УДК 630. 228.7:582.475.4(571.51)

Радиальный рост прививок кедровых сосен (Pinaceae) в условиях красноярской лесостепи

Ю.А. Дарикова^{а*}, Е.А. Ваганов^а,
Г.В. Кузнецова^б, А.М. Грачев^а

^а Сибирский федеральный университет,
Россия 660041, Красноярск, пр. Свободный, 79

^б Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН,
Россия 660036, Красноярск, Академгородок, 50, стр. 28

Received 29.03.2012, received in revised form 15.03.2013, accepted 22.03.2013

Проведен анализ радиального роста и климатического отклика гетеропластических прививок кедра сибирского (Pinus sibirica Du Tour) и кедра европейского (Pinus cembra L.) трех климатипов, привитых на подвой сосны обыкновенной (Pinus sylvestris L.). Радиальный прирост прививок кедра сибирского по сравнению с кедром европейским на 23 % выше, что является следствием их видовых особенностей. Радиальный прирост подвоя сосны обыкновенной зависит от вида привоя: прирост P. sylvestris (подвой для кедра сибирского) выше прироста контрольных деревьев на 20 % у климатипа Сургут и на 15 % – у климатипа Емельяново, в то время как прирост по диаметру сосны обыкновенной (подвой для кедра европейского) на 10 % меньше, чем у контрольного древостоя (непривитых деревьев). Это можно рассматривать как результат влияния привоя. Анализ климатического отклика привоя и подвоя показывает, что их реакция на температуру воздуха идентична реакции контрольных деревьев (положительная связь с температурой апреля). Однако при удалении из анализа компоненты, представляющей собой климатическую реакцию контрольных деревьев, отмечены иные тенденции: у подвоев отсутствует климатический отклик, а индексы прироста привоев положительно коррелируют с температурой осеннего периода предыдущего года и отрицательно – с температурой апреля–мая текущего года роста.

Ключевые слова: привой, подвой, кедр сибирский, кедр европейский, сосна обыкновенная, ширина годичного кольца, климатический сигнал.

Введение

Многообразие ценных признаков кедровых сосен предопределяет создание прививоч-

ных плантаций различного целевого назначения – для получения древесной и недревесной продукции. Наряду с созданием плантаций

из клонов деревьев кедра сибирского местных популяций целесообразно закладывать и плантации, содержащие коллекции особей вида из разных местопроизрастаний их ареала, а также деревьев близкородственных видов. Создание таких плантаций позволяет решать и ряд других вопросов из области биологии древесных видов и их семеноводства – изучение биологии репродуктивного процесса, интродукции видов, степени совместимости между компонентами прививок в определенных климатических условиях (Кузнецова, 2003, 2007; Титов, 2004; Жук, 2011).

Годичные кольца, ежегодно формирующиеся в стволах древесных растений, являются хорошими индикаторами изменчивости сезонных и погодичных условий роста древесных растений. Тем не менее остается нерешенным вопрос взаимодействия генетически детерминированных и контролируемых внешними условиями механизмов в процессе формирования древесных колец. Поэтому особый интерес представляют гетеропластические прививки растений как объект исследования механизмов, лежащих в основе регуляции системы, интегрирующей два различных генома.

Накопленный опыт создания клоновых плантаций хвойных видов выявил как общие, так и частные особенности развития прививок. Поскольку прививка представляет собой сочетание двух генетически различных организмов (привоя и подвоя), естественно, возникает вопрос о степени сохранности прививок, взаимовлиянии компонентов прививки.

Согласно наблюдениям Г.В. Кузнецовой в 2010 году за сохранностью прививок кедровых сосен, произрастающих на прививочной плантации в Погорельском боре Красноярского края, наиболее выживаемыми являются прививки, созданные черенками кедра сибирского. При этом самая высокая выжи-

ваемость у местного климатипа (емельяновского) – 55 %, средняя – у сургутского климатипа – 42 %. Менее сохранны прививки кедра европейского карпатского климатипа, у которых выживаемость составляет 22 %. В связи с этим возник интерес к более подробному исследованию роста данных прививок, которое позволит выявить факторы, влияющие на продолжительность жизни прививок.

Особенности роста и развития прививок кедра сибирского, произрастающего в Погорельском боре Красноярского края, изучались ранее (Кузнецова, 2001, 2003, 2007; Кузнецова и Савва, 2004, Савва и др., 2004). В данной работе в анализ радиального роста прививок кедра сибирского наряду с ранее анализированными данными вошли и данные, полученные в другие годы (2002–2010). Также включен анализ радиального роста прививок кедра европейского, произрастающего на той же плантации. Сравнение двух видов кедра дало возможность рассмотреть интенсивность роста подвоя в зависимости от вида привоя.

