

Научная статья

УДК 630*165.3:630*11

DOI: 10.37482/0536-1036-2023-1-22-37

Оценка отклика на изменение климата в опытах с происхождениями *Picea abies* (L.) Karst. × *P. obovata* (Ledeb.) на севере Русской равнины

Е.Н. Наквасина¹, д-р с.-х. наук, проф.; Researcher ID: [A-5165-2013](https://orcid.org/0000-0002-7360-3975),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7360-3975>

Н.А. Прожерина², канд. биол. наук, ст. науч. сотр.; Researcher ID: [A-5917-2013](https://orcid.org/0000-0002-5067-7007),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5067-7007>

¹Северный (Арктический) федеральный университет им. М.В. Ломоносова, наб. Северной Двины, д. 17, г. Архангельск, Россия, 163002; e.nakvasina@narfu.ru[✉]

²Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. академика Н.П. Лавёрова УрО РАН, наб. Северной Двины, д. 23, г. Архангельск, Россия, 163000; pronad1@yandex.ru

Поступила в редакцию 29.01.21 / Одобрена после рецензирования 23.04.21 / Принята к печати 25.04.21

Аннотация. Изучена внутривидовая реакция ели обыкновенной (*Picea abies* (L.) Karst. × *P. obovata* (Ledeb.)) на климатические изменения на основе данных о росте 15 климатотипов в 31-летних географических культурах севера Русской равнины (Архангельская и Вологодская области), имитирующих потепление и похолодание. Сравнили фактические высоту и диаметр в пункте испытания и расчетную высоту в местах произрастания исходных насаждений, определенную путем перерасчета фактических данных о росте потомства через широтные коэффициенты роста, предложенные И.В. Волосевичем для севера Русской равнины. Разница между расчетными и фактическими показателями роста соответствующего климатотипа в пункте испытания составила отклик климатотипа на изменение условий произрастания. Отклик сопоставляли с различиями в климатических характеристиках (сумма эффективных температур выше 10 °С) и географических координатах мест происхождения и мест произрастания ели. Ель имеет примерно одинаковую норму реакции при перемещении потомства на равную величину градиента (северная широта) к югу или к северу и при изменении климатического фактора (сумма температур выше 10 °С) в сторону потепления или похолодания. При изменении суммы температур выше 10 °С на каждые 100 °С разница в приросте по высоте и диаметру будет составлять 0,48 м и 0,42 см соответственно. На каждый градус изменения северной широты – в среднем 0,50 м и 0,44 см по высоте и диаметру соответственно. Для происхождений из подзоны северной тайги, преимущественно представленных елью сибирской (*P. obovata*), отклик реакции вида будет в 2 раза ниже, чем для происхождений ели гибридной (*Picea abies* (L.) Karst. × *P. obovata* (Ledeb.)) из подзоны средней тайги. Рассчитанные величины отклика по высоте и диаметру для ели обыкновенной необходимо учитывать при регламентации перебросок семян, использовать в прогнозах при адаптации мероприятий лесного хозяйства к предстоящим климатическим изменениям.

Ключевые слова: ель, изменение климата, отклик на изменение климата, реакция на изменение климата, высота ели, диаметр ели, географические происхождения, север Русской равнины



Благодарности: Авторы благодарят Северный НИИ лесного хозяйства за предоставленные материалы исследований географических культур ели и отмечают высокую роль Д.Х. Файзулина и Н.В. Улиссовой при инвентаризации объектов единого генетико-селекционного комплекса 2010 г. в Архангельской и Вологодской областях соответственно; выражают искреннюю благодарность руководителю ГИС Центра САФУ А.Г. Волкову за помощь в подготовке данных для проведения расчетов. Исследования выполнены в рамках темы «Структура и изменчивость популяций лесных сообществ на приарктических территориях Севера Русской равнины» № АААА-А18-118011690221-0.

Для цитирования: Наквасина Е.Н., Прожерина Н.А. Оценка отклика на изменение климата в опытах с происхождениями *Picea abies* (L.) Karst. × *P. obovata* (Ledeb.) на севере Русской равнины // Изв. вузов. Лесн. журн. 2023. № 1. С. 22–37. <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2023-1-22-37>

Original article

Assessment of Response to Climate Change in Experiments with the Origins of *Picea abies* (L.) Karst. × *P. obovata* (Ledeb.) in the North Russian Plain

Elena N. Nakvasina¹✉, Doctor of Agriculture, Prof.; ResearcherID: [A-5165-2013](https://orcid.org/0000-0002-7360-3975),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7360-3975>

Nadezhda A. Prozherina², Candidate of Biology, Senior Research Scientist;

ResearcherID: [A-5917-2013](https://orcid.org/0000-0002-5067-7007), ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5067-7007>

¹Northern (Arctic) Federal University named after M.V. Lomonosov, Naberezhnaya Severnoy Dviny, 17, Arkhangelsk, 163002, Russian Federation; e.nakvasina@narfu.ru✉

²N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Naberezhnaya Severnoy Dviny, 23, Arkhangelsk, 163002, Russian Federation; pronad1@yandex.ru

Received on January 29, 2021 / Approved after reviewing on April 23, 2021 / Accepted on April 25, 2021

Abstract. The article studies the intraspecific response of European spruce (*Picea abies* (L.) Karst. × *P. obovata* (Ledeb.)) to climatic changes on the basis of data on the growth of 15 provenances in 31-year-old provenance plot of the North Russian Plain (Arkhangelsk and Vologda regions) simulating warming and cooling. We compared the actual height and diameter at the test site and the calculated height at the places of growth of the source stands, determined by recalculating the actual progeny growth data through the latitudinal growth coefficients proposed by I.V. Volosevich for the North Russian Plain. The difference between the calculated and actual growth rates of the corresponding provenance at the test site represented the response of the provenance to the change in growing conditions. The response was crosschecked with differences in climatic characteristics (sum of effective temperatures above 10 °C) and geographic coordinates of the places of origin and growth of spruce. Spruce has approximately the same response rate if offspring move by an equal amount of gradient (north latitude) to the south or to the north and if the climatic factor (sum of temperatures above 10 °C) changes towards warming or cooling. While the sum of temperatures changes above 10 °C for every 100 °C, the difference in growth in height and diameter will be 0.48 m and 0.42 cm, respectively; for each degree of change in northern latitude, on average, 0.50 m and 0.44 cm in height and diameter, respectively. However, for species from the northern



taiga subzone, mainly represented by Siberian spruce (*P. obovata*) the response of the species will be half as much than for the origin of hybrid spruce (*Picea abies* (L.) Karst. × *P. obovata* (Ledeb.)) from the middle taiga subzone. The calculated values of response by height and diameter for European spruce should be considered when regulating seed transfer and used in forecasts for the adaptation of forestry measures to the expected climatic changes.

