

ОСОБЕННОСТИ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ВИДОВ БЕЛЫХ БЕРЕЗ НА ПРЕДЕЛАХ РАСПРОСТРАНЕНИЯ НА УРОВНЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ СВОЙСТВ СЕМЯН И ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ ЮВЕНИЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ

А.К. МАХНЕВ,

доктор биологических наук, профессор, главный научный
сотрудник,

С.В. МИГАЛИНА,

младший научный сотрудник,

В.Д. ГОРБУНОВА,

инженер, Ботанический сад УрО РАН

Ключевые слова: биологические свойства семян,
термофильность, адаптивный потенциал, зонально-
высотные трансекты, популяции белых берёз,
биоразнообразие.

Берёза является широко распро-
странённой лесообразующей древесной
породой, которая играет важную сре-
дорегулирующую и защитную роль,
особенно на пределах распростране-
ния. Для сохранения биоразнообразия
прежде всего необходима его оценка
на всех уровнях организации: индиви-
дуальном, популяционном, видовом и
фитоценоотическом [1], а также изуче-
ние адаптивного потенциала на попу-
ляционном уровне, на котором реали-
зуются все эволюционно значимые
приспособительные реакции [2]. При
этом особенно важно соответствующую
оценку давать в сравнительном
плане, так как в разных частях ареала
в качестве лимитирующих могут вы-
ступать разные экологические факторы.
В частности, в северных районах жиз-
недеятельность растений ограничивает-
ся температурой, а на юге – количе-
ством осадков.

Цель и методы исследований

Целью наших исследований был

сравнительный комплексный анализ
особенностей адаптации лесообразу-
ющих видов берёз серии *Verrucosae* –
Betula pendula Roth, *B. krylovii* G.Kryl [3]
и серии *Pubescensae* – *B. pubescens*
Ehrh., *B. tortuosa* Ledeb. [4]. При этом в
качестве основных решались следую-
щие задачи: краткая эколого-лесовод-
ственная характеристика постоянных
пробных площадей (ПП) [5]; оценка
внутри- и межпопуляционной изменчи-
вости показателей биологических
свойств семян; изучение анатомо-
морфологических показателей сеянцев
берёз, выращенных в эксперименталь-
ных посевах; определение степени и
направления трансформации изучае-
мых признаков берёз вдоль зонально-
высотных трансект на Урале.

В каждом районе исследований зак-
ладывали по 2-3 пробные площади в
наиболее представленных типах леса
в соответствии с методическими ука-
заниями в области лесоведения [6] и
геоботаники [7]. В качестве непосред-



620134, г. Екатеринбург,
ул. Билимбаевская, 32а;
тел. 8 (343) 322-56-29

ственных объектов исследований ис-
пользовали широтные ряды популяций
белых берёз от лесотундры на севере
до степей Предуралья и Зауралья, а
также высотно-поясные ряды в пре-
делах Горного Урала – горные масси-
вы Конжаковский Камень (Северный
Урал) и Большой Ирмель (Южный
Урал). Районы расположения пробных
площадей выбраны в соответствии с
природным [8] и геоботаническим [9]
районированием.

Для исследования биологических
свойств семян на каждом опытном
участке с 20 деревьев *Betula pendula*
Roth и *B. pubescens* *Ehrh.* собирали
сформировавшиеся спелые серёжки.
При этом визуально в баллах оцени-
вали урожай [10]. После созревания

**Biological properties of seeds,
thermosensitivity, adaptive
potential, latitude and altitude
transeks, populations of white
birches, biodiversity.**

семян в лабораторных условиях определяли их качество по следующим показателям: масса 1000 шт. семян, энергия прорастания и всхожесть в соответствии с [11]. Кроме того, ранее нами в указанных широтных и высотных поясных рядах популяций были изучены показатели термофильности семян: всхожесть и энергия прорастания при разных постоянных температурных режимах от 15 до 39°C с интервалом 4°, а также в условиях переменных температур (10 часов при T=2-5°C и 14 часов при T=27°C) [12, 13]. По полученным данным были определены диапазоны температур прорастания и оптимальных температурных режимов, а также средневзвешенная температура прорастания. Для оценки признаков покоя семян изучали сезонную динамику их всхожести и энергию прорастания при температуре 27°C, а также время, необходимое для начала прорастания семян при разных температурах. Для оценки индивидуальной изменчивости семени берёз проращивали в закрытых чашках Петри в двух повторностях (по 100 семян в каждой), а для оценки экологической и географической изменчивости использовали от 5 до 20 повторностей в зависимости от числа плодоносящих деревьев на конкретной пробной площади. Для оценки энергии роста и морфоструктуры семян разного географического происхождения выращивали на выровненном экологическом фоне (в пластиковых стаканах, заполненных гумусированной супесчаной лесной почвой). Сеянцы выращивались в течение трёх месяцев (с июня до начала пожелтения листьев) в лабораторных условиях при дневном освещении. Определяли число листьев, массу подземной и надземной частей, а также отношение воздушно-сухой массы подземной части к надземной [5].

