесных растений для защитных насаждений и озеленения городов, при этом ограничить использование березы повислой, тополя бальзамического, тополя пирамидального в городских посадках. Для этих целей рекомендуются виды, проявившие термотолерантность. Данная проблема остается актуальной, потому что жара и засуха стали повторяться все чаще.

Работа выполнена при финансовой поддержке Минобрнауки России в рамках базовой части государственного задания в сфере научной деятельности (задание № 2014/203, код проекта 1287).

Список литературы

1. Березина Н. А., Афанасьева Н. Б. Экология растений. М. : Изд. центр «Академия», 2009. 400 с.
2. Гродзинский Д. М. Надежность растительных систем. Киев : Наук. думка, 1983. 368 с.
3. Косулина Л. Г. Физиология устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды. Ростов н/Д : Изд-во Ростов. ун-та, 1993. 240 с.
4. Яковец О. Г. Фитофизиология стресса : курс лекций. Минск : Изд-во Белорус. гос. ун-та, 2010. 103 с.
5. Любимов В. Б., Гриб В. В., Левчук М. А., Солдатова В. В. Устойчивость растений к температурному режиму и дефициту влаги в районе интродукции // Мониторинг биоразнообразия степной и лесостепной зон : материалы Всерос. науч.-практ. конф. 18–19 октября 2012 г., г. Балашов / под ред. А. И. Золотухина. Балашов : Николаев, 2012. С. 98–110.
6. Михеева М. А. Геоэкологическая оценка разнообразия и устойчивости древесных растений в условиях городской среды (на примере г. Воронежа) : автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Воронеж, 2009. 23 с.
7. Кавеленова Л. М., Малыхина Н. В., Розно С. А. Экологические особенности некоторых местных и интродуцированных древесных растений в городских насаждениях лесостепи Среднего Поволжья (на примере г. Самары) // Вестн. Самар. гос. ун-та. 2007. Вып. 8 (58). С. 89–96.
8. Гирс Г. И., Суховольский В. Г. Адаптационные изменения фотосинтеза сосны обыкновенной после теплового воздействия // Адаптация древесных растений к экстремальным условиям среды. Петрозаводск : Карельский филиал АН СССР, 1984. С. 117–124.
9. Демаков Ю. П. Диагностика устойчивости лесных экосистем (методологические и методические аспекты). Йошкар-Ола : Изд-во Мар. гос. ун-та, 2000. 416 с.
10. Кузьмичев А. И., Золотухин А. И. Повреждения древесных растений экстремально высокими температурами и засухой летом 2010 г. в Среднем Прихоперьи // Вестн. Саратов. гос. агроун-та им. Н. И. Вавилова. 2012. № 1. С. 32–36.
11. Алексеев В. А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1989. № 4. С. 51–57.
12. Маевский Н. Ф. Флора средней полосы европейской части России. 10-е изд. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2006. 600 с.
13. Бакиев И. Ф. Анализ состояния насаждений тополя бальзамического (*Populus balsamifera* L.) на территории республики Башкортостан : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Оренбург, 2012. 18 с.
14. Рысин Л. П., Савельева Л. И. Сосновые леса России. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2008. 289 с.
15. Дорохина О. А., Мушинская Н. И. К изучению биоэкологических особенностей видов рода *Populus* L. в условиях степной зоны Южного Урала // Аграрная Россия. 2009. Спец. вып. С. 59–60.
16. Редько Г. И. Биология и культура тополей. Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1975. 175 с.