Keywords: spruce, climate change, response to climate change, spruce height, spruce diameter, geographical origins, North Russian Plain

Acknowledgments: The authors are grateful to the Northern Research Institute of Forestry for the provided research materials of spruce geographical crops and acknowledge the important role of D.H. Fayzulin and N.V. Ulissova in the inventory of the objects of the Unified Genetic Breeding Complex in 2010 in the Arkhangelsk and Vologda regions, respectively. The authors are sincerely grateful to A.G. Volkov, the head of the NArFU's GIS Center, for his assistance in preparing the data for the calculations. The research was carried out within the framework of the project "Structure and Variability of Populations of Forest Communities in the Subarctic Territories of the North Russian Plain" No. AAAA-A18-118011690221-0.

For citation: Nakvasina E.N., Prozherina N.A. Assessment of Response to Climate Change in Experiments with the Origins of *Picea abies* (L.) Karst. × *P. obovata* (Ledeb.) in the North Russian Plain. *Lesnoy Zhurnal* = Russian Forestry Journal, 2023, no. 1, pp. 22–37. (In Russ.). <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2023-1-22-37>

Введение

Современные изменения климата, прежде всего связанные с повышением температуры и колебаниями в поступлении осадков, делают актуальным вопрос о влиянии данных изменений на леса и обуславливают необходимость разработки стратегии превентивных адаптационных мероприятий по управлению лесным хозяйством [3]. Для этого важен прогноз отклика на климатические изменения основных лесообразующих пород [22]. С одной стороны, ожидается повышение их продуктивности за счет увеличения продолжительности вегетационного периода и сроков роста, усиления фотосинтетической активности, с другой, возможно уменьшение производительности в результате снижения количества осадков и возникновения засухи [12, 14, 19, 20, 24].

Климатическая переменная вносит большой вклад в рост деревьев, на 62 % обеспечивая формирование годичного кольца [15]. Увеличение высоты деревьев может составить до 45 % к 2080 г. [19]. Однако возможно и адаптивное запаздывание отклика древесных пород на изменения климата на несколько поколений [12] или на 100 лет [27], что связано с эффектом «эволюционной адаптации» [16] в связи с генетическими изменениями.

При изучении вопроса адаптации древесных пород к климатическим изменениям важно учитывать дифференциацию отклика породы в пределах ареала ее произрастания [22, 24, 26, 28, 29], особенно для видов с обширной территорией произрастания [21]. То есть в вопросе об адаптации видов будет иметь значение их генетическая изменчивость, отраженная через внутривидовую изменчивость популяций [19]. Если не принять во внимание генетическую изменчивость и фенотипическую пластичность породы, прогнозы могут оказаться преувеличенными или преуменьшенными [17].

Решению вопроса о внутривидовой реакции вида на климатические изменения помогают опыты с происхождениями (географические культуры), когда в одном пункте испытания, в одних климатических условиях, выращивают потомства из разных регионов с неодинаковыми климатическими характеристиками [13, 18, 19, 25, 28]. Географические культуры остаются единственной природной лабораторией, позволяющей оценить реакцию вида на изменение климата [7]. Выращивание в пунктах испытания северных или южных потомств по отношению к месту пункта испытания позволяет имитировать потепление или похолодание.

Опыты с происхождениями дают возможность моделировать реакцию растений на изменение климатических характеристик, учитывая различия в месте происхождения потомства и месте его произрастания [15, 18, 26]. Однако не всегда удается сравнить различия в росте одновозрастного потомства в пункте испытания и месте происхождения. Это связано с набором происхождений в коллекциях. Часто в опытах Западной Европы отсутствуют происхождения сосны, ели и других пород из северных регионов, поэтому для оценки реакции вида, произрастающего в северных широтах, используют уравнения рост–климат, полученные по данным более южных происхождений [16], что может привести к ошибочным прогнозам продуктивности лесов в связи с климатическими изменениями.

Важно получить максимальное количество информации, анализируя опыты с происхождениями в различных регионах в пределах ареала произрастания породы/вида, чтобы проследить отклик различных внутривидовых рас, в том числе связанный с их географическим происхождением. Это может дать неожиданные результаты, так как разная реакция на климатические изменения ожидаема даже при произрастании одного вида в различных топоэкологических условиях [1].

В литературе есть данные о влиянии происхождения (внутривидовой изменчивости) вида, однако они неоднозначны из-за различий подходов исследований и набора вариантов в коллекциях происхождений. Одни авторы считают [15, 18, 19, 28], что наиболее чувствительны к климатическим изменениям южные происхождения, другие [15, 22, 25, 26] – что северные. При этом выводы могут иметь уточнения о небольшой величине различия, это связано с наследуемостью адаптивных признаков материнских насаждений [18]. Причина разного отклика северных и южных происхождений состоит в том, что происхождениям, материнские насаждения которых произрастают в более северных условиях, для отклика на изменения температуры нужны меньшие ее значения, а для южных происхождений – более высокие [21]. По мнению Ч. Матяша [6], ответная норма реакции проявляется на уровне фенотипа в соответствии с приспособляемостью вида (его расы) к условиям среды.

Предварительная проверка гипотезы о разной отзывчивости потомств сосны и ели, произрастающих в самых северных пунктах испытания на Русской равнине [7–9], показала наличие меньшего отклика по высоте и диаметру у северных потомств по сравнению с южными. Происхождения из Мурманской области (67° с. ш.) при ожидаемом уровне климатических изменений не достигнут параметров одновозрастных насаждений на широте испытания (62°54' с. ш.).

При моделировании отклика древесных пород необходимо учесть все регионы произрастания вида, его внутривидовую изменчивость и фенотипическую пластичность, что, вероятно, можно связать в том числе с исторической миграцией растительности. Это может дать неожиданные эффекты [23].