Согласно экспериментальным данным о влиянии подвоя на изменение роста привоя, межвидовые прививки кедра сибирского (*Pinus sibirica*), где в качестве подвоя использовалась сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*), растут более интенсивно по сравнению с внутривидовыми прививками. При этом показатели прироста по длине на 25.5 %, а диаметру ствола – 56.7 % были выше у кедра, привитого на сосну (Матвеева и Кичкильдеев, 2006). Влияние подвоев *P. sylvestris* на рост привоев *P. sibirica* было установлено еще в работе Северовой (1958), где стволовая продуктивность привитых деревьев кедра сибирского в 6–10 раз превышала таковую одновозрастных саженцев, произрастающих в тех же условиях.

Привои *P. cembra*, соединенные с подвоем *P. sylvestris* и *P. griffithii*, имели высокие

показатели по таким признакам, как прирост по высоте ствола, форма кроны, длина и цвет хвои. В то же время на подвоях своего вида и видов *P. nigra* и *P. strobus* у привоев *P. cembra* отмечались низкие значения перечисленных параметров (Holzer, 1970). Привои сосны болотистой (*P. elliotii*) на подвоях близкородственных видов росли быстрее, чем на подвоях более отдаленных в филогенетическом отношении видов (Schmidtling, 1986).

Результаты межвидового прививания, при котором рост привоев замедлялся (например, привоев *P. patula* на подвоях *P. radiata*), объяснялись проявлением несовместимости между компонентами прививки (Dyson, 1975). Влияние подвоя на привой может приводить к повышению показателя по одному из признаков при ухудшении показателей другого признака. Например, раннее формирование стробил при уменьшении прироста по высоте ствола наблюдалось у сосны ладанной, привитой на подвой сосны густоцветковой (*Pinus densiflora*) (Schmidtling, 1983).

Под влиянием подвоев *P. sylvestris* у *P. sibirica* наблюдался и высокий прирост, и активное семеношение, которое достигало максимума на 20-й год после выполнения прививки (Северова, 1958; 1968).

Практически отсутствуют работы о влиянии привоя на подвой для хвойных видов деревьев. Поэтому представляло интерес провести оценку влияния генотипа привоя *Pinus sibirica* и *Pinus cembra* на радиальный рост подвоя *P. sylvestris*. Также задачей работы был поиск ответа на вопрос: имеет ли климатическую обусловленность составляющая годичного прироста, представляющая собой повышенный прирост привоя и подвоя, обусловленный их взаимодействием? В отношении практической значимости важно выявить наиболее совместимые комбинации кедровых сосен, которые будут наиболее

перспективными при создании прививочных плантаций.

Материалы и методы

Объектом исследования являлись привитые на сосне обыкновенной (*Pinus sylvestris*) деревья сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica*) (называемой далее кедром сибирским) и сосны кедровой европейской (*Pinus cembra*) (далее называемой кедром европейским). Прививки кедровых сосен были созданы в 1963–1965 гг. в Красноярской лесостепи на территории экспериментального опытного хозяйства Погорельской бор (56°22' с.ш., 92°57' в.д). В данном районе климат резко-континентальный, годовая норма осадков составляет 410 мм, среднегодовая температура 1.3°C, сумма температур выше 5 °C составляет 1968, средняя продолжительность вегетационного периода 149 дней, начало которого приходится на последнюю декаду мая, а конец – начало сентября.

Для сравнительного анализа были использованы привитые деревья кедра сибирского двух климатипов – местного емельяновского (Красноярский край) *P. sibirica* (ЕМ) и сургутского из Тюменской области *P. sibirica* (СУ), а также кедра европейского карпатского климатипа (из Ивано-Франковской области Украины) *P. cembra*. Каждая из трех групп представлена пятью деревьями.

В качестве контрольных деревьев были использованы непривитые деревья сосны обыкновенной из естественного насаждения и интродуцированные культуры сосны кедровой сибирской, произрастающие рядом с прививочной плантацией, т.е. в сходных экологических и климатических условиях с привитыми деревьями. Контрольные группы включали по десять деревьев. Мы не включили в качестве контроля деревья кедра европейского, так как не существует его плантаций в райо-

не произрастания привитых деревьев. Между контрольными и привитыми деревьями были небольшие возрастные отличия. Средний возраст составил 43-45 лет у привитых деревьев и контрольного древостоя сосны обыкновенной и 35 лет у контрольных деревьев кедра сибирского. Учитывая, что контрольный древостой кедра сибирского более молодой, мы использовали для сравнения с этой группой деревьев в анализе абсолютного прироста только пятнадцать последних лет роста – годы минимального влияния возраста на рост деревьев. Однако в анализе древесно-кольцевых хронологий мы рассматривали одинаковый для всех древостоев период: с 1976 по 2010.

