



DOI: 10.21178/2079–6080.2025.3.79
УДК 630*161.02+630*174.754

Устойчивость сосны обыкновенной к засухе и потеплению лесостепного климата Русской равнины по данным мониторинговых исследований

© Н.Ф. Кузнецова

Resistance of scots pine to drought and warming of forest-steppe climate of the Russian plain based on monitoring research data

N.F. Kuznetsova (All-Russian Research Institute of Forest Genetics, Breeding and Biotethnology)

The results of studying the response of the forest-steppe population of Scots pine to weather stress of 8 droughty years are presented. The aim of the research is – to determine the genotypic composition of seeds in optimal years and in stress gradient 8 drought years; to summarize the results of 38-year monitoring of the state and resistance of pine forests to warming of forest-steppe climate of the Russian Plain. It is shown that three ecologically dependent traits – self-fertility, full-grained seeds and number of seeds per cone – take part in the formation of genotypic composition of seeds at the population level. In optimal years they are in in dynamic equilibrium with the environment, which ensures the preservation of the species norm: minimum level of inbred progeny (7–8 %), high rates of cone productivity and seed quality (~80 %). It was found that in early drought the yield of pine forests decreases in proportion to the strength of weather stress, differentiation into sensitive, modal and resistant groups of trees occurs, and the genotypic composition of seeds changes. Seed adaptation proceeds on the nonspecific and specific reactions. In 2015, destabilization and transition of pine forests of the Voronezh, Lipetsk and Belgorod regions to a lower life state (non-equilibrium system) was recorded. The stages of their return to the state of stable equilibrium were traced and it was determined that in pine this process realizes over three optimal years. In the twentieth century the number of optimal years was 8 in 10 years, in the twenty-first century their number has decreased to six. High rates of climate warming increase the probability of re-destabilization of the forest-steppe pine forests in the equilibrium state during ontogenesis. During ontogenesis, a return to the initial state of equilibrium with a number of optimal years less than five is unlikely.

Keywords: Scots pine, global warming, sustainability, adaptation, seed productivity traits, life state change

Устойчивость сосны обыкновенной к засухе и потеплению лесостепного климата Русской равнины по данным мониторинговых исследований

Н.Ф. Кузнецова

Приведены результаты изучения реакции лесостепной популяции сосны обыкновенной на засуху разной напряженности. Цель исследований – определить генотипический состав семян в оптимальные годы и в стрессовом градиенте 8 засушливых лет в период 1991–2024 гг.; обобщить результаты 38-летнего мониторинга состояния и устойчивости сосновых лесов к потеплению лесостепного климата Русской равнины. Показано, что в формировании семенного генофонда на популяционном уровне принимают участие три экологически зависимых признака: самофертильность, полнозернистость и число семян в шишке. В оптимальные годы они находятся в динамическом равновесии со средой, что обеспечивает сохранение нормы вида: минимальный уровень инбредного потомства (7–8 %), высокие показатели продуктивности шишек и качества семян (~80 %). Установлено, что в раннюю засуху урожайность сосновых лесов снижается пропорционально силе погодного стресса. Происходит их дифференциация на чувствительную, модальную и устойчивую группы деревьев, изменяется генотипический состав семян. Адаптация семян к погодному стрессу протекает на базе неспецифической и специфической реакции. В 2015 году зафиксирована дестабилизация и переход сосновых лесов Воронежской, Липецкой, Белгородской областей в более низкое жизненное состояние (неравновесной системы). Прослежены этапы их возвращения в устойчивое равновесие и определено, что у сосны данный процесс протекает в течение трех оптимальных лет. В XX веке количество оптимальных лет составляло 8 в 10 лет, в XXI веке их число сократилось до шести. Высокие темпы потепления климата увеличивают вероятность повторной дестабилизации сосновых лесов. Во время онтогенеза возврат в исходное состояние равновесия при числе оптимальных лет менее пяти маловероятен.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, потепление климата, устойчивость, адаптация, признаки семенной продуктивности, смена жизненного состояния.

Кузнецова Нина Федоровна – ведущий научный сотрудник, кандидат биологических наук
E-mail: nfsenyuk@mail.ru

Всероссийский научно-исследовательский институт лесной генетики, селекции и биотехнологии
394087 г. Воронеж, ул. Ломоносова, д. 105
Телефон: 8 (473) 253–71–89

Введение

В лесостепной зоне Русской равнины исторически формировались высокопродуктивные сосновые боры [8]. Это были сложные лесные экосистемы, в которых развитие, несмотря на непрерывные изменения видового и генотипического состава, протекало упорядоченно в пространстве и времени. В настоящее время их динамическое равновесие находится под угрозой из-за снижения лесистости с 26 до 8,6 %, распашки степей на 70 %, техногенного загрязнения (7-й уровень), потепления климата, низкого уровня грунтовых вод, повышения частоты и напряженности засух [2, 5, 8]. Появилось два новых типа лесных экосистем: подверженные антропогенному воздействию естественные и трансформированные искусственные леса. Хвойные растения по сравнению с покрытосеменными менее устойчивы к засухе [15]. Наблюдаемое снижение продуктивности и гибель лесов ученые связывают с глобальным потеплением климата, увеличением числа засух и лесных пожаров [9]. Усиливающийся климатический и антропогенный стресс повысил вероятность их перехода в более низкое жизненное состояние – неравновесной системы, что сопряжено со снижением генетического разнообразия, устойчивости и конкурентоспособности, вплоть до усыхания и гибели лесов на значительной территории [3, 9, 13].

Засуха – наиболее часто встречающийся тип погодного стресса на юге Русской равнины. Реакция сосновых лесов зависит от срока, напряженности и продолжительности засушливого периода. Деревья больше страдают от ранней (весенне-летней) засухи, так как все сезонные формообразовательные процессы приходятся на первую половину вегетационного периода. Генеративная сфера реагирует на раннюю засуху, а вегетативная сфера, наоборот, на позднюю засуху. Это означает, что их развитие в течение вегетационного сезона происходит одновременно, но не синхронно, в одно и то же время преобладают то одни, то другие процессы, которые характеризуются

разной устойчивостью к погодному стрессу. Реакция вида на раннюю засуху, зависящая от устойчивости деревьев и популяций, определяется способностью: 1) сохранять урожайность и формировать жизнеспособные семена в засушливые годы; 2) восстанавливаться после ее окончания и 3) вернуться к урожайности оптимальных лет на следующий год. В этом плане наиболее тяжелая ситуация складывается, когда в течение вегетационного сезона происходят две засухи – ранняя и поздняя.