Цель исследования – изучение ответной реакции на климатические изменения (потепление и похолодание) ели обыкновенной (*Picea abies* (L.) Karst. × *P. obovata* (Ledeb.)) на внутривидовом уровне с использованием коллекции происхождений, произрастающих в 2 пунктах испытания в пределах севера Русской равнины, для оценки уровня реакции разных происхождений вида и разработки стратегии превентивных мер по адаптации лесохозяйственных технологий, в частности по отбору происхождений, наиболее адаптированных к климатическим изменениям.

Объекты и методы исследования

Для моделирования внутривидовой отзывчивости ели (*Picea abies* (L.) Karst. × *P. obovata* (Ledeb.)) на климатические изменения в географических культурах подобрали климатипы, имитирующие потепление и похолодание (табл. 1), т. е. выращиваемые в более теплых или в более холодных условиях относительно места происхождения материнских насаждений потомства. Диапазон подбора происхождений ограничивался территорией севера Русской равнины и был обусловлен использованием подхода и расчетов, предложенных И.В. Волосевичем и примененных нами ранее для изучения отклика сосны на климатические изменения [8].

Использовали ряд климатипов (географических рас), произрастающих в 2 пунктах испытания, входящих в государственную сеть географических культур 1970-х гг. (куратор объектов – Северный НИИ лесного хозяйства), в Плесецком районе Архангельской области (62,60° с. ш. 39,98° в. д.) и Череповецком районе Вологодской области (59,02° с. ш. 37,31° в. д.) – в северной и средней подзонах тайги по С.Ф. Курнаеву соответственно. Пункты испытания отличаются в широтном отношении, но близки по долготе, что исключает влияние меридионального перемещения на рост ели различных происхождений.

Использовали методику изучения роста климатипов [4], которую применяли ранее [10]. Проводили замеры диаметров не менее чем у 100 деревьев, выбранных случайно. Среднюю высоту определяли по графику высот, для его построения устанавливали высоты и диаметры на высоте груди не менее чем у 20 деревьев разных ступеней толщины в климатипе. Возраст культур на время исследования составил 31 год.

Основным принципом исследования реакции роста древесных пород с использованием коллекций потомств разного происхождения является изучение их роста в различных пунктах испытания. При этом устанавливают влияние на рост климатических характеристик, высоты над уровнем моря и других географических составляющих мест произрастания исходных (материнских) насаждений [18, 20, 26]. Рост климатипов, перенесенных в пункт испытания, сравнивается с ростом местного потомства (эталон, контроль) для каждого пункта испытания.

Таблица 1

Географические координаты, климатические характеристики, сохранность и рост климатипов ели
 Geographical coordinates, climatic characteristics, preservation and growth of spruce provenances

№*	Местоположение		Географические координаты, град.		Лесорастительная зона/подзона**	Вид ели***	Сумма температур выше 10 °С, °С	Архангельская область		Вологодская область	
	область/республика/страна	лесхоз	с. ш.	в. д.				Диаметр, см	Высота, м	Диаметр, см	Высота, м
1	Мурманская область	Мончегорский	67°51'	32°57'	СТ	С	991	5,3	5,3	–	–
20	Архангельская область	Пинежский	64°45'	43°14'	СТ	С	1029	7,5	8,0	7,8	8,3
23		Холмогорский	64°14'	41°38'	СТ	С	1103	7,3	7,8	8,0	8,5
25	Республика Коми	Корткеросский	61°41'	51°31'	СрТ	С	1362	8,3	9,5	8,8	9,7
26		Сосногорский	63°27'	53°55'	СрТ	С	1100	8,3	9,9	8,6	9,6
2	Карелия	Сегежский	63°40'	34°23'	СрТ	ГС	1340	7,1	8,3	8,9	9,5
19	Архангельская область	Плесецкий	62°59'	40°24'	СрТ	ГС	1237	8,5	10,2	–	–
22		Котласский	61°15'	46°54'	СрТ	ГС	1467	8,1	9,9	8,6	9,5
28	Кировская область	Слободской	58°49'	50°06'	ЮТ	ГС	1742	7,0	8,3	9,8	10,2
3	Республика Карелия	Пряжинский	61°40'	33°33'	СрТ	ГЕ	1288	8,9	9,8	8,8	9,6
4		Пудожский	61°40'	36°40'	СрТ	ГЕ	1346	7,6	9,4	9,1	9,8
24	Вологодская область	Череповецкий	59°07'	37°57'	ЮТ	ГЕ	1613	9,5	10,1	10,0	10,7
27	Костромская область	Галичский	58°24'	42°20'	ЮТ	ГЕ	1704	7,0	8,6	9,5	11,4
5	Ленинградская область	Тосненский	59°30'	30°52'	ЮТ	Е	1634	8,5	10,7	10,3	11,5
8	Эстония	Вильядинский	58°24'	25°38'	СмЛ	Е	1698	7,6	9,6	9,5	10,2

*Номера климатипов и названия мест происхождения исходных насаждений в соответствии с Реестром государственной регистрации географических культур. **По Курнаеву: СТ – северная подзона тайги; СрТ – средняя подзона тайги; ЮТ – южная подзона тайги; СмЛ – зона смешанных лесов. ***С – *Picea obovata*; ГС – гибридная форма с преобладанием *P. obovata*; ГЕ – гибридная форма с преобладанием *P. abies*; Е – *P. abies*.

Изучая реакцию роста потомств, необходимо сравнивать рост одновозрастного потомства как в месте испытания, так и в месте произрастания исходного насаждения каждого климатипа. Однако подобрать подобные объекты, в частности созданные по однотипной технологии лесные культуры, достаточно затруднительно.

Мы использовали метод перерасчета исходных данных через широтные коэффициенты роста, предложенные И.В. Волосевичем [2]. Приведенные ученым коэффициенты позволяют по показателям роста эталонного местного климатипа рассчитать показатели для любой широты в пределах европейской части севера Русской равнины (58–67° с. ш.). Вычисления, проведенные Волосевичем, основываются на данных 98 метеостанций, 13 лесхозов и базы натуральных материалов и показывают сходство с показателями натурального обследования $\pm 3,5\%$.