Керны древесины привоя и подвоя отбирались возрастным буром по двум радиусам на расстоянии 15 см вверх и вниз от зоны срастания. Подготовка кернов древесины к измерению ширины годичных колец (ШГК) проводилась согласно методике Шиятова и соавторов (2000). ШГК измеряли с точностью до 0.01 мм с помощью установки «Lintab 3.0».

В оценке климатического отклика, для того чтобы элиминировать влияние на радиальный прирост факторов неклиматической природы (возраст, конкурентные отношения, воздействие почвенно-грунтовых условий и др.), проводился детрендинг исходных кривых прироста с помощью сплайн-функции (полиномы третьей степени). Ширина годичных колец индексировалась для каждой индивидуальной хронологии путем деления измеренного значения ШГК на аппроксимированное. Детально процедура математической обработки данных изложена в Cook et al. (1990). Из статистических характеристик определялись коэффициенты синхронности и чувствительности, средний индекс ШГК, стандартное отклонение, отношение сигнала к шуму, доля дисперсии, обусловленная первой компонентой, и автокорреляция

первого порядка (Шиятов, 1986; Ваганов и др., 1996). Отношение сигнала к шуму (SNR) характеризует отношение изменчивости, общей для всех хронологий (nR), к индивидуальной изменчивости, различной для каждой хронологии (R), и описывается формулой

$$SNR = n \cdot R / (1 - R),$$

где n – число индивидуальных хронологий (Cook et al., 1990). Величина стандартного отклонения характеризует амплитуду погодичной изменчивости прироста. Чувствительность к климатическим условиям отражает колебания ширины годичных колец год от года, показывая, в какой степени рост отдельных видов подвержен влиянию внешних факторов. Автокорреляция показывает влияние условий предыдущего года. Удаление возрастного тренда, расчет индексированных значений ШГК и статистических характеристик проводилось при помощи программы ARSTAN (Holmes, 1983).

Для оценки климатического отклика использовались среднемесячные данные по температуре и осадкам ближайшей метеостанции (пос. Сухобузимское Красноярского края), расположенной в 20 км от места сбора образцов на высоте 164 м н.у.м. Оценка пропущенных с августа 2001 года по сентябрь 2010 метеоданных (вследствие прекращения работы метеостанции) проводилась при помощи линейной регрессии с использованием данных метеостанции Красноярск, расположенной в 40 км от Погорельского бора. Расчет коэффициентов корреляции ШГК с температурой и осадками (при этом использовались индексированные значения остаточных хронологий, у которых удалена автокорреляция и возрастной тренд), а также дисперсионный анализ проводили в программе Statistica 8.0 (Боровиков, 2001).

В данной работе был применен новый подход для анализа климатического отклика привитых деревьев. Исходили из того, что индекс ширины годичного кольца привоя или подвоя ($Ind_{\text{шгк}}$) включает в себя несколько составляющих:

$$Ind_{\text{шгк}} = Ind_{\text{шгк}}(\text{климат}) + \\ + Ind_{\text{шгк}}(\text{прививка}) + \delta,$$

где $Ind_{\text{шгк}}(\text{климат})$ представляет собой закрепленную реакцию исходных (контрольных) деревьев на климатические факторы, $Ind_{\text{шгк}}(\text{прививка})$ обусловлена влиянием привоя на подвой или наоборот, δ – случайная (необъясненная) компонента. Возникает вопрос, есть ли в составляющей $Ind_{\text{шгк}}(\text{прививка})$ климатическая составляющая? Чтобы выяснить это, была выполнена соответствующая математическая процедура (Магда и др., 2011). На первом этапе индексированные значения ШГК были преобразованы в z-scores (линейная трансформация) для уравнивания средних значений и дисперсии временных рядов. Далее из индексированной хронологии привоя или подвоя вычиталась соответствующая индексированная хронология контрольных деревьев (для подвоя – хронология по сосне, для привоя – по кедру). И в завершение полученные «разностные» хронологии проверяли на наличие корреляции с климатическими факторами, так же как и исходные индексные хронологии.

Выполнен дисперсионный анализ для выявления различий в приросте ШГК групп деревьев.

