

## Соотношение продуктивности и устойчивости у различных экотипов кедра сибирского при выращивании в условиях Южной Сибири

### The relationship between productivity and resistance in different ecotypes of Siberian stone pine grown in Southern Siberia

Жук Е. А.

Zhuk E. A.

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, г. Томск, Россия. Email: eazhuk@yandex.ru  
Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of RAS, Tomsk, Russia

**Реферат.** Проведен анализ соотношения продуктивности и устойчивости к вредителям и патогенам у 23-летних клонов из широтных, долготных и высотных экотипов кедра сибирского (*Pinus sibirica*) в клоновом архиве. Различия по объему ствола, которые использовались как интегральный показатель различий по продуктивности, были почти 3-кратными как между широтными экотипами в пользу южного, так и между высотными экотипами в пользу низкогорного, тогда как долготные экотипы различались в 1,3 раз в пользу западного. По числу и глубине биотических повреждений экотипы кардинально различались. Экотипы, имеющие низкую продуктивность, одновременно имели более низкую устойчивость. Северные, самый восточный и высокогорный экотипы в большей степени заселялись хермесом кедровым сибирским, а также были единственными экотипами, которые сильно поражались микромицетами, что приводило к снижению охвоения, разрушению части кроны, а иногда и к гибели деревьев. В целом, северные и высокогорный экотипы имели самую низкую продуктивность и устойчивость, а центральные экотипы – среднюю продуктивность и среднюю или высокую устойчивость. Остальные экотипы, в том числе местный, имели как высокую продуктивность, так и высокую устойчивость.

**Ключевые слова.** Внутривидовая дифференциация, географические экотипы, устойчивость к вредителям, факторы изменчивости, *Pinus sibirica*.

**Summary.** We analyze the relationship between productivity and resistance to pests and pathogens in 23-year-old clones from latitudinal, longitudinal and altitudinal ecotypes of Siberian stone pine in the clone archive. Variation in stem volume, which were used as an integral indicator of differences in productivity, were almost 3-fold both between latitudinal ecotypes in favor of the southern one, and between altitudinal ecotypes in favor of the low-altitudinal one, while longitudinal ecotypes differed by 1.3 times in favor of the western one. Ecotypes varied drastically in the number and depth of biotic injuries. Ecotypes with low productivity also had lower resistance. The northern, easternmost and high-altitudinal ecotypes were largely infested by *Pineus cembrae*, and were also the only ecotypes that were severely affected by micromycetes, which led to a decrease in foliage, destruction of crown parts, and sometimes to the death of trees. In general, the northern and high-altitudinal ecotypes had the lowest productivity and resistance, the central ecotypes had medium productivity and medium or high resistance. The remaining ecotypes, including the local one, had both high productivity and high resistance.

**Key words.** Geographical ecotypes, factors of variation, intraspecies variation, pest resistance, *Pinus sibirica*.

**Введение.** Жизнь любого долгоживущего вида растений основана на постоянном перераспределении ресурсов между выживанием, ростом и репродукцией и компромиссе между ними (Liu et al., 2023). В случае резкого ухудшения условий все силы растения направлены на выживание в ущерб плодоношению (Obeso, 2002), а в случае значительного улучшения – на наращивание вегетативной массы (Climent et al., 2008). Вегетативная и репродуктивная сферы жизни дерева также подвержены перераспределению на протяжении жизни дерева, так как компромисс между ростом и репродукцией – центральный в жизни дерева (Koenig, Knops, 2000). Чаще всего наибольшее число репродуктивных структур образуют средние по ростовым показателям деревья (Cremer, 1992). Компромисс роста и устойчивости к вредителям и патогенам также типичен для большинства исследованных видов (Lind et al., 2013; Liu et al., 2023). В естественных условиях у видов и популяций, способных к формированию

сильной защиты от вредителей, как правило, замедляются темпы роста, что находит отражение в снижении продуктивности. Этот компромисс критически важен при выращивании растений *ex situ*, т.к. и продуктивность, и устойчивость в новых условиях могут снизиться под влиянием внешних факторов (McKown et al., 2014). На примере перемещенных экотипов кедра сибирского ранее была исследована внутривидовая дифференциация по соотношению роста и репродукции, и показано, что деревья из середины широтного профиля, обладающие средней ростовой продуктивностью, имеют самое обильное семеношение (Zhuk, Goroshkevich, 2018). Целью данной работы было установить, насколько экотипы кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) различного высотного и широтного происхождения различаются по соотношению продуктивности и устойчивости к вредителям и патогенам, т.е. в какой мере они проявляют другой аспект этого жизненно важного компромисса в относительно благоприятных условиях Южной Сибири.