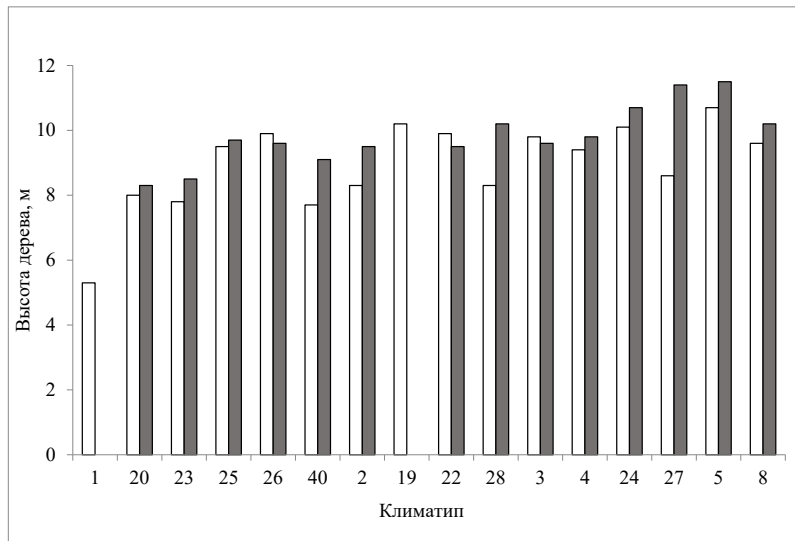
Зная высоту и диаметр ели определенного происхождения в месте произрастания материнского насаждения (расчетные показатели) и в месте испытания (фактические показатели), можно сопоставить величину отклонений с различиями в климатических характеристиках и географических координатах. В качестве климатической характеристики использовали сумму эффективных температур выше 10 °С [5].

Разница между расчетными показателями (высота и диаметр в месте произрастания потомства) и фактическими показателями роста соответствующего климатипа в пункте испытания составила отклик климатипа на изменение условий произрастания.

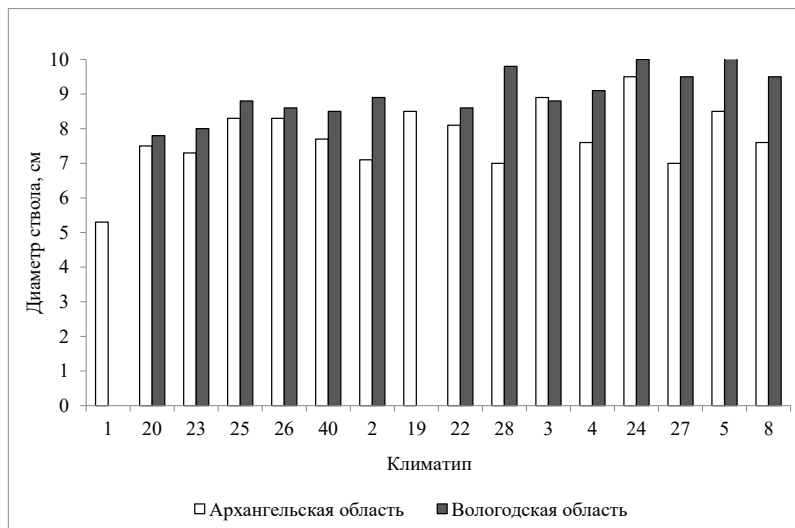
Результаты исследования и их обсуждение

Скорость роста в высоту и по диаметру климатипов ели обыкновенной, произрастающих в географических культурах, как это было показано ранее [10], в определенной мере закреплена наследственно и зависит от географических и климатических характеристик мест произрастания исходных насаждений (рис. 1, табл. 2). Условия произрастания однотипного потомства обуславливают уровень реакции при изменении факторов произрастания материнских насаждений и потомства. В нашем эксперименте у потомства одного и того же происхождения, растущего в Вологодской области, высоты и диаметры выше по сравнению с потомством, произрастающим в Архангельской области. Однако важно оценить не рост потомства в пункте испытания, реакцию роста на местные условия, а отклик потомства, имеющего определенную наследственную специфику аллелей [10]. За счет разной реакции потомства при его выращивании в одних условиях на изменение климата – потепление или похолодание – ростовые показатели в пределах коллекции нивелируются. Коэффициент изменчивости коллекции изучаемых климатипов ели по высоте низкий и составляет 7,7–9,0 %, по диаметру – 15,3–16,2 %.

Показатели высоты и диаметра ели разного происхождения при испытании в одних условиях произрастания (Архангельская область) менее зависимы от абсолютных климатических показателей места происхождения, чем величина отклонений в линейном и радиальном приросте, реализованная при изменении условий роста (табл. 2). Наиболее значимым в ряду факторов, влияющих на рост, оказалось географическое положение климатипа (северная широта).



a



б

Рис. 1. Высота (а) и диаметр (б) климатипов ели обыкновенной в 31-летних географических культурах Архангельской и Вологодской областей. Номера климатипов соответствуют номерам в табл. 1

Fig. 1. Height (a) and diameter (b) of European spruce provenances in 31-year-old provenance plot in the Arkhangelsk and Vologda regions. Numbers of the provenances correspond to Table 1

Менее значимым – криволинейное изменение климатических характеристик в пределах севера Русской равнины, что хорошо иллюстрируют (рис. 2) материалы Волосевича. В крайних широтах (выше 63° с. ш., подзона северной тайги) при изменении северной широты на 1° изменения суммы температур более 10 °С в 2 раза выше (150 °С) по сравнению с территорией подзоны средней тайги в пределах широты 58–62° с. ш. (75 °С). Это необходимо учитывать при оценке реакции потомств и установлении зависимостей с показателями происхождения потомств.

Таблица 2

**Связь высоты и диаметра ели обыкновенной (коэффициент корреляции)
с климатическими и географическими показателями мест происхождения
и мест испытания**

**The relationship of height and diameter of European spruce (correlation coefficient)
with climatic and geographical indices of places of origin and test sites**

Пункт испытания (область)	Высота, м		Диаметр, см	
	Северная широта, град.	Сумма температур выше 10 °С	Северная широта, град.	Сумма температур выше 10 °С
<i>С показателями места происхождения климатипа</i>				
Архангельская	-0,637*	0,457	-0,463	0,241
Вологодская	-0,854**	0,835**	-0,869**	0,885**
<i>С величиной отклонения показателей в месте происхождения климатипа и в месте испытания потомства</i>				
Архангельская	0,977**	-0,922**	0,972**	-0,914**
Вологодская	0,981**	-0,938**	0,980**	-0,933**

Примечание: Коэффициент корреляции достоверен на уровне значимости: * – 0,05; ** – 0,01.