В засуху сокращается энергообеспеченность деревьев из-за частичной дефолиации кроны, отмирания корневых волосков, снижения интенсивности дыхания и эффективности фотосинтеза [3, 7, 8, 12]. Связь растения с внешней средой и его зависимость от нее становится меньше. При этом растениям для поддержания гомеостаза внутренней среды на максимально близком к региональной норме уровне и перестройки метаболизма требуется дополнительная энергия. На первом этапе устойчивость лесов во многом обеспечивает переход деревьев на полуавтономный режим функционирования. На разных иерархических уровнях включаются механизмы защиты, происходит мобилизация внутренних источников энергии. Из-за нехватки энергетических ресурсов для сбалансированного развития дерева на популяционном уровне происходит их перераспределение в пользу половой репродукции, или онтогенеза, или энергетическое обеспечение вегетативной и генеративной сферы осуществляется по промежуточному варианту. В первом случае от погодного стресса больше страдает само дерево, во втором – его генеративная сфера, в третьем – одновременно и вегетативная и генеративная сфера дерева. Это проявляется в виде дифференциации популяций на чувствительную, модальную и устойчивую группу растений. На организменном уровне усиливается синтез стрессовых белков, пролина, и др. [7, 8]. На клеточном уровне утилизируется резервный крахмал, что также частично компенсирует сокращение притока энергии из-

вне. По-видимому, во время засухи включается еще один внутриклеточный механизм – более ранний переход клеток от пролиферации к дифференциации из-за смещения предела Хейфлика, что является одной из причин уменьшения годового прироста, корней и ширины годичных колец древесины в засушливые годы. Высвобождаемая от нереализованных клеточных делений энергия расходуется на поддержание в засуху гомеостаза и основных систем жизнеобеспечения растений.

В последние десятилетия для оценки природной среды и устойчивости лесов начал использоваться биологический мониторинг на базе видов-индикаторов. Биоиндикация дает актуальную информацию о влиянии на лесные экосистемы разных стрессоров в их взаимодействии [1, 5]. Из древесных пород наиболее информативным биоиндикатором, чутко реагирующим на воздействие естественных (засуха, заморозки) и техногенных факторов стресса, признана сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). На евразийском континенте данный вид имеет самый большой ареал.

Изменение климата на юге Русской равнины началось в середине прошлого столетия и современные его темпы в 1,7 раза превышают общероссийский уровень. При потеплении климата повышается среднегодовая температура, число экстремальных погодных явлений (засухи, суховеи), увеличивается продолжительность вегетационного сезона. Сосна обыкновенная достаточно засухоустойчивая порода с широким диапазоном адаптивных реакций. Неотъемлемым свойством данного вида является способность приспосабливаться к крайне неблагоприятным условиям произрастания. Его генеративная сфера по сравнению с вегетативной более чувствительна к изменению климата. Вместе с тем, данные о том, как по мере потепления лесостепного климата Русской равнины изменяется генотипический состав семян сосны в направлении адаптации к новым условиям, отсутствуют.

Высокие темпы потепления лесостепного климата на территории Русской равнины, увеличение числа засух и тепловых волн на ее территории выводят на первое место по значимости исследования предела устойчивости сосновых лесов на юге оптимальной зоны ареала сосны обыкновенной. Среди ученых до сих пор дискуссионным остается вопрос, какие структурные изменения и механизмы лежат в основе разной засухоустойчивости лесных древесных растений [14]. Обобщение результатов зарубежного опыта показало, что сосна обыкновенная, менее устойчива к засухе по сравнению с дубом черешчатым, но характеризуется более высокими темпами восстановления после погодного стресса [15]. Данный вид способен переживать довольно длительные засушливые периоды, однако постоянная температура воздуха выше 30 °С отрицательно сказывается на жизненном состоянии деревьев и качестве семенного потомства.

Цель исследований – изучить генотипический состав семян сосны обыкновенной в оптимальные годы и в стрессовом градиенте 8 засушливых лет; обобщить результаты 38-летнего мониторинга жизненного состояния и устойчивости сосновых лесов к потеплению лесостепного климата Русской равнины.

Объекты и методы исследований

Объектом 38-летнего мониторинга является Ступинский тест-объект сосны обыкновенной (Воронежская область, Рамонский район, 60–65-летние лесные культуры, II бонитет). Это типичная по вегетативной и семенной продуктивности лесостепная популяция сосны, лесорастительные условия которой соответствуют биологии вида *Pinus sylvestris* L. (ТУМ А₂, сосняк травяной). Насаждение произрастает рядом с Воронежским биосферным заповедником и Усманским бором. По фенотипу все деревья соответствуют региональной норме, характеризуются стабильным мужским и женским цветением. Липецкая и белгородская лесостепные популя-

ция отобраны в 2010 году. Липецкая популяция (Липецкая область, Усманский район, самосев сосны вблизи Воронежского заповедника) произрастает на землях с высоким уровнем залегания грунтовых вод. Белгородская популяция (Белгородская область, Красненский район – 30–35-летние лесные культуры сосны, экологически благоприятная территория) самый южный объект, который находится в 50–60 км от границы пессимальной зоны ареала сосны обыкновенной.