**Материалы и методы.** Исследование было проведено в клоновом архиве на научном стационаре «Кедр» Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, находящемся в 30 км к юго-востоку от г. Томска, Россия (56°13' с. ш., 84°51' в. д., 78 м над ур. м., юго-восток Западно-Сибирской равнины, южная тайга). Объектом исследования послужили клоны из широтных, долготных и высотных экотипов кедра сибирского (табл. 1), созданные методом прививки черенков кедра сибирского, собранных в природных популяциях, на сеянцы местного экотипа в 1996 г. В каждом экотипе было по 10–24 клона, в каждом клоне – по 5–9 рамет.

Таблица 1

Происхождение экотипов кедра сибирского

Название экотипа	Широта	Долгота	Высота над уровнем моря, м	Природная зона или высотный пояс
Кедр сибирский, широтный профиль на Западно-Сибирской равнине, с юга на север				
Томск	56°14' с.ш.	84°30' в.д.	150	Южная граница тайги
Ноябрьск	63°10' с.ш.	75°20' в.д.	110	Южная часть северной тайги
Уренгой	65°50' с.ш.	78°10' в.д.	40	Лесотундра
Кедр сибирский, долготный профиль, с запада на восток				
Невьянск	57°15' с.ш.	60°10' в.д.	300	Средняя часть южной подзоны тайги
Слюдянка	51°30' с.ш.	103°40' в.д.	900	Нижняя часть лесного пояса
Северобайкальск	55°40' с.ш.	109°25' в.д.	700	Нижняя часть лесного пояса
Кедр сибирский, высотный профиль на Западном Саяне, снизу вверх				
Абаза	52°30' с.ш.	90°05' в.д.	350	Нижняя часть лесного пояса
Граница леса	51°47' с.ш.	89°55' в.д.	1900	Верхняя часть лесного пояса

С 2020 по 2023 гг. проводились наблюдения за ростом и биотическими повреждениями у всех клонов. В качестве показателей продуктивности у клонов измеряли высоту привоя и диаметр ствола в основании привоя. Объем ствола вычисляли как объем конуса с диаметром основания привоя. Так как основным насекомым-вредителем кедра сибирского за указанный период был сибирский кедровый хермес (*Pineus cembrae* Chol.), для оценки интенсивности заселения деревьев хермесом была использована шкала, разработанная С. А. Кривец и Е. Н. Коровинской (2009): 0 баллов – нет заселения, 1 балл – единичное заселение, от 1 до 5 мелких колоний на дереве, 2 балла – слабое заселение, примерно треть брахибластов и молодых побегов дерева заселена компактными колониями, 3 балла – сильное заселение, примерно две трети всех брахибластов и молодых побегов дерева заселено крупными колониями. Жизненное состояние деревьев также определяли в баллах (Алексеев, 1989): 1 – здоровое дерево без внешних повреждений кроны и ствола, 2 – поврежденное дерево со сниженным на 30 % охвоением; 3 – сильно поврежденное дерево со снижением охвоения до 60 %; 4 – отмирающее дерево с разрушенной кроной и густотой менее 15–20 %, 5 – погибшее дерево. С помощью критерия Колмогорова-Смирнова было установлено, что данные по высоте и диаметру ствола имели нормальное распределение, поэтому для их сравнения между экотипами использовали тест Дункана.