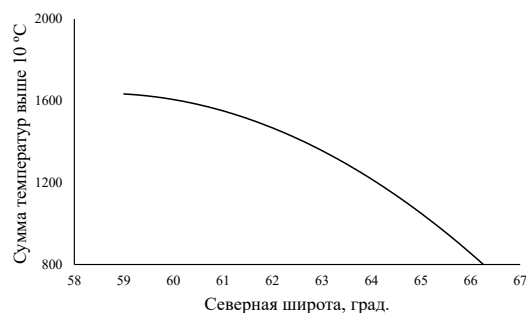


Рис. 2. Изменение суммы температур выше 10 °С в зависимости от широты местности в пределах севера Русской равнины (по Волосевичу)

Fig. 2. Changes in the sum of temperatures above 10 °С depending on the latitude of the area within the North Russian Plain (according to [2], p. 30)

Исходя из этого, мы взяли за основу расчетов не абсолютные высоты и диаметры потомства в пункте испытания, а величину отклика климатипа на изменение условий (потепление или похолодание) при испытании в географических культурах. Для этого важно было сравнить фактические высоту и диаметр потомства в месте испытания как результат генетических особенностей роста потомства разного происхождения в новых условиях среды не с местным климатипом, имеющим нулевую норму реакции (в нашем опыте это климатипы 19 и 24), а с ростом ели в одновозрастных культурах в месте происхождения потомства.

Соотнесли отклик климатипа по высоте и диаметру с учетом вектора изменения условий (потепление или похолодание) в зависимости от географического положения исходных насаждений потомства (северная широта) и суммы температур выше 10 °С (рис. 3). Как и в случае с оценкой фактических показателей роста потомства в пункте испытания (см. табл. 2), наиболее надежные показатели уравнений ($R^2 = 0,95-0,96$) характерны для связи с северной широтой.

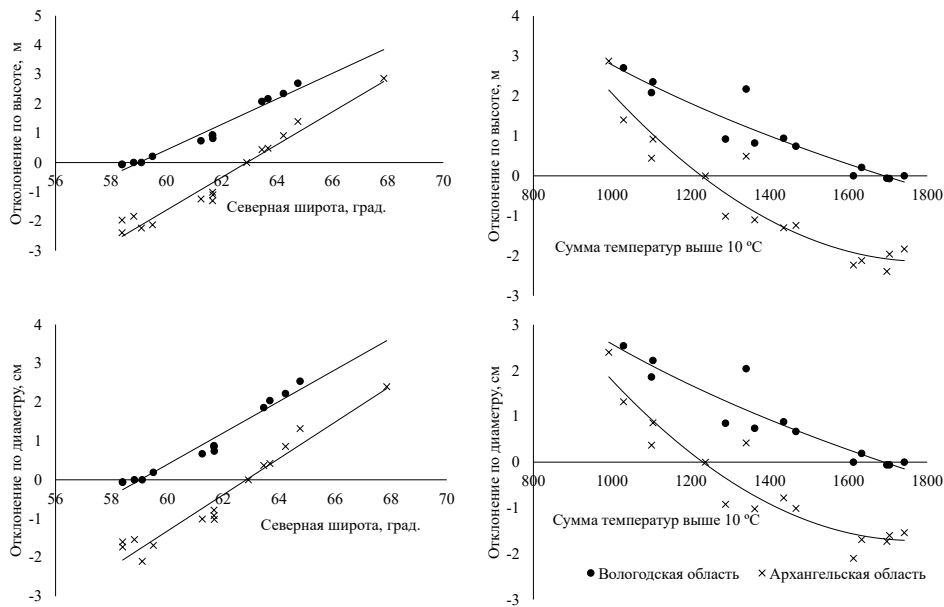


Рис. 3. Связь отклонений (разница между ростом климатипа в месте происхождения и в месте испытания) высоты и диаметра ели обыкновенной с северной широтой и суммой температур выше 10 °С в географических культурах Архангельской и Вологодской областей

Fig. 3. The relationship of deviations (difference between the provenance growth at the place of origin and the test site) of European spruce height and diameter with northern latitude and the sum of temperatures above 10 °C in the provenance plot in the Arkhangelsk and Vologda regions

В пределах пункта испытания абсолютная величина отклика по высоте и диаметру ели обыкновенной связана с удалением родины происхождения потомства от пункта испытания: чем более удалена родина исходного насаждения от пункта испытания, тем выше отклик на изменение условий. Местоположение пункта испытания оказывает влияние на рост климатипов ели обыкновенной: ее рост в условиях Вологодской области выше, при этом сохраняются закономерности, связанные с происхождением потомства. Сравнение реакции на изменение условий произрастания (потепление и похолодание) климатипов в разных пунктах испытания (Архангельская и Вологодская области) в пределах севера Русской равнины (в пределах колебаний 10° с. ш.) выявляет ту же закономерность, которую отмечали ранее в других регионах мира [15, 18, 19, 28]: более южные потомства из более теплых условий произрастания чувствительнее и их отклик на изменение условий роста в пункте испытания сильнее при имитации как потепления, так и похолодания.

Например, различия в отклике климатипов, родина исходных насаждений которых располагается южнее 63° с. ш., в разных пунктах испытания достигали 2 см по диаметру и 2,5 м по высоте. Климатипы, тяготеющие по географическому происхождению к высоким широтам, проявляют инертность и меньший отклик на изменение климата. Возможно, это связано с видовой дифференциацией ели обыкновенной. Северные происхождения чаще представлены елью сибирской (*Picea obovata* L.), расселившейся по территории современного ареала через Полярный Урал [11]. Данные происхождения ели отличаются меньшей фенотипической пластичностью [23].