Результаты

Для всех привитых деревьев характерно превышение радиального прироста привоя над подвоем для большинства лет роста (рис. 1). В отдельные годы подвой перерас-

тает привой. Данные годы не совпадают между видами и климатипами, что может говорить в пользу того, что эти различия детерминируются не одним, а несколькими факторами. Разница в ШГК между привоем и подвоем варьирует в среднем между -0.05 и +1.1 мм у *P. sibirica* (ЕМ) и *P. cembra*, а у *P. sibirica* (СУ) между -0.05 и +0.6 (рис. 1). В среднем ШГК привоя превышает ШГК подвоя на 0.07 мм у *P. sibirica* (СУ), на 0.25 мм у *P. sibirica* (ЕМ) и на 0.27 у *P. cembra* (табл. 1).

Кривые разности значений ШГК привоя и подвоя заметно варьируют по годам. Тем не менее три представленные на рис. 1 кривые не показывают значимой связи между собой, за исключением *P. cembra* и *P. sibirica* (ЕМ) ($r=0.55$, $p<0.05$). Так, коэффициент корреляции между кривыми *P. sibirica* (СУ) и *P. sibirica* (ЕМ) равен 0.28, а соответствующее значение для *P. sibirica* (СУ) и *P. cembra* составляет 0.30.

У *P. sibirica* (ЕМ) и *P. cembra* привой превышает подвой в радиальном приросте на протяжении всего периода роста, что в процентном выражении составляет 13 и 11.6 % соответственно. У *P. sibirica* (СУ) наблюдается равномерный прирост по диаметру (рис. 2). По сравнению с обоими климатипами *P. sibirica* *P. cembra* имеет подавленный прирост как привоя, так и подвоя. При этом в среднем показатели ШГК привоя *P. cembra* на 0.5 мм, а подвоя на 0.6 мм ниже соответствующих компонентов прививки *P. sibirica* (табл. 1), а радиальный прирост как привоя, так и подвоя меньше на 23 %.

Учитывая, что контрольный древостой кедр сибирского моложе контрольного древостоя сосны обыкновенной на 8-13 лет, целесообразно было сравнить их ШГК за последние 15 лет, т.е. когда влияние возраста на рост

Рис. 1. Разница (мм) в ширине годичного кольца (ШГК) между привоем и подвоем у климатипов прививок *P. sibirica* и *P. cembra*

Таблица 1. Статистические характеристики компонентов прививок *P. sibirica* (климатипов Сургут, Емельяново) и *P. cembra*

Климатип	Компонент прививки	Статистическая характеристика						
		Стандартное отклонение	Коэффициент синхронности, %	Коэффициент чувствительности	Автокорреляция 1-го порядка	Отношение сигнала к шуму	Доля дисперсии, объясненная 1-й компонентой, %	Среднее значение ШГК*, мм
<i>P. sibirica</i> (CY)	Привой	0.14	77	0.13	0.22	5.4	49	2.30±0.44
	Подвой	0.16	81	0.17	0.23	9.4	56	2.23±0.39
<i>P. sibirica</i> (ЕМ)	Привой	0.14	86	0.17	0.36	11	64	2.37±0.55
	Подвой	0.16	82	0.19	0.29	5.2	49	2.12±0.55
<i>P. cembra</i>	Привой	0.16	82	0.18	0.22	8.4	58	1.83±0.46
	Подвой	0.19	82	0.20	0.19	8.2	55	1.56±0.37
Контроль	<i>P. sibirica</i>	0.16	77	0.14	0.20	8.8	41	1.20±0.62
Контроль	<i>P. sylvestris</i>	0.11	79	0.13	0.21	6.1	48	1.85±0.47

*Средние значения ШГК контрольных деревьев *P. sibirica* рассчитаны за последние 15 лет роста, тогда как всех остальных – за весь рассмотренный период (35 лет).

Рис. 2. Радиальный прирост привоя (сплошная линия) и подвоя (пунктирная линия) у климатипов прививок *P. sibirica* (ЕМ) и (СУ) и *P. cembra*

было минимальным. Оказалось, что в среднем ШГК непривитых деревьев сосны больше ШГК непривитых деревьев кедра на 0.65 мм (табл. 1). Однако при сравнении контрольных деревьев с привитыми отмечается противоположный результат: прирост привоя кедровых сосен (за исключением *P. sibirica* (СУ)) превышает прирост подвоя сосны обыкновенной по ШГК на протяжении большинства лет роста (рис. 1, 2). Очевидно, что это свидетельствует о взаимном влиянии компонентов прививки друг на друга.

Радиальный прирост сосны обыкновенной, которая является подвоем для кедра сибирского, превышает прирост контрольного древостоя на 20 % у *P. sibirica* (СУ) и на 15 % – *P. sibirica* (ЕМ), а спустя 35 лет после выполнения прививания начинает подавляться (рис. 3). Сосна обыкновенная, будучи подвоем для кедра европейского, по ШГК превосходит контрольные деревья в течение примерно первых 17 лет после прививания, после чего

наблюдается противоположное соотношение роста (рис. 3).