Исследование проводилось на 30 деревьях случайной выборки, объем одной пробы – 10–15 шишек с каждого дерева. Урожайность ступинской популяции оценивали в оптимальные и засушливые годы по шкале В.Г. Каппера – с определением уровня самофертильности ($K_{сф}$), полнозернистости (%) и числа семян в шишке (шт.). Данные признаки связаны между собой обратно пропорциональной зависимостью и характеризуются разным порогом чувствительности к засухе [11]. Коэффициент самофертильности дерева определяли по соотношению доли полных семян (%) при искусственном самоопылении и аналогичного показателя при свободном опылении. Уровень полнозернистости семян вычисляли как отношение количества полных семян к общему их числу в шишке (полные +

пустые). Реакцию генеративной сферы опытных объектов на засуху оценивали по двум признакам – полнозернистость семян и число семян в шишке.

Засуху характеризовали как самостоятельный природный феномен в пределах своего вегетационного сезона. Ее оценка включала следующие показатели:

- 1) напряженность (слабая, умеренная, сильная, уровня экологической катастрофы);
- 2) категория (почвенная, атмосферная, атмосферная + почвенная);
- 3) сезон года (весенняя, летняя, осенняя, промежуточные варианты);
- 4) продолжительность (месяц и более).
- 5) уровень полнозернистости семян сосны обыкновенной как вида биоиндикатора.

Напряженность засухи определяли по величине гидротермического коэффициента Селянинова (ГТК) за засушливый период, по отклонению среднесуточной температуры от региональной нормы (в пересчете на один день засухи) и редукции полнозернистости семян (весенне-летняя засуха). Для характеристики климата оптимальных лет использовали общепринятые метеорологические показатели. Обобщенная характеристика климата и ранних засух в Воронежской области приведена в таблице 1.

Таблица 1

Климатические и биологические показатели оценки напряженности ранних засух

Климатические и биологические показатели	Региональная норма (за сезон вегетации)	Показатели засух разных категорий (за засушливый период)			
		Слабая	Умеренная	Сильная	Экологическая катастрофа
ГТК Селянинова	0,9–1,2	0,5–0,9	0,3–0,6	0,2–0,4	0,3 и ниже
Отклонение температуры, °С	1–2	2–3	3–4	3,5–6,0	6 ≥
Полнозернистость семян, %	76–87	60–75	40–59	20–39	0–19

Статистическую обработку экспериментальных данных проводили с использованием пакета программ MS Excel-2010. Достовер-

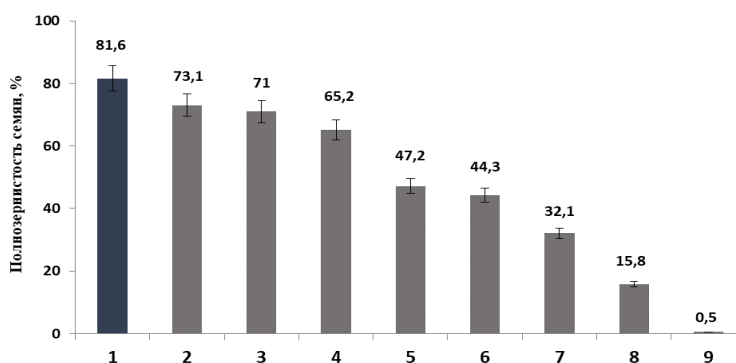
ность различий определяли с помощью двухвыборочного t -критерия Стьюдента с различными дисперсиями.

Результаты и их обсуждение

Природно-климатические условия место-произрастания ступинской популяции отвечают биологии сосны обыкновенной. До начала XXI века число оптимальных лет в регионе составляло 8 из 10 лет. Погодные условия 24 из 38 лет мониторинга соответствовали региональной норме. Развитие генеративной сферы большинства деревьев выборки происходило в динамическом равновесии с внешней средой. Интенсивность семеношения стабильно высокая – 4 балла по шкале Каппера (исключение составляют три года дестабилизации сосновых лесов (2015–2017 гг.), причиной которой стала мощная 8-летняя тепловая волна [3]). Основными элементами системы семенного размножения на популяционном уровне являются самофертильность, полнозернистость и число семян в шишке [9]. На их базе формируется семенной генофонд, генотипический состав семян которого адаптирован к колебаниям лесостепного климата. В оптимальные годы их количественные показатели характеризуются высокой повторяемостью, достаточно близкой нормой реакции и числом деревьев в контрастных группах. Модальные значения выборки по уровню самофертильности варьируют в узких пределах – 0,13–0,14, диапазон изменчивости K_{cf} деревьев высокий (0,0–0,75), соотношение между самостерильными,

частично самофертильными и самофертильными формами составляет $8cc : 4чсф : 1сф$. Средний уровень полнозернистости шишек $81,6 \pm 1,3 \%$, показатели по годам изменяются в пределах от 76,2 до 87,7 %. Структурированность выборки по классам продуктивности изменяется несущественно: 4/5 деревьев относится к высокопродуктивному IV классу, деревья низкопродуктивного I класса отсутствуют. Среднее число семян в шишке – $21,5 \pm 1,2$ шт., модальные значения по годам варьируют от 19,6 до 28,0 шт. В оптимальные годы 70–80 % семян берут начало от модальной группы деревьев. Доля инбредного потомства низкая – 7–8 %. Частота патологий митоза ниже 5 % нормы спонтанного мутирования в 3–5 раз [5]. Низкий диапазон изменчивости и высокая повторяемость количественных показателей признаков в урожаях разных оптимальных лет обеспечивает воссоздание адаптированного к лесостепному климату генотипического состава семян и свидетельствует о том, что развитие ступинской популяции сосны происходит в режиме устойчивого равновесия.

В годы мониторинга в регионе произошло 8 ранних засух. На рисунке 1 показан уровень полнозернистости семян у сосны обыкновенной ступинской популяции в оптимальные годы и его изменение в стрессовом градиенте засушливых лет.



- 1 – региональная норма
 2–4 – слабая засуха (2001, 2014, 2019 гг.)
 5–6 – умеренная засуха (1995, 2024 гг.)
 7–9 – сильная засуха (1991, 2007, 2012 гг.)