Использование в анализе не значений роста абсолютных показателей, а значений отклонений между географическими и климатическими показателями в местах произрастания и испытания потомства позволяет объединить результаты различных пунктов испытания (рис. 4) и показать отклонения в росте на единицу отклонений в характеристиках, связанных с изменением условий произрастания, т. е. подойти к норме реакции [23] организма на среду.

Наблюдается прямая связь между откликом в росте и различиями показателей северной широты и суммы температур выше 10°C мест происхождения и произрастания климатипов ели ($R^2 = 0,88\text{--}0,96$). Отклик в росте ели обыкновенной выше с увеличением расстояния перемещения потомства (в географическом отношении) и различий в сумме температур места происхождения климатипа и места испытания его потомства.

Используя уравнения (рис. 4) рассчитали норму реакции ели обыкновенной второго класса возраста по линейному и радиальному приростам на 1° отклонения по северной широте и на 100°C при изменении суммы температур выше 10°C . Похолодание или потепление климата, отраженное посредством суммы температур выше 10°C , при снижении или повышении суммы температур на каждые 100°C будет уменьшать или увеличивать высоту ели на Русской равнине на 0,48 м, диаметр – на 0,42 см. При перемещении потомства для лесовыращивания в южном или северном направлении высота ели обыкновенной второго класса возраста на каждый градус северной широты будет увеличиваться или уменьшаться в среднем на 0,5 м, диаметр – на 0,44 см.

Заключение

Таким образом, по результатам изучения роста ряда климатипов *Picea abies* (L.) Karst. \times *P. obovata* (Ledeb.) в географических культурах севера Русской равнины (Архангельская и Вологодская области), сравнения фактических высоты и диаметра в местах произрастания (пункт испытания) и расчетной высоты в местах произрастания исходных насаждений показано наличие средней нормы реакции для породы. Для прогнозирования влияния потепления и похолодания различного уровня (отклонение от места испытания потомства) рассматривали сумму температур выше 10°C . Семена для лесовыращивания перебрасывали в координатах географической широты.

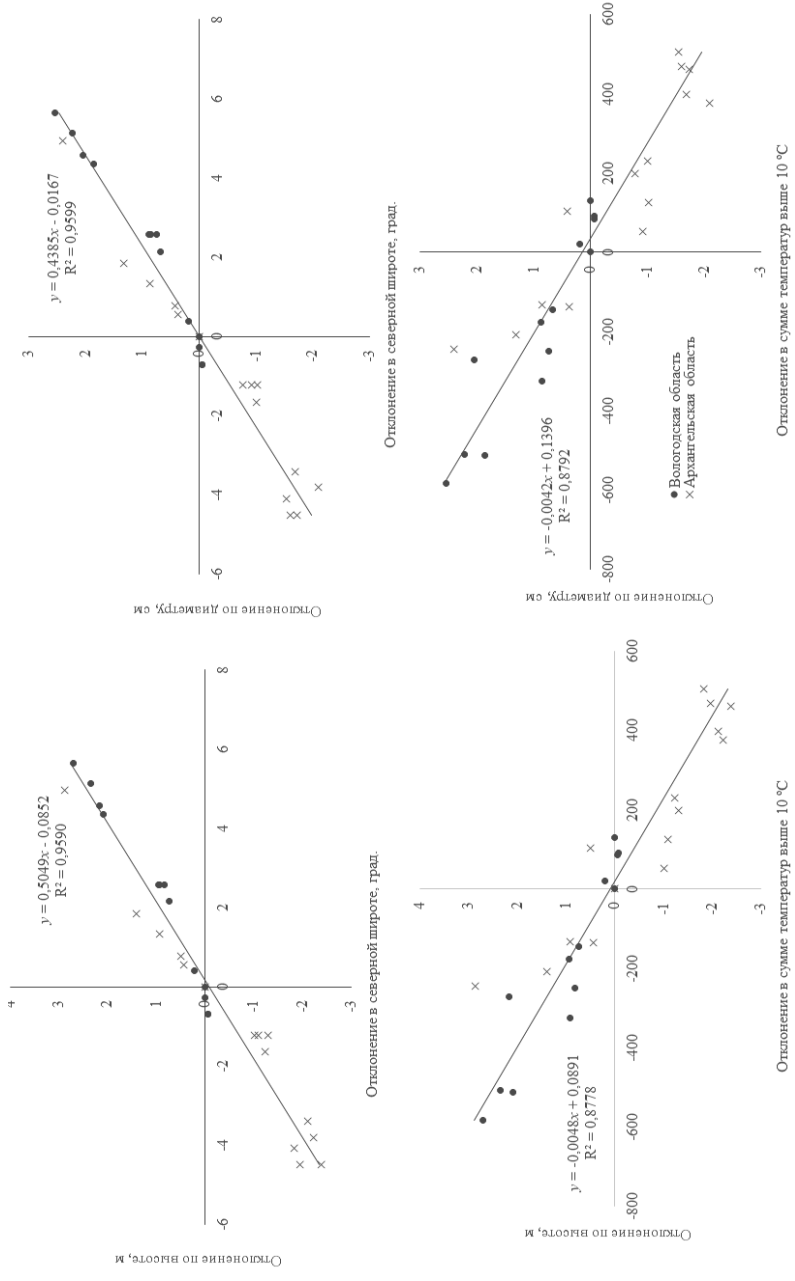


Рис. 4. Связь отклика по высоте и диаметру климатиков ели обыкновенной с изменениями северной широты и суммы температур выше 10 °С в местах происхождения и произрастания потомства

Fig. 4. The relationship of the response in height and diameter of European spruce provenances with changes in the northern latitude and the sum of temperatures above 10 °C between the place of origin and the place of progeny growth

Условия произрастания ели обыкновенной оказывают влияние на рост климатипов одного места происхождения. Потомства насаждений средней и южной подзоны тайги чувствительнее и проявляют больший отклик на изменение условий роста в пункте испытания по сравнению с потомствами северотаежных насаждений. Для изученных климатипов ели независимо от пункта испытания установлена прямая связь между откликом в росте и различиями показателей северной широты и суммы температур выше 10 °С мест происхождения и произрастания породы ($R^2 = 0,88-0,96$). Чем больше расстояние перемещения потомства (в географическом отношении) и различия в сумме температур на родине происхождения климатипа и в месте испытания потомства, тем выше отклик в росте ели обыкновенной.