Результаты дисперсионного анализа показывают, что фактор принадлежности к привою или подвою обуславливает достоверные различия в приросте (ШГК) компонентов прививок у *P. sibirica* (ЕМ) (критерий Фишера $F=16.8$, $p<0.001$) и *P. cembra* ($F=8.7$, $p=0.003$) при доверительном интервале 0.95. У *P. sibirica* (СУ) отсутствуют различия в радиальном приросте между привоем и подвоем ($F=1.2$, $p=0.27$). Вариация ширины годичного кольца, обусловленная видовой принадлежностью, также статистически достоверна ($F=182.4$, $p<0.001$). Различия в ШГК между привитыми деревьями и деревьями контрольного древостоя статистически значимы ($F=24.4$ и 57.6 при $p<0.001$ для *P. sylvestris* и *P. sibirica* соответственно).

Чувствительность к климату подвоя сосны обыкновенной у всех групп превышает чувствительность контрольного древостоя

Рис. 3. Сравнение погодичной изменчивости ШГК у *P. sylvestris*: 1 — подвоя для *P. sibirica*, 2 — подвоя для *P. cembra*, 3 — контрольного древостоя

сосны обыкновенной (табл. 1), так же как и чувствительность привоя кедр превышает чувствительность контрольного кедрового древостоя, за исключением *P. sibirica* (СУ). У всех групп чувствительность прироста подвоя выше, чем привоя. Отмечается тенденция увеличения чувствительности как привоя, так и подвоя для более южного климатипа (Карпаты) по сравнению с северным (Сургут), тогда как средние значения ширины годичного кольца имеют обратную тенденцию. Автокорреляция 1-го порядка почти одинакова у всех хронологий, кроме *P. sibirica* (ЕМ), у которого показатели немного выше, чем у других хронологий (табл. 1). Отношение сигнала к шуму (5-11), т.е. показатель согласованности индивидуальных хронологий, и стандартное отклонение (0.11–0.19) свидетельствуют о том, что полученные хронологии содержат общий сигнал в основном климатической природы. Доля дисперсии, объясненная первой компонентой, варьирует от 41 до 64 % для полученных хронологий.

Индексированные древесно-кольцевые хронологии приведены на рис. 4. Кедр и сосна как привитых, так и контрольных деревьев показывают хорошую синхронность. Коэффициенты корреляции между индексированными

значениями ШГК кедр (привоев) и сосны (подвоев) при $p < 0.05$ у всех групп (0.63–0.64) выше, чем между контрольными деревьями кедр и сосны (0.55). Такая тесная корреляция может быть результатом взаимодействия привоя с подвоем, направленного на достижение согласованности в совместном росте. Корреляция индексированных кривых привоев кедр с контрольным кедровым древостоем наиболее слабая у *P. sibirica* (СУ) (0.18), в то время как у *P. sibirica* (ЕМ) и *P. cembra* коэффициенты равны 0.55 и 0.57 соответственно. Почти такая же связь наблюдается у индексированных хронологий подвоев сосны обыкновенной с обобщенной хронологией контрольного соснового древостоя ($r = 0.37$; 0.51; 0.55 в зависимости от принадлежности привоев, соединенных с подвоями, климатипу и виду). Наблюдается довольно высокая синхронность между индивидуальными хронологиями в каждой группе (77–86 %). Следовательно, индивидуальные кривые прироста хорошо согласованы.

Корреляционный анализ индексов ШГК исходных хронологий с температурой и осадками выявил, что на увеличение прироста подвоя значимое влияние оказывает повышение температуры апреля (рис. 5). Это

Рис. 4. Индексированные древесно-кольцевые хронологии (сплошная линия – кедр (привой), пунктирная – сосна (подвой)) у *P. sibirica* климатипов Емельяново (ЕМ) и Сургут (СУ), *P. cembra*, а также контрольных деревьев *P. sibirica* (сплошная линия) и *P. sylvestris* (пунктирная)

также отмечается и на привое, однако не так явно. В случае индексированных разностных хронологий наблюдается совершенно контрастная картина: подвой сосны не имеет значимых корреляционных коэффициентов ни с температурой, ни с осадками, т.е. $ind_{шгк}$ (прививка) не содержит климатической компоненты. В то же время $ind_{шгк}$ (прививка) привоя содержит явную климатически зависимую компоненту. Это положительная реакция радиального прироста на температуру воздуха осеннего периода предыдущего года и отрицательная на температуру мая (а для *P. sibirica* (СУ) – апреля–мая) текущего года роста. У исходных хронологий привоя кедра

прослеживается только слабо выраженная тенденция влияния майской температуры, но при вычитании компоненты, представляющей собой климатическую реакцию контрольных деревьев, выявлена тесная связь с данным фактором. Таким образом, разность между индексами радиального прироста привоя и контроля увеличивается при росте температур апреля–мая (рис. 5).