**Результаты и обсуждение.** Продуктивность экотипов существенно различалась. Деревья из низкогорного и южного экотипов были почти в 2 раза выше деревьев из северных и высокогорного экотипов и примерно на четверть выше деревьев из местного экотипа. Различия по диаметру достигали 25 % в том же направлении. Западный экотип был выше восточного примерно на 20 %, однако средне-восточный экотип по росту опережал их обоих. Различия по объему ствола как между широтными, так и между высотными экотипами были почти 3-кратными. Между долготными экотипами дифференциация по объему ствола была не такой выраженной – западный экотип превосходил восточный примерно на 30 %.

Таблица 2

Продуктивность (средние значения ± стандартные отклонения) экотипов кедров сибирского

Название экотипа	Длина ствола, см	Диаметр ствола, см	Объем ствола, см <sup>3</sup>
Кедр сибирский, широтный профиль на Западно-Сибирской равнине, с юга на север			
Томск	452,0 ± 77,5 в	17,3 ± 3,5 вг	36119,0 ± 6140,2 в
Ноябрьск	401,2 ± 66,2 б	13,4 ± 4,0 а	19527,0 ± 3319,6 б
Уренгой	309,5 ± 74,7 а	12,3 ± 4,0 а	12781,0 ± 3899,0 а
Кедр сибирский, долготный профиль, с запада на восток			
Невьянск	520,0 ± 92,2 в	15,8 ± 3,8 б	35495,3 ± 6034,2 в
Слюдянка	544,4 ± 91,3 вг	19,7 ± 5,1 г	53000,0 ± 9010,0 г
Северобайкальск	406,0 ± 76,6 б	16,4 ± 5,0 бв	28257,1 ± 4803,7 бв
Кедр сибирский, высотный профиль на Западном Саяне, снизу вверх			
Абаза	641,8 ± 109,2 г	17,7 ± 3,7 вг	54949,0 ± 9341,3 г
Граница леса	380,0 ± 85,1 аб	14,5 ± 4,5 аб	18990,0 ± 4121,0 аб

По числу и глубине биотических повреждений экотипы кардинально различались. Все деревья были заселены сибирским кедровым хермесом в разной степени (табл. 3). Северные, восточные и высокогорный экотипы были заселены больше остальных, местный, западный и центральные экотипы были заселены слабо, а на южном и низкогорном экотипах были обнаружены лишь единичные колонии. Степень заселения хермесом сохранялись на одном уровне в течение всего срока наблюдений. Помимо хермеса, деревья из нескольких экотипов поражались не идентифицированными пока микромицетами. В 2023 г. наблюдались наиболее сильные повреждения, включающие пожелтение хвои, частичное или полное усыхание побегов, вплоть до отмирания части кроны, а в единичных случаях и гибель всего дерева. Больше всего от микромицетов пострадали северные и высокогорный экотипы, а также небольшая часть деревьев из самого восточного экотипа.

Таблица 3

Повреждения экотипов кедров сибирского и кедрового стланика сибирским кедровым хермесом и микромицетами

Название экотипа	Доля заселенных хермесом деревьев, %	Степень заселения хермесом, баллов	Доля пораженных микромицетами деревьев, %	Глубина повреждений дерева микромицетами, %
Кедр сибирский, широтный профиль на Западно-Сибирской равнине, с юга на север				
Томск	100	2	0	–
Ноябрьск	100	3	80	10–50
Уренгой	100	3	95	20–100
Кедр сибирский, долготный профиль, с запада на восток				
Невьянск	100	1	0	–
Слюдянка	100	1	0	–
Северобайкальск	100	2	10	5–15
Кедр сибирский, высотный профиль на Западном Саяне, снизу вверх				
Абаза	100	1	0	–
Граница леса	100	3	100	50–80

Оценка жизненного состояния деревьев показала, что деревья местного, а также низкогорного, самого южного и западного экотипов характеризовались как здоровые, и имели высшую балловую оценку. Экотип из середины широтного профиля оценивался в 1–2 балла. Оценка северных и восточного экотипов варьировала от 2 до 3, а у самого северного и высокогорного экотипов 3–5 баллов.

Таким образом, экотипы кедров сибирского существенно различались по соотношению продуктивности и устойчивости к вредителям и патогенам (рис. 1). Северные и высокогорный экотипы имели самую низкую продуктивность и устойчивость, а центральные экотипы – среднюю и среднюю или высокую устойчивость. Остальные экотипы, в том числе местный, имели как высокую продуктивность, так и высокую устойчивость.