Результаты исследований

Самовосстановление является одним из основных свойств популяций [14], поэтому приспособления, обнаруживающиеся на уровне биологических свойств семян, а также проростков (сеянцев, всходов), представляют большой интерес в исследовании адаптации видов к экстремальным условиям обитания и определении их адаптационного потенциала. В этой связи нами изучались

показатели семян урожая 2003 года [5]. Всхожесть семян берёз Зауралья, включая южную часть средней тайги, южную тайгу и всю лесостепную зону, оказалась низкой (в пределах 7,9-15,7% у *B. pendula* и около 16% у *B. pubescens*), что объясняется очень слабым урожаем семян на данной территории. При этом в экстремальных условиях на северном и южном пределах распространения данных видов берёз в 2003 году сформировались семена сравнительно высокого качества, имеющие всхожесть более 30%. Аналогичный феномен, по данным Г.М. Козубова [15], наблюдался на северной границе ареала у *Pinus sylvestris* L. Между тем, по данным многолетних наблюдений, хороший регулярный урожай семян отмечался только в зонах, оптимальных для произрастания белых берёз [12]. Несмотря на то, что на краях ареала урожай семян в 2003 году был сравнительно хороший, внутрипопуляционная изменчивость показателей их качества оказалась высокой [16]. Установлено также, что показатель массы семян белых берёз не имеет чётко выраженной тенденции увеличения по мере продвижения с севера на юг вдоль зональной трансекты, как у *Pinus sylvestris* [16], а достигает максимального значения в средней части широтного ряда, соответствующей зоне оптимума, снижаясь в крайних участках трансекты. Однако в Предуралье отмеченная закономерность имеет обратную тенденцию. Это связано с тем, что в северной части ряда, так же как и на верхних пределах высокогорий Урала, *B. pubescens* замещается своим подвидом или экотипом (в горах) – *B. pubescens* subsp. *B. tortuosa* (Ledeb.) Nyman [17], отличающимся крупными семенами. Наличие крупных семян у *B. tortuosa* на северном и особенно верхнем пределах распространения носит адаптивный характер, так как формирование крупных семян в неблагоприятных эдафических условиях высокогорий создает лучшие условия для выживания всходов за счёт резерва питательных веществ. При этом в условиях подгольцового пояса и горной тундры аэродинамические свойства семян не имеют большого значения.

В 2004 году урожай семян белых берёз был сравнительно слабым, в том

числе и в зонах оптимального роста, что явилось причиной снижения их массы и лабораторной всхожести (табл. 1). В то же время существенно возрос показатель внутривидовой изменчивости, который достиг наибольших значений на северном и южном пределах распространения.

Сведения о географической изменчивости термофильных свойств семян древесных растений ограничены, хотя еще Киниц [18] установил, что более высокие температуры повышают энергию прорастания семян у популяций хвойных из сравнительно теплого климата, а низкие температуры – у северных популяций. Увеличение энергии прорастания и снижение минимальной температуры начала прорастания семян установлены также для берёз секции *Albae* в Зауралье при переходе от северных к южным зонам [19]. Соответствующие данные получены также для некоторых районов Казахстана [20]. Считается, что направленность процесса внутривидовой дифференциации биологических свойств семян древесных растений в соответствии со своеобразием экотопов или природных районов свидетельствует о приспособительном характере некоторых показателей их прорастания [21, 22].