Рис. 1. Уровень полнозернистости семян сосны обыкновенной ступинской популяции в стрессовом градиенте засушливых лет

Ответная реакция сосны на погодный стресс — это упорядоченный генетически детерминированный процесс, в котором на популяционном уровне задействованы три признака семенной продуктивности — самофертильность, полнозернистость и число семян в шишке. Засуха выводит генеративную сферу из равновесия, вызывает фазовый переход из одного состояния равновесия в другое, изменяет в генофонде выживших семян частотное распределение генотипов, адаптируя его к погодным условиям своего года [11]. В стрессовом градиенте засушливых лет установлено, что самофертильность, полнозернистость и число семян имеют разный порог чувствительности к засухе, который по мере повышения устойчивости представляет следующий ряд: самофертильность—полнозернистость—число семян в шишке. Данные признаки связаны между собой обратно пропорциональной зависимостью, отличаются по природе и алгоритму изменения нормы реакции. Коррекция генотипического состава семян как саморегулирующегося процесса обусловлена разным порогом чувствительности признаков к засухе, направлением изменения реализованных норм реакции, неравноценным вкладом устойчивой и чувствительной групп деревьев в семенную продукцию года. Взаимосвязь и взаимозависимость признаков указывает на то, что каждый из них участвует в коррекции генотипического состава семян, и ни один не может быть исключен из процессов адаптации семян к изменению климата.

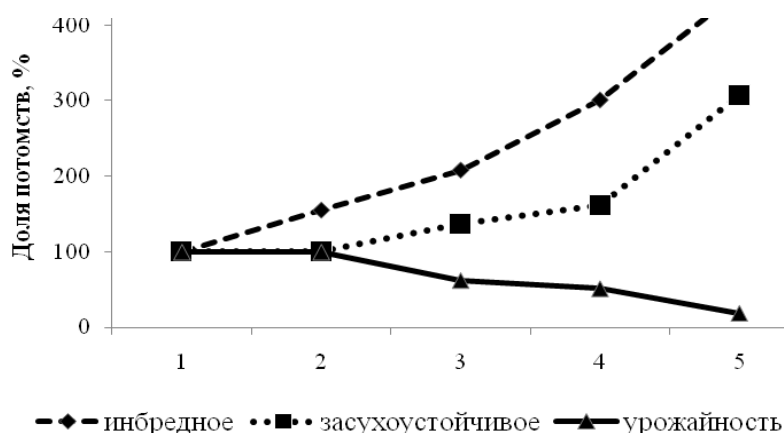
В ходе 12-летнего эксперимента по искусственному самоопылению установлено, что в оптимальные годы доля инбредных потомств в семенном генофонде сосны очень низкая и составляет $\approx 1/12$ – $1/13$. Показано, что самофертильность — самый чувствительный к погодному стрессу признак. Порог его чувствительности — холодные и теплые годы [11]. В аномальные годы его показатели отклоняются только в сторону большей самофертильности, что ведет к повышению в генофонде доли инбредных семян. Их количество в стрессовом

градиенте засушливых лет — оптимальный год, слабая, умеренная, сильная засуха — повышается от $1/12$ до $1/9$, $1/4$, $1/3$, соответственно. Порог чувствительности полнозернистости семян — слабая засуха. Это самый простой для практического применения показатель. Его адаптивная норма реакции имеет два направления изменения: расширяется в интервале «слабая — умеренная засуха» и сужается во время сильной засухи. В слабую засуху урожайность сосны снижается на 10–25 %, происходит внутривидовая дифференциация на устойчивую, модальную и чувствительную группу деревьев, изменяется вклад групп в семенную продукцию засушливых лет. Количество семян от устойчивой группы растений остается на уровне оптимальных лет, чувствительной группы — становится меньше в 1,5–2 раза. В умеренную засуху происходит двукратная редукция урожая семян: $44,3 \pm 3,4$ % (1995 г.) и $47,4 \pm 3,9$ (2024 г.). Разница между чувствительной и устойчивой группами становится трехкратной. В сильную засуху уровень полнозернистости семян ниже показателя оптимальных лет в три ($32,1 \pm 3,8$ %, 2007 г.) и пять ($15,8 \pm 4,2$ %, 1991 г.) раз. Причиной неурожайного 2012 года стал кумулятивный эффект двух сильных засух — летней 2010 года и весенней 2012 года. В стрессовом градиенте засушливых лет — оптимальные годы, слабая, умеренная и сильная засуха — установлено, что доля потомств от засухоустойчивых форм увеличивается от $1/11$ до $1/7$, $1/5$ и $1/3$, соответственно. Из репродуктивного процесса в первую очередь удаляются генотипы, которые берут начало от чувствительных к засухе деревьев. Доля семян от модальной группы деревьев, обеспечивающих сохранение генетического разнообразия будущих лесов, изменяется от 70–80 % (оптимальный год) до 64, 52 и 33 %, соответственно — при слабой, умеренной и сильной засухе. Число семян в шишке (полные + пустые) — самый устойчивый к засухе признак. Порог его чувствительности — сильная засуха. При усилении погодного стресса показатели смещаются

к нижнему пределу более быстро. Так, в засуху 2007 года уровень редукции числа семян составил 1,5 раза, в 1991 году – в 5 раз, в неурожайном 2012 году – 0.

Установлено, что коррекция генотипического состава семян протекает по принципу взаимодействия «генотип–среда» на базе неспецифической и специфической реакции. В развитии неспецифической реакции участвуют два признака – самофертильность (числитель) и полнозернистость семян (знаменатель). Индуцируемая засухой неспецифическая реакция ведет к увеличению в семенном генофонде доли инбредных потомств, которые характеризуются повышенной устойчивостью к воздействию разных стрессоров (засуха, техногенное загрязнение, химические мутагены) [11]. В стрессовом градиенте засушливых лет количественной мерой оценки ее интенсивности является доля инбредных потомств у выживших после засухи семян.

Специфическая реакция – это видоспецифический отклик генеративной сферы вида *Pinus sylvestris* L. на воздействие конкретного стрессора (засуху). В ее развитии задействованы два признака – полнозернистость (числитель) и число семян в шишке (знаменатель). Данная реакция увеличивает в семенном генофонде долю потомств, берущих начало от засухоустойчивых форм. В сильную засуху 1991 года урожайность сосны снизилась в 4,4 раза, количество инбредных семян и потомств от засухоустойчивых форм повысилось, соответственно, в 4,4 и 2,9 раза. По мере снижения урожайности сосны сокращается доля потомств, от чувствительной (с 10–15 % до 2–3 %) и модальной группы деревьев (с 70–80 % до 33 %). На рисунке 2 представлен алгоритм развития неспецифической и специфической реакций и редукции урожайности сосны ступинской популяции в стрессовом градиенте засушливых лет.