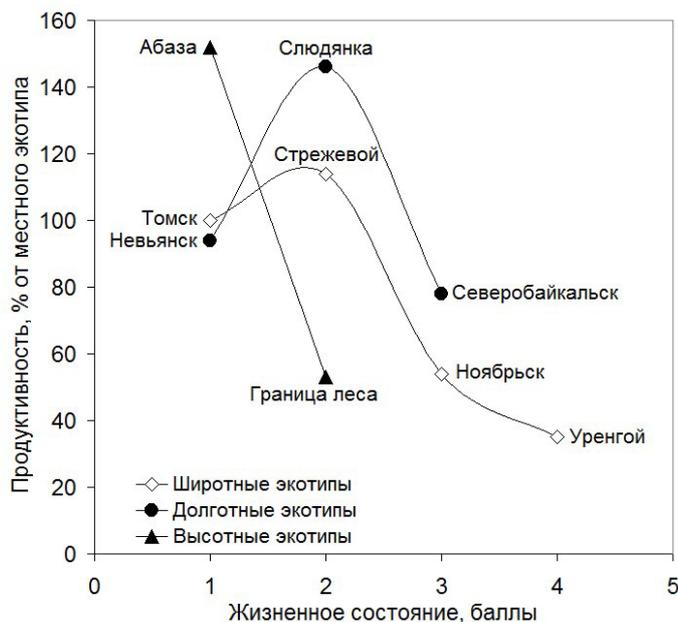


Рис. 1. Соотношение продуктивности, выраженной в долях от объема ствола местного экотипа (Томск), и жизненного состояния у разных экотипов кедров сибирского.

Если в естественных условиях компромисс продуктивности и устойчивости обычно соблюдается, то в случае перемещенных экотипов оба эти признака будут модифицированы под влияние новых факторов среды. Продуктивность в первую очередь изменяется под влиянием нового климата и фотопериодического режима, т.к. обычно перемещенные экотипы хуже адаптированы к местному климату и не способны так полно использовать его ресурсы, как местный (Joshi et al., 2001). Однако, в настоящее время в связи с изменением климата экотипы из более теплых мест могут быть даже лучше приспособлены к местным условиям, чем сам местный экотип (Rehfeldt et al., 2014). Нечто подобное наблюдалось у кедров сибирского на примере южного и низкогорного экотипа, тогда как северные и высокогорный экотипы явно были хуже адаптированы к местному климату. Возможно, именно вследствие общего ослабления деревьев северные и высокогорный экотипы были более подвержены поражению вредителями и патогенами.

**Благодарности.** Работа выполнена в рамках государственной бюджетной темы № 121030900196-8.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Авров Ф. Д. Экология и селекция лиственницы // Проблемы региональной экологии, 1996. – Вып. 7. – 214 с.  
 Алексеев В. А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение, 1989. – № 4. – С. 51–57.  
 Жук Е. А., Горошкевич С. Н. Факторы внутривидовой дифференциации кедров сибирского вдоль широтного и высотного профилей // Хвойные бореальной зоны, 2012. – Т. 27, № 3–4. – С. 61–66.  
 Кривец С. А., Корвинская Е. Н. Экология сибирского кедрового хермеса в селекционных культурах кедров сибирского в Томской области // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии, 2009. – № 187. – С. 159–167.  
 Кузнецова Г. В. Опыт создания клоновой плантации кедровых сосен в Красноярской лесостепи // Хвойные бореальной зоны, 2007. – Т. 24, № 2–3. – С. 217–224.