Существуют разные механизмы приспособления у видов, различающихся по экологии и биологии, в том числе сочетание определенных температур с семенным покоем, потребность в переменном температурном режиме, способность не прорасти при сравнительно низких или высоких температурах, замедление прорастания [23]. Отсутствие соответствующих адаптаций отрицательно сказывается на стабильности популяций. В случае если особенности прорастания семян не связаны с длительностью периода покоя и специфическим температурным режимом [24, 25, 26], предполагается, что биологические свойства семян зависят не столько от современных экологических или климатических особенностей среды, сколько от условий существования в прошлом. В этой связи установлено, что приспособительное значение имеет температурный минимум прорастания нестратифицированных семян, предохраняющий их от осеннего прорастания [22], хотя для семян берёзы глубокий покой, по-видимому, не характерен [27].

Представление об особенностях приспособления белых берёз к климату, обнаруживающихся на уровне проростков, впервые получено в результате исследований семян урожая 2003 года [5]. В данном эксперименте было установлено, что наименьшая масса надземных частей проростков и, соответственно, минимальное число сформированных листьев характерно для северных происхождений: из лесотундры для *B. pubescens* и северной

Таблица 1

Показатели биологических свойств семян белых берёз, урожай 2004 г.

Происхождение	Масса 1000 шт. семян, мг				Лабораторная всхожесть, %			
	<i>Betula pendula</i>		<i>Betula pubescens</i>		<i>Betula pendula</i>		<i>Betula pubescens</i>	
	M±m	Cv	M±m	Cv	M±m	Cv	M±m	Cv
Лесотундра	-	-	272±8,9	14,6	-	-	69,3±1,7	10,7
Северная тайга	164±11,4	22,1	173±6,7	17,3	11,4±3,3	92,6	28,3±4,5	71,9
Северная часть средней тайги	188±7,5	17,9	205±6,4	14,1	27,9±3,5	55,5	17,1±2,5	64,4
Южная часть средней тайги	148±9	28,6	170±10	26,2	5,5±0,8	68,5	7,7±1,7	101,1
Лесостепь	256±13	23,1	-	-	28,7±3,4	53,7	-	-
Степь	217±10	20,6	184±7,6	18,5	19,5±3,8	86,1	6,4±2,4	169,0

тайги для *B. pendula*. В то же время масса подземных частей проростков по мере удаления от оптимума увеличивалась. Примечательно, что в эксперименте с использованием семян урожая 2004 года получены аналогичные результаты (табл. 2).

Исследование посевов 2006 года показало значительное увеличение показателя отношения массы корня к массе надземной части у сеянцев северных популяций *B. pendula* и *B. pubescens*, что согласуется с полученными ранее данными [5]. В частности, у проростков *B. pendula* северотаёжного происхождения данный показатель имел максимальную величину (0,48), при этом отношение массы корня к массе надземной части у проростков южного (лесостепного) происхождения составляло 0,24, а у сеянцев из степных популяций – 0,34. Для *B. pubescens*

также обнаружено достоверное превышение данного параметра у сеянцев из северных районов. Межвидовых различий по данному показателю не обнаружено.

Наименьшая масса надземных частей сеянцев отмечена для северных происхождений у обоих видов берёз. В отношении подземной части подобная закономерность наблюдалась лишь у сеянцев *B. pubescens* из лесотундры, где обнаружено значительное снижение массы надземной и подземной частей (1,8 мг и 0,8 мг соответственно) (табл. 2). Максимальная масса надземной и подземной частей у обоих видов характерна для сеянцев из южной тайги и лесостепи, что согласуется с данными 2003 года [5].

Количество и размеры листьев также уменьшались в северной части широтного ряда.

Показано, что в экстремальных условиях (в том числе эдафических, например, на золотоотвалах), в структуре фитомассы *Betula* преобладают подземные органы [28, 29]. Подобная закономерность наблюдалась и в наших экспериментах с семенами урожая 2003 [5] и 2004 годов (рис.).

Выводы. Рекомендации

Таким образом, изучение индивидуальной (внутрипопуляционной) и групповой (межпопуляционной) изменчивости биологических свойств семян, оценка энергии роста, особенностей морфоструктуры и фитомассы сеянцев белых берёз (*Betula pendula* Roth, *B. pubescens* Ehrh.) в широтных и высотных рядах популяций позволило определить направления приспособлений данных видов берёз и близких к ним таксонов к специфическим условиям, сложившимся в различных частях ареалов. Сущность этого процесса, очевидно, заключается в том, что в ответ на изменения природно-климатических условий среды (температурных, гидрологических, эдафических) по мере удаления от оптимума под давлением естественного отбора изменяются отдельные биологические свойства семян, характеризующие их качество, например, масса, полнотернистость, всхожесть, энергия прорастания, а также такие жизненно важные показатели, как термофильность и покой, в значительной степени обеспечивающие самовосстановление популяции в условиях стресса. Следовательно, механизмы, регулирующие прорастание семян и другие процессы ранних стадий онтогенеза, представляющие собой экологическую адаптацию растений на пределах их распространения [30].