Обсуждение

Сравнительный анализ привитых деревьев кедровых сосен показывает наиболее благополучный «сценарий» совместного роста привоя и подвоя у *P. sibirica* сургут-

Рис. 5. Коэффициенты корреляции с температурой (линии) и осадками (столбцы) индексов ШГК контрольных деревьев сосны и кедра (1); индексированных исходных хронологий (2А, 2Б) и индексированных разностных хронологий (3А, 3Б): А – сосна (подвой), Б – кедр (привой). * – Коэффициенты, значимые при $p < 0.05$. Сент_Р, нояб_Р – указывает на месяцы предыдущего года

ского климатипа, где наблюдается сбалансированность в радиальном приросте за счет поочередного превышения ширины годичного кольца компонентов прививки и вследствие этого более равномерный прирост по диаметру. Неодинаковый ритм роста привоев *P. cembra* и *P. sibirica* емельяновского климатипа с подвоем сосны обыкновенной объясняется тем, что в естественных условиях кедр сибирский и кедр европейский растут медленнее сосны. Если до определенного возраста (в зависимости от вида привоя) привой и подвой развиваются согласованно, то со временем у подвоя сосны, согласно его физиологическому ритму, начинается снижение активности роста, в то время как привой кедров еще активно растет, в результате чего проявляется несовместимость компонентов прививки. Разный ритм роста компонентов прививки является одной из причин их несовместимости (Кузнецова и др., 2001).

Будучи компонентом прививки, кедр сибирский опережает в росте сосну обыкновенную, несмотря на то что, как известно, *P. sylvestris* более быстрорастущий вид по сравнению с *P. sibirica*, и наши результаты по абсолютному приросту за те годы, когда влияние возраста на рост минимально, это подтверждают. Также наши данные показывают, что радиальный прирост привитых деревьев кедров сибирского выше прироста контрольных (непривитых) деревьев. Ранее полученные данные (Северова, 1958; 1968; Савва и др., 2004) также показали, что привои кедров сибирского растут быстрее, чем кедр сибирский, выращиваемый из семян. Быстрый рост привоев кедров сибирского объясняется тем, что корневая система подвоя играет существенную роль в росте привоя. Ряд качеств, присущих сосне обыкновенной (быстрый рост, устойчивость к климатиче-

ским условиям, неприхотливость к почвенным условиям, приспособленность к данным условиям произрастания), делают ее подходящим подвоем для кедров сибирского и тем самым способствуют его благоприятному росту.

Пониженный прирост прививок кедров европейского по сравнению с прививками кедров сибирского может быть обусловлен фенологическими особенностями: в условиях Красноярского края *P. cembra*, в отличие от *P. sibirica*, позже вступает в фазу вегетации. Разница в датах начала вегетации между данными видами в отдельные годы колеблется от 8 до 20 дней в зависимости от погодных условий весны (Кузнецова, 2007). Такое расхождение в датах инициации камбиальной активности вызвано фенологическими особенностями данных видов кедров: для вступления в фазу вегетации для *P. sibirica* необходимая сумма положительных температур выше 5 °C составляет 1823–2015, а для *P. cembra* значительно больше – 2200–2350 (Лесосеменное..., 1982). Можно предположить, что при этом наступление периода активного роста подвоя сосны обыкновенной также задерживается, поскольку, лишенный ствольной апикальной меристемы, подвой не получает гормональных стимуляторов роста в тот период, когда «включается» программа вступления в фазу вегетации. Несмотря на то что кедр европейский не предрасположен к росту в условиях резко-континентального климата (черенки данного вида кедров были привезены из Карпат, для которых характерен более мягкий климат и расположение на высоте 1500–2000 м над уровнем моря), климатический отклик привоев *P. cembra* и *P. sibirica* очень сходен.

Ослабленный рост *P. sylvestris*, являющийся подвоем для *P. cembra*, может быть следствием влияния генотипа привоя. От-

сутствие у подвоя собственной фотосинтетической системы делает его зависимым от привоя. Поступление в подвой органических веществ, служащих строительным материалом для формирования годичных колец, находится в зависимости от метаболической активности привоя.