- 1 – оптимальные годы
 2 – слабая засуха (2001 г.)
 3 – умеренная засуха (1995 г.)
 4, 5 – сильная засуха (1991 и 2007 гг.)

Рис. 2. Снижение урожайности, увеличение доли инбредного и засухоустойчивого потомства сосны обыкновенной ступинской популяции в стрессовом градиенте засушливых лет

За 100 % приняты средние значения доли инбредных потомств и потомств от засухоустойчивых форм в семенной продукции оптимальных лет, а также региональная норма полнозернистости семян при свободном опы-

лении, так как его показатели отражают урожайность сосновых лесов (долю выживших потомств) в разные по погодным условиям годы. На графике отчетливо виден восходящий тренд развития неспецифической и спе-

цифической реакцией по мере усиления погодного стресса и падения урожайности ступинской популяции сосны.

После ранней засухи начинается период восстановления сосновых лесов, который связан с развитием репарационных физиолого-биохимических процессов [14]. В это время возвращаются к норме ионный транспорт и функциональная активность хлоропластов, митохондрий, что обеспечивает приток энергии извне и поддержание жизненного состояния (устойчивого равновесия) сосновых лесов до конца вегетационного сезона. Поэтому на следующий год показатели урожайности сосны и генотипический состав семян соответствуют региональной норме — минимальный уровень инбредных семян, высокая биопродуктивность шишек и качество семян.

Лесостепная зона Русской равнины относится к зоне неустойчивого и недостаточного увлажнения: среднегодовая температура составляет $6,9\text{ }^{\circ}\text{C}$, количество осадков 400–500 мм, ГТК Сеянинова равен 1,0–1,4, число засух — 2–3 в каждые 10 лет. Потепление климата на этой территории началось в середине XX века. До начала XXI века среднегодовая температура повышалась равномерно ($0,11\text{ }^{\circ}\text{C}$ за 10 лет) в основном за счет сдвига минимальных значений от $3,5$ до $5,9\text{ }^{\circ}\text{C}$. Благодаря западному переносу воздушных масс количество среднегодовых осадков все эти годы оставалось близким к региональной норме.

В XXI веке мир, по данным Всемирной метеорологической организации, перешел в фазу быстрого потепления климата, что повысило вероятность снижения продуктивности и гибели лесов [10]. На юге Русской равнины темпы потепления климата ускорились. Данный переход совпал с началом 8-летней тепловой волны (2007–2014 гг.), которая протекала на фоне резкого падения уровня грунтовых вод и 4 сильных засух (2007, 2010, 2012, 2014 гг.). Ее возникновение ученые связывают с блокированием переноса западных воздушных масс и проникновением сухого и жаркого воздуха из субтропиков на юг европейской

России. Во время тепловой волны ГТК снизился вдвое — до 0,5–0,6. Произошел переход лесостепи от небольшого преобладания к дефициту увлажнения земель. Сдвинулись в область больших значений обе границы среднегодовых температур: минимальная с $5,9$ до $8,1\text{ }^{\circ}\text{C}$, максимальная с $7,8$ до $9,6\text{ }^{\circ}\text{C}$. 2020, и 2024 гг. стали самыми теплыми за всю историю метеонаблюдений, 2024 год был к тому же и засушливый (67 % среднегодовых осадков). В эти годы из-за резкого снижения уровня грунтовых вод произошло частичное иссушение Докучаевского колодца.

В XX веке больше половины засух были ранними. В такие годы у сосновых лесов достаточно времени, чтобы до конца вегетационного сезона восстановить метаболизм и жизненный статус. В XXI веке происходят в основном поздние почвенные засухи. К их началу энергетические формообразовательные процессы на самом дереве уже завершены, а в стволе, корнях, ветвях и хвое накопились запасные органические вещества, необходимые для сохранения исходного (равновесного) жизненного состояния. Наиболее опасная ситуация складывается, когда в течение вегетационного сезона происходят две засухи — ранняя и поздняя. Деревья испытывают погодный стресс и недостаток энергетических ресурсов в первую половину сезона, более уязвимого периода развития вегетативной и генеративной сферы, и во второй половине сезона — который связан с восстановлением поврежденных органов и функциональных систем. Это может стать причиной ослабления сосновых лесов и перехода их в более низкое жизненное состояние.

В течение вегетационного сезона 2014 года произошли две засухи. Весенняя засуха (атмосферная, слабая) началась во второй половине апреля и закончилась 6 июня. Среднесуточная температура мая на $3,7\text{ }^{\circ}\text{C}$ превысила региональную норму. Уровень полнотерности ступинской популяции снизился до $71,0 \pm 1,8\%$, число семян соответствовало норме ($25,2 \pm 1,5$ шт.). В начале сентября нача-

лась сильная и продолжительная почвенная засуха. За три осенних месяца в регионе выпало менее 20 % от нормы осадков. В сентябре-октябре массово пожелтела хвоя, начали раскрываться шишки. В осенней хвое в 1,3 раза повысилась концентрация пролина ($3,8 \pm 0,5$ мгМ/г) [3]. Сосновые леса ушли в зиму сильно ослабленными. Внутренний дисбаланс деревьев достиг критического уровня изменчивости. Небольшой толчок весной при выходе растений из состояния покоя вызвал дестабилизацию и их переход в более низкое жизненное состояние (неравновесной системы). Это подтверждает высокий уровень пролина, который в весенней хвое достиг $7,1 \pm 0,8$ мкМ/г, что в 2,8 раза выше нормы. Дестабилизация и переход лесостепных сосновых лесов из устойчиво равновесного в слабонервновесное состояние зафиксирован на 7 модельных объектах Воронежской, Липецкой и Белгородской области. Смена жизненного состояния затронула разные уровни организации сосны обыкновенной: снизился годовой прирост деревьев, интенсивность семеношения, качество семян, частота патологий митоза в семенном потомстве увеличилась вдвое [3, 5]. Несмотря на то, что погодные условия 2015 года были оптимальными, в августе наблюдалось пожелтение хвои, частичная дефо-

лиация крон деревьев. В этот год ухудшилось санитарное состояние сосновых лесов, отмечено широкое распространение очагов соснового пилильщика.