Немаловажное адаптивное значение играют эколого-биологические свойства отдельных видов, подвигов или других таксонов берёз, что обнаружилось, в частности, у *B. tortuosa* на северном и верхнем пределах и у *B. kusmisscheffii* и *B. krylovii* в зоне оптимума, характер адаптивных реакций которых не вписывается в общую структуру обширных широтных рядов популяций белых берёз.

Это свидетельствует о необходимости сохранения генетических ресурсов лесобразующих видов на пределах их распространения.

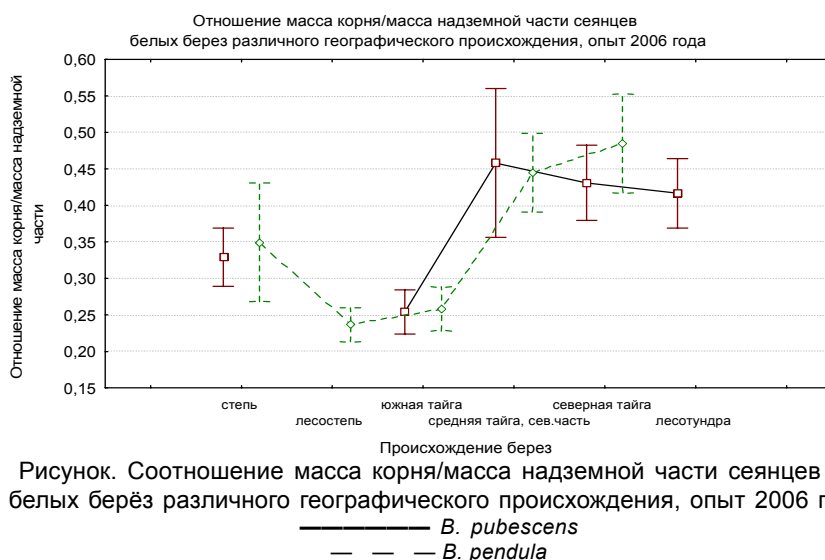


Рисунок. Соотношение масса корня/масса надземной части сеянцев белых берёз различного географического происхождения, опыт 2006 г.

— — — *B. pubescens*
— — — *B. pendula*

Таблица 2

Характеристика географической изменчивости массы и развития сеянцев белых берёз (эксперимент 2006 г., урожай семян 2004 г.)

Происхождение	<i>Betula pendula</i>		<i>Betula pubescens</i>		число листьев, шт.	
	масса частей, мг надземной	масса частей, мг подземной	масса частей, мг надземной	масса частей, мг подземной		
Лесотундра	-	-	-	1,8±0,2	0,8±0,2	2,5±0,1
Северная тайга	7,2±0,6	3,5±0,3	3,8±0,1	7,3±2,4	2,4±0,5	3,6±0,9
Северная часть средней тайги	5,8±0,4	2,5±0,1	4,1±0,1	3,6±0,4	1,6±0,2	3,4±0,2
Южная тайга	12,2±1,5	3,1±0,5	4,7±0,1	11,3±1,5	2,8±0,4	4,1±0,2
Лесостепь	13±1,4	3,2±0,3	5,1±0,2	-	-	-
Степь	9,7±0,9	3,1±0,4	4,5±0,2	6,9±1,9	2,1±0,6	3,8±0,2

Литература

- Мамаев С. А., Махнев А. К. Проблемы биологического разнообразия и его поддержания в лесных экосистемах // Лесоведение. 1996. № 3. С. 3-10.
- Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 272 с.
- Крылов Г. В. О новом виде берёзы из Томской области // Ботанический журнал. 1954. Т. 39. № 2. С. 250-255.
- Сукачев В. Н. О *Betula pubescens* Ehrh. и близких к ней видах Сибири // Изд. Акад. наук, 1914. Сер. 6. № 3. С. 219-236.
- Махнев А. К., Мигалина С. В. Особенности адаптации популяций лесобразующих видов берёз на южном пределе распространения // Биоразнообразие степных сообществ: м-лы междунар. конф., Костанай, 26-27 апреля 2006 г. С. 18-27.
- Сукачев В. Н. Руководство к исследованию типов леса // Основы лесной типологии и биогеоэкологии: избр. тр. Л.: Наука, Ленинградское отд-е, 1972. С. 15-141.
- Воронов А. Г. Геоботаника. М.: Высшая школа, 1973. 384 с.
- Чикишев А. Г. Природное районирование. Урал и Приуралье. М.: Наука, 1968. С. 305-349.
- Горчаковский П. Л. Растительность // Урал и Приуралье. Природные условия и естественные ресурсы СССР. М., 1968. С. 211-261.