Прививки кедров сибирского емельяновского и сургутского происхождения превосходят по росту контрольный древостой, что свидетельствует о положительном влиянии подвоя *P. sylvestris*. Различие в процентном соотношении выживших деревьев данных климатипов можно приписать к технике выполнения прививки. Постепенная гибель деревьев может быть связана с влиянием компонентов прививки друг на друга, следствием которого является интенсификация роста привоя и перерастание им подвоя, приводящее к разрыву проводящих тканей.

О вкладе климатической составляющей в неоднородность радиального прироста привоя и подвоя необходимо отметить следующее. Индексированные хронологии подвоя выявили реакцию, аналогичную таковой у контрольных (непривитых) деревьев сосны. У «разностных» хронологий подвоя отсутствовали закономерные изменения в ответ на влияние климатических факторов. Индексированные хронологии привоя по климатической реакции также хорошо согласуются с контрольными (непривитыми) деревьями, а разностные хронологии показывают, что в динамике радиального прироста есть значимая составляющая, обусловленная влиянием подвоя. Эта составляющая характеризуется значимым положительным влиянием температуры осени предыдущего года и отрицательным влиянием повышения температуры в мае текущего года роста, что характерно для климатической реакции древесных растений через почвен-

ные условия и рост корневой системы (Сидорова, 2003).

Заключение

Анализ роста и погодичной изменчивости привитых деревьев кедров сибирского (*P. sibirica*) и европейского (*P. cembra*), произрастающих в условиях Красноярской лесостепи, показал, что прививание усиливает рост как привоя, так и подвоя по сравнению с контрольными (непривитыми) деревьями соответствующих видов. При этом радиальный прирост подвоев сосны обыкновенной (*P. sylvestris*), соединенных с привоями *P. sibirica*, повышается на 20 % у деревьев сургутского климатипа и на 15 % – емельяновского. Привои *P. cembra*, имея менее высокий радиальный прирост (по сравнению с привоями *P. sibirica*), уменьшают и прирост подвоев сосны на 10 %.

Привои *P. sibirica* и *P. cembra* опережают подвой *P. sylvestris* по скорости радиального роста, что является причиной несовместимости между компонентами прививок. Наиболее благополучный совместный рост с подвоем сосны обыкновенной наблюдается у привоев *P. sibirica* климатипа Сургут. Менее высокий радиальный прирост кедров европейского по сравнению с кедром сибирским обусловлен генетическими особенностями данного вида и не связан с влиянием климатических факторов.

Климатическая реакция подвоев сосны обыкновенной аналогична реакции непривитых деревьев, при которой индексы прироста положительно коррелируют с температурой апреля. В отличие от подвоев привои имеют более сложную реакцию на климатические факторы. Она в основном обусловлена собственной климатической реакцией исходного климатипа, а также реакцией подвоя.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке аналитической ведомственной целевой программы Министерства образования и науки РФ и Федерального агентства по образованию «Развитие научного потенциала высшей школы» (проведение фундаментальных исследований в рамках тематического плана Сибирского федерального университета,

проект № 1.7.09 «Анализ основополагающих механизмов координации ростовых процессов первичных и вторичных меристем в морфогенезе древесных растений», руководитель академик Е.А. Ваганов), а также грантов № НШ-65610.2010.4 и РФФИ № 11-04-00033-а. Авторы выражают благодарность Ю.В. Савве за участие в дискуссии и обсуждении результатов.