Неравновесная система — это качественно иной тип развития лесных экосистем. Отличительной ее особенностью является более низкий уровень упорядоченности структуры и процессов. Повышенная внутренняя разбалансировка сопряжена с расширением потенциальной нормы реакции количественных признаков. Более широкие нормы реакции, взаимно перекрываясь, сглаживают отклик растений на дополнительный стресс, что является причиной отсутствия в засуху групповой изменчивости у неравновесных популяций сосны. О глубине процессов, вызванных переходом сосны в более низкое жизненное состояние, можно судить по изменению частотного распределения деревьев по классам продуктивности. На рисунке 3 показано распределение деревьев ступинской популяции по классам продуктивности в течение 4-х оптимальных лет по признаку полнозернистость семян, когда ступинская популяция находилась в разном жизненном состоянии: 2013 г. — устойчиво равновесная, 2015–2016 гг. — слабо неравновесная, 2023 г. — устойчиво равновесная система.

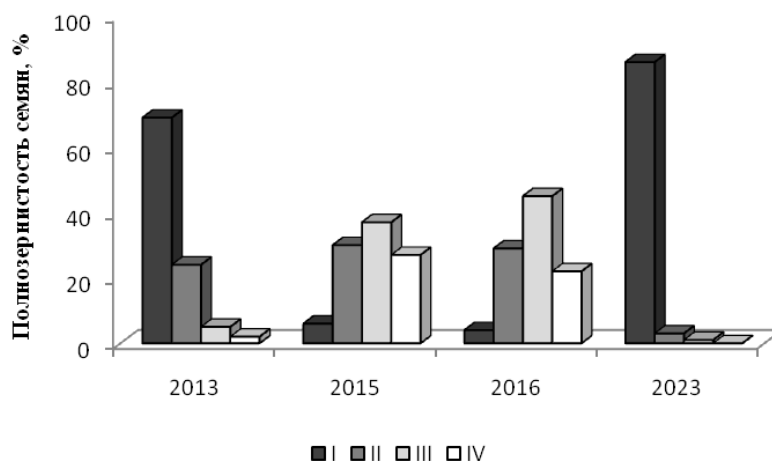


Рис. 3. Распределение деревьев по классам продуктивности (I–IV) на Ступинском тест-объекте в разные оптимальные годы: перед дестабилизацией (2013 г.), в первые два года дестабилизации (2015, 2016 гг.), текущее состояние (2023 г.)

По теории сложных систем, к которым относятся лесные экосистемы, неравновесные леса при нормализации внешней среды должны вернуться в равновесие. Погодные условия 2015–2017 гг. соответствовали региональной норме. Переход из менее упорядоченного неравновесного в более упорядоченное состояние равновесия связан с перестройкой метаболизма, и требует энергетических затрат. Так как растения могут накапливать энергию только в оптимальные годы, то в последующие годы, как установлено, процесс возвращения сосны обыкновенной к региональной норме продолжается в течение трех оптимальных лет. На этом основании можно сделать вывод, что при сокращении их числа меньше 5 в 10 лет пе-

реход в онтогенезе неравновесных сосновых лесов в равновесие станет невозможным. В настоящее время популяции сосны на севере и в центре лесостепного района развиваются в режиме устойчивого равновесия, а южная белгородская популяция в более низкой его форме – неустойчивого равновесия [3].

Липецкий опытный объект сосны произрастает в 25–30 км от Ступинского тест-объекта в бассейне двух рек – Усманки и Девицы (ее притока). Поэтому в засуху его деревья меньше страдают от дефицита влаги. В самую сильную засуху 2010 года урожайность липецкой популяции была высокой ($84,9 \pm 1,2$ %). Дестабилизация в равной мере затронула опытный и контрольный объекты (табл. 2).

Таблица 2

Биопродуктивность шишек ступинской, липецкой и белгородской популяций в годы дестабилизации лесостепных сосновых лесов по отношению к региональной норме (2013 г.)

Показатель	Значение показателя в разные годы				
	2013	2015	2016	2017	2018
Ступинский тест-объект					
Полнозернистость семян, %	$82,1 \pm 2,6$	$61,4 \pm 3,6^{**}$	$61,1 \pm 3,4^{**}$	$78,9 \pm 2,1$	$82,7 \pm 1,4$
Число семян в шишке, шт.	$23,6 \pm 1,4$	$18,0 \pm 1,9$	$14,7 \pm 1,2^{**}$	$17,4 \pm 0,9^*$	$20,7 \pm 1,3$
Липецкая популяция					
Полнозернистость семян, %	$85,6 \pm 2,2$	$61,6 \pm 3,4^{**}$	$66,0 \pm 3,5^{**}$	$79,5 \pm 2,1$	$82,6 \pm 1,9$
Число семян в шишке, шт.	$25,5 \pm 2,1$	$17,7 \pm 1,8^*$	$14,0 \pm 1,2^{**}$	$19,8 \pm 1,5$	$22,5 \pm 1,5$
Белгородская популяция					
Полнозернистость семян, %	$80,4 \pm 2,1$	$75,4 \pm 2,5$	$60,6 \pm 3,6^{**}$	$70,4 \pm 3,2^*$	$73,7 \pm 2,9^*$
Число семян в шишке, шт.	$29,9 \pm 1,6$	$29,6 \pm 1,2$	$23,2 \pm 2,7^*$	$22,7 \pm 2,8^*$	$27,8 \pm 1,5$

Примечание. Различия между показателями оптимального 2013 года и годами дестабилизации (2015–2017 гг.) достоверны при $*p < 0,05$ и $**p < 0,1$

Полнозернистость ступинской и липецкой популяций в 2015 году снизилась соответственно до $61,4 \pm 3,6$ % и $61,6 \pm 3,4$ %; число семян – до $18,0 \pm 1,3$ шт. и $17,7 \pm$

$1,8$ шт. На следующий год уровень полнозернистости контрольной ступинской популяции не изменился, а число семян снизилось еще на 18 %, на белгородском опыт-

ном объекте показатели полнозернистости были несколько выше, а число семян – практически таким же. На третий год начался выход сосны из состояния дестабилизации. В 2017 году уровень полнозернистости ступинской и липецкой популяций соответствовал нижнему пределу региональной нормы. По числу семян в шишке липецкая популяция также достигла нижнего предела, у ступинской его величина была несколько ниже нормы. В 2018 году показатели семенной продуктивности полностью вернулись к региональной норме.