- Climent J., Prada M. A., Calama R., Chambel M. R., de Ron D. S., Alía R.** To grow or to seed: ecotypic variation in reproductive allocation and cone production by young female Aleppo pine (*Pinus halepensis*, Pinaceae) // American Journal of Botany, 2008. – Vol. 95, № 7. – P. 833–842.
- Cremer K. W.** Relations between reproductive growth and vegetative growth of *Pinus radiata* // Forest Ecology and Management, 1992. – Vol. 52, № 1–4. – P. 179–199.
- Joyce D. G., Lu P., Sinclair R. W.** Genetic Variation in height growth among populations of Eastern white pine (*Pinus strobus* L.) in Ontario // Silvae Genetica, 2002. – Vol. 51, № 4. – P. 136–142.
- Joshi J., Schmid B., Caldeira M. C., Dimitrakopoulos P. G., Good J., Harris R.** Local adaptation enhances performance of common plant species // Ecology Letters, 2001. – Vol. 4. – P. 536–544.
- Koenig W. D., Knops J. M.** Patterns of annual seed production by Northern Hemisphere trees: a global perspective // American Naturalist, 2000. – Vol. 155, № 1. – P. 59–69.
- Lind E. M., Borer E., Seabloom E., Adler P., Bakker J. D., Blumenthal D. M., Crawley M., Davies K., Firn J., Gruner D. S., Harpole W. S., Hautier Y., Hillebrand H., Knops J., Melbourne B., Mortensen B., Risch A. C., Schuetz M., Stevens C., Wragg P. D.** Life-history constraints in grassland plant species: a growth-defence trade-off is the norm // Ecology Letters, 2013. – Vol. 16, № 4. – P. 513–521.
- Liu Y., Erbilgin N., Cappa E. P., Chen C., Ratcliffe B., Wei X., Klutsch J. G., Ullah A., Azcona J. S., Thomas B. R., El-Kassaby Y. A.** Decoupling of height growth and drought or pest resistance tradeoffs is revealed through multiple common-garden experiments of lodgepole pine // Evolution, 2023. – Vol. 77, № 3. – P. 893–906.
- McKown A. D., Guy R. D., Quamme L., Klápště J., La Mantia J., Constabel C. P., El-Kassaby Y. A., Hamelin R. C., Zifkin M., Azam M. S.** Association genetics, geography and ecophysiology link stomatal patterning in *Populus trichocarpa* with carbon gain and disease resistance trade-offs // Molecular Ecology, 2014. – Vol. 23, № 23. – P. 5771–5790.
- Obeso J. R.** The costs of reproduction in plants // New Phytologist, 2002. – Vol. 155, № 3. – P. 321–348.
- Puentes A., Zhao T., Lundborg L., Björklund N., Borg-Karlson A.-K.** Variation in methyl jasmonate-induced defense among Norway spruce clones and trade-offs in resistance against a fungal and an insect pest // Frontiers of Plant Science, 2021. – Vol. 12, article 678959.
- Rehfeldt G. E., Leites L. P., Bradley St Clair J., Jaquish B. C., Sáenz-Romero C., López-Upton J., Joyce D. G.** Comparative genetic responses to climate in the varieties of *Pinus ponderosa* and *Pseudotsuga menziesii*: clines in growth potential // Forest Ecology and Management, 2014. – Vol. 324. – P. 138–146.
- Skulason B., Hansen O. K., Nielsen U. B.** Provenance variation in phenology and frost tolerance in Subalpine fir (*Abies lasiocarpa*) planted in Denmark and Iceland // Forests, 2018. – Vol. 9, article 17.
- Torres-Sánchez E., Menéndez-Gutiérrez M., Villar L., Díaz R.** The effects of provenance, climate, and chemical defense on the resistance of *Pinus pinaster* Aiton to *Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner and Buhner) // Annals of Forest Science, 2023. – Vol. 80, article 33.
- Vasey G. L., Urza A. K., Chambers J. C., Pringle E. G., Weisberg P. J.** Clinal variations in seedling traits and responses to water availability correspond to seed-source environmental gradients in a foundational dryland tree species // Annals of Botany, 2023 – Vol. 132, № 2. – P. 203–216.
- Zhuk E. A., Goroshkevich S. N.** Growth and reproduction in *Pinus sibirica* ecotypes from Western Siberia in a common garden experiment // New Forests, 2018. – Vol. 49. – P. 159–172.
- Zhuk E.** Shoot structure variation in latitudinal and longitudinal ecotypes of *Pinus sibirica* in a common garden experiment // FORESTIST, 2020. – Vol. 70, № 2. – P. 160–165.