Список литературы

1. Боровиков В.В. (2001) STATISTICA: искусство анализа данных на компьютере: для профессионалов. СПб.: Питер, 656 с.
2. Ваганов Е.А., Шиятов С.Г., Мазепа В.С. (1996) Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике. Новосибирск: Наука, 246 с.
3. Жук Е.А. (2011) Эколого-географическая дифференциация кедра сибирского: опыт исследования *ex situ*: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск.
4. Кузнецова Г.В. (2001) Особенности роста и развития кедровых сосен на лесосеменных объектах средней сибери: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск.
5. Кузнецова Г.В., Савва Ю.В. (2004) К вопросу о межвидовой несовместимости прививок кедра сибирского на сосну обыкновенную. Вестник Томск. гос. ун-та. 10: 45-46.
6. Кузнецова Г.В. (2003) Семеношение и качество семян клонов кедра сибирского разного происхождения на плантации в красноярской лесостепи. Лесоведение 6: 42-48.
7. Кузнецова Г.В. (2007) Опыт создания клоновой плантации кедровых сосен в красноярской лесостепи. Хвойные бореальной зоны 2-3: 217-224.
8. Лесосеменное районирование основных лесобразующих пород в СССР (1982) Под ред. Государственного комитета СССР по лесному хозяйству. М.: Лесная промышленность, 368 с.
9. Магда В.Н., Блок Й., Ойдупаа О.Ч., Ваганов Е.А. (2011) Выделение климатического сигнала на увлажнение из древесно-кольцевых хронологий в горных лесостепях Алтае-Саянского региона. Лесоведение 1: 28-37.
10. Матвеева Р.Н., Кичильдеев А.Г. (2006) Интенсивность роста 18-летнего привитого кедра сибирского (клон 91/55) в зависимости от вида подвоя. Хвойные бореальной зоны 2: 220-222.
11. Савва Ю.В., Яковлева А.Ю., Ваганов Е.А., Кузнецова Г.В. (2004) Реакция прививок кедра сибирского на изменения климатических факторов. Лесное хозяйство 5: 36-38.
12. Северова А.И. (1958) Прививки кедра сибирского на сосне. Институт леса АН СССР 3-8.
13. Северова А.И. (1968) Семеношение прививок хвойных пород. Лесное хозяйство 2: 58-62.
14. Сидорова О.В. (2003) Длительные изменения климата и радиальный прирост лиственницы на севере Средней Сибири и северо-востоке Якутии в позднем голоцене: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск.
15. Титов Е.В. (2004) Плантационное лесовыращивание кедровых сосен. Воронеж: ВГЛТА, 165 с.

16. Шиятов С.Г. (1986) Дендрохронология верхней границы леса на Урале. М.: Наука, 137 с.
17. Шиятов С.Г., Ваганов Е.А., Кирдянов А.В. и др. (2000) Методы дендрохронологии. Часть I. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации: учебно-метод. пособие. Красноярск: КрасГУ, 80 с.
18. Cook E.R., Briffa K.R., Shiyatov S.G., Mazepa V.S. (1990) Tree-ring standartization and growth-trend estimation. *Methods of Dendrochronology. Application in the Environmental Sciences*. Dordrecht, Netherlands: Kluwer, p. 104-123.
19. Dyson W.G. (1975) A note on dwarfing of *Pinus patula* grafts. *Silvae Genet.* 24: 60-61.
20. Holmes R.L. (1983) Computer – assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin* 44: 69-75.
21. Holzer K. (1970) Experiments in heteroplastic grafting of *Pinus cembra* L. *Silvae Genet.* 19: 164-170.
22. Schmidting R.C., Ronald C. (1983) Rootstock influences flowering, growth, and survival of loblolly pine grafts. *For. Sci.* 29(1): 117-124.
23. Schmidting R.C. (1986) The effect of genetically related rootstock on survival, growth and flowering in grafted slash pines. *Proc. IUFRO conference, a Joint Meeting of Working Parties on Breeding Theory, Progeny Testing and Seed Orchards*. Williamsburg, Virginia, p. 422-428.

Radial Growth of Siberian Pine Heterografts (Pinaceae) in Krasnoyarsk Forest-Steppe

**Yulia A. Darikova^a, Eugene A. Vaganov^a,
Galina V. Kuznetsova^b and Alexi M. Grachev^a**

^a *Siberian Federal University,
79 Svobodny, Krasnoyarsk, 660041 Russia*

^b *V.N. Sukachev Institute
of Forest of the Siberian Branch
of the Russian Academy of Sciences,
50/28 Akademgorodok, Krasnoyarsk, 660036 Russia*

*Analysis of the radial growth and of the climatic response of heterografts of Siberian pine (*Pinus sibirica* Du Tour) and Swiss pine (*Pinus cembra* L.) from three provenances was conducted. In all of the cases the rootstock was Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). Radial growth of the grafts of Siberian pine was 23 % higher than for Swiss pine due to species peculiarities. The radial increment of the rootstock of Scots pine depends on the type of scion: the diameter growth of *P. sylvestris* (rootstock for Siberian pine) is greater than for the control trees by 20 % for the Surgut provenance and by 15 % for the Emelianovo provenance, whereas the diameter growth of Scots pine (rootstock for Swiss pine) is 10 % less than for the control stand (ungrafted trees). This can be considered to be a result of the scion influence. Analysis of climatic response of scion and rootstock shows that their reaction*

to air temperature is identical to the reaction of the control trees (positive correlation with April temperature). However, when the component representing the climatic reaction of the control trees is subtracted out, other results are obtained: the climatic response is absent for the rootstocks, whereas the indexes of the growth of scion are positively correlated with the temperature of autumn period and negatively correlated with the temperature of April-May.

Keywords: scion, rootstock, Pinus sibirica, Pinus cembra, Pinus sylvestris, tree ring width, climatic signal.