Урожайность деревьев и биопродуктивность шишек южной белгородской популяции исходно были высокими. Дестабилизация произошла со сдвигом на один год. В 2015 году уровень полнозернистости снизился на 6,3 %. В 2016 году его показатели и контрольного объекта имели одинаковый уровень редукции. В 2017 году полнозернистость повысилась, в последующие годы показатели существенно не менялись.

Обилие и пустосемянность шишек – проявление действия стабилизирующего отбора, который ограничивает избыточную изменчивость отклоняющихся от нормы генотипов зародышей, поддерживая, таким образом, высокое качество семян при потеплении климата на юге зоны видового оптимума сосны. Если исходить из теории сложных систем, то все три популяции в настоящее время представляют равновесные системы. При этом их развитие происходит в разных формах равновесного состояния: северные липецкая и ступинская популяции – устойчивого равновесия, а южная белгородская популяция – неустойчивого равновесия.

Заключение

В ходе 38-летнего мониторинга сосны обыкновенной ступинской популяции установлено, что в стрессовом градиенте засушливых лет изменяется генотипический состав семян в направлении адаптации к погодным условиям своего года. В равновесных сосновых лесах адаптационные процессы протекают на базе неспецифической и специфической реакции при участии 3-х экологически-зависимых признаков: самофертильность, полнозернистость и число семян в шишке. Установлено, что в онтогенезе дестабилизация и переход сосновых лесов в более низкое жизненное состояние происходит скачкообразно, и сосне для восстановления исходного уровня требуется три оптимальных года. Дальнейшее потепление лесостепного климата Русской равнины повышает вероятность повторной дестабилизации сосновых лесов и переход их в более низкое жизненное состояние. В последние два десятилетия число оптимальных лет сократилось до 6 в 10 лет, в течение вегетационных сезонов 2014 и 2024 гг. произошли две засухи. В настоящее время развитие лесостепных сосновых лесов происходит в двух формах равновесия: ступинская и липецкая популяции – в режиме устойчивого равновесия, белгородская популяция – неустойчивого равновесия. При дальнейшем уменьшении числа оптимальных лет данный процесс в онтогенезе сосны обыкновенной станет необратимым.

Работа выполнена в рамках государственного задания Всероссийского научно-исследовательского института лесной генетики, селекции и биотехнологии (НИОКТР АААА-А20–120012890083–4).

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Булгаков, Н.Г. Индикация состояния природных экосистем и нормирование факторов состояния окружающей среды. Обзор существующих подходов / Н.Г. Булгаков // Успехи современной биологии. – 2002. – № 2 (122) – С. 115–135.
2. Гостева, С.П. Экологическая безопасность России и устойчивое развитие / С.П. Гостева // Вестник Тамбовского государственного технического университета. – 2010. – № 3 (16). – С. 704–718.

3. Кузнецов, В.В. Физиология растений : Учебник для вузов / В.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – М. : Высшая школа, 2005. – 736 с.
4. Кузнецова, Н.Ф. Высокопродуктивные сосновые леса в условиях изменяющегося климата / Н.Ф. Кузнецова, Е.С. Клушевская, Е.Ю. Аминова // ИВУЗ. Лесной журнал. – 2021. – № 6 (484). – С. 4–23. – DOI: <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2021-6-9-23>.
5. Пардаева, Е.Ю. Состояние генеративной сферы сосны обыкновенной как биоиндикатора устойчивости лесов на территории Центрально-Черноземного района в связи с глобальным изменением климата / Е.Ю. Пардаева, О.С. Машкина, Н.Ф. Кузнецова // Труды Санкт-Петербургского научно-исследовательского института лесного хозяйства. – 2013. – № 2. – С. 16–21.
6. Чернодубов, А.И. Сосна обыкновенная в островных борах юга Русской равнины / А.И. Чернодубов. – Воронеж : Изд-во ВГПУ, 1998. – 69 с.
7. Чиркова, Т.В. Физиологические основы устойчивости растений : учебное пособие студентов биологических факультетов вузов. – СПб. : СПбГУ, 2002. – 244 с.
8. Deligöz, A. Differences in physiological and biochemical responses to summer draught of *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* and *Pinus brutia* in a natural mixed stand / A. Deligöz, F.G. Cankara // Journal of Forestry Research. – 2020. – № 31 (5). – P. 1479–1487. – DOI: 10.1007/s11676-018-00876-8.
9. DeSoto, L. Low growth resilience to drought is related to future mortality tusk in trees / L. DeSoto, M. Cailleret, F. Sterck [et al.] // Nature communications. – 2020. – № 11 (1). – P. 545. – DOI: 10.1038/s41467-020-14300-5.
10. IPCC. Climate Change 2022: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. – Montreal, Canada, 2022. – P. 3–29.
11. Kuznetsova, N.F. Self-fertility in Scots pine as system for regulating relationships and the species survival in adverse environment / N.F. Kuznetsova / In: Advances in Genetics Research. – Vol. 9. – New York : Nova Science Publ., Inc., 2012. – P. 83–106.
12. Lapa, G. Sap flow and photosynthesis response to climate and drought of *Pinus nigra* in a Mediterranean natural forest / G. Lapa, F. Morandini, L. Ferrat // Trees. – 2017. – Iss. 5 (31). – P. 1711–1721. – DOI: 10.1007/s00468-017-1580-0.
13. Mauser, W. Transdisciplinary global change research: the co-creation of knowledge for sustainability / W. Mauser, G. Klepper, M. Rice [et al.] // Curr. Opin. Environ. Sustain. – 2013. – № 3–4 (5). – P. 916–917. – DOI: 10.1016/j.cosust.2013.07.001.
14. Quarrie, S.A. Improving drought resistance in small-grained cereals a case study, progress and prospects / S.A. Quarrie, J. Stojanovic, S. Pecis // J. Plant Growth Regul. – 1999. – Vol. 29. – P. 1–21. – DOI: 10.1023/A:1006210722659.
15. Steckel, M. Species mixing reduces drought susceptibility of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and oak (*Quercus robur* L., *Quercus petraea* (Matt. Liebl.) – Site water supply and fertility modify the mixing effect / M. Steckel, M. Rio, M. Heym [et al.] // Forest Ecology and Management. – 2020. – № 1 (461). – P. 117908. – DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.117908>.