Ель реагирует примерно одинаковой величиной нормы реакции при перемещении потомства на одинаковую величину градиента (северная широта) к югу или северу и при изменении климатического фактора (сумма температур выше 10 °С) в сторону потепления или похолодания. Абсолютная величина отклика роста ели обыкновенной по высоте и диаметру в пределах севера Русской равнины, видимо, закреплена генетически и сформировалась при постепенной миграции елей сибирской и обыкновенной во время их расселения по Русской равнине. При изменении суммы температур выше 10 °С на каждые 100 °С разница в приросте по высоте и диаметру составит 0,48 м и 0,42 см соответственно. На каждый градус изменения северной широты отклик по высоте будет в среднем 0,50 м, по диаметру – 0,44 см. Для происхождений из подзоны северной тайги, преимущественно представленных елью сибирской (*P. obovata*), отклик реакции вида в 2 раза ниже, чем для происхождений ели гибридной *Picea abies* (L.) Karst. × *P. obovata* (Ledeb.) из подзоны средней тайги.

Рассчитанные величины отклика по высоте и диаметру ели обыкновенной необходимо учитывать при решении вопроса о переброске семян для лесовосстановления, использовать в прогнозах при разработке мероприятий лесного хозяйства, адаптированных к предстоящим климатическим изменениям.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Бабушкина Е.А., Кнорре А.А., Ваганов Е.А., Брюханова М.В. Трансформация климатического отклика в радиальном приросте деревьев в зависимости от топоэкологических условий их произрастания // География и природные ресурсы. 2011. № 1. С. 159–166.

Babushkina E.A., Knorre A.A., Vaganov E.A., Bryukhanova M.V. Transformation of Climatic Response in Radial Increment of Trees Depending on Topoecological Conditions of Their Occurrence. *Geography and Natural Resources*, 2011, no. 1, pp. 159–166. (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S1875372811010148>

2. Волоsevич И.В. Закономерности широтной изменчивости роста древесной растительности в лесах Европейского Севера и их практическое использование // Лесоводственные исследования на зонально-типологической основе. Архангельск: АИЛиЛХ, 1984. С. 27–38.

Volosevich I.V. Patterns of Latitudinal Variability of Woody Vegetation Growth in the Forests of the European North and Their Practical Use. *Forestry Research on a Zonal-Typological Basis*. Arkhangelsk, AILiLKh Publ., 1984, pp. 27–38. (In Russ.).

3. Замолодчиков Д., Краев Г. Влияние изменений климата на леса России: зафиксированные воздействия и прогнозные оценки // Устойчивое лесопользование. 2016. № 4(48). С. 23–31.

Zamolodchikov D., Kraev G. Influence of Climate Change on Russian Forests: Recorded Impacts and Forecast Estimates. *Ustoychivoye lesopol'zovaniye*, 2016, no. 4(48), pp. 23–31. (In Russ.).

4. Изучение имеющихся и создание новых географических культур: (Программа и методика работ) / под ред. Е.П. Проказина. Пушкино: ВНИИЛМ, 1972. 52 с.

Study of Existing and Creation of New Provenance Plots: (Program and Working Procedures). Ed. by E.P. Prokazin. Pushkino, VNIILM Publ., 1972. 52 p. (In Russ.).

5. Климат. Суммы активных температур выше 10° // Агроэкологический атлас России и сопредельных стран: экономически значимые растения, их болезни, вредители и сорные растения. Режим доступа: http://www.agroatlas.ru/ru/content/Climatic_maps/Sum_t/Sum_t10/index.html (дата обращения: 20.03.20).

Climate. Effective Heat Sums above 10 °C. *Interactive Agricultural Ecological Atlas of Russia and Neighboring Countries: Economic Plants and Their Diseases, Pests and Weeds*. (In Russ.).

6. Мат'яш Ч. Генетические и экологические ограничения адаптации // Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений: материалы междунар. симп. (25–30 сент. 1989 г., Воронеж). М., 1989. С. 60–67.

Mat'yash Ch. Genetic and Ecological Restrictions of Adaptation. *Forest Genetics, Breeding and Physiology of Woody Plants: Proceedings of International Symposium (September 25–30, 1989, Voronezh)*. Moscow, 1989, pp. 60–67. (In Russ.).

7. Наквасина Е.Н. Географические культуры сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) как природная модель имитации климатических изменений // Вестн. Помор. ун-та. Сер.: Естеств. и точн. науки. 2003. № 2. С. 48–55.

Nakvasina E.N. Provenance Plots of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) as a Natural Model of Climate Change Simulation. *Vestnik Pomorskogo universiteta. Series "Natural Sciences"*, 2003, no. 2, pp. 48–55. (In Russ.).

8. Наквасина Е.Н., Прожерина Н.А., Чупров А.В., Беляев В.В. Реакция роста сосны обыкновенной на климатические изменения в широтном градиенте // Изв. вузов. Лесн. журн. 2018. № 5. С. 82–93.

Nakvasina E.N., Prozherina N.A., Chuprov A.V., Belyaev V.V. Growth Response of Scots Pine to Climate Change in the Latitudinal Gradient. *Lesnoy Zhurnal = Russian Forestry Journal*, 2018, no. 5, pp. 82–93. (In Russ.). <https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2018.5.82>

9. Наквасина Е.Н., Юдина О.А., Покатило А.В. Ростова и репродуктивная реакции *Picea abies* (L.) Karst. × *P. obovata* (Ledeb.) при имитации потепления климата // Вестн. Сев. (Арктич.) федер. ун-та. Сер.: Естеств. науки. 2016. № 1. С. 89–96.

Nakvasina E.N., Yudina O.A., Pokatilo A.V. Growth and Reproductive Response of *Picea abies* (L.) Karst. × *P. obovata* (Ledeb.) in Climate Change Simulation. *Vestnik of Northern (Arctic) Federal University. Series "Natural Sciences"*, 2016, no. 1, pp. 89–96. (In Russ.). <https://doi.org/10.17238/issn2227-6572.2016.1.89>

10. Наквасина Е.Н., Юдина О.А., Прожерина Н.А., Камалова И.И., Минин Н.С. Географические культуры в ген-экологических исследованиях на Европейском Севере. Архангельск: АГТУ, 2008. 308 с.

Nakvasina E.N., Yudina O.A., Prozherina N.A., Kamalova I.I., Minin N.S. *Provenance Plots in Gene-Ecological Studies in the European North*. Arkhangelsk, ASTU Publ., 2008. 308 p. (In Russ.).

11. Попов П.П. Ель европейская и сибирская: структура, интеграция и дифференциация популяционных систем. Новосибирск: Наука, 2005. 231 с.
Popov P.P. *European and Siberian Spruce: Structure, Integration and Differentiation of Population Systems*. Novosibirsk, Nauka Publ., 2005. 231 p. (In Russ.).
12. Beaulieu J., Rainville A. Adaptation to Climate Change: Genetic Variation is Both a Short- and a Long-Term Solution. *The Forestry Chronicle*, 2005, vol. 81, no. 5, pp. 704–709. <https://doi.org/10.5558/tfc81704-5>
13. Beuker E., Koski V. Adaptation of Tree Populations to Climate as Reflected by Ages Provenance Tests. *Caring for the Forest: Research in a Changing World. Poster Abstracts. IUFRO XX World Congress, August 6–12, 1995*. Tampere, Finland, 1995, p. 248.
14. Čermák P., Rybníček M., Žid T., Andreassen K., Børja I., Kolář T. Impact of Climate Change on Growth Dynamics of Norway Spruce in South-Eastern Norway. *Silva Fennica*, 2017, vol. 51, no. 2, art. 1781. <https://doi.org/10.14214/sf.1781>
15. Hart J.L., van de Gevel S.L., Sakulich J., Grissino-Mayer H.D. Influence of Climate and Disturbance on the Growth of *Tsuga canadensis* at Its Southern Limit in Eastern North America. *Trees*, 2010, vol. 24, pp. 621–633. <https://link.springer.com/article/10.1007/s00468-010-0432-y>
16. Huang J.-G., Bergeron Y., Berninger F., Zhai L., Tardif J.C., Denneler B. Impact of Future Climate on Radial Growth of Four Major Boreal Tree Species in the Eastern Canadian Boreal Forest. *PLoS ONE*, 2013, vol. 8, iss. 2, art. e56758. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0056758>
17. Garzón M.B., Alía R., Robson T.M., Zavala M.A. Intra-Specific Variability and Plasticity Influence Potential Tree Species Distributions Under Climate Change. *Global Ecology and Biogeography*, 2011, vol. 20, iss. 5, pp. 766–778. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00646.x>
18. Gömöry D., Longauer R., Hlásny T., Palacaj M., Strmeň S., Krajmerova D. Adaptation to Common Optimum in Different Populations of Norway Spruce (*Picea abies* Karst.). *European Journal of Forest Research*, 2012, vol. 131, pp. 401–411. <https://doi.org/10.1007/s10342-011-0512-6>
19. Kapeller S., Lexer M.J., Geburek T., Hiebl J., Schueler S. Intraspecific Variation in Climate Response of Norway Spruce in the Eastern Alpine Range: Selecting Appropriate Provenances for Future Climate. *Forest Ecology and Management*, 2012, vol. 271, pp. 46–57. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.01.039>
20. Krajmerová D., Longauer R., Pacalaj M., Gömöry D. Influence of Provenance Transfer on the Growth and Survival of *Picea abies* Provenances. *Dendrobiology*, 2009, vol. 61, pp. 17–23.
21. Leites L.P., Robinson A.P., Rehfeldt G.E., Marshall J.D., Crookston N.L. Height-Growth Response to Climatic Changes Differs Among Populations of Douglas-Fir: A Novel Analysis of Historic Data. *Ecological Applications*, 2012, vol. 22, iss. 1, pp. 154–165. <https://doi.org/10.1890/11-0150.1>
22. Mátyás Cs. Modeling Effects of Climate Change with Provenance Test Data by Applying Ecological Distances. *Caring for the Forest: Research in a Changing World. Poster Abstracts. IUFRO XX World Congress, August 6–12, 1995*. Tampere, Finland, 1995, p. 250.
23. Nakvasina E., Demina N., Prozherina N., Demidova N. Assessment of Phenotypic Plasticity of Spruce Species *Picea abies* (L.) Karst. and *P. obovata* (Ledeb.) on Provenances Tests in European North of Russia. *Central European Forestry Journal*, 2019, vol. 65, iss. 2, pp. 121–128. <https://doi.org/10.2478/forj-2019-0012>
24. Oleksyn J., Tjoelker M.G., Reich P.B. Adaptation to Changing Environment in Scots Pine Populations Across a Latitudinal Gradient. *Silva Fennica*, 1998, vol. 32(2), pp. 129–140. <https://doi.org/10.14214/sf.691>

25. Persson B. Will Climate Change Affect the Optimal Choice of *Pinus sylvestris* Provenances? *Silva Fennica*, 1998, vol. 32(2), pp. 121–128. <https://doi.org/10.14214/sf.690>

26. Rehfeldt G.E., Tcebakova N.M., Milyutin L.I., Parfenova E.I., Wykoff W.R., Kouzmina N.A. Assessing Population Responses to Climate in *Pinus sylvestris* and *Larix* spp. of Eurasia with Climate-Transfer Models. *Eurasian Journal of Forest Research*, 2003, vol. 6, iss. 2, pp. 83–98.

27. Savolainen O., Bokma F., García-Gil R., Komulainen P., Repo T. Genetic Variation in Cessation of Growth and Frost Hardiness and Consequences for Adaptation of *Pinus sylvestris* to Climatic Changes. *Forest Ecology and Management*, 2004, vol. 197, iss. 1-3, pp. 79–89. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.05.006>

28. Suvanto S., Nöjd P., Henttonen H.M., Beuker E., Mäkinen H. Geographical Patterns in the Radial Growth Response of Norway Spruce Provenances to Climatic Variation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2016, vol. 222, pp. 10–20. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2016.03.003>

29. Taeger S., Zang C., Liesebach M., Schneck V., Menzel A. Impact of Climate and Drought Events on the Growth of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) Provenances. *Forest Ecology and Management*, 2013, vol. 307, pp. 30–42. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.06.053>

Конфликт интересов: Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов
Conflict of interest: The authors declare that there is no conflict of interest