Лесное хозяйство

10. Молчанов А. А. География плодоношения главных древесных пород в СССР // М. : Наука, 1967. С. 103.
11. ГОСТ 20290-74. Семена сельскохозяйственных культур. Определение посевных качеств семян. Термины и определения.
12. Махнев А. К. Внутривидовая изменчивость уральских берёз по биологическим свойствам семян // Структура популяций и устойчивость растений на Урале. Тр. ИЭРиЖ УНЦ АН СССР. Свердловск, 1978. Вып. 116. С. 11-62.
13. Махнев А. К., Махнева О. В. О закономерностях внутривидовой изменчивости берёзы по биологическим свойствам семян в горах Северного Урала // Экология. 1979. № 2. С.22-32.
14. Harper J. L. Population biology of plants // Acad. Press. London ; New York ; San Francisco, 1977. 892 p.
15. Козубов Г. М. Биология плодоношения хвойных на севере. Л. : Наука, Ленинградское отд-е, 1974. 134 с.
16. Мамаев С. А. Географическая изменчивость семян сосны обыкновенной // Вопросы географической изменчивости растений на Урале. Тр. Ин-та экологии раст. и животн. УФАН СССР, 1970.
17. Васильев В. Н. Берёзы Урала // Тр. ИЭРиЖ УФАН СССР, 1969. Вып. 69. С. 99-140.
18. Тольский А. П. Лесное семеноводство. М. : Новая деревня, 1923. 96 с.
19. Говоруха Г. И., Мамаев С. А. Влияние температурных режимов на всхожесть и энергию прорастания семян берёзы бородавчатой и берёзы пушистой различного географического происхождения // Экология. 1971. № 3. С. 47-52.
20. Данченко А. М., Маркварт В. Р., Шульга А. В. Влияние географического происхождения семян берёз бородавчатой и пушистой на их всхожесть при различных температурных режимах // Экология. 1977. № 1. С. 94-97.
21. Тараканов К. Н. Экологические типы развития и типы приспособления некоторых видов растений – растение и среда // Тр. лаб. эволюционной экологии растений. Т. 2. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1950.
22. Joseph H. Germination and vitality of birch seeds. Bot. Jour., 1929. 87. P. 127-151.
23. Franklin J. F., Krueger K. W. Germination of true fir and mountain hemlock seed on snow. J. Forestry, 1968. Vol. 66, № 5.
24. Николаева М. Г. Биология прорастания семян бересклета в связи с его видовыми особенностями и географическим происхождением // Ботанический журнал. 1956. Т. 41. № 3.
25. Мельникова Т. М. Биологические особенности прорастания семян некоторых травянистых растений // Биол. ГБС АН СССР. 1972. Вып. 35.
26. Me Donough W. I. Germination of 21 species collected from a high-elevation rangeland in Utah – Amer. Midland Natur., 1970. Vol. 84. № 2.
27. Ott A. P. Kaseseemnete kogumisest ja sailitomisest – Eesti Pollumaj Acad. 1973.
28. Махнев А. К., Чибрик Т. С., Трубина М. Р. и др. Экологические основы и методы биологической рекультивации золоотвалов тепловых электростанций на Урале. Екатеринбург : УрО РАН, 2002. 356 с.
29. Калашникова И. В., Нагимов З. Я., Махнев А. К. Формирование фитомассы деревьев *Betula pendula* и *B. pubescens* в культурдендроценозах и при самозарастании в условиях золоотвала // Биологическая рекультивация и мониторинг нарушенных земель : м-лы междунар. науч. конф. Екатеринбург, 4-8 июня 2007 г. С. 299-309.
30. Baskin J. M., Baskin C. C. Germination, ecology and adaptation to habitation *Leavenworthia* spp (Cruciferae) // Amer. Midland Natur bot. 1960. Vol. 9. P. 1-120.