REFERENCES

1. Bulgakov N.G. Indication of the state of natural ecosystems and standardization of environmental factors. Review of existing approaches. *Biology Bulletin Reviews [Uspekhi sovremennoy biologii]*, 2002, no. 2 (122), pp. 115–135. (In Russian).

2. Gosteva S.P. Environmental safety of Russia and sustainable development. *Transactions of the Tambov State Technical University [Vestnik Tambovskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta]*, 2010, no. 3 (16), pp. 704–718. (In Russian).
3. Kuznetsov V.V., Dmitriyeva G.A. Plant Physiology: Textbook for Universities. Moscow, Higher School, 2005, 736 p. (In Russian).
4. Kuznetsova N.F., Klushevskaya Ye.S., Amineva Ye.Yu. Highly productive pine forests in a changing climate. *Russian Forestry Journal [IVUZ. Lesnoy zhurnal]*, 2021, no. 6 (384), pp. 4–23. DOI: <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2021-6-9-23>. (In Russian).
5. Pardayeva Ye.Yu., Mashkina O.S., Kuznetsova N.F. The state of the generative sphere of Scots pine as a bioindicator of forest sustainability in the Central Black Earth Region in connection with global climate change. *Proceedings of the Saint Petersburg Forestry Research Institute [Trudy Sankt-Peterburgskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta lesnogo khozyaystva]*, 2013, no. 2, pp. 16–21. (In Russian).
6. Chernodubov A.I. Scots pine in the island pine forests of the southern Russian Plain. Voronezh, VSPU Publishing House, 1998, 69 p. (In Russian).
7. Chirkova T.V. Physiological foundations of plant resistance: a textbook for students of biological faculties of universities. St. Petersburg, St. Petersburg State University, 2002, 244 p. (In Russian).
8. Deligöz A., Cankara F.G. Differences in physiological and biochemical responses to summer draught of *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* and *Pinus brutia* in a natural mixed stand. *Journal of Forestry Research*, 2020, no. 31 (5), pp. 1479–1487. DOI: [10.1007/s11676-018-00876-8](https://doi.org/10.1007/s11676-018-00876-8).
9. DeSoto L., Cailleret M., Sterck F., Jansen S., Kramer K., Robert E.M.R., Aakala T., Amoroso M.M., Bigler C., Camarero J.J., Cufar K., Gea-Izquiero G., Gilner S., Faalic L.J., Heres A.-M., Kane J.M., Kharuk V.I., Kitzberger T., Klein T., Levanic T., Mäkinen H., Oberhuber W., Papadopoulos A., Rohner B., Sangüesa-Barreda G., Stojanovic D.B., Suarez M.L., Villalba R., Martinez-Vialta J. Low growth resilience to drought is related to future mortality tusk in trees. *Nature communications*, 2020, no. 11 (1), p. 545. DOI: [10.1038/s41467-020-14300-5](https://doi.org/10.1038/s41467-020-14300-5).
10. IPCC. Climate Change 2022: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Montreal, Canada, 2022, pp. 3–29.
11. Kuznetsova N.F. Self-fertility in Scots pine as system for regulating relationships and the species survival in adverse environment. In: *Advances in Genetics Research*, vol. 9. New York, Nova Science Publ., Inc., 2012, pp. 83–106.
12. Lapa G., Morandini F., Ferrat L. Sap flow and photosynthesis response to climate and drought of *Pinus nigra* in a Mediterranean natural forest. *Trees*, 2017, no. 5 (31), pp. 1711–1721. DOI: [10.1007/s00468-017-1580-0](https://doi.org/10.1007/s00468-017-1580-0).
13. Mauser W., Klepper G., Rice M., Schmalzauer B.S., Hackmann H., Leemans R., Moore H. Transdisciplinary global change research: the co-creation of knowledge for sustainability. *Curr. Opin. Environ. Sustain*, 2013, no. 3–4 (5), pp. 916–917. DOI: [10.1016/j.cosust.2013.07.001](https://doi.org/10.1016/j.cosust.2013.07.001).
14. Quarrie S.A., Stojanovic J., Pecis S. Improving drought resistance in small-grained cereals a case study, progress and prospects. *J. Plant Growth Regul.*, 1999, vol. 29, pp. 1–21. DOI: [10.1023/A:1006210722659](https://doi.org/10.1023/A:1006210722659).
15. Steckel M., Rio M., Heym M., Aldea J., Bielak K., Brazaitis G., Gerny J., Call J., Collet C., Ehbrechth M., Jansons A., Nothdurff A., Pach M., Pardos M., Ponette Q., Reventlow D.O.J., Sitco R., Svoboda M., Valet P., Wolff B., Pretzsch H. Species mixing reduces drought susceptibility of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and oak (*Quercus robur* L., *Quercus petraea* (Matt. Liebl.). Site water supply and fertility modify the mixing effect. *Forest Ecology and Management*, 2020, no. 1 (461), p. 117908. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.117908>.

Статья поступила в редакцию 24